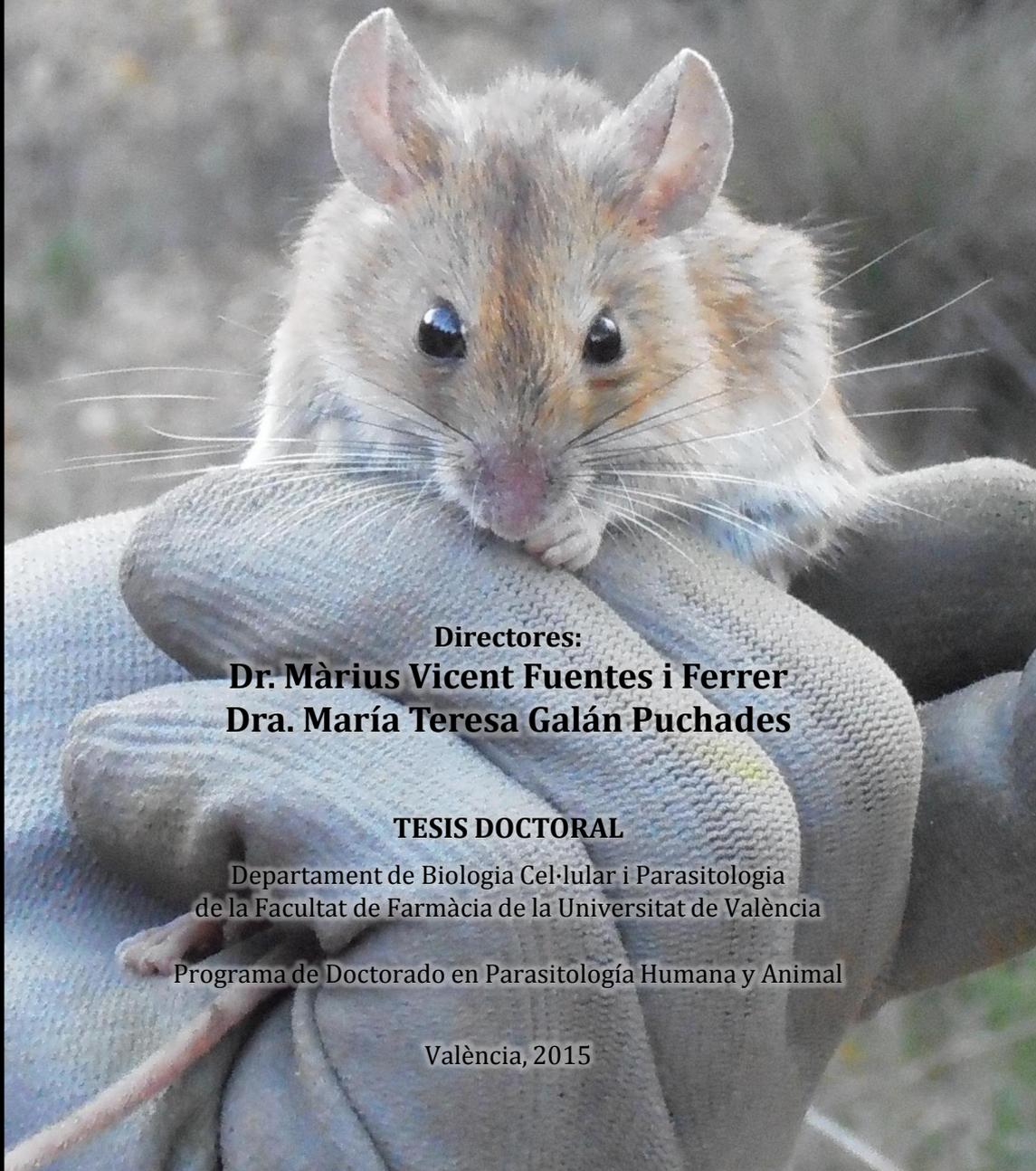


Aplicación del binomio
Apodemus sylvaticus/helminto
como bioindicador de la regeneración del
Parc Natural de la Serra Calderona
(Comunitat Valenciana),
veintidós años después de un incendio

Ángela Lilia Debenedetti López



Directores:

Dr. Màrius Vicent Fuentes i Ferrer

Dra. María Teresa Galán Puchades

TESIS DOCTORAL

Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia
de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de València

Programa de Doctorado en Parasitología Humana y Animal

València, 2015

TESIS DOCTORAL

DEPARTAMENT DE BIOLOGIA CEL·LULAR I PARASITOLOGIA
DE LA FACULTAT DE FARMÀCIA DE LA UNIVERSITAT DE VALÈNCIA

Programa de Doctorado en Parasitología Humana y Animal

**Aplicación del binomio *Apodemus sylvaticus*/helminto
como bioindicador de la regeneración del
Parc Natural de la Serra Calderona
(Comunitat Valenciana),
veintidós años después de un incendio**

por

ÁNGELA LILIA DEBENEDETTI LÓPEZ

Directores

Dr. MÀRIUS VICENT FUENTES i FERRER
Profesor Titular de Parasitología
Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia
Facultat de Farmàcia, Universitat de València

y

Dra. MARÍA TERESA GALÁN PUCHADES
Profesor Titular de Parasitología
Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia
Facultat de Farmàcia, Universitat de València

València, 2015

A quien me puso en pie para dar mi primer
paso y aprender a caminar por mí misma.

A quien hoy comparte mi camino
y me alienta a dar el siguiente paso.

*Nada en este mundo puede reemplazar la perseverancia.
El talento no lo hará; nada es mas común que hombres sin éxito y con talento.
El genio no lo hará; la genialidad sin recompensa es casi un proverbio.
Tampoco la educación; el mundo esta lleno de negligentes educados.
La perseverancia y la determinación son las únicas omnipotentes.*

El lema "sigue adelante" ha resuelto y siempre resolverá los problemas de la carrera humana.

Calvin Coolidge (1872-1933), 30º presidente de los Estados Unidos



UNIVERSITAT DE VALÈNCIA () Facultat de Farmàcia

DEPARTAMENT DE BIOLOGIA CEL·LULAR I PARASITOLOGIA
DE LA FACULTAT DE FARMÀCIA DE LA UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
Avda. Vicent Andrés Estellés, s/n; 46100 Burjassot, València, España
Telfno. 963544298 / Fax: 963544769

Los abajo firmantes, Dr. MÀRIUS VICENT FUENTES i FERRER y Dra. MARÍA TERESA GALÁN PUCHADES, ambos Profesores Titulares del Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de València, por la presente:

CERTIFICAN: que Doña ÁNGELA LILIA DEBENEDETTI LÓPEZ ha realizado íntegramente la Tesis Doctoral titulada “Aplicación del binomio *Apodemus sylvaticus*/helminto como bioindicador de la regeneración del Parc Natural de la Serra Calderona (Comunitat Valenciana), veintidós años después de un incendio”, en el Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia de la Universitat de València, con el fin de optar al grado de Doctor en Farmacia.

Y para que así conste a los efectos oportunos, firman la presente en València a 24 de septiembre de 2015.

Fdo.: Dr. Màrius Vicent Fuentes i Ferrer

Fdo.: Dra. María Teresa Galán Puchades

DEBENEDETTI (A.L.), 2015. Aplicación del binomio *Apodemus sylvaticus*/helminto como bioindicador de la regeneración del Parc Natural de la Serra Calderona (Comunitat Valenciana), veintidós años después de un incendio. TESIS DOCTORAL (Dir. M.V. FUENTES i FERRER & M.T. GALÁN PUCHADES), FACULTAT DE FARMÀCIA, UNIVERSITAT DE VALÈNCIA, 435 pp.

El estudio del binomio *Apodemus sylvaticus*/helminto ha sido propuesto como un bioindicador del proceso de regeneración postincendio en ecosistemas mediterráneos. El presente trabajo ofrece nuevos resultados que avalan su validación en el Parc Natural de la Serra Calderona (Comunitat Valenciana, España), la cual sufrió un devastador incendio forestal en 1992. Durante 21 años (desde el 2º al 22º año postincendio) se ha estudiado la dinámica poblacional de los micromamíferos de este ecosistema y la evolución de la comunidad helmintiana del ratón de campo (*A. sylvaticus*). Se analizaron helmintológicamente 1.078 ratones, 798 procedentes de áreas postincendio (PI) y 280 de áreas testimonio (T) no quemadas. Se detectaron un total de 18 especies helmintianas (1 Trematoda: *Brachylaima* spp.; 8 Cestoda: *Taenia parva* larvae, *T. martis* larvae, *Mesocestoides* spp. larvae, *Pseudocatenotaenia matovi*, *Skrjabinotaenia lobata*, Catenotaeniidae Gen. spp., *Gallegoides arfaai*, *Hymenolepis straminea*; 9 Nematoda: *Trichuris muris*, *Eucoleus bacillatus*, *Aonchotheca annulosa*, *Heligmosomoides polygyrus*, *Syphacia stroma*, *S. frederici*, *Aspiculuris tetraptera*, *Mastophorus muris*, Nematoda Gen. spp. larvae), las cuales fueron estudiadas morfológica y ecológicamente. La influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre la prevalencia, la abundancia y la biodiversidad fue asimismo analizada. La prevalencia global y la abundancia media fueron significativamente mayores en el área quemada (PI = 87,97%, 87,39 helmintos/hospedador; T = 78,93%, 39,69 helmintos/hospedador), y los helmintos FES, transmitidos por un estadio de vida libre, fueron el grupo dominante. La edad fue siempre influyente en la parasitación, aunque en el área PI se observó un mayor número de fuentes de variación extrínseca, lo que sugiere una mayor susceptibilidad del ecosistema ante las perturbaciones externas. A pesar de las diferencias entre ambas áreas, la creciente similitud en la dinámica del sistema *A. sylvaticus*/comunidad helmintiana con el paso de los años puede interpretarse como signo de recuperación. Estos resultados permiten determinar varios marcadores biológicos derivados de los cambios epidemiológicos sufridos por la helmintofauna del ratón de campo en el Parc Natural de la Serra Calderona, cuya aplicación podría extrapolarse a otros ecosistemas de tipo mediterráneo.

PALABRAS CLAVES: *Apodemus sylvaticus*, ratón de campo, micromamíferos, helminto, poblaciones helmintianas componentes, comunidad helmintiana, factores intrínsecos, factores extrínsecos, Parc Natural de la Serra Calderona, Comunitat Valenciana, ecosistemas mediterráneos, incendio forestal, bioindicador, regeneración postincendio

DEBENEDETTI (A.L.), 2015. Application of the binomial *Apodemus sylvaticus*/helminth as a biological tag of the regeneration of Serra Calderona Natural Park (Valencian Community) twenty-two years after a wildfire. DOCTORAL THESIS (Directors M.V. FUENTES i FERRER & M.T. GALÁN PUCHADES), FACULTAT DE FARMÀCIA, UNIVERSITAT DE VALÈNCIA, 435 pp.

The study of the binomial *Apodemus sylvaticus*/helminth has been proposed as a biological tag of the post-fire regeneration process in Mediterranean ecosystems. The present work provides new results that support its validation in the Serra Calderona Natural Park (Valencian Community, Spain), which suffered a devastating wildfire in 1992. The population dynamics of the small mammals belonging to this area and the evolution of the helminth community of the wood mouse (*A. sylvaticus*) have been studied for 21 years (from the 2nd to the 22nd post-fire year). A total of 1,078 wood mice were helminthologically analysed, 798 belonging to a post-fire (PF) area, and 280 belonging to a control (T) area. A total of 18 helminth species was detected (1 Trematoda: *Brachylaima* spp.; 8 Cestoda: *Taenia parva* larvae, *T. martis* larvae, *Mesocestoides* spp. larvae, *Pseudocatenotaenia matovi*, *Skrjabinotaenia lobata*, Catenotaeniidae Gen. spp., *Gallegoides arfaai*, *Hymenolepis straminea*; 9 Nematoda: *Trichuris muris*, *Eucoleus bacillatus*, *Aonchotheca annulosa*, *Heligmosomoides polygyrus*, *Syphacia stroma*, *S. frederici*, *Aspicularis tetraptera*, *Mastophorus muris*, Nematoda Gen. spp. larvae), which were morphologically and ecologically studied. Moreover, the influence of intrinsic and extrinsic factors on the prevalence, abundance and biodiversity was analysed. The global prevalence and the mean abundance were significantly higher in the burned area (PF = 87,97%, 87,39 helminths/host; T = 78,93%, 39,69 helminths/host), and FES helminths, transmitted by a free-environmental stage, were the dominant group. Parasitism was always influenced by the host age, although in the PF area there was a greater number of extrinsic sources of variation, suggesting a greater susceptibility of the ecosystem to external changes. Despite the difference between both areas, the increasing similarity in the dynamics of the system *A. sylvaticus*/helminth community is a sign of recovery along the course of time. These results enable the determination of a number of biological tags based on the epidemiological changes of the helminth community of the wood mouse in Serra Calderona Natural Park, and can be extrapolated to other burned Mediterranean ecosystems.

KEY WORDS: *Apodemus sylvaticus*, wood mouse, small mammals, helminth, component helminth populations, helminth community, intrinsic factors, extrinsic factors, Serra Calderona Natural Park, Valencian Community, Mediterranean ecosystem, wildfire, biological tag, post-fire regeneration

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	17
<hr/>	
PREFACIO: Objetivos y Estructura de la tesis	23
<hr/>	
1. OBJETIVOS DE LA TESIS	27
2. ESTRUCTURA DE LA TESIS	30
CAPÍTULO I: Antecedentes	33
<hr/>	
1.1. EL PARASITISMO Y SU LUGAR EN LA NATURALEZA	35
1.2. MACROPARÁSITOS Y MICROMAMÍFEROS	39
1.3. BIOINDICADORES: DEFINICIÓN E IMPORTANCIA	43
1.4. RESISTENCIA A LOS AMBIENTES PERTURBADOS	49
1.5. EL FUEGO COMO FENÓMENO PERTURBADOR	53
CAPÍTULO II: Material y Métodos	59
<hr/>	
2.1. MATERIAL	61
2.1.1. Área de estudio: el Parc Natural de la Serra Calderona	61
2.1.1.1. Caracterización general	61
2.1.1.2. El incendio de 1992	66
2.1.1.3. Enclaves prospectados	67
2.1.2. Material de estudio: el ratón de campo	73
2.1.2.1. Descripción morfológica	73
2.1.2.2. Distribución geográfica	76
2.1.2.3. Biología y ecología	77
2.1.2.4. Relación con otros organismos	81

2.2. MÉTODOS	84
2.2.1. Técnicas de campo	84
2.2.2. Técnicas de laboratorio	90
2.2.2.1. Toma de datos de los hospedadores	90
2.2.2.2. Disección de los hospedadores y extracción de los helmintos	91
2.2.2.3. Técnicas helmintológicas	92
2.2.3. Descripción de los factores intrínsecos y extrínsecos	96
2.2.3.1. Factores intrínsecos	96
2.2.3.2. Factores extrínsecos	100
2.2.4. Técnicas estadísticas	102
2.2.4.1. Caracterización de la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	102
2.2.4.2. Análisis de la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos	114
CAPÍTULO III: Los pequeños mamíferos de la Serra Calderona	117
3.1. LA COMUNIDAD DE MICROMAMÍFEROS	119
3.1.1. Composición de la comunidad de micromamíferos	119
3.1.1.1. Comunidad de micromamíferos en el área postincendio	120
3.1.1.2. Comunidad de micromamíferos en el área testimonio	120
3.1.1.3. Comunidad de las áreas postincendio y testimonio	121
3.1.2. Evolución anual de la dinámica poblacional de los micromamíferos	123
3.1.2.1. <i>Apodemus sylvaticus</i>	123
3.1.2.2. <i>Mus spretus</i>	124
3.1.2.3. <i>Crocidura russula</i>	125
3.2. DISCUSIÓN DEL ESTUDIO MASTOZOOLÓGICO	129
3.2.1. <i>Apodemus sylvaticus</i> : un pionero recolonizador	129
3.2.2. La sucesión ecológica y su relación con los micromamíferos	130

CAPÍTULO IV: La comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i> en la Serra Calderona	137
<hr/>	
4.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE <i>Apodemus sylvaticus</i>: ENCUADRE SISTEMÁTICO Y BIOECOLÓGICO	139
4.1.1. Phylum Plathelmyntes	144
4.1.1.1. Clase Trematoda	144
4.1.1.2. Clase Cestoda	150
4.1.2. Phylum Nematoda	178
4.1.2.1. Clase Adenophorea	178
4.1.2.2. Clase Secernentea	193
4.2. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE <i>Apodemus sylvaticus</i>	217
4.2.1. La comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i> en el Parc Natural de la Serra Calderona	219
4.2.1.1. La comunidad helmintiana del total de la población	219
4.2.1.2. La comunidad helmintiana según el sexo del hospedador	225
4.2.1.3. La comunidad helmintiana según la edad del hospedador	228
4.2.2. La comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i> en el área postincendio	233
4.2.2.1. La comunidad helmintiana del total de la población	233
4.2.2.2. La comunidad helmintiana según el sexo del hospedador	238
4.2.2.3. La comunidad helmintiana según la edad del hospedador	241
4.2.3. La comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i> en el área testimonio	245
4.2.3.1. La comunidad helmintiana del total de la población	245
4.2.3.2. La comunidad helmintiana según el sexo del hospedador	251
4.2.3.3. La comunidad helmintiana según la edad del hospedador	254
4.2.4. Análisis comparativo de ambas áreas	258
4.3. DISCUSIÓN: LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE <i>Apodemus sylvaticus</i> EN LA SERRA CALDERONA	265
4.3.1. Análisis del total de la población	265
4.3.2. Análisis comparativo de las áreas postincendio y testimonio	277

CAPÍTULO V: El binomio <i>Apodemus sylvaticus</i>/helminto en la Serra Calderona	291
<hr/>	
5.1. EVOLUCIÓN POSTINCENDIO DEL BINOMIO <i>Apodemus sylvaticus</i>/HELMINTO EN EL PARC NATURAL DE LA SERRA CALDERONA	293
5.1.1. Evolución de la comunidad helmintiana	294
5.1.1.1. Según la comunidad helmintiana en su conjunto	294
5.1.1.2. Según la naturaleza bioecológica de los helmintos	297
5.1.2. Evolución de las especies componentes	301
5.2. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE EL BINOMIO <i>Apodemus sylvaticus</i>/HELMINTO EN LA SERRA CALDERONA	311
5.2.1. Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	313
5.2.1.1. Influencia del porcentaje de captura sobre la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	313
5.2.1.2. Influencia del tipo de enclave, el año y el período de captura, la edad y el sexo del hospedador sobre la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	314
5.2.2. Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre las especies componentes de la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	319
5.2.2.1. Influencia del porcentaje de captura sobre las especies componentes de la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	319
5.2.2.2. Influencia del tipo de enclave, el año y el período de captura, la edad y el sexo del hospedador sobre las especies componentes de la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	320
5.3. DISCUSIÓN: EVOLUCIÓN POSTINCENDIO E INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE EL BINOMIO <i>Apodemus sylvaticus</i>/HELMINTO EN LA SERRA CALDERONA	333
5.3.1. Evolución de la comunidad helmintiana	333
5.3.2. Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre la evolución de la comunidad helmintiana de <i>Apodemus sylvaticus</i>	341
5.3.3. Evolución de las poblaciones helmintianas	347
5.3.4. Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre las poblaciones helmintianas de <i>Apodemus sylvaticus</i>	358

CAPÍTULO VI: Resumen y Conclusiones	365
<hr/>	
6.1. RESUMEN	365
6.2. CONCLUSIONES	373
BIBLIOGRAFÍA	377
<hr/>	
ANEXO I	423
<hr/>	
ANEXO II	429
<hr/>	

Agradecimientos



Es difícil sintetizar en un espacio tan pequeño todo lo que ha supuesto la presente tesis doctoral. No hablo solamente de las numerosas horas de trabajo de campo y laboratorio, las cuales para mí nunca serán demasiadas, sino de las muchas manos que duramente han trabajado en la Serra Calderona desde el año 1994. Lo que en su día fue una de las mayores catástrofes ecológicas de la historia de la Comunidad Valenciana resultó ser el nacimiento de lo que es hoy un gran proyecto del cual yo tuve el privilegio de formar parte en su última etapa. Antes de dar comienzo al desarrollo de la tesis, quisiera recordar a todas aquellas personas que me han acompañado durante estos años, compartiendo conmigo sus venturas y desventuras.

En primer lugar, quiero mostrar mi más sincero agradecimiento a mis directores, al Dr. Màrius Vicent Fuentes i Ferrer y a la Dra. María Teresa Galán Puchades, ambos Profesores Titulares del Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de València, por aceptar la dirección de esta tesis y depositar en mí la confianza para llevarla a cabo. A Màrius, *moltíssimes gràcies* por, sencillamente, todo lo que has hecho por mí. Me concediste tu tiempo, en el plano académico pero sobre todo en el personal. Me enseñaste a dar lo mejor de mí misma en todo aquello que emprendiera, a asumir responsabilidades y a desarrollar mi propia autonomía. Gracias, también, por enseñarme los tesoros escondidos de la Serra Calderona y dejarme entrar en tu mundo aquella tarde de invierno en la que el Gordo nos deleitaba con sus secretos. Gracias por hacerme conocedora de tus historias, por hacerme sentir tan importante para el equipo y por dejarme ser una auténtica Ratolinera de la Serra. A Maite, quiero agradecerle las valiosas enseñanzas y divertidas anécdotas que me ha regalado. Tu fuerza y actitud ante la vida siempre me han resultado fascinantes, inspirándome a querer ser mejor investigadora y a afrontar los problemas con inteligencia y humor.

Quiero mostrar mi mayor admiración hacia todas aquellas personas que han contribuido con la realización de este proyecto desde sus comienzos y a lo largo del mismo, y sin cuya aportación nada de lo aquí presentado habría podido llevarse a cabo. Me refiero en particular a la Dra. Ana María Cerezuela, a D. Antonio Ridaura, a Abel y a la Dra. Sandra Sainz Elípe, a quienes no tuve oportunidad de conocer personalmente pero cuyo espíritu permanecía en el departamento y salía a relucir constantemente. Mención aparte merece otra gran integrante de este grupo de trabajo, la Dra. Sandra Sáez Durán, excelente compañera y todavía mejor persona, quien me abrió las puertas de su casa y su corazón, y con quien he tenido el gusto de pasar maravillosos momentos a lo largo de estos años. Debe señalarse, además, que la realización de este proyecto ha sido posible gracias a la autorización concedida por la Consellería con responsabilidad en materia de medio ambiente de la Generalitat Valenciana, además de contar con la colaboración de la Oficina del Parc Natural de la Serra Calderona.

En cuanto a ayudas de carácter económico, desgraciadamente durante mi etapa experimental no tuvimos la oportunidad de contar con ningún tipo de financiación que ayudase a sacar adelante mi doctorado, el cual ha sido sufragado únicamente por mi ilusión, mi fuerza de voluntad, el inquebrantable apoyo de mis padres y la constante motivación y cariño de mis directores. No obstante, en años anteriores sí fue posible contar con la financiación de los Proyectos de Investigación aquí nombrados:

- Proyectos PB87-0135 y PB92-0517-C02-01, del Ministerio de Educación y Ciencia.
- Proyecto CPE/073 de la Institució Valenciana d' Estudis i Investigació.
- Proyectos BOS 2000-0570-C02-02 y CGL2007-61173/BOS, del Ministerio de Ciencia y Tecnología.
- Proyecto GV05/001 de la Conselleria d' Empresa, Universitat i Ciència de la Generalitat Valenciana.
- Proyectos UV97-2216 y UV-AE 20060233 de la Universitat de València.
- Beca para Estudios de Posgrado de la Fundación Obra Social La Caixa, concedida a la Dra. Sandra Sainz Elípe.

Es menester dedicar unas palabras a todos los profesores del Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de València, con los que compartí numerosas horas tanto dentro de las aulas como fuera de ellas. Mi más cordial agradecimiento a los Catedráticos Dr. Santiago Mas Coma y Dra. María Dolores BARGUES Castelló; a los Profesores Titulares Dr. José Guillermo Esteban, Dra. Adela Valero Aleixandre, Dr. Rafael Toledo Navarro y Dra. Carla Muñoz Antolí Candela.

Deseo dedicar un agradecimiento especial al Dr. Antonio Marcilla Díaz, por el afecto y confianza que siempre me ha demostrado, así como a la Dra. María Trelis Villanueva, profesora Contratada Doctor, por todo el tiempo, atención y cariño altruista que me regalaba cada día, algo que ha supuesto, aunque ella no lo sepa, uno de los pilares más importantes de mi estancia en València.

A continuación quisiera recordar a los compañeros que me han acompañado durante el transcurso de esta aventura. Mis primeras palabras van dirigidas al Dr. Ignacio Pérez, o como yo solía llamarle, mi compañero de mayor experiencia. Gracias por tu paciencia y por haber sido capaz de soportar mis extravagantes ideas. Las siguientes en ser nombradas se merecen un galardón mucho mayor que el de simples compañeras de laboratorio. Fueron, son y seguirán siendo unas verdaderas amigas, quienes me brindaban ese sorbo de aire fresco con el que enfrentarse a la fatiga de la rutina. Gracias por hacerme saber que podía contar con vosotras para todo aquello que necesitara, por vuestras palabras de apoyo y sobre todo por haber sabido entender mi particular forma de ser. Especialmente quiero nombrar a la Dra. Alba Cortés y a las casi Dras. Alicia Galiano y María José Irisarri, quienes me acogieron (y me mimaron) desde el primer día en que puse mis pies en el laboratorio. Y gracias, por supuesto, a Lucía Mateo, a Vivian Chagas, a Carla Quesada y a Eva Pérez, con las que también he compartido magníficas anécdotas dentro y fuera del laboratorio. A todas ellas les deseo lo mejor en todo aquello que emprendan.

Asimismo, quisiera dedicar unas líneas a otro grupo de expertos, también capitaneado por Màrius, junto a los que tuve el placer de conocer los secretos mejor guardados de los Anisakis. En primer lugar, quiero expresar mi gratitud a la Dra. Elena Madrid, quien me ha transmitido tantos conocimientos y me ha hecho sentir integrada en todos sus proyectos. Admiro tu perseverancia y la fuerza de voluntad que inviertes en cada hazaña, de la que espero

se me haya pegado al menos un poquito. A Fran Machacajureles, gracias por aquellas jornadas de disección y recuento de larvas de anisákidos al ritmo nostálgico de M80 Radio. Ni te imaginas cuántas veces he echado de menos tu perpetuo y envidiable buen humor. Otras personitas a las que no puedo dejar de nombrar son las graduadas Laia Vallivana, Marta Baquedano y Sandra Hernández, cuya presencia llenaba de alegría y energía positiva cada rincón del laboratorio, además de ayudarme a seguir aprendiendo y mejorando. Y por último, pero no por ello menos importante, gracias a Ana María Bolívar, con quien tuve el gusto de embarcarme en la aventura de la biología molecular. Gracias por las horas que invertiste en mí persona, por la confianza que me hiciste ganar y por haber despertado en mí el gusanillo (nunca mejor dicho) de las PCRs. Lo que los Anisakis han unido que no lo separen el tiempo ni la distancia.

Continuando con mis compañeros, quiero mostrar mi agradecimiento al Dr. Messaoud Khoubbane, cuyo espíritu y constancia son un auténtico ejemplo a seguir, por no hablar de las enseñanzas que logró transmitirme en las cortas conversaciones que podíamos permitirnos en el devenir del día. Al Dr. Patricio Artigas, gracias por ese derroche de buen humor y su ayuda incondicional, y a la doctoranda Raquel Peixoto le agradezco las risas que nos regaló en tantas ocasiones.

También quisiera nombrar a unas cuantas personas que forman parte de esta pequeña gran familia del Departament de Parasitologia. Gracias al bueno de Clemente Bañuls y a M^a Carmen Pardo, siempre dispuestos a resolver nuestros problemas; a Araceli Terrones, el pilar maestro que mantiene en pie aquellos laboratorios; y gracias a las inseparables Clara y Marina, quienes sólo te ofrecían su mejor sonrisa.

Y con particular interés, deseo dedicar unas líneas al Máster en Enfermedades Parasitarias Tropicales, el cual marcó el pistoletazo de salida en esta carrera e hizo entrar en mi vida a algunas personas que nunca desaparecerán de ella. A Fernando, gracias por contagiarme tu optimismo y cabezonería, por todos aquellos bichitos que me traías y que hoy guardo como oro en paño, y gracias, sencillamente, por tu respaldo. A Irene y Lissette, gracias por las risas y la complicidad. Aunque nuestros caminos hayan seguido rutas diferentes, siempre formaremos el complejo de las *Entamoeba genialis*.

No podría dar por terminada esta lista sin nombrar a aquéllos que, a pesar de no haber contribuido de forma directa con este trabajo, han supuesto para mí un gran apoyo para alcanzar mis objetivos. A Mr. Mark Campbell y a todos mis compañeros del grupo de FCE y CAE de la academia Speak English de Burjassot, gracias por amenizar las noches de los lunes y miércoles, convirtiendo cada clase de inglés en una interactiva terapia de grupo.

A unos cuantos miles de kilómetros, mi camarad Dany velaba por mi bienestar, al igual que hizo durante nuestros arduos años de carrera en Vigo. Gracias por tu escudo y por tu espada, y por no dejar nunca que entrara sola en batalla.

También desde la distancia conté con el apoyo acérrimo de Gloria, Jesu y Nacho, quienes siguieron en riguroso directo cada una de mis andanzas. Gracias por los buenos consejos que siempre me ofrecéis y vuestra constante preocupación, por vuestro cariño y por hacerme saber que puedo contar con vosotros para lo que haga falta.

Al Dr. Raúl Iglesias, mano ejecutora del empujoncito que me hizo embarcarme en esta aventura, quiero agradecerle su constante motivación, el que me abriera de par en par las puertas de su laboratorio y que fuera el muro de mis lamentaciones durante estos años. Gracias por inculcarme que la perseverancia es la llave de la victoria.

A mis padres les debo mucho más de lo que aquí puedo transcribir. Les debo su apoyo incondicional, el que no hayan dudado ni un solo momento de mis capacidades y las innumerables horas, historias escabrosas y fotografías de parásitos que tantas veces han tenido que soportar. A Carlos, gracias por respetar y tratar de entender cada una de mis decisiones. A Cuquí, gracias por ser mi mayor fan y por manejar cada uno de mis altibajos con virtuosa psicología. Ni tu musofobia ha hecho que soltaras mi mano en esta larga y difícil travesía. A ambos os debo mi éxito y el afán por llegar más lejos.

Y, finalmente, quiero darle las gracias a Gusu. Gracias por permanecer a mi lado, a pesar de los miles de kilómetros que se interponían entre nosotros, por haber celebrado conmigo los buenos momentos pero, sobre todo, por estar junto a mí en los malos, en los que realmente hace falta, y en los que sólo tú conseguías arrancarme la sonrisa. Gracias por esforzarte en hacerme creer que hay algo especial en mí y alentarme cada día a luchar por mis sueños.

Prefacio



Objetivos y Estructura de la tesis



PREFACIO

El fuego ha formado parte de los ecosistemas mediterráneos mucho antes de la presencia del ser humano sobre la faz de la Tierra (Naveh, 1975), si bien su mano y los cambios del uso del suelo sucedidos en los milenios posteriores han contribuido a que los incendios sean hoy considerados uno de los fenómenos más recurrentes y preocupantes del monte mediterráneo (Pausas, 2004). El porqué de esta recurrencia se encuentra en las características del propio ecosistema: la gran cantidad de biomasa de remarcable continuidad espacial que lo constituye facilita la propagación de las llamas, además de coincidir la época de mayor sequía con la más calurosa, haciendo que la biomasa vegetal esté muy seca y que arda con rapidez. Aunque desde un punto de vista evolutivo el fuego se estudie como un factor ecológico propio del ecosistema (Bodí et al., 2012), favoreciéndose la adquisición de estrategias que permiten su regeneración, la realidad es que en muchos casos el impacto sobrepasa la capacidad de regeneración del mismo. La recuperación de un territorio que ha sufrido el efecto del fuego es un proceso complicado, dada la incapacidad de muchas especies de animales y plantas de adaptarse de forma inmediata al biotopo tras el paso de las llamas. Considerando, por tanto, los graves efectos directos e indirectos que puede generar un incendio sobre un ecosistema en términos de degradación ambiental y pérdida de biodiversidad, resulta indispensable desarrollar una técnica adecuada que nos permita estudiar a fondo el efecto del fuego como un fenómeno perturbador y sus efectos sobre los ecosistemas.

Los marcadores biológicos suponen una herramienta de creciente interés en el campo de la ecología, entendiendo como tal a un organismo (u organismos) o

proceso biológico que informa de la calidad del medio ambiente y de su evolución a lo largo del tiempo (Saulović et al., 2007). Dentro de los biomarcadores más utilizados, los pequeños mamíferos gozan de gran popularidad, ya que, en general, son buenos indicadores de los cambios en los ecosistemas respecto a la productividad, y responden fielmente al grado de alteración y/o recuperación de los bosques (Bombí et al., 2002). Sin embargo, son sus helmintos parásitos, una parte fundamental de la ecología de los roedores, los que reclaman la mayor parte de la atención en el presente trabajo. Los parásitos de roedores, y especialmente los helmintos, han sido frecuentemente estudiados en todo el planeta, siendo reflejo de la increíble diversidad biológica que presentan este tipo de organismos (Chowdhury & Aguirre, 2001). Su presencia, determinada por un gran número de factores intrínsecos y extrínsecos al propio hospedador que los alberga, ha sido evidenciada como un aspecto de gran valor ecológico, capaz de informar acerca de la biología de las poblaciones, la zoogeografía, los mecanismos inmunitarios o incluso la historia evolutiva de los hospedadores (Kataranovski et al., 2008). A través del parasitismo se establece una interacción simbiótica entre sus miembros. Toda perturbación externa sufrida por un hospedador afectará a la red de parásitos que colonizan su organismo, no sólo por el efecto directo que suponen los cambios en su microhábitat, sino por las posibles alteraciones del medio externo que podrían imposibilitar la continuación del ciclo en aquellos parásitos que tengan un estadio de desarrollo de vida libre, o bien que necesiten la participación de un segundo o tercer hospedador intermediario para su cierre. Los incendios forestales no son una excepción, y los efectos generados por el fuego alcanzan todos los niveles del ecosistema incluyendo, indudablemente, el nicho ecológico de los parásitos.

La utilización de los helmintos parásitos de pequeños roedores como bioindicadores de regeneración postincendio cuenta hoy con numerosos estudios que ratifican su eficacia (Galán-Puchades et al., 1990, 1992, 1993, 1996, 1999; Feliu

et al., 1993; Galán-Puchades & Fuentes, 1996; Fuentes et al., 1998, 2007a, 2009, 2010; Cerezuela, 2000; Sainz-Elipe et al., 2007; Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015), si bien es necesario continuar estas investigaciones con el fin de validar un indicador biológico de fácil monitorización, rápida interpretación y extrapolable a otros ecosistemas de similar naturaleza. Considerando el elevado grado de perturbación que infringen los incendios forestales en los bosques mediterráneos, la validación de un biomarcador aplicable a este tipo de ecosistemas contribuiría a entender las repercusiones ecológicas que ejerce el fuego sobre el sustrato, la fauna y la vegetación.

1. OBJETIVOS DE LA TESIS

El presente trabajo se enmarca dentro de un proyecto multidisciplinar titulado “Procesos de Recuperación de Ecosistemas Perturbados por el Fuego a través del modelo Helmintos/Micromamíferos”, cuyo objetivo principal es la validación del binomio *Apodemus sylvaticus*/helminto como un potencial bioindicador del proceso de regeneración postincendio de un ecosistema mediterráneo. La validación de este marcador biológico es fruto de una larga trayectoria de estudios iniciados por el grupo de investigación Parasites and Fire (PAF), del Departament de Biologia Cel·lular i Parasitologia de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de València, en el Parc Natural de la Serra Calderona, un paraje natural situado en la Comunitat Valenciana (España) que sufrió un devastador incendio en el verano de 1992. Los resultados de este proyecto pueden ser consultados en, entre otras, las siguientes publicaciones científicas: Galán-Puchades & Fuentes (1996) y Fuentes et al. (1998, 2007a, 2007b, 2009, 2010), así como en las tesis doctorales: Cerezuela (2000), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015).

De forma paralela, esta investigación realiza el estudio mastozoológico de la población de micromamíferos del Parc Natural de la Serra Calderona, haciendo especial hincapié en el proceso de recolonización del roedor *A. sylvaticus*, principal pionero en áreas perturbadas.

De los helmintos detectados en su análisis parasitológico, se expone su adecuada caracterización morfológica y ecológica, corroborando importantes aspectos acerca de la biología de estos organismos.

Parásito y hospedador también son estudiados en su conjunto, analizando su dinámica y su posible relación con el proceso de regeneración. Para ello, se estudia su evolución de forma sincrónica en áreas afectadas por el fuego y en un área control no quemada, con el propósito de hallar diferencias en cuanto a su estructura, composición y/o patrones de transmisión. Las diferencias existentes entre la comunidad de helmintos de cada área permitirían validar el binomio hospedador/helmintofauna como un potencial bioindicador de la recuperación del ecosistema. Asimismo, se pretende analizar el grado de influencia que diferentes factores intrínsecos y extrínsecos puedan ejercer sobre la riqueza y diversidad de la helmintofauna, con el fin de conocer cuáles tienen un efecto más significativo.

En último término, se pretende realizar el análisis final del proceso completo de regeneración del Parc Natural de la Serra Calderona, referenciando los nuevos resultados con lo anteriormente descrito y corroborar así el papel bioindicador de este modelo en este ecosistema, proponiéndose su aplicación en otros enclaves de bosque mediterráneo.

Así pues, los objetivos planteados en el presente trabajo se enuncian a continuación.

❖ **OBJETIVO GENERAL**

- Validación del binomio *A. sylvaticus*/helminto como un bioindicador de regeneración postincendio en el Parc Natural de la Serra Calderona, en base a los datos recogidos desde el segundo al vigesimosegundo año postincendio.

❖ **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Estudio de la dinámica poblacional y de la recolonización postincendio de las poblaciones de pequeños mamíferos presentes en el Parc Natural de la Serra Calderona;
- Caracterización morfológica y bioecológica de la comunidad helmintiana del ratón de campo en el Parc Natural de la Serra Calderona;
- Análisis ecológico de la comunidad helmintiana del ratón de campo en su conjunto y en función de su naturaleza bioecológica;
- Análisis ecológico de las poblaciones helmintianas componentes del ratón de campo sobre el total de la población hospedadora y en función del sexo y la edad del hospedador;
- Análisis de la evolución anual de la comunidad helmintiana del ratón de campo, durante el período comprendido entre el decimonoveno y el vigesimosegundo año postincendio;
- Análisis de la evolución anual de las especies componentes de la comunidad helmintiana del ratón de campo, durante el período comprendido entre el decimonoveno y el vigesimosegundo año postincendio;
- Análisis de la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre la evolución de la comunidad helmintiana y de las especies componentes;
- Análisis global de la evolución de la comunidad helmintiana y de las especies componentes durante el período de veintiún años de estudio.

2. ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis doctoral consta, además de este *Prefacio*, de seis capítulos. El capítulo primero, titulado *Antecedentes*, introduce el parasitismo y sus implicaciones ecológicas, incluyendo además la definición de algunos términos importantes que serán empleados en reiteradas ocasiones a lo largo del escrito. Se incide, en particular, en entender el concepto de bioindicador y en su aplicación como marcador de la perturbación, justificando la elección de los helmintos del ratón de campo como potenciales bioindicadores de regeneración postincendio en un ecosistema mediterráneo.

El segundo capítulo, denominado *Material y Métodos*, recoge la completa descripción del área de estudio y el material analizado, además de una explicación detallada de las técnicas de campo, helmintológicas y estadísticas empleadas para llevar a cabo el presente estudio.

El tercer capítulo se destina al estudio de los pequeños mamíferos del Parc Natural de la Serra Calderona, aportando detalles acerca de la estructura de la comunidad de micromamíferos de las áreas de estudio, además de analizar los cambios en la dinámica poblacional de los mismos.

Con el capítulo cuarto se inicia el exhaustivo análisis de la comunidad helmintiana del ratón de campo de la Serra Calderona. En un primer subcapítulo, se ofrece el encuadre sistemático y bioecológico de las especies helmintianas identificadas en el ratón de campo, aportando, en la medida de lo posible, todos los detalles trascendentes referentes a su morfología y su ciclo biológico. En el siguiente subcapítulo se presenta la caracterización de la comunidad helmintiana, centrándose en los resultados helmintológicos cualitativos, cuantitativos y bioecológicos de las especies integrantes de la comunidad. Este análisis se realiza,

en primer lugar, en el conjunto de la población hospedadora de *A. sylvaticus* de la Serra Calderona, y a continuación diferenciando entre las poblaciones de ambas áreas con el objetivo de detectar posibles diferencias entre los parámetros ecológicos que caracterizan a las poblaciones helmintianas de cada una.

El capítulo quinto pretende estudiar el binomio *A. sylvaticus*/helminto y su evolución en el Parc Natural de la Serra Calderona a lo largo del proceso de regeneración postincendio. Dicho estudio se realiza sobre la comunidad en su conjunto, además de analizar la evolución de las especies componentes. Asimismo, se estudia la posible influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre los distintos parámetros de la comunidad y sus especies componentes, determinando las fuentes de variación y la magnitud con que éstas están actuando sobre cada uno de los ecosistemas.

Bajo el título de *Resumen y Conclusiones*, en el capítulo sexto se recoge una breve exposición de los principales resultados obtenidos así como las conclusiones extraídas de su análisis.

En el capítulo de *Bibliografía* se enumeran las referencias utilizadas para la elaboración de esta tesis doctoral. Por último, se presentan dos *Anexos*: el primero de ellos incluye algunos datos referenciados pero no incluidos en el curso de la memoria, concretamente la relación de micromamíferos capturados en los enclaves de estudio desde el decimonoveno al vigesimosegundo año postincendio; en el segundo anexo, se presenta una publicación científica derivada del trabajo aquí realizado: Debenedetti et al. (2014).

Capítulo I



Antecedentes



1. ANTECEDENTES

1.1. EL PARASITISMO Y SU LUGAR EN LA NATURALEZA

De forma tradicional, y visto desde un punto de vista excesivamente antropocéntrico, el parasitismo ha sido definido como una asociación interespecífica negativa, en la que una *especie parásita* se ve beneficiada en detrimento de la calidad de vida de otra que es denominada, de forma muy apropiada, *especie hospedadora*. Sin embargo, esta definición no puede ser aplicada en sentido estricto a la realidad de los ecosistemas, ya que si se adopta una perspectiva ecológica con el fin de encontrar el lugar del parasitismo dentro de un sistema natural aparece una realidad muy diferente.

Sería difícil, por no decir imposible, aportar una definición que abarque el concepto absoluto del *parasitismo*. Como resaltan Bush et al. (2001), de preguntar a diez científicos cuál es la definición más acertada para este término, lo más probable es que se obtuvieran diez respuestas diferentes. Fisiológicamente hablando, es un hecho innegable que algunos parásitos han desarrollado mecanismos expoliadores de gran patogenicidad capaces de generar elevados niveles de morbilidad y/o mortalidad en sus hospedadores. Sin embargo, si esta asociación interespecífica se ha seleccionado a lo largo del proceso evolutivo de las millones de especies que han habitado la Tierra y se sigue manteniendo es porque debe aportar importantes ventajas en términos de eficacia biológica. El parásito encuentra en su hospedador tres claros beneficios: hábitat, movilidad y energía (Combes, 2001), para lo cual deben establecer una relación interespecífica simbiótica (**Figura 1.1.**). Ahora bien, considerando que el parasitismo es la forma de vida más común entre los organismos que habitan este planeta (Poulin & Morand, 2000; Lafferty et al., 2008),

debe existir algún tipo de connotación positiva también para su hospedador, connotación que sin duda ve reflejadas sus repercusiones a nivel del ecosistema.

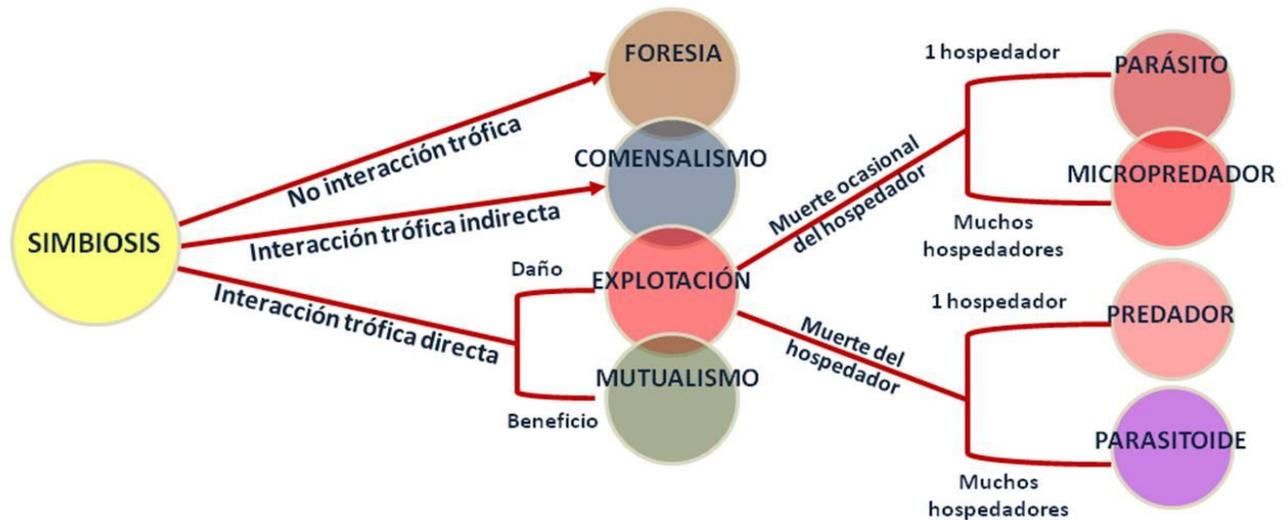


Figura 1.1. Un intento de encontrar el “lugar del parasitismo” en el marco de las relaciones interespecíficas simbióticas dentro del ecosistema. Modificado de Bush et al. (2001).

La importancia del parasitismo en la naturaleza ha sido un tema de creciente interés a lo largo de los últimos años, siendo numerosos los trabajos que tratan de desentrañar los mecanismos ecológicos que lo han perfeccionado. Hasta la fecha, la mayoría de los estudios tratan de ilustrar el papel que ejercen los ecto o endoparásitos en la estructuración de las comunidades animales, algo evidenciado por la susceptibilidad diferencial de las especies hospedadoras a la infección y sus consecuencias (Thomas et al., 1998), así como por los diferentes grados de especificidad que algunos parásitos han desarrollado por sus hospedadores. Así, existen desde especies generalistas capaces de parasitar cualquier clase de vertebrado hasta especies altamente específicas que únicamente tienen la capacidad de parasitar una especie particular (Bush et al., 2001).

Ya que hablar de las causas y consecuencias de las relaciones simbióticas requiere el entendimiento de áreas tan dispares como la genética, la filogenia o la ecología evolutiva (Combes, 2001), tratará de sintetizarse en la medida de lo posible cómo situar las interacciones parasitarias en la naturaleza. Una de las definiciones más fascinantes que tratan de encajar el parasitismo en el inabarcable mosaico de la ecología de los ecosistemas naturales es la consideración de los parásitos como auténticos *ingenieros del ecosistema*. Jones et al. (1994) fueron los pioneros en proponer el término *ingeniero* para referirse a los organismos que intervienen en la correcta estructuración del ecosistema, para lo cual modulan de forma directa o indirecta la disponibilidad de recursos para otras especies, cambiando el estado físico de los materiales bióticos o abióticos. Dicha acción da como resultado la modificación, mantenimiento y/o creación de hábitats. En tanto que el efecto de una especie sobre otra puede tener efectos *a priori* negativos (sirva como claro ejemplo la depredación), al observar la acción de estos ingenieros a gran escala y en un período de tiempo suficientemente largo, el resultado final será inevitablemente el incremento de la riqueza de especies de ese hábitat (Jones et al., 1997). Al igual que la depredación, el parasitismo responde de forma fidedigna a este perfil. Basta con pensar, por un momento, en los efectos a nivel de individuo. Existen parásitos capaces de inducir cambios visibles sobre el fenotipo de sus hospedadores, actuando como una estrategia ecológica que garantice el éxito de su ciclo evolutivo. Existen ejemplos evidentes en la naturaleza que claramente suponen un hándicap para quien alberga el parásito, como el desarrollo de malformaciones corporales en el hospedador intermediario que lo hagan más visible y/o susceptible de ser depredado por el definitivo (Goodman & Johnson, 2011; Wesołowska & Wesołowski, 2014). Asimismo, la acción del parásito puede llegar más allá de un mero cambio fenotípico, ejerciendo sobre su hospedador cambios en su comportamiento que tengan como fin último el cierre del ciclo biológico (Levri,

1999; Moore, 2013). Un ejemplo clásico es el del protozoo cosmopolita *Toxoplasma gondii*, cuya capacidad de generar cambios de personalidad ha sido evidenciada incluso en hospedadores humanos (Havlicek et al., 2001). Sin embargo, dejando de lado los puntuales ejemplos macabros que terminan en la inevitable muerte del hospedador, la realidad es que la mayoría de las infecciones parasitarias cursan en la naturaleza de forma subclínica o inaparente a nivel fenotípico, pasando con frecuencia desapercibidas. Este hecho conduce a abandonar esa visión del parásito como el de un sujeto dañino o amenazante y se acerca al de una entidad capaz de modificar su hábitat, esto es el hospedador, con el objetivo de incrementar su eficacia biológica (Bush et al., 2001). Ya sean fenotípicos o comportamentales, tales cambios sobre el hospedador tienen evidentes cambios no sólo sobre el individuo, sino sobre la población y, por consiguiente, al resto de eslabones de la cadena trófica. Ello explica que desde hace décadas se haya especulado acerca del posible rol de los parásitos como un importante factor regulador poblacional de sus hospedadores (Watson, 2013), interviniendo en la conservación del equilibrio constante y dinámico de las poblaciones de muchas comunidades animales y ratificando, por tanto, su denominación como ingenieros del ecosistema. Loreau et al. (2005) proponen, incluso, que los parásitos sean la causa más importante de regulación poblacional en muchas especies en condiciones naturales. De no existir tal factor regulador sobre la población, muchas especies de hospedadores verían incrementado sin control el número de miembros de la población siempre que dispusieran de los recursos necesarios. Lejos de resultar positivo, esto implicaría el decrecimiento notable de la calidad genética global de las poblaciones, ya que los individuos menos aptos y que por un principio de selección natural no deberían transmitir sus genes a la siguiente generación sobrevivirían con mayor facilidad y conservarían estos rasgos genotípicos deletéreos. Este hecho, en casos extremos, podría conducir a la extinción de la especie.

Obviamente, son muchas más las variables que intervienen en la ecuación que define la dinámica poblacional de una especie, siendo difícil decidir (por no decir imposible) si existe alguna más importante que otra. En cualquier caso, no cabe ninguna duda de que el parasitismo debe ser considerado como uno de los mecanismos de selección natural más potentes que existen. La acción letal de los parásitos coadyuva con la de los depredadores, logrando, por un lado, impedir el deterioro de la calidad genética global de la población, y por otro, mantener en equilibrio constante el crecimiento poblacional sin que ello suponga el agotamiento de los recursos, asegurando la perdurabilidad de estas comunidades en el tiempo y el espacio.

1.2. MACROPARÁSITOS Y MICROMAMÍFEROS

En términos generales, los parásitos pueden dividirse en dos grandes grupos: los *microparásitos* y los *macroparásitos*. Estos últimos son metazoos grandes, que incluyen los principales taxones de helmintos endoparásitos y artrópodos ectoparásitos (Hudson et al., 2002). Será en el grupo de los helmintos en el que se centrará la atención de ahora en adelante.

El término *helminto parásito* sirve para denominar, de un modo más científico y menos coloquial, a los tradicionalmente llamados *gusanos parásitos*. Estos organismos forman un amplio grupo no taxonómico de metazoos parásitos en el que se incluyen miles de especies de platelmintos (Phylum Platyhelminthes, abarcando las clases Trematoda, Cestoda y Achantocephala) y nematodos (Phylum Nematoda). Por su parte, el término *helmintofauna* designa a la comunidad de parásitos helmintos que habita en un organismo hospedador. Los helmintos se caracterizan por presentar ciclos biológicos complejos con, normalmente, tiempos más prolongados de generación y que, exceptuando casos o situaciones concretas,

no recurren a la multiplicación directa dentro del hospedador. La vía de diseminación es la formación de huevos, los cuales se forman tras el pertinente proceso de fecundación (en general, autofecundación o fecundación cruzada en el caso de organismos hermafroditas, y cópula y fertilización en organismos dioicos), alcanzando el medio externo por distintas vías dependiendo del microhábitat ocupado por los parásitos adultos. No obstante, este patrón general se ve modificado en función de la especie de helminto y su capacidad para hacer frente a las barreras del hospedador. Las respuestas inmunes desencadenadas por los macroparásitos dependen, fundamentalmente, del número de parásitos que habiten dentro del hospedador. Además, estas respuestas tienden a ser de una relativa corta duración, no siendo habitual la inmunización adquirida tras la infestación inicial. Por ello se considera que las infestaciones por macroparásitos poseen una naturaleza persistente, con hospedadores que sufren continuas reinfestaciones. Esta asunción, sumada al hecho de que la mayor parte de las infestaciones parasitarias cursan de modo subclínico, hace que este fenómeno sea visualizado como algo habitual, olvidando esa visión puramente fisiopatológica y ayudando a entender que el multiparasitismo sea la norma, y no la excepción, en la naturaleza (Bordes & Morand, 2011).

Dejando ahora a un lado la perspectiva del parásito, es momento de centrar la atención en los hospedadores que estarán presentes a lo largo del presente trabajo: los micromamíferos. La *International Biological Programme (IBP) Small Mammals Working Group* decidió, basándose en criterios fundamentalmente metabólicos, que los mamíferos cuyo peso sea menor de 5 kg puedan ser clasificados como *pequeños* (Golley et al., 1975). Sin embargo, otros autores optan por aportar a esta definición un matiz taxonómico, incluyendo en este grupo a los órdenes Rodentia, Insectivora, Chiroptera, la mayoría de Lagomorpha e incluso algunos marsupiales (Morand et al., 2006).

Lo que resulta incuestionable es que los micromamíferos forman el grupo más numeroso de mamíferos que actualmente habita la superficie terrestre (Wilson & Reeder, 2005). Son, por decirlo de algún modo, una piedra angular en la estructuración de las redes tróficas que caracterizan la componente biótica de un ecosistema. Por un lado, suponen la base de la dieta de la mayoría de los depredadores, y en lo que se refiere a su relación con los organismos productores, juegan un papel de gran relevancia en la dispersión mecánica de esporas y semillas y la posterior germinación de muchas plantas. Por tanto, resulta evidente el creciente interés que han recibido estos organismos a lo largo de los últimos años, convirtiéndose en algunas de las principales dianas de estudio en el área de la ecología. Asimismo, algunos han servido como ejemplos muy ilustrativos de los cambios y la radiación evolutiva de muchos animales modernos, resultando por tanto de gran interés en el campo de la filogenia. Finalmente, características intrínsecas a su naturaleza, tales como su ubicuidad, su extraordinaria capacidad y rapidez de adaptación o el gran número poblacional que alcanzan en algunos casos (actuando como innegables estrategias de la R) los han convertido en importantes modelos de estudio y herramientas imprescindibles en la ciencia experimental, habiendo servido para dilucidar desde reglas fundamentales hasta procesos de áreas tan distintas como la fisiología, la etología o incluso la psicología. No obstante, muchos estudios han depositado su atención sobre un aspecto más negativo de la acción de estos pequeños mamíferos, ya que, a pesar de su importancia biológica, lo cierto es que numerosas especies son consideradas un peligro potencial para la salud humana, actuando como portadores de graves o incluso mortales enfermedades (Jittapalapong et al., 2009; Reperant et al., 2009).

En cualquier caso, ya sea por su valioso papel ecológico como ingenieros del ecosistema o bien por su efecto pernicioso en el bienestar humano como causantes de zoonosis y la pesadilla de los campos de cultivo, no es de extrañar que los

micromamíferos hayan sido, y continúen siendo, los protagonistas de tantos estudios relativos a la conservación de su biodiversidad. En este sentido, el control de su crecimiento y por extensión el estudio de su dinámica poblacional, así como su posición y función, estos es, el nicho biológico que ocupa dentro de la comunidad y el biotopo, son una de las dianas principales. En el presente trabajo se realizará el seguimiento de una pequeña comunidad de micromamíferos, depositando especial interés en la especie colonizadora por excelencia en la Península Ibérica: el ratón de campo, científicamente nombrado como *Apodemus sylvaticus*.

Una vez presentadas ambas entidades por separado, lo siguiente es avanzar un paso más y comenzar a tratar estos dos elementos del modo en que realmente se hallan en la naturaleza, como dos elementos asociados. Dicha asociación debe entenderse como un fenómeno dinámico y heterogéneo, cuya diversidad debe ser confrontada con hipótesis ecológicas (Morand et al., 2006). En este sentido, la ecoparasitología constituye una entidad propia dentro del área de la ecología, regulando casi en su totalidad las redes tróficas que rigen los ecosistemas. Son numerosas las hipótesis que tratan de explicar la extraordinaria riqueza biológica que presenta la fauna parásita entre las distintas especies de hospedadores, o incluso entre hospedadores pertenecientes a la misma especie. Los macroparásitos tienen la capacidad de regular las poblaciones de sus hospedadores a causa de los efectos subletales que reducen la supervivencia, fecundidad o tamaño de la progenie de los mismos. Por tanto, dicho de un modo muy general y casi simplista, se puede afirmar que el parasitismo actuaría a nivel de la selección natural como un mecanismo que permita seleccionar los genotipos más fuertes. Si bien la parasitación puede tornarse en parasitosis y resultar un detrimento para el hospedador, la realidad es que a largo plazo supone una ventaja para la población, para la comunidad y, en definitiva, para el equilibrio óptimo del ecosistema (Combes, 1996).

Por tanto, de ahora en adelante, y aunque en algunos puntos se estudiarán algunas variables intrínsecas y extrínsecas de cada elemento de forma independiente, el binomio *A. sylvaticus*/helminto será considerado como el verdadero protagonista de esta tesis doctoral.

1.3. BIOINDICADORES: DEFINICIÓN E IMPORTANCIA

Antes de continuar resulta imprescindible dar significado a algunos términos importantes que serán empleados en futuras páginas. Se definen como *indicadores biológicos*, o *bioindicadores*, a los organismos que pueden ser utilizados para monitorizar la salud del medio ambiente (Saulović et al., 2007). Otros autores, sin embargo, prefieren abarcar un sentido más amplio del término, refiriéndose a los bioindicadores como procesos, especies o comunidades de organismos que informan de la calidad del medio ambiente y cómo ésta va cambiando a lo largo del tiempo (Holt & Miller, 2011).

En general, se utiliza como marcadores biológicos la asociación entre varios organismos, cuya interacción sirve para conocer el estado y los cambios que se estén produciendo dentro del ecosistema. Si bien los marcadores biológicos deben ser estudiados en el conjunto del ecosistema, lo cierto es que cada organismo tiene un significado propio dentro del mismo, siendo capaz de informar en mayor o menor medida de la salud del medio ambiente. Hablar de la *salud de un ecosistema* es como utilizar una visión más humana de su grado de estabilidad. Un ecosistema sano será, en términos ecológicos, un ecosistema que tiende al equilibrio, donde las interacciones tanto intra como interespecíficas entre los organismos vivos que habitan en él y su relación con el componente abiótico se mantengan estables en el tiempo. Sin embargo, esta imagen idílica suele estar muy alejada de la realidad, ya que los ecosistemas están sometidos a continuos cambios que ponen a prueba su

integridad. El origen de tales cambios puede ser muy diverso, debiendo diferenciar, por un lado, las alteraciones generadas por la propia naturaleza, como los desastres naturales o el cambio climático, y por otro lado, las perturbaciones de origen antropogénico, tales como el vertido de contaminantes y la industrialización, un proceso que ha acelerado drásticamente la pérdida de biodiversidad en el planeta.

A la hora de escoger un potencial bioindicador, deben cumplirse una serie de requisitos en lo que respecta a su especificidad, su sensibilidad o su amplitud, entre otros muchos criterios (Gerdhardt, 2002). En general, un bioindicador debería ser una entidad ecológicamente estenoica, cuya amplitud de tolerancia sea reducida respecto a uno o más factores ambientales. De acuerdo a las diferentes aplicaciones atribuibles a los bioindicadores, Gerdhardt (2002), que centra su atención en los marcadores exclusivamente biológicos, distingue hasta tres categorías diferentes: 1) *indicadores medioambientales*, entendiendo como tal a una especie o grupo de especies que responden de forma predecible a un cambio o perturbación; 2) *indicadores ecológicos*, esto es, una especie sensible a un factor estresante particular y cuya respuesta infiere representativamente a nivel de comunidad; y 3) *indicadores de biodiversidad*, que miden la riqueza biológica u otros parámetros genéticos de una especie como reflejo de su riqueza dentro de la comunidad. En la **Tabla 1.1.** se muestran las principales características que debería presentar un organismo bioindicador ideal.

En concreto los indicadores medioambientales permiten la utilización simultánea de varios elementos, o bien, dicho de un modo más correcto, de un sistema de indicadores asociados. Esta definición es mucho más fiel a la realidad de los ecosistemas, los cuales se encuentran constituidos por una red de asociaciones intra e interespecíficas y dependientes a su vez de una componente abiótica. Este tipo de indicadores son útiles no sólo como informadores del estado y calidad del

ecosistema en el momento de su medida, sino que además permiten la formulación de leyes y modelos de predicción que permitan pronosticar su evolución.

Distribución
<ul style="list-style-type: none"> ○ Distribución cosmopolita ○ Posible extrapolación a ecosistemas similares
Características ecológicas
<ul style="list-style-type: none"> ○ Fidelidad por un ambiente particular ○ Especificidad ○ Clara posición en la cadena trófica ○ Estrategias alimenticias específicas ○ Ratio metabólico constante ○ Medio o largo tiempo generacional ○ Clara posición dentro del ecosistema ○ Buen conocimiento acerca de su ecología, fisiología y distribución ○ Rol ecológico relevante dentro del ecosistema ○ Sensibilidad a los cambios sin que ello suponga la destrucción del organismo ○ En organismos centinelas, capacidad de acumulación y concentración de sustancias externas
Representatividad
<ul style="list-style-type: none"> ○ La respuesta del bioindicador debe ser representativa de las respuestas de otros taxones o del propio ecosistema
Practicabilidad
<ul style="list-style-type: none"> ○ Fácil toma de muestras, clasificación y conservación ○ Sencilla identificación taxonómica, incluso para un no especialista ○ Resistente a su manipulación ○ Fácil mantenimiento o cultivo en el laboratorio ○ Mano de obra eficiente y de bajo coste
Importancia social
<ul style="list-style-type: none"> ○ Importancia económica (p.e. fuentes energéticas, plagas o incendios forestales) ○ Importancia en agricultura y medio ambiente

Tabla 1.1. Principales características que debe presentar un bioindicador ideal. Modificado de Gerhardt (2002).

Dentro de estos marcadores ambientales se han atribuido otros muchos nombres a los tipos de organismos que pueden ser utilizados como tal. Así, puede ponerse como ejemplo a los *centinelas*, organismos acumuladores de productos químicos en sus tejidos que permiten analizar la presencia de agentes contaminantes que han adquirido de su entorno o del alimento.

En particular, los ecosistemas acuáticos han sido motivo de innumerables estudios en el campo de los indicadores biológicos, dada su extraordinaria biodiversidad, su gran sensibilidad a los agentes estresantes y, en definitiva, a la consideración del agua como un elemento abiótico imprescindible en la naturaleza y sin el cual la vida no sería posible. Si bien muchos de estos trabajos se centran exclusivamente en el estudio de los peces como adecuados centinelas (Van der Oost et al., 2003), es de destacar el creciente interés que ha recibido la parasitofauna de los mismos como potenciales biomarcadores de la presencia de sustancias nocivas en las aguas (Sures et al., 1999; Vidal Martínez, 2007; Vidal-Martínez et al., 2009). Los agentes contaminantes presentes en el agua pueden limitar gravemente la presencia de muchas especies de parásitos acuáticos, alterando la composición cualitativa y cuantitativa incluso de toda la comunidad por afectar, de forma directa o indirecta, la dispersión de huevos y/o desarrollo de las fases larvianas, así como su actuación sobre los hospedadores intermediarios y definitivos, necesarios para cerrar el ciclo (Dzika & Wyżlic, 2009).

En relación a los ecosistemas terrestres, los invertebrados han evidenciado un papel extraordinario como marcadores de perturbación ambiental, considerando a numerosos géneros de artrópodos y nematodos como auténticos centinelas del suelo (Ponge et al., 2003; Rousseau et al., 2013; Zhao & Neher, 2013; Zhao et al., 2013). No obstante, los micromamíferos no se quedan atrás, y dado que su nicho ecológico incluye funciones tanto de tipo biótico como abiótico, su utilidad como marcadores medioambientales parece resultar evidente. Por nombrar algunos ejemplos, Ieradi et al. (1998) evaluaron el riesgo de contaminación química en diferentes áreas naturales protegidas del sur de la Península Ibérica mediante el análisis del daño genético en el ratón moruno, *Mus spretus*. Estos autores hallaron en este roedor un importante marcador biológico, encontrando elevados valores de mutagenicidad de las poblaciones naturales expuestas a tales contaminantes. En

otro interesante estudio, Kim et al. (2006) propusieron el análisis de la población silvestre del ratón listado negro, el *A. agrarius coreae*, como un potencial marcador de emisión de radiación, estudiando las áreas cercanas a diferentes plantas de energía nuclear en Korea. Los resultados de este estudio concluyen, de hecho, que el seguimiento de estos roedores es un sistema válido de monitorización para determinar los efectos de la radiación en las áreas habitadas por el ser humano que son colindantes a las plantas nucleares.

Al igual que existen organismos centinelas acumuladores de sustancias nocivas para el medio ambiente, en ocasiones el criterio a utilizar como indicador biológico es sencillamente la ausencia o presencia de una especie en el ecosistema, así como su efecto sobre el resto de miembros de la comunidad. Del mismo modo, un cambio en su dinámica poblacional o en su patrón de comportamiento podría ser interpretado como una medida de perturbación, dado que tales características no dejan de ser una extensión de su nicho ecológico. Pedersen et al. (2010) encontraron evidencias, por ejemplo, de que las fluctuaciones en la abundancia de musarañas y topillos son reflejo de la introducción de especies arbóreas no autóctonas en regiones subárticas, funcionando como eficientes marcadores de los cambios en la cubierta vegetal y las condiciones del suelo. Otros estudios han tratado, sin embargo, de estudiar parámetros más conservados, ya que la dinámica poblacional se encuentra sometida a innumerables variables intrínsecas y extrínsecas que complican en gran medida su monitorización (Turchin, 2003), y más aún cuando se trata de micromamíferos. Es por ello que otros trabajos de impacto ambiental han tratado de encaminarse a otros aspectos ecológicos, siendo sus parásitos una pieza de gran valor en este rompecabezas. Dada la complejidad y dificultad en llevar a cabo su seguimiento, tales trabajos no son tan numerosos como los estudios centrados en una sola especie como indicador biológico, a pesar de que el análisis de un conjunto de especies asociadas entre sí resulte, en general,

en una mayor potencialidad como bioindicador. Tal sentencia no debería resultar sorprendente si se tiene en cuenta que un ecosistema es una red de innumerables relaciones entre individuos de la misma y diferente especie. El reflejo de una sola entidad que forme parte del ecosistema aporta escasa información, en tanto que estudiarlo en su conjunto con las componentes bióticas y abióticas que lo rodean aporta una idea más acertada de su función dentro de esta red.

Así pues, los sistemas hospedador-parásito, y con especial atractivo los que se centran en los helmintos, han demostrado su gran validez como indicadores biológicos, ya que todo cambio en el comportamiento y fisiología del hospedador tendrá serias repercusiones sobre los individuos que habitan en su interior. Algunos ejemplos destacables en la literatura son los trabajos de Tenora & Stanek (1994), quienes analizaron los cambios en la helmintofauna de diversas especies de Muridae y Arvicolidae, y más recientemente en los de Jankovská et al. (2005), quienes observaron claras diferencias en la comunidad helmintiana de dos especies de sorícidos entre áreas afectadas y no afectadas por emisiones industriales. Otro ejemplo magnífico de la utilidad de los helmintos como indicadores biológicos aparece en los cestodos y en las características de su tegumento, cuya gran capacidad de absorción lo convierten en un *contenedor* nato de contaminantes. Entre otros, deben resaltarse los trabajos de Torres et al. (2004, 2006) y Sures et al. (2003), cuyos resultados evidenciaron la capacidad de bioacumulación de metales pesados en cestodos intestinales de *A. sylvaticus* y *Rattus norvegicus*, respectivamente. Otro estudio interesante, no referido en este caso a contaminantes químicos, fue realizado por Sigurdson et al. (2012), quienes reportaron una clara diferencia en la prevalencia y riqueza de especies de la helmintofauna de la musaraña común a consecuencia de los cambios en la cubierta vegetal.

No obstante, los ejemplos mencionados hasta ahora se refieren únicamente a las fuentes de perturbación ambiental de origen antropogénico. ¿Qué ocurre entonces en las áreas afectadas por los desastres naturales? ¿Son los micromamíferos y sus helmintos igualmente útiles como indicadores de las alteraciones naturales del ecosistema?

1.4. RESISTENCIA A LOS AMBIENTES PERTURBADOS

En los párrafos anteriores se ha descrito a los bioindicadores como un reflejo del grado de perturbación ambiental, si bien solamente se han mencionado las perturbaciones ocasionadas por el ser humano, sin haber definido con integridad dicho concepto. El término *perturbación* describe, en el ámbito de la ecología, cualquier evento, ya sea de origen natural o antrópico, que genere una alteración del ecosistema, afectando al mismo tanto en su componente biótica como abiótica. Es decir, que aquel fenómeno que altere la estructura de la comunidad o poblaciones de macro y microorganismos que comparten el ambiente, o bien que afecte a las fuentes de recursos, la disponibilidad del sustrato o el medio físico, es considerado un fenómeno perturbador (Picket & White, 1985).

Como norma general, un proceso perturbador del medio ambiente debe entenderse como un factor estresante. El término *estrés*, al que de forma inconsciente se le atribuyen de inmediato connotaciones negativas, define los mecanismos internos desencadenados por el organismo para hacer frente a un estímulo externo. Se trata, básicamente, de una respuesta innata ante el cambio, el cual podría tener repercusiones fisiológicas severas en caso de sobrepasar un determinado umbral. En general, existe una clara relación entre el efecto del estrés y el descenso de la actividad del sistema inmune, cuyos elevados costes energéticos podrían costarle a los individuos más estresados un sistema de defensa ineficiente

que lo harían, consecuentemente, más susceptibles a las infecciones oportunistas (Holmes, 1996). No obstante, esta definición considera únicamente el efecto del estrés sobre el individuo sin tener en cuenta a los elementos que viven asociados a él. Ya que dentro de un contexto ecológico lo correcto es referirse a los individuos como un complejo de interacciones, el factor estresante que llegue a un individuo también afectará, por extensión, a la población y a la comunidad de la que forme parte. De tal forma, las especies que constituyan la infracomunidad de parásitos de ese individuo deberán enfrentarse a la nueva situación estresante que está incidiendo sobre su hospedador, lo cual supondrá poner en marcha sus propios mecanismos de defensa y autorregulación. Si, por ejemplo, desciende la densidad poblacional de una especie hospedadora, el contacto entre potenciales hospedadores también será menor, frenando así la transmisión del parásito. Este hecho, sumado al aumento en la susceptibilidad a adquirir nuevas infestaciones causadas por el estado de estrés y la consecuente depresión inmunitaria, explicaría que en los ecosistemas perturbados las infestaciones y, por ende, la prevalencia de ciertas parasitosis, pueda verse agravada (Lafferty & Kuris, 2005). Así, lejos de pensar que un ambiente perturbado o sometido a condiciones extremas pueda presentar un bajo nivel de biodiversidad en término de riqueza de especies, el tener que enfrentarse a un nicho hostil parece promover en realidad tanto la especialización como la diversificación en los parásitos (Combes & Morand, 1999).

Ya que el parasitismo implica la dependencia del parásito por su hospedador, el efecto que tenga un cambio en el medio ambiente afectará de forma asimétrica a los dos miembros de la asociación. Factores tan diversos como el grado de especificidad parasitaria de la interacción, la complejidad y naturaleza del ciclo biológico, la biodiversidad característica del entorno, la densidad y movilidad de los hospedadores y la propia resistencia fisiológica del individuo serán determinantes en la supervivencia de ese parásito (Martinez & Merino, 2011). Un parásito de

carácter generalista tendrá mayor probabilidad de sobrevivir que uno de elevado grado de especificidad si se produce una drástica reducción de la población de hospedadores, ya que podría utilizar otros hospedadores alternativos sin ver frenada su transmisión. Tal situación sería absolutamente nefasta para el caso de las interacciones obligadas, ya que la desaparición del hospedador significa la suya propia. En este punto cobra importancia la plasticidad fenotípica y la resistencia intrínseca del propio parásito, ya que algunos son capaces de ajustar su nivel de virulencia con el fin de perpetuar su permanencia en el hospedador, aguardando a que las condiciones sean más favorables mientras reduce al mínimo su metabolismo. Otros, sin embargo, requieren un período de evolución en el medio externo que les ha forzado a desarrollar formas de resistencia, las cuales, en algunos casos, pueden mantener su infectividad durante años. Por lo que respecta a los parásitos con formas de vida libre en el medio externo, resulta evidente su elevada susceptibilidad ante los cambios directos del medio ambiente, siendo incapaces de transmitirse si no logran soportar tales cambios. La complejidad del ciclo biológico es, por tanto, uno de los principales condicionantes de la supervivencia de un parásito. Es de esperar que los ciclos más complejos, entendiendo como tal aquellos que resulta imprescindible la participación de dos o más hospedadores, sean más susceptibles a los cambios irreversibles que los ciclos directos, cuyos tiempos de generación son más cortos y el crecimiento poblacional mucho más rápido. Ello explica que los parásitos con ciclos de vida complejos hayan optimizado los mecanismos metabólicos y moleculares que garanticen su perpetuación en cada hospedador, ajustándose, gracias a su ya mencionada plasticidad fenotípica, a las características fisiológicas del que le corresponda en cada fase evolutiva. De tal modo, los ciclos biológicos complejos son excelentes indicadores de la correcta interacción entre todos sus eslabones, pudiendo basarse en los ciclos heteroxenos como eficaces indicadores de la estabilidad de los ecosistemas.

La importancia del clima en lo que a patrones de transmisión se refiere resulta obvia para el caso de muchos parásitos. En los sistemas hospedador-parásito donde intervengan hospedadores intermediarios o que presenten estadios de vida libre, las condiciones climáticas serán factores determinantes en el transcurso del ciclo biológico (Martinez & Merino, 2011). Un ejemplo claro aparece en diversas familias de cestodos ciclofílicos que requieren un período de desarrollo en el interior de un artrópodo, y de forma aún más evidente está el caso de la clase Trematoda, cuyo primer hospedador invertebrado es siempre un caracol. La fisiología característica de los organismos invertebrados presenta un amplio espectro de complejidad en lo que a sus propios ciclos de vida se refiere, siendo algunos de ellos altamente dependientes de las condiciones ambientales y presentando patrones estacionales muy marcados. De forma concomitante, un parásito que utilice a estos organismos como sus hospedadores deberá ajustarse al patrón evolutivo de los mismos a nivel espacial y temporal. Asumiendo lo antedicho, resulta sencillo entender la preocupación que en años recientes muchos científicos han mostrado por los cambios derivados del cambio climático y el calentamiento global como un fenómeno perturbador de importante incidencia en las relaciones parásito/hospedador (Marcogliese, 2001, 2008; Rohr et al., 2011; Molnár et al., 2013).

No obstante, las perturbaciones a las que deben hacer frente los elementos bióticos del ecosistema van más allá de los cambios en el clima, siendo muchos los fenómenos naturales (frecuentemente denominados *desastres naturales*) que pueden generar el caos en el medio ambiente, generando cambios de mayor o menor nivel sobre la biodiversidad de un ecosistema. Y el fuego es, sin duda, uno de los fenómenos perturbadores de mayor trascendencia para los ecosistemas naturales.

1.5. EL FUEGO COMO FENÓMENO PERTURBADOR

La recuperación de un territorio que ha sufrido el efecto del fuego es un proceso complicado, ya que muchas especies de animales y plantas no son capaces de adaptarse de forma inmediata al biotopo que ha quedado tras el paso de las llamas (Kennedy & Fontaine, 2009). Los cambios que puede generar un incendio van más allá de la muerte de los organismos que conviven en el ecosistema, generando alteraciones fuertes y duraderas sobre el mismo. La magnitud y duración de estos cambios dependerá, entre otros muchos factores, de la severidad del incendio, lo que viene determinado por la intensidad del fuego, una medida del flujo energético por unidad de tiempo que describe el grado de intensidad con que el fuego daña el ecosistema (Keeley, 2009).

El fuego puede inducir cambios importantes en las características físicas, químicas y biológicas del suelo, afectando directamente al crecimiento de los organismos vegetales y animales asociados al mismo. Los efectos más típicos de un incendio calificado de alta intensidad conducen a la pérdida de materia orgánica y nutrientes presentes en el sustrato, alteraciones cualitativas y cuantitativas de las comunidades microbianas y al deterioro de la estructura del suelo. El incremento de temperatura puede causar cambios en la proporción de arcilla, generando alteraciones en su textura y, por consiguiente, a su actividad biológica. Debido a la baja conductividad termal de los suelos minerales, las áreas más afectadas por el paso de las llamas se limitan a los primeros centímetros de la superficie, es decir, la capa que se encuentra en constante interacción con la atmósfera, la hidrosfera y la biosfera. El estado de la superficie del suelo es crucial para que los ciclos hidrológico y biogeoquímico recuperen su estabilidad en el período postincendio. Finalmente, la reducción de la cubierta vegetal puede conducir a cambios en el régimen termal del

suelo y, en general, a la pérdida progresiva del mismo y las aguas superficiales (Mataix-Solera et al., 2011).

En cuanto a los efectos generados sobre las comunidades animales, el fuego tiene efectos directos sobre todos los miembros del ecosistema (Kennedy & Fontaine, 2009), alterando de forma inherente la compleja red de relaciones interespecíficas establecidas entre ellos. Dentro de las poblaciones también podrían darse importantes variaciones en su estructura, como las proporciones de edades y sexo, así como en otros parámetros demográficos tales como la tasa de natalidad, mortalidad, inmigración o emigración (Pons, 2007). Muchos animales tienen poca o ninguna oportunidad para salir con vida de un incendio. En este sentido, los invertebrados, que juegan un rol fundamental en los primeros peldaños de la pirámide trófica, junto con los pequeños mamíferos, anfibios y reptiles, son los organismos animales que de forma irremediable mueren a consecuencia del fuego, ya que sus limitaciones físicas les impiden salir con vida del avance de las llamas. En cuanto a los mamíferos grandes y otros vertebrados con extremidades adecuadas que permitan su movilidad a grandes distancias, como el caso de los ungulados o las aves de mayor tamaño, son capaces de trasladarse rápidamente a otras áreas no quemadas que se encuentren fuera de peligro. Si bien esta situación semeja una solución a corto plazo para las especies emigrantes, la entrada fortuita de un gran número de animales en el nuevo ecosistema puede conducir a la desestructuración del mismo, ya que podría verse excedida la carga máxima del ecosistema de las diferentes especies que forman la comunidad, debiendo competir por los recursos.

Se calcula que al año se queman unas 0,6 millones de hectáreas en Europa, siendo la Cuenca Mediterránea la zona afectada con mayor gravedad (FAO, 2010), donde el fuego es considerado el desastre natural más importante (Marzano et al., 2012). El conjunto de múltiples factores, tales como las condiciones climáticas, la

naturaleza de su componente biótica e incluso la accidental o malintencionada acción humana tienen como resultado que miles de hectáreas de bosque mediterráneo acaben calcinadas cada año, haciendo peligrar la biodiversidad del ecosistema. Concretamente en la provincia de València el 50% de la superficie forestal se ha quemado alguna vez desde finales de los años 70, y el 16% se ha quemado más de una vez en dicho periodo (Pausas, 2004).

Aunque los efectos del cambio climático y el incremento de la población humana han podido promover la recurrencia de incendios de alta intensidad en la cuenca mediterránea, todo apunta a que los cambios en el uso del suelo supongan el factor más importante. El paisaje actual es el resultado de muchos siglos de presión humana basados en la deforestación, quema y pastoreo de las zonas marginales, así como en la tala, abanclado, siembra y posterior abandono de las zonas apropiadas para el cultivo (Pausas, 2004). Ya que el fuego es considerado un fenómeno recurrente en los ecosistemas mediterráneos (Granged et al., 2011), se han realizado estudios encaminados al seguimiento y evolución tanto de la componente abiótica, tratando de dilucidar las consecuencias a corto y largo plazo de las llamas sobre la cubierta vegetal y las propiedades del suelo (Pascual & Moreno, 2001; Díaz-Delgado et al., 2002; Pausas, 2004;), como de la recolonización y recuperación de las comunidades animales (Sgardelis & Margaris, 1992; Sgardelis et al., 1995; Letnic et al., 2004; Moreira & Russo, 2007). En particular los pequeños mamíferos han sido motivo de exhaustivas investigaciones centradas en su capacidad de ofrecer información acerca del grado de recuperación de un incendio forestal en ecosistemas de tipo mediterráneo. Son de especial mención los trabajos realizados por Fox & Fox (1986), Haim & Izhaki (1994, 2000), Quinn (1994), Fons et al. (1996) y Sainz-Eliphe et al. (2012), entre otros, de los que en general se concluye que la comunidad de micromamíferos presenta una gran capacidad de recuperación tras el paso de las llamas, siendo capaces de recolonizar un área quemada con

relativa rapidez y estabilidad. Ello se debe al efecto combinado del proceso de sucesión vegetal (favorable a los micromamíferos en estadios tempranos de sucesión) y a la ausencia de depredadores, que no retornarán al hábitat hasta que la cubierta arbórea comience a crecer en detrimento de la cubierta arbustiva (Torre & Díaz, 2004).

El ratón de campo es un fantástico modelo para esta aseveración. Se trata de un roedor de ubicua distribución y probablemente el más común de la Península Ibérica (Blanco, 1998), cuya valía como marcador biológico es bien reconocida. Halle (1993) lo describió como el pionero de los ecosistemas en regeneración, debido probablemente a su carácter generalista y al amplio rango de alimentos que incluye su dieta (Torre et al., 2001). Esta característica es la que lo convierte en un candidato perfecto a tener en cuenta como potencial bioindicador de la regeneración de un ecosistema perturbado, ya que su recononización marcará el principio del proceso de recuperación del mismo. Con respecto a los ecosistemas mediterráneos perturbados por el fuego, existen numerosas referencias en la literatura que corroboran su pronto regreso al ecosistema (Feliu, 1988; Fons et al., 1988), encontrando de hecho una mayor abundancia de ratones de campo en áreas quemadas que en áreas control que no han sufrido el efecto del fuego (Fuentes et al., 1998; Sainz-Elipé et al., 2012).

Aparte de las comunidades animales, existe otro trascendental grupo de organismos que puede verse seriamente afectado a consecuencia del fuego: los helmintos parásitos. Además de las consecuencias que la alteración del ecosistema pueda producir sobre las formas de resistencia presentes en el medio ambiente, la influencia que el paso de las llamas ejercerá sobre los hospedadores incidirá de forma irremediable sobre el desarrollo de los parásitos, viéndose afectados todos y cada uno de sus estadios evolutivos. Así, los ciclos heteroxenos, en los cuales es

necesaria la participación de uno o más hospedadores intermediarios donde se desarrollen los diferentes estadios larvarios de nematodos y platelmintos, no podrán cerrarse si falta alguno de los eslabones, siendo el reflejo de un cambio en la estructuración de la cadena trófica. En cuanto a los ciclos monoxenos, que en ocasiones necesitan unas condiciones medioambientales óptimas para que las formas de resistencia o de vida libre puedan embrionar y/o permanecer viables en el medio externo, serán reflejo del estado de la componente abiótica. Así, tanto la biodiversidad helmintiana como la tasa de infección se verán seriamente afectadas por los efectos directos e indirectos del fuego, actuando como un clarísimo marcador de perturbación. De hecho, existen numerosos ejemplos en la literatura centrados en evidenciar la validez de los helmintos de pequeños mamíferos como un adecuado reflejo de la recuperación postincendio. Entre los más relevantes llevados a cabo en la Península Ibérica, destacan los trabajos de Galán-Puchades et al. (1990, 1992, 1993, 1999), Galán-Puchades & Fuentes (1996) y Feliu et al. (1993) en los Pirineos, Torres et al. (1992) y Torre et al. (2013) en Cataluña, y Galán-Puchades et al. (1996), Fuentes et al., (1998, 2005b, 2007a), Cerezuela (2000), Ridaura (2003), Sainz-Elipe et al. (2007), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015) en la Serra Calderona, paraje natural situado en la Comunidad Valenciana y área de estudio de la presente tesis doctoral.

Capítulo II



Material y Métodos



2.1. MATERIAL

2.1.1. ÁREA DE ESTUDIO: EL PARC NATURAL DE LA SERRA CALDERONA

El material estudiado en el presente trabajo procede en su totalidad del Parc Natural de la Serra Calderona, un ecosistema mediterráneo situado en la Comunitat Valenciana (España), al norte de la provincia de València y el sur de la provincia de Castelló. En 1992 un devastador incendio arrasó aproximadamente 9.500 hectáreas de masa forestal y campos de cultivo abandonados, hallándose actualmente en proceso de regeneración postincendio.

A continuación se incluye una breve caracterización del Parc Natural de la Serra Calderona, así como la descripción del suceso ocurrido y de los enclaves prospectados. Para una revisión más profunda de la caracterización topográfica, política e histórica del Parc Natural se recomienda la consulta Fuentes & Catalá (2012), elaborada por numerosos expertos en la materia de la Universitat de València.

2.1.1.1. Caracterización general

La Serra Calderona fue declarada Parque Natural en enero de 2002 con el objetivo de convertirla en un área protegida, dada la necesidad de conservar los valores medioambientales que la caracterizan. En su conjunto, este ecosistema constituye uno de los parajes naturales más valiosos de la Comunitat Valenciana, de gran interés no sólo por su extraordinario valor ecológico, sino también por la notable memoria histórica de los restos arqueológicos íberos, romanos, árabes o islámicos que se han identificado, sin olvidar el espectáculo paisajístico que ofrecen sus montañas y masas forestales.

Este ecosistema forma parte de las últimas estribaciones orientales del Sistema Ibérico en su descenso hacia el mar Mediterráneo, ocupando parte de las provincias de València y Castelló y cubriendo una superficie aproximada de 52.000 hectáreas. La superficie de la sierra se extiende principalmente por debajo de los 1.000 m de altitud, con excepción del pico Montemayor de Altura, en el extremo noroccidental, el cual alcanza una cota de 1.015 m. Otras alturas de especial mención son las alcanzadas por el Gorgo (907 m), Rebalsadors (802 m), l'Oronet (742 m) y el Garbí (601 m). Cabe destacar el núcleo triásico oriental, donde es posible encontrar muelas calizas como la Mola de Segart, el Xocainet o la Redona y, sobre todo, una parte del territorio con predominio silíceo en el cual aparecen espectaculares crestas de areniscas rojas (el Gorgo, el Garbí, el Picaio), que envuelven núcleos carbonatados como Rebalsadors, l'Alt del Pí, l'Oronet y Penyes Blanques.

El aspecto actual de la sierra es el resultado de un largo proceso geológico que lleva actuando sobre sus materiales millones de años. Una gran parte de las rocas pertenecen al período Triásico, formando el principal afloramiento de este período en la Comunitat Valenciana (Garay & Bastida, 2012). El rodano, las dolomías y las doleritas son algunos de los principales representantes rocosos de esta época, encontrando también calcarias del Jurásico y sólo puntos muy localizados procedentes del Paleozoico, el Cretácico y el Cenozoico.

El clima se caracteriza por ser de tipo mediterráneo, presentando una oscilación moderada de las temperaturas, con unas medias anuales que varían entre los 16° C y los 17,5° C. Las precipitaciones presentan una fuerte irregularidad, con valores anuales que oscilan entre los 350 y los 600 mm. En otoño incluso pueden adquirir carácter torrencial, mientras que en la época estival se observa una sequía acusada, pudiendo darse precipitaciones aisladas de tipo tormentoso.

La red hidrográfica corresponde a tres cuencas principales: el río Palancia al norte y, al sur, el barranco del Carraixet y el río Túria. Ramblas y barrancos constituyen uno de los elementos más representativos de la hidrología de este territorio, que normalmente se forman sobre litologías permeables, favoreciendo la transferencia de caudal hacia conductos subterráneos, en detrimento de la circulación superficial. Ello explica que el terreno permanezca seco la mayor parte del año y sólo entren en funcionamiento cuando las lluvias superan un determinado umbral. De producirse lluvias intensas, pueden formarse grandes puntos de crecida que acaben provocando inundaciones en la cuenca baja. En general, puede decirse que no existen cursos de agua regulares, sino afloramientos en forma de manantiales que con frecuencia se secan en la época estival, y barrancos con cauces típicos de avenida (Camarasa, 2012).

El entramado biótico de la Serra Calderona comprende un mosaico tan heterogéneo de ambientes forestales que constituye un ecosistema de extraordinaria riqueza biológica. Comenzando por la vegetación, aparece una vegetación natural típicamente mediterránea, que debe resistir unas condiciones más secas en la vertiente sur y moderadamente húmeda al norte. Si bien se calcula que la flora de la Serra Calderona se compone de alrededor de un millar de plantas vasculares, al margen de numerosas especies de criptógamas no vasculares, la actividad humana y los incendios forestales han relegado la vegetación climática a barrancos y zonas poco accesibles, quedando en la actualidad dominada por pinares, matorrales y herbazales. Las masas boscosas se hallan dominadas por el pinar, sobre todo de pino carrasco y un matorral de jaras (*Cistus salvifolius*, *C. monspeliensis*), romero (*Rosmarinus officinalis*), aliaga (*Ulex parviflorus*) y brezo (*Erica multiflora*) sobre suelos calcáreos, siendo los más predominantes en suelos descarbonatados el pino rodeno y las especies de matorral silicícola. Los bosques de carrasca también alcanzan un cierto desarrollo: en el estrato inferior se encuentran

la madreselva (*Lonicera implexa*), la zarzaparrilla (*Smilax aspera*), el aladierno (*Rhamnus alaternus*) y el palmito (*Chamaerops humilis*) entre otras especies, pudiéndose apreciar diferencias entre el carrascal calcícola y silícola por las especies de matorral que le acompañan, como son la coscoja, el lentisco o el romero en el primer caso y los brezos y las salvias en el segundo. El alcornocal está presente en algunos enclaves de ombroclima subhúmedo sobre rodenos, aunque de carácter disperso y sin llegar a alcanzar el estado de madurez. En sustratos carbonatados con un ombroclima seco-semiárido, que no permite el desarrollo del carrascal, aparece una maquia de cobertura elevada dominada por la coscoja (*Quercus coccifera*) y el lentisco (*Pistacia lentiscus*); en las zonas del piso mesomediterráneo seco y seco-semiárido el coscojar se caracteriza por una mejor talla y cobertura, y por la ausencia de elementos termófilos (Mateo, 2012).

En referencia a la fauna, los invertebrados son el grupo más variado y numeroso de entre todos los grupos animales que habitan la Serra Calderona. Hasta el presente se han identificado al menos unas 785 especies diferentes, siendo los artrópodos el grupo más representativo. Se estima que un 93,76% de las especies de invertebrados lo constituyen los artrópodos, mientras que nematodos (3,06%), moluscos (1,66%), plathelminetos (1,40%) y anélidos (0,13%) completan este enorme conjunto (Bernués et al., 2012). Es importante destacar el papel de los invertebrados como piezas clave en el desarrollo del ciclo biológico de muchos de los parásitos presentes en la Serra Calderona. Por ejemplo, un gran número de artrópodos actúa como hospedador intermediario de las fases larvianas de algunos cestodos, o bien los moluscos gasterópodos, cuya intervención en el ciclo de los trematodos es trascendental. También debe destacarse la importancia de los artrópodos como, por un lado, ectoparásitos, pudiéndose encontrar numerosas especies de pulgas, piojos y garrapatas, que además podrían ejercer de vectores de diversas enfermedades; y, por otro lado, la acción mecánica que desempeñan al transportar, adheridos a sus

pelos y articulaciones, formas de desarrollo de los parásitos, contribuyendo a la diseminación de las formas infestantes de éstos en el medio externo.

Con respecto a la herpetofauna de la Serra Calderona, está configurada por siete de las ocho especies de anfibios conocidas de la Comunitat Valenciana, y por diecinueve de las veintitrés especies de reptiles, por lo que en su conjunto es considerada de una gran riqueza faunística (Lluch & Navarro, et al., 2012). Siguiendo con la avifauna, se han citado más de ochenta especies de aves reproductoras y unas setenta de hibernantes, debido a la gran diversidad de hábitats que le confiere a cada una un ambiente idóneo para vivir (Monrós et al., 2012). Debe remarcar, además, la presencia de importantes aves rapaces, como el águila perdicera (*Aquila fasciata*), el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) o el búho real (*Bubo bubo*), entre otras (Vera & Giménez, 2012), y su rol como potenciales depredadores de otros animales más pequeños.

Asimismo, según Aznar et al. (2012), se han detectado hasta treinta y cinco especies de mamíferos coexistiendo en este ecosistema, identificando desde especies con un amplio rango geográfico, como el jabalí (*Sus scrofa*), la ardilla (*Sciurus vulgaris*) o la liebre (*Lepus granantensis*), hasta otras de hábitat más restringido y carácter íntegramente mediterráneo, como el erizo moruno (*Atelerix algirus*) o el murciélago de herradura mediterráneo (*Rhinolophus euryhale*). También destaca la presencia de mamíferos carnívoros y su papel como depredadores. Entre algunos de estos carnívoros destacan la gineta (*Genetta genetta*), la garduña (*Martes foina*) o el zorro (*Vulpes vulpes*). En cuanto a los pequeños mamíferos, hasta el presente se han identificado cuatro especies de insectívoros: la musaraña común (*Crocidura russula*), el musgaño enano (*Suncus etruscus*), el erizo común (*Erinaceus europaeus*) y el ya mencionado erizo moruno. Finalmente, en lo que concierne a los roedores, se ha certificado la presencia de

otras cuatro especies además de la ardilla, en concreto: la rata negra (*Rattus rattus*), el lirón careto (*Eliomys quercinus*), el ratón moruno (*Mus spretus*) y el ratón de campo, *A. sylvaticus*, el roedor más abundante y representativo de la Serra Calderona (Sainz-Elipe et al., 2012).

2.1.1.2. El incendio de 1992

Los días 30 y 31 de agosto del año 1992 se produjo un devastador incendio en la Serra Calderona. La quema de unos rastrojos fue el desencadenante de las llamas, las cuales se vieron fuertemente avivadas por el viento, extendiéndose rápidamente. Esta imprudencia humana supuso que 9.498 hectáreas de bosque mediterráneo y campos de cultivo abandonados quedasen calcinadas, convirtiéndose en una de las peores catástrofes de la historia forestal valenciana.

El efecto del fuego sobre el ecosistema supuso una perturbación dramática de la vegetación y el suelo, si bien su recuperación se ha ido sucediendo de forma paulatina pero relativamente rápida. Los estudios realizados por García-Fayos (1991) en la Serra Calderona concluyen que la vegetación tarda entre siete y quince años, según comunidades, en recuperar la altura y cobertura previa. Respecto a posibles modificaciones en la composición florística de la vegetación, la mayoría de las especies han sido capaces de rebrotar vegetativamente o por semillas, apareciendo casi inmediatamente después del incendio. Así, como describe Sainz-Elipe (2009), en las zonas perturbadas cuya cubierta vegetal ha sido estudiada ha ido apareciendo una cubierta de plantas herbáceas que recubrieron el suelo en su totalidad, emergiendo junto a los primeros rebrotes arbustivos. Estas especies herbáceas han servido como una importante barrera contra fenómenos erosivos. Transcurrido un tiempo, y siguiendo con las etapas de la sucesión ecológica secundaria, las plantas arbustivas han ido regenerando su follaje y recobrando el dominio del terreno

quemado. Sería a partir del cuarto año postincendio cuando, en general, las herbáceas dieron paso a las especies leñosas rebrotadoras, cuyo crecimiento se vio incrementado gracias a un aumento considerable de las precipitaciones registrado en dicha época. Esta cubierta de plantas leñosas permite que algunas de las primeras especies de animales recolonizadoras hayan podido establecer sus madrigueras.

En lo referente a las comunidades animales, Fuentes et al. (1998) y Sainz-Elipe et al. (2012) registran el regreso prácticamente inmediato de los micromamíferos a las áreas perturbadas, siendo *A. sylvaticus* la especie pionera y dominante en todas las áreas estudiadas. El ratón moruno, *M. spretus*, destacó por su carácter oportunista en las zonas con regeneración más tardía, y finalmente la musaraña común, *Crocidura russula*, regresó en consonancia a la recuperación de la masa boscosa. En cuanto a otras especies de mamíferos, todo parece indicar que los carnívoros y los herbívoros han regresado al ecosistema, lo que puede deducirse en base a las huellas, rastros y restos orgánicos detectados sobre el terreno. También las aves, anfibios y reptiles parecen haber recuperado su nicho ecológico habitual, así como las numerosísimas especies de invertebrados que forman parte de este ecosistema.

2.1.1.3. Enclaves prospectados

Con el fin de realizar el seguimiento del proceso de regeneración del área afectada por el incendio, se seleccionaron concienzudamente diferentes enclaves que permitiesen su estudio sincrónico. Como criterio se utilizó no únicamente el hecho de haber sufrido o no el efecto de las llamas, sino que hubo de estudiarse, además, el tipo de terreno y su accesibilidad, buscando los puntos más adecuados para la colocación de las trampas. Desde el año 1994, segundo año postincendio, se

han llevado a cabo prospecciones estacionales en áreas quemadas y en áreas no quemadas, consideradas como control. Se han utilizado dos tipos de enclaves:

- Enclaves de tipo cuadrado prospectados de forma estacional a lo largo de los veintiún años de estudio.
- Enclaves de tipo aleatorio, cuya prospección se realizó de forma puntual en aquellas ocasiones en que el número de micromamíferos capturados resultó insuficiente para el análisis parasitológico, debiendo recurrir a estos muestreos aleatorios para conseguir un número mínimamente significativo. La prospección de estos enclaves se llevó a cabo en los estudios previos de la Serra Calderona (Cerezuela, 2000; Ridaura, 2003).

Para la elaboración del presente trabajo se ha continuado con la prospección de los tres enclaves de tipo cuadrado:

- Dos enclaves ubicados en el área quemada, Rebalsadors y Barranc de la Saladilla, que serán denominados enclaves PI (postindencio).
- Un enclave ubicado en el área no quemada (área control), Les Llomes, que será nombrado como T (testimonio).

En la **Figura 2.1.** se presenta el mapa del Parc Natural de la Serra Calderona y su ubicación en la Península Ibérica, detallando el punto en que se ubican los enclaves muestreados. En las **Figuras 2.2., 2.3. y 2.4.** se presentan las áreas actuales de trampeo delimitadas en cada uno de los enclaves, describiéndose además los datos relativos a su ubicación (cuadrícula UTM 1x1 Km), la superficie en hectáreas, la altitud en metros sobre el nivel del mar, la orientación, el tipo de suelo y el tipo de vegetación potencial.

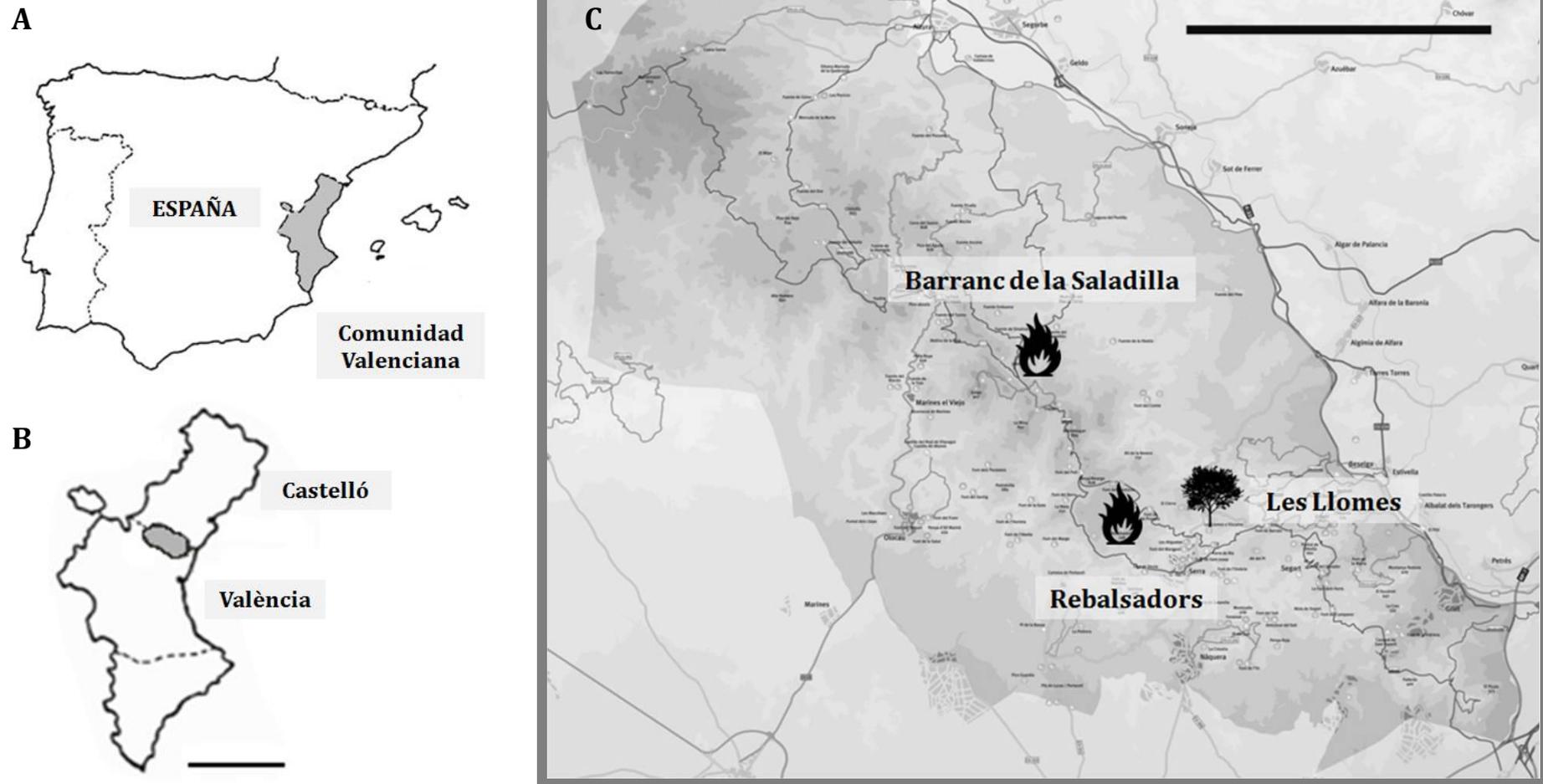
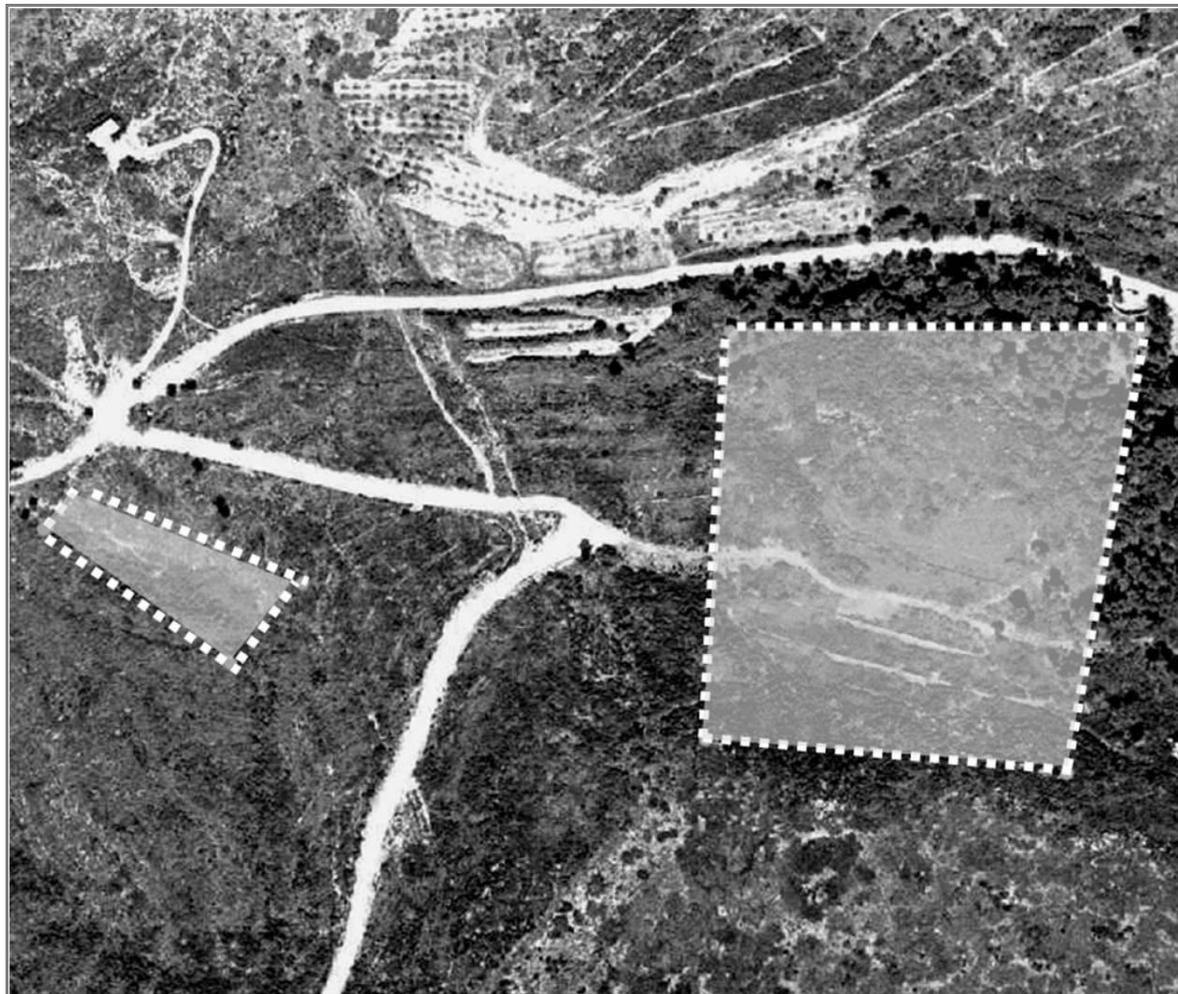


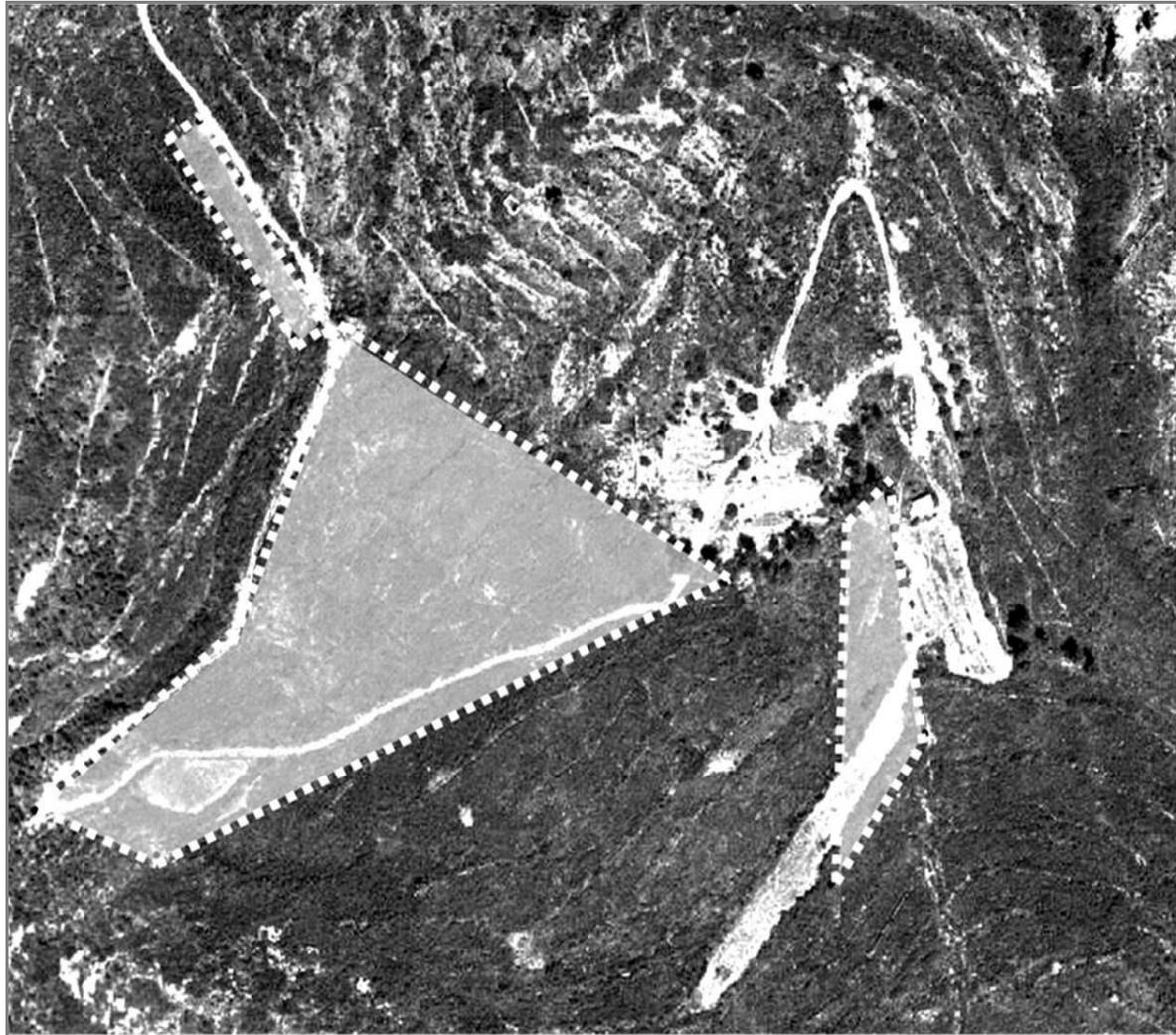
Figura 2.1. Situación geográfica de las áreas de estudio en la Península Ibérica (A), en la Comunitat Valenciana (B) y en la Serra Calderona (C). En la Serra Calderona se señalan los enclaves postincendio (Rebalsadors y Barranc de la Saladilla) y el enclave testimonio (Les Llomes). Escala: B) 100 km; C) 10 km.



Rebalsadors

- Enclave: PI
- Coordenadas:
 - Cuadrícula UTM 1x1 Km YJ1899
- Altitud: 725-750 m
- Superficie: 2,5 ha
- Orientación: Norte/Oeste
- Suelo: Calcáreo, silíceo
- Descripción general:
 - Masa boscosa
 - Bancales abandonados
- Vegetación:
 - Carrascal litoral con coscojar termófilo, acompañado de pino blanco.

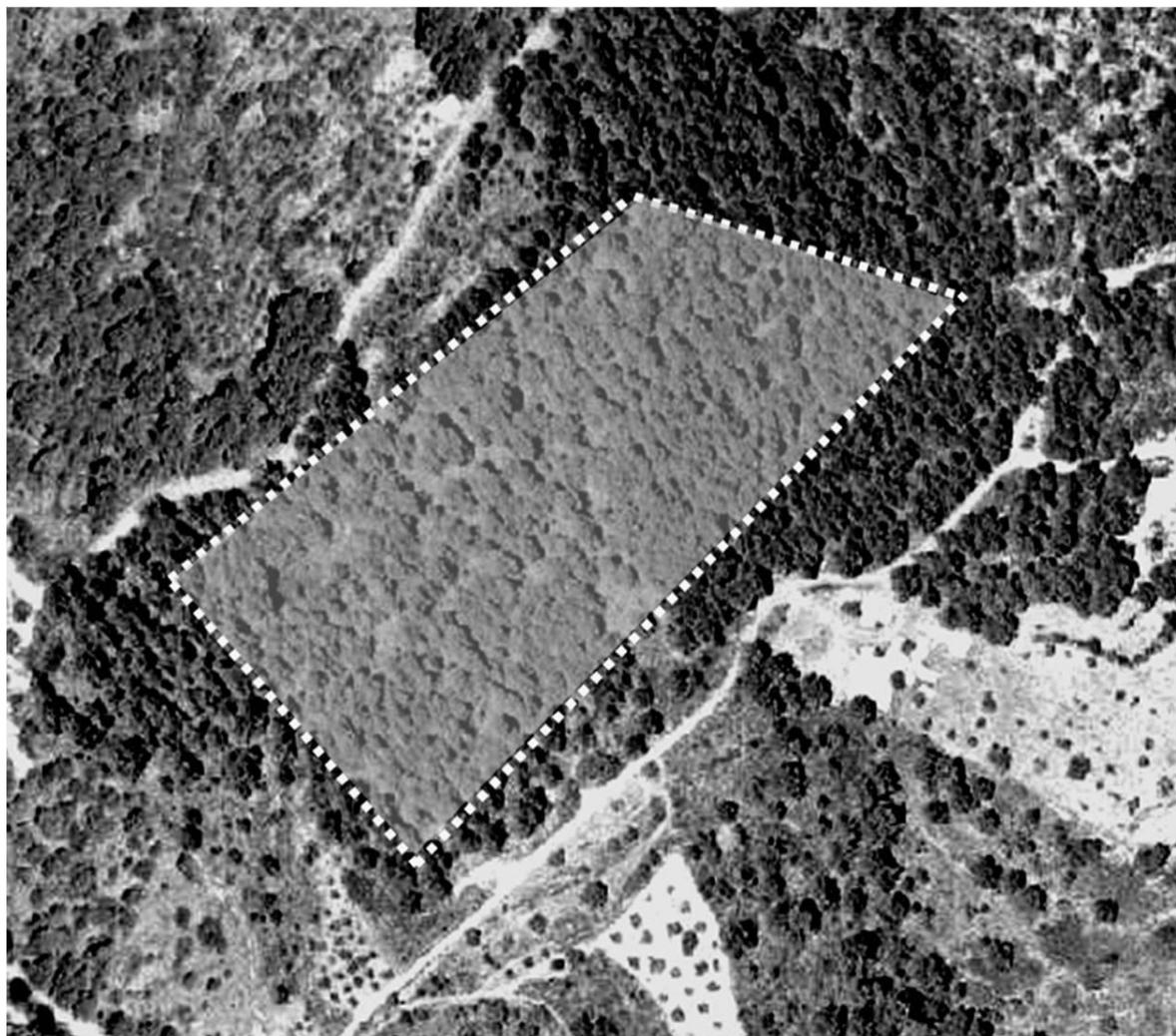
Figura 2.2. Mapa y descripción general del área de Rebalsadors. La zona sombreada indica la zona actual de ubicación de las trampas.



Barranc de la Saladilla

- Enclave: PI
- Coordenadas:
 - Cuadrícula UTM 1x1 Km YK1603
- Altitud: 550-600 m
- Superficie: 6 ha
- Orientación: Oeste
- Suelo: Calcáreo, silíceo
- Descripción general:
 - Masa boscosa
 - Bancales abandonados
- Vegetación:
 - Carrascal litoral muy reducido con coscojar termófilo, acompañado de pino blanco, momentáneamente sustituido por el listonar termófilo.

Figura 2.3. Mapa y descripción general del área de Barranc de la Saladilla. La zona sombreada indica la zona actual de ubicación de las trampas.



Les Llomes

- Enclave: T
- Coordenadas:
 - Cuadrícula UTM 1x1 Km YK2298
- Altitud: 440-480 m
- Superficie: 6 ha
- Orientación: Oeste
- Suelo: Silíceo
- Descripción general:
 - Masa boscosa
 - Bancales abandonados
- Vegetación:
 - Carrascal litoral degradado, acompañado por los matorrales de jarras y brezo, con pino blanco y rodeno.

Figura 2.4. Mapa y descripción general del área de Les Llomes. La zona sombreada indica la zona de ubicación de las trampas.

2.1.2. MATERIAL DE ESTUDIO: EL RATÓN DE CAMPO

Apodemus sylvaticus (Linnaeus, 1758)

Phylum: Chordata | Clase: Mammalia | Orden: Rodentia | Suborden: Myomorpha | Superfamilia: Muroidea | Familia: Muridae | Subfamilia: Murinae | Género: *Apodemus*

El ratón de campo, *A. sylvaticus*, se considera la especie autóctona de roedor forestal más extendida por la Península Ibérica, habiéndose descrito varias subespecies que apenas difieren a nivel morfológico. El ratón de campo del territorio valenciano se adscribe a la subespecie *A. s. dichrurus*, siendo nombrado como el ratón de campo mediterráneo (Torre et al., 2002). Su carácter generalista se evidencia con un amplio rango de alimentación y su extraordinaria capacidad de adaptación a multitud de condiciones ambientales, lo que lo convierte en una especie muy abundante en la mayoría de los hábitats (Fuentes, 2012). En particular en la Serra Calderona, el ratón de campo se muestra como la especie de micromamífero más capturada, la más abundante y como el mejor representante del proceso de recolonización postincendio (Sainz-Elípe et al., 2012).

2.1.2.1. Descripción morfológica

Se trata de un roedor de tamaño medio, caracterizado morfológicamente por una cabeza voluminosa y alargada. La caja craneana presenta un contorno casi ovoide, con nasales largos y estrechos que forman un hocico puntiagudo. El perfil del cráneo aumenta progresivamente en altura desde el extremo anterior hasta los frontales, y la parte posterior presenta una forma más convexa. Las bullas auditivas son pequeñas. En cuanto a los molares, son de tipo tubercular. El primer molar de la

maxila (M1) es tan grande como el M2 y el M3 unidos. El grado de desgaste del esmalte de los tubérculos se utiliza frecuentemente como método de determinación de la edad. La fórmula dentaria es 1.0.0.3/1.0.0.3. Las orejas son grandes y desnudas, sobresaliendo conspicuamente del pelaje, y los ojos, redondos, negros y saltones, le confieren una viveza única entre los múridos. La cola es bicolor, marrón en la parte dorsal y blanca en la ventral, delgada y prácticamente desprovista de pelo. El pelaje adquiere una coloración pardo-amarillenta en la parte dorsal y blanquecina en la zona ventral. Esta coloración corporal experimenta variaciones con la edad del roedor, siendo más grisácea entre los individuos más jóvenes y más rojiza, la coloración dorsal, y blanca-amarillenta, la coloración ventral, entre los individuos subadultos y adultos. También se observa una mancha amarillenta en la garganta, generalmente pequeña y redondeada, aunque a veces es mayor y alargada longitudinalmente, pero que no suele contactar con el color amarillento del dorso. No obstante, esta mancha podría estar ausente (Blanco, 1998).

En términos generales, se estima que la longitud cabeza-cuerpo oscila entre 76 y 112 mm. La cola, tan larga como la longitud conjunta de la cabeza y el cuerpo, está prácticamente desprovista de pelo. Los pies posteriores son muy grandes con relación al resto del cuerpo, alcanzando un tamaño de 20-24 mm en los ejemplares adultos y nunca siendo menor de 16 mm, ni en los ejemplares más jóvenes. Este rasgo particular les confiere a estos ratones una gran capacidad para el salto. Según Fuentes (2012), los datos morfológicos relativos al ratón de campo de la Comunitat Valenciana muestran una longitud cabeza-cuerpo de 48-170 mm, y la de la cola entre 58 y 125 mm. El tamaño de la oreja varía de 13 a 23 mm, y el tamaño del pie posterior entre 18 y 27 mm. En la **Figura 2.5.** se ilustran los rasgos morfológicos más representativos de *A. sylvaticus* y se detalla la toma de medidas corporales para su estudio.

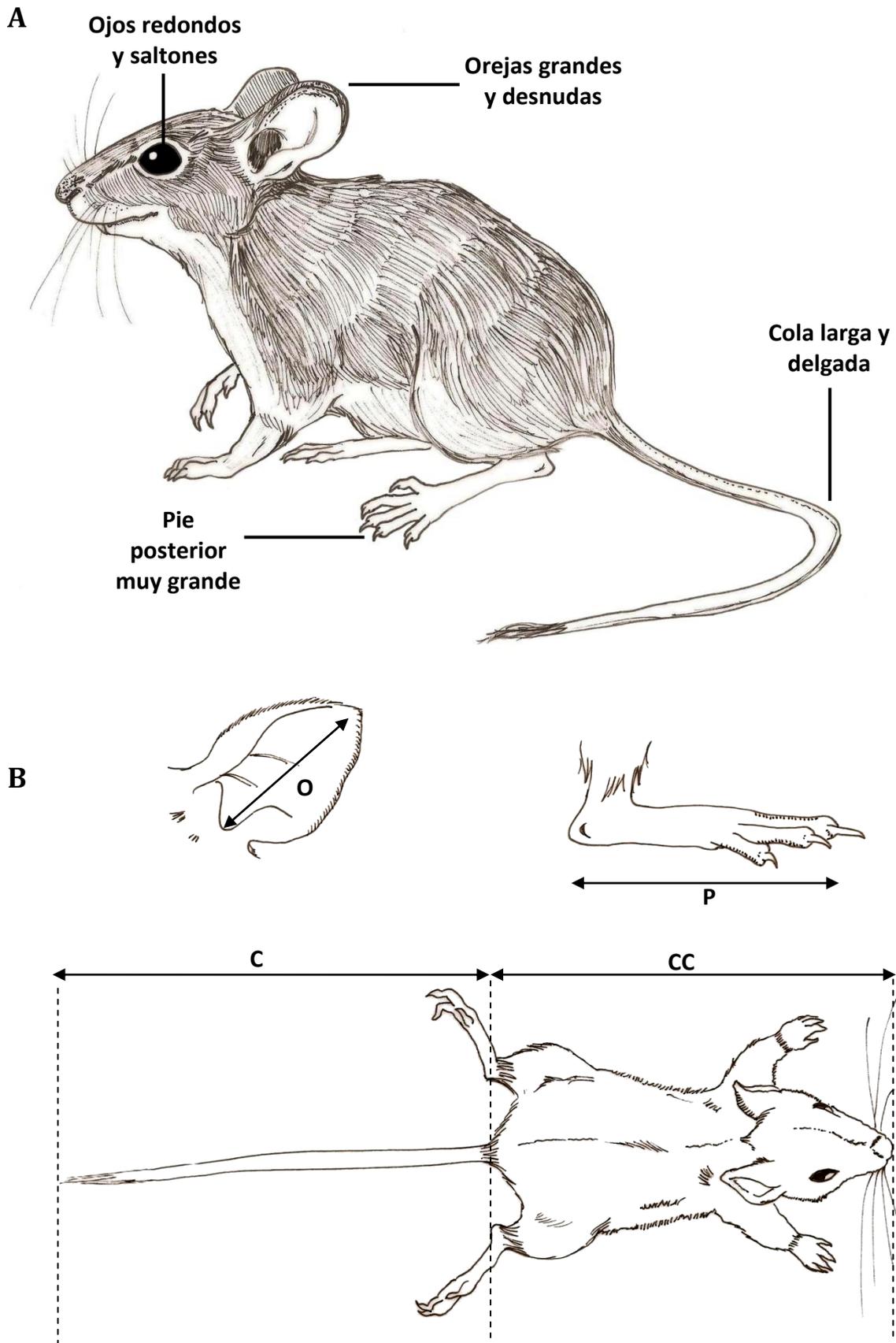


Figura 2.5. *Apodemus sylvaticus*. A) Rasgos morfológicos más característicos. B) Toma de medidas corporales: longitud de la oreja (O), longitud del pie posterior (P), longitud cabeza-cuerpo (CC) y longitud de la cola (C).

2.1.2.2. Distribución geográfica

El ratón de campo se encuentra ampliamente distribuido a lo largo de Europa, Asia Menor y norte de África. En Europa presenta una distribución homogénea, ocupando todos los países mediterráneos (incluidas la mayoría de sus islas) hasta Islandia y la mitad sur de Noruega y Suecia, así como las islas Británicas e Irlanda. En España (**Figura 2.6.**) su área de distribución se extiende de forma continua por todo el territorio continental, apareciendo además en todas las grandes Islas Baleares, a excepción de la Isla de Cabrera. En el Archipiélago Canario, sin embargo, está ausente (Blanco, 1998; Jubete, 2007). En la Comunitat Valenciana se halla distribuido a lo largo de prácticamente todo el territorio, faltando solamente en los medios acuáticos como ríos, lagos, embalses y marjales (Fuentes, 2012).

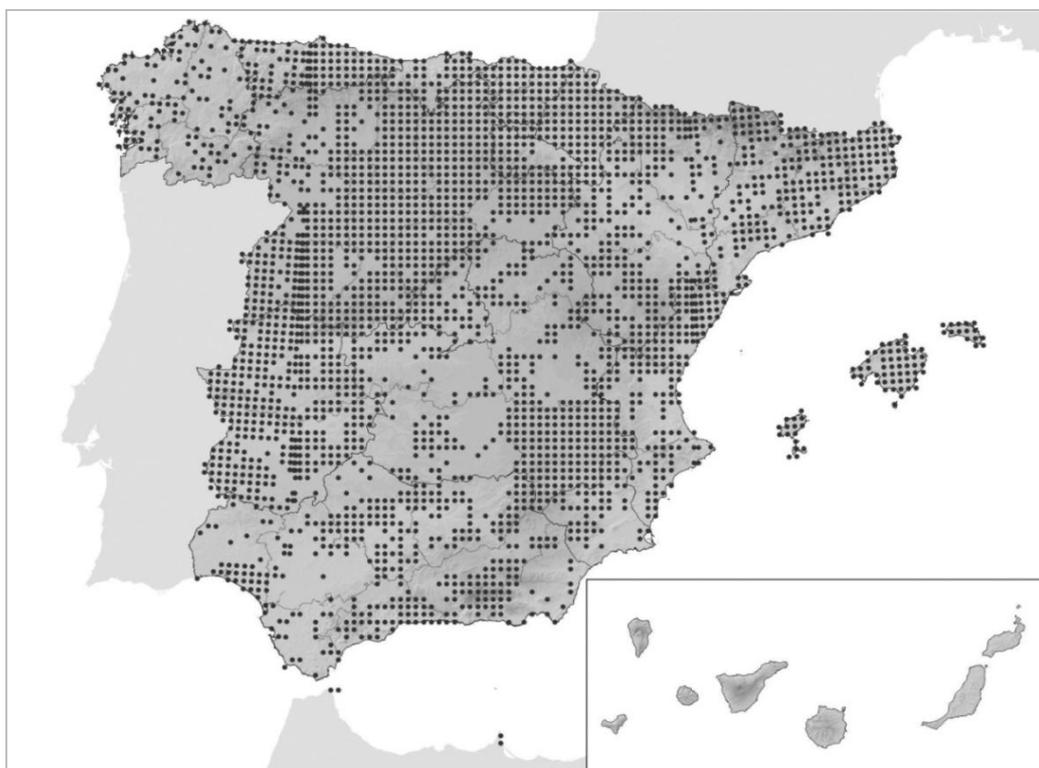


Figura 2.6. Distribución geográfica de *Apodemus sylvaticus* en España. Las áreas punteadas delimitan el territorio colonizado por el roedor. Imagen tomada de Jubete (2007).

2.1.2.3. Biología y ecología

La actividad de este múrido es esencialmente nocturna, con un máximo de actividad crepuscular y otro al alba. Son animales muy ágiles y bien dotados para el salto, lo que consiguen gracias a sus extraordinarias extremidades. En invierno muestran dos picos de actividad durante la noche, con un período de reposo entre ambos, si bien en el verano su actividad es continua. En las noches de luna llena su nivel de actividad y los desplazamientos son más reducidos, un comportamiento que parece funcionar como un mecanismo de defensa antidepredadora (Blanco, 1998).

A continuación se describen algunos aspectos acerca de su dieta, el uso del espacio y su dinámica poblacional.

❖ ALIMENTACIÓN

El ratón de campo se define como un consumidor con un amplio espectro alimentario. Es una especie omnívora y oportunista, que presenta cambios estacionales en función de la disponibilidad de alimento. Las bayas, los frutos y las semillas (castañas, bellotas, piñones, hayucos, moras, etc.) constituyen la base de su dieta. Tiene por costumbre almacenar el alimento que consume, por lo que es habitual encontrar acumulaciones subterráneas de comida. Dado que su alimentación se fundamenta en frutos y semillas, este roedor es reconocido por ejercer un considerable impacto en la dinámica y regeneración de ecosistemas forestales (Blanco, 1998). Por otro lado, durante la primavera y el verano, y si la disponibilidad es elevada, también incluye en su dieta pequeños invertebrados (insectos, arácnidos, gusanos, caracoles, etc.) e incluso algún pequeño vertebrado.

❖ USO DEL ESPACIO: HÁBITAT Y ÁREA DE CAMPEO

Donde el área de distribución no coincide con otros múridos competidores, como *A. flavicollis*, y debido a su gran capacidad de adaptación, *A. sylvaticus* ocupa hábitats muy diversos, incluyendo bosques caducifolios, pinares, robledales o encinares, entre otros, además de matorrales, márgenes de piedra, sistemas de dunas, praderas de hierbas altas, tierras de labor, brezales, etc. (Blanco, 1998). El hecho de seleccionar positivamente zonas con buena cobertura y densidad arbustiva se relaciona con un menor índice de depredación, ya que ello le permite contar con mayor disponibilidad de zonas de refugio (Jubete, 2007). Para establecer sus guaridas, en general ocupan oquedades naturales, haciendo de rocas, huecos en árboles y nidos sus propias madrigueras. Ahora bien, no es extraño que aprovechen otros refugios artificiales y construcciones para guarecerse, pudiendo encontrar sus guaridas entre los huecos de muros o casas de piedra. Una vez dentro de su madriguera, realizan sus propias galerías con dos o tres entradas. El diámetro es de 3-4 cm, extendiéndose desde la entrada en forma de abanico la tierra expulsada en su construcción, siempre y cuando el agujero se haya realizado desde el exterior. Si el animal ha realizado el agujero desde el interior, no aparecerán restos de tierra en la boca de la madriguera (Turón, 2012). Las galerías son poco profundas, donde construyen el nido, aunque pueden ser extensas si el sustrato es blando.

En la Comunitat Valenciana se ha constatado su preferencia por las masas boscosas, muros de piedras de pinares y carrascales litorales (sobre todo a altitudes superiores a 500 m) y cultivos abandonados como hábitat habitual. Asimismo, las zonas en regeneración postincendio con suficiente masa arbustiva para proporcionar cobijo y protección constituyen también un hábitat adecuado (Fuentes, 2012).

En lo que se refiere a su área de campeo, no siguen una pauta fija en sus desplazamientos, haciéndolos una presa difícil para sus depredadores (Blanco, 1998). En algunas áreas se ha observado que la magnitud de su desplazamiento depende del biotopo y de la densidad de población. Así, en ambientes con abundante cobertura y alta diversidad florística, como los brezales, la densidad de población es alta y la magnitud de los desplazamientos escasa (una media diaria de 17 m). Por el contrario, en ambientes de matorral mediterráneo ralo y de poca diversidad, donde la densidad es baja, los desplazamientos son mayores (una media diaria de hasta 34 m).

❖ DINÁMICA DE POBLACIONES

La dinámica poblacional del ratón de campo se caracteriza por presentar importantes fluctuaciones a lo largo del año, una tendencia que ha sido observada, en general, en todos los lugares donde se ha estudiado (Blanco, 1998). El ciclo muestra una disminución de la densidad en primavera, con valores bajos y estables en la época estival y una fase de crecimiento durante el otoño. De forma tradicional, se asumía que la disminución anual de la población estaba provocada por la conducta agresiva de los machos hacia los jóvenes, un hecho que limitaría su supervivencia durante la primavera y el reclutamiento estival de los mismos. No obstante, esta hipótesis ha caído en desuso y actualmente se considera que son las hembras y su variación en el éxito reproductivo la causa principal de las oscilaciones anuales de la abundancia. La actividad reproductora de las hembras de *A. sylvaticus* se halla controlada por la densidad de hembras adultas: cuando el número de éstas es elevado, lo que debería darse a finales de primavera, la productividad disminuye y, como resultado, también decae la densidad de población. Por el contrario, en otoño se produciría exactamente el fenómeno opuesto. En ambientes

mediterráneos el descenso poblacional estival también parece estar condicionado por la existencia de movimientos dispersivos desde los territorios de invierno a otros de verano más favorables para la supervivencia. En general, este roedor presenta un patrón estable y consistente, con un decrecimiento en primavera, manteniendo cierta estabilidad en verano y creciendo al final de esta estación para alcanzar máximos en otoño. Sin embargo, son muchos los factores ecológicos que podrían intervenir en la dinámica poblacional del ratón de campo, como la disponibilidad de alimento, la tasa de depredación u otros mecanismos intrínsecos de regulación, por lo que la densidad poblacional experimenta grandes fluctuaciones estacionales e interanuales (Torre et al., 2002). En los ecosistemas mediterráneos, como el caso de la Serra Calderona, donde existe una marcada estacionalidad y por tanto una limitación importante de los recursos en algunas épocas del año, los factores de tipo bioclimático suponen uno de los principales condicionantes del tamaño numérico de la población del ratón de campo.

❖ COMPORTAMIENTO SOCIAL Y REPRODUCCIÓN

La información sobre la organización social durante la época reproductora es contradictoria. Si bien algunos estudios hablan del establecimiento de parejas macho-hembra, otros indican la existencia de poliginia en el sistema de apareamiento (Fuentes, 2012). Sin embargo, existe un acuerdo general en atribuir al ratón de campo una organización social laxa durante la época no reproductora, cuando construyen nidos que ocupan tres o cuatro individuos de ambos sexos. En general, se estima una proporción entre machos y hembras de prácticamente 1:1, habiendo detectado en particular en el Parc Natural de la Serra Calderona un ratio hembras:machos de 1:1,3 sobre un tamaño muestral de 2.800 animales. Asimismo, los datos recogidos en las poblaciones de esta área evidencian que la reproducción

se produce a lo largo de todo el año, con una sola pausa durante el verano, momento que suele coincidir con mayor escasez de alimentos. La presencia de machos sexualmente activos también se ha certificado, al menos en ciertas zonas del piso termo y mesomediterráneo, a lo largo de prácticamente todo el año.

En el caso de las hembras, se dan del orden de dos o tres gestaciones al año, cuya duración oscila entre los 20 y 25 días y dan lugar a una media de seis embriones, variando de uno a nueve (Fuentes et al., 1998). Las crías recién nacidas, de un peso aproximado de 2 g, abandonan el nido pasadas dos semanas, adquiriendo su independencia antes de un mes. Su longevidad es de alrededor de un año y medio, si bien en los muestreos de captura-recaptura realizados hasta el presente en la Serra Calderona se han hallado individuos con una edad superior a dos años y medio (Fuentes & Galán Puchades, 1994; Sainz-Elipé et al., 2012).

2.1.2.4. Relación con otros organismos

❖ DEPREDACIÓN

Estos roedores son una pieza clave en la cadena trófica, ya que se trata de una de las especies más consumidas por un gran número de depredadores, tanto rapaces diurnas como nocturnas, mamíferos carnívoros, ofidios y ocasionalmente otras especies no especializadas como jabalíes, garzas o cigüeñas (Jubete, 2007). Conviene resaltar su papel como presa habitual de los carnívoros forestales, como jinetas, martas o garduñas, los cuales actúan como hospedadores definitivos de algunas especies de cestodos cuyo estadio larvario está albergado en cavidades corporales del ratón de campo.

❖ ECTOPARÁSITOS

En lo referente a los sifonápteros, todo indica que *A. sylvaticus* no presenta ninguna especie exclusiva de pulga, y los sifonápteros detectados en la Península Ibérica se pueden hallar en otros roedores e insectívoros. Por nombrar sólo algunos ejemplos, se han citado las especies *Typhloceras poppei poppei*, *Rhadinopsylla (Rhadinopsylla) beillardae* o *Leptopsylla (Leptopsylla) taschenbergi amitina* como pulgas que usan a *A. sylvaticus* como hospedador principal. Todo lo contrario ocurre en el caso de los anopluros, ya que el ratón de campo presenta una especie propia de piojo: *Polyplax serrata*. Dicho artrópodo puede aparecer con elevadas prevalencias en este hospedador (Torre et al., 2002). Asimismo, el ratón de campo es hospedador habitual de garrapatas, apareciendo normalmente en estadio de larva y más raramente como ninfas o adultos. *Ixodes ricinus* es la especie más representativa, pudiendo encontrar, aunque de forma más esporádica, a las especies *I. trianguliceps*, *Rhipicephalus turanicus* o *Haemaphysalis concinna*.

❖ MICROORGANISMOS

Como muchos otros roedores, el ratón de campo puede servir como reservorio de zoonosis de especial relevancia, cuya presencia ha sido reportada en España. Por un lado, y debido a su estrecha relación con las garrapatas que actúan como habituales vectores de enfermedad, se le considera potencial reservorio de bacterias como *Borrelia burgdorferi*, agente causal de la enfermedad de Lyme. Asimismo, es un portador frecuente del virus de la coriomeningitis linfocítica (LCMV), fácilmente transmisible al ser humano a través de las excretas o mordedura de un roedor infectado (Ledesma et al., 2009). En cuanto a protozoos de carácter zoonótico, cabe destacar su papel hospedador de hemoparásitos del género

Babesia, vectorizados también por garrapatas, y de *Toxoplasma gondii*, agente causal de la toxoplasmosis (Hubálek & Rudolf, 2011).

❖ EL SER HUMANO

Dado su tipo de alimentación y su ubicua distribución, existen evidencias de que el ratón de campo puede producir daños en cultivos agrícolas, tanto de cereales como de regadío, y huertas, aunque su incidencia real sobre las cosechas no suele tener repercusiones económicas de especial relevancia. En algunas zonas con hábitats fragmentados, su presencia podría condicionar la regeneración de los bosques al consumir gran cantidad de semillas. Sin embargo, otros expertos son de la opinión de que su papel resulta en realidad benefactor al actuar como un dispersador de estas semillas, favoreciendo la regeneración natural de los bosques (Jubete, 2007).

2.2. MÉTODOS

2.2.1. TÉCNICAS DE CAMPO

La prospección de los enclaves destinados al presente estudio se inició en el año 1994, transcurridos dos años del incendio. La presente memoria recoge las conclusiones obtenidas tras el seguimiento de veintiún años de prospección, además de exponer los resultados recogidos en los últimos cuatro años. La captura de micromamíferos se ha llevado a cabo siguiendo siempre la misma metodología, habiéndose realizado de forma casi sincrónica en zonas afectadas por el fuego y en zonas no quemadas. Antes del incendio, la Serra Calderona no había sido estudiada exhaustivamente en el plano zoológico, por lo que la bibliografía al respecto de la comunidad de micromamíferos es escasa e inexistente en el caso de su helmintofauna parásita. En consecuencia, fue necesario buscar un área que sirviese como control y que permitiera observar la diferente evolución con respecto al área quemada. La tentativa era encontrar una zona que reuniese características bióticas y abióticas similares a las quemadas con anterioridad al incendio pero que, al mismo tiempo, estuviera alejada de las áreas quemadas varios kilómetros. El porqué de esta distancia entre las zonas quemadas y no quemadas se basa en la capacidad de migración espacial que poseen algunos micromamíferos, que podrían haberse introducido en un ecosistema próximo dando lugar a posibles malinterpretaciones de los resultados. De este modo, se consigue minimizar el efecto de proximidad conservando la homogeneidad ecológica original del enclave.

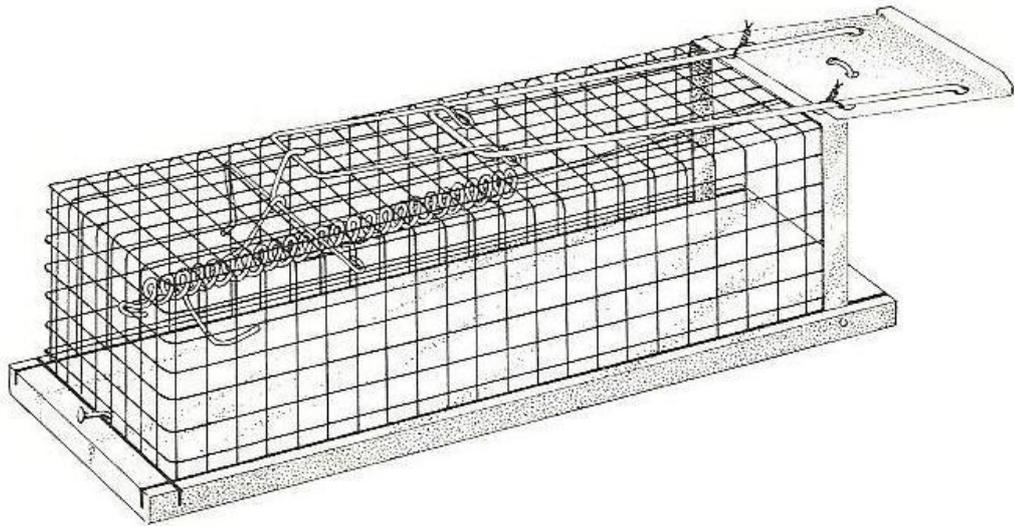
A continuación se describen de forma detallada las técnicas utilizadas para el muestreo y obtención de los micromamíferos hospedadores. Asimismo, se explica la metodología seguida para el registro de datos.

La metodología empleada para el estudio de micromamíferos en áreas afectadas por un incendio forestal ha sido la propuesta por numerosos especialistas en la materia que han ido optimizando estas técnicas con el paso de los años. De querer ampliar información al respecto, se recomienda la consulta de las siguientes publicaciones, probablemente las más relevantes al respecto: Fons (1984, 1986); Prodon et al. (1985, 1986, 1987); Athias-Binche et al. (1987); Fons et al. (1988, 1993); Fuentes & Galán-Puchades (1995); Fuentes et al. (1998) y Galán-Puchades et al. (1999).

El estudio de recolonización y dinámica poblacional de micromamíferos requiere una metodología que permita el seguimiento de los mismos a lo largo del tiempo sin que ello suponga sacarlos de su entorno natural. Para tal fin se recurre a técnicas de captura-recaptura y marcaje que permitan el estudio de la comunidad de micromamíferos sin ejercer alteraciones en la integridad del ecosistema. La estrategia consiste en una captura inicial del animal, el cual es marcado de forma individual y posteriormente liberado. Al analizar el porcentaje de nuevas capturas y recapturas en cada estación y año de muestreo es posible estimar el tamaño de la población, así como realizar el control y estudio de su crecimiento alométrico, incremento de peso, actividad sexual, longevidad y otros parámetros de carácter ecológico (Williams et al., 2002). Para llevar a cabo su obtención, se han empleado trampas de captura de animal vivo, las cuales permiten su recuperación sin que éste sufra ningún daño y su posterior reintegración al medio tras la pertinente recogida de datos. Estas trampas de captura se sustentan sobre una base de madera y un cuerpo de rejilla metálica con una puerta unida a un muelle, como muestra la **Figura 2.7**. En su interior se halla un pequeño gancho que sirve para fijar el cebo. De tal modo, cuando el animal es atraído por el olor de la comida y entra en la trampa y muerde el cebo, el gancho se suelta automáticamente y la puerta se cierra. Como

cebo se utiliza pan con aceite, cuyo aroma y sabor resulta muy atrayente para estos animales.

A



B



Figura 2.7. Trampas empleadas para la captura de micromamíferos. A) dibujo de la trampa de captura. Tomada de Gosálbez (1987); B) trampas preparadas antes de su colocación; C) captura de un *Apodemus sylvaticus*.

El lugar de colocación de las trampas fue escogido, primordialmente, en función de la disponibilidad y accesibilidad del terreno, tratando de ubicarlas cercanas a los lugares utilizados habitualmente como madrigueras pero respetando siempre la integridad natural del entorno, sin ejercer ningún tipo de perturbación sobre el biotopo. Se colocaron, en general, un total de 55 trampas en líneas de captura separadas de 5 a 10 m. Cada trampeo duró tres días consecutivos, dos noches, con una revisión de las mismas cada 24 horas. Por tanto, cada muestreo supone un total de 110 trampas. Las prospecciones se realizaron estacionalmente, debiendo adaptar las fechas en función de las condiciones climatológicas pero tratando siempre de respetar la replicabilidad entre las diferentes anualidades. En cada estación también se recogieron los datos correspondientes a las temperaturas máxima y mínima (°C) y la precipitación (mm).

Durante el proceso completo de estudio se ubicaron un total de 32.275 trampas. En las **Tablas A.1., A.2. y A.3.**, incluidas en el Anexo I de esta memoria, se presenta la relación de micromamíferos capturados desde el decimonoveno año postincendio hasta el vigesimosegundo, aportando los detalles acerca de la especie y el sexo de los animales, la estación y el año de muestreo, la temperatura máxima y mínima en °C y la presencia o ausencia de lluvia. Los datos relativos a las capturas de los anteriores muestreos pueden consultarse en los trabajos de Cerezuela (2000), Ridaura (2003), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015).

Regresando a las técnicas de obtención de animales, el motivo de utilizar trampas de captura-recaptura es el de recuperar a los animales con vida, los cuales son destinados al estudio de la dinámica poblacional de micromamíferos, debiendo ser debidamente marcados para su seguimiento. Antes del marcaje, el animal es recuperado de la jaula de captura, sujetándolo con firmeza pero sin provocarle ningún daño. Todos los individuos capturados son determinados *in situ* a nivel

específico y anotados sus datos relativos al sexo, la actividad sexual y el peso, para lo cual se emplea una balanza de mano. Tras la recogida de estos datos, se comprueba que el animal no haya sido previamente marcado en un muestreo anterior, y, en caso de tratarse de una nueva captura, se realiza el marcaje. Durante los primeros años del estudio los micromamíferos se marcaron mediante técnicas rutinarias de marcaje de micromamíferos, coloreándolos además en la zona del abdomen con unas gotas de líquido de Bouin (solución salina saturada de ácido pícrico) con el fin de reconocer fácil y rápidamente cada ejemplar recapturado. No obstante, en los últimos años se ha optimizado el marcaje mediante la implantación de un chip electrónico. Para ello se han empleado jeringas desechables de inyección de microchip de la marca comercial AVID®, que permite la inmediata identificación del animal utilizando un lector de radio-frecuencia de la misma casa comercial. Este método permite asignar a cada hospedador un número de identificación que facilite su seguimiento a lo largo de las sucesivas prospecciones. El microchip es implantado por medio de una inyección subcutánea en la nuca. La sensación de molestia para el animal es mínima durante su introducción, sin provocar ningún tipo de alteración para la integridad del mismo una vez está implantado. Dicho dispositivo es inerte y biocompatible, por lo que no existe posibilidad de reacción alérgica ni de rechazo al respecto. Una vez han sido convenientemente marcados, los micromamíferos son devueltos a la naturaleza en el mismo lugar de captura.

Los animales que aparecieron muertos en la trampa durante el muestreo fueron guardados de forma inmediata en bolsas de plástico convenientemente identificadas y comprobando, mediante el lector de microchip, si ya habían sido capturados en muestreos anteriores. Estos animales, junto con los obtenidos a partir de las prospecciones aleatorias, fueron los destinados al estudio parasitológico. Cabe aclarar, no obstante, que en algunos muestreos todas las capturas permanecían vivas en las jaulas, por lo que ante la necesidad de un número

mínimamente significativo del tamaño muestral para el estudio parasitológico hubo de recurrirse al sacrificio de algunos animales. Por ello, y sólo en los casos de absoluta necesidad, se eligieron, al azar, algunos especímenes vivos que fueron transportados al laboratorio, evitando siempre los ejemplares juveniles y las hembras preñadas, donde se procedería su adecuada eutanasia con isoflurano. En la **Tabla 2.1.** se presenta el número de ratones destinados al análisis parasitológico en cada área y año de muestreo.

Año postincendio	Área postincendio	Área testimonio
2º	21	11
3º	19	27
4º	61	8
5º	51	19
6º	107	50
7º	53	11
8º	26	11
9º	17	8
10º	53	11
11º	49	25
12º	17	12
13º	15	4
14º	33	7
15º	29	3
16º	39	9
17º	40	14
18º	45	12
19º	42	11
20º	37	7
21º	16	13
22º	28	7
Total	798	280

Tabla 2.1. Número de *Apodemus sylvaticus* analizados helmintológicamente en las áreas postincendio y testimonio en cada año de estudio.

2.2.2. TÉCNICAS DE LABORATORIO

A continuación se describe la metodología utilizada para el estudio helmintológico de los micromamíferos destinados al análisis parasitológico. Para una mayor revisión de la bibliografía especializada en las técnicas empleadas para esta parte del estudio se recomienda la consulta de las siguientes publicaciones y trabajos científicos: Langeron (1949), Nesemeri & Hollo (1961) y Melvin & Brooke (1971) en lo referente a microscopía y métodos de diagnóstico parasitológico en general; Mas-Coma (1976), Feliu (1980), Esteban (1983) y Galán-Puchades (1986) como obras de referencia en helmintología de micromamíferos; y Galán-Puchades et al. (1990, 1999), Feliu et al. (1992) y Galán-Puchades & Fuentes (1996) como referencia para el estudio parasitológico de micromamíferos en áreas quemadas de bosque mediterráneo.

2.2.2.1. Toma de datos de los hospedadores

De cada animal capturado se anotan todos los datos recogidos, referentes la fecha y enclave de captura, localización exacta dentro del enclave y su pertenencia a la zona quemada o testimonio.

Una vez en el laboratorio se confirma su determinación a nivel específico y se examinan los datos relativos a sexo, actividad sexual y peso, utilizando una balanza de precisión. Asimismo, se anotan las medidas morfométricas externas, en concreto la comprendida desde el extremo de la cabeza al cuerpo (CC) y las longitudes de la cola (C), el pie posterior (P) y la oreja (O), siguiendo el procedimiento descrito por Gosálbez (1987). Finalmente se realiza un examen previo del aspecto del animal, recuperando los ectoparásitos que pueda presentar en el pelaje y otras cavidades corporales, y anotando la posible existencia de heridas externas o cualquier otro

tipo de observación. En fichas individuales para cada hospedador se anotan todos estos datos, los cuales serán introducidos en una base de datos multidisciplinar para el posterior análisis de resultados y su adecuado tratamiento estadístico.

2.2.2.2. Disección de los hospedadores y extracción de los helmintos

Una vez registrados todos los datos relativos al hospedador se procede a la disección completa del mismo, separando de forma ordenada los órganos y examinando exhaustivamente las vísceras. Conviene resaltar la importancia de realizar la disección del hospedador en el menor tiempo posible tras su recogida en el campo, dado el rápido proceso de descomposición que experimentan estos mamíferos una vez han fallecido y, por consiguiente, la posible pérdida de sus helmintos parásitos, ya que si bien los nematodos presentan una gran resistencia, los plathelminths (trematodos y cestodos) mueren rápidamente cuando carecen de la fuente energética que le aporta su hospedador. Es por ello que, ante la imposibilidad de realizar la disección en el laboratorio de forma inmediata tras la recogida, debe procederse a la congelación del hospedador a -20°C para su posterior análisis, manteniendo así la integridad de los órganos del hospedador y de sus helmintos.

El análisis de los órganos internos de los hospedadores estudiados se lleva a cabo siguiendo técnicas rutinarias de laboratorio de disección de micromamíferos. Tras acomodar a los ratones sobre la bandeja de disección, se procede a la apertura del animal con un corte inicial en canal en la cavidad abdominal, extrayendo la porción intestinal y la vejiga y continuando después el corte en canal por el esternón hasta el cuello. Seguidamente, se realiza un corte a la altura de la tráquea y el esófago, acercándose lo máximo posible a la cabeza, y resecaando el conjunto restante de vísceras, cortando para tal fin los ligamentos necesarios. Si bien los

órganos se extraen para mayor comodidad en su conjunto, resulta crucial separar las vísceras en placas de Petri individuales, donde debe depositarse un fondo de suero salino para mantener la hidratación de los mismos, y donde se analizarán de forma exhaustiva los diferentes microhábitats. De tal modo, se utiliza una sola placa para cada órgano, con el fin de estudiar en detalle y de forma independiente el esófago, el estómago, el intestino delgado (tratando de distinguir entre la región del duodeno, yeyuno e íleon, usando más de una placa si fuera necesario), el intestino grueso (colon ascendente y descendente), ciego, hígado, bazo, vejiga, corazón y pulmones. Conviene añadir, además, que debe ponerse especial cuidado durante los primeros cortes de la disección en la región pleural y peritoneal, ya que, como se verá posteriormente, algunas larvas de cestodos utilizan como microhábitat de parasitación la cavidad torácica o abdominal.

Posterior a la disección, las vísceras se examinan de forma minuciosa bajo la lupa binocular. En este caso, se ha utilizado una lupa Meiji Techno® EMT convencional para el examen y una lupa Nikon® Type 104c (Digital Sight DS-U3) con cámara integrada para el fotografiado de los helmintos hallados.

2.2.2.3. Técnicas helmintológicas

Si bien la observación macroscópica *in vivo* resulta particularmente interesante a la hora de estudiar los macroparásitos, normalmente su identificación específica requiere una observación rigurosa de los mismos mediante la realización de ciertas técnicas, a veces un tanto laboriosas, que permitan diferenciarlo de otros helmintos de gran parecido morfológico o incluso macroscópicamente indistinguibles. Además, la metodología empleada obliga en la mayor parte de los casos a examinar material biológico que ya no está vivo y que, considerando su rápida descomposición, podría haber visto alteradas algunas de sus características

externas más visibles, debiéndose estudiar diferentes variables morfométricas que conduzcan a una identificación correcta. Todos los individuos se preservaron tras su identificación con el fin de obtener ejemplares de referencia, los cuales sirven para su comparación con otros organismos.

Una vez recuperado el helminto de su microhábitat, y tras un primer lavado en suero salino, se procede a su identificación específica mediante su adecuada fijación y montaje, un proceso que difiere en función del tipo de helminto.

Para la identificación de platelmintos debe realizarse un montaje permanente, cuyo esquema de trabajo se ilustra en la **Figura 2.8**. Los trematodos, tras su adecuada fijación en líquido de Bouin, fueron teñidos con carmín borácico alcohólico de Grenacher, mientras que los cestodos, previa fijación en alcohol de 70º en caliente, se tiñeron con carmín clorhídrico alcohólico. Cabe añadir que antes de comenzar el proceso de tinción en el caso de los cestodos se separaron y conservaron dos o tres anillos grávidos para su posterior estudio en lactofenol de Amann, con el fin de realizar una descripción de los huevos del cestodo. A partir de aquí, el procedimiento es común para ambas clases de platelmintos. Tras la tinción, se realiza la diferenciación en alcohol clorhídrico, hasta conseguir una óptima decoloración. Seguidamente, el helminto se deshidrata en una cadena de alcoholes de concentración creciente y se aclara en xileno. Finalmente, se procede a su montaje definitivo, entre porta y cubreobjetos, en bálsamo de Canadá.

Para el estudio de los nematodos, que deben haber sido fijados en alcohol de 70º, se realiza su aclaramiento y montaje extemporáneo utilizando lactofenol de Amann, procedimiento que permite disponer al helminto en diferentes orientaciones para su completo estudio, así como su posterior recuperación en el líquido conservador. Este proceso se ilustra en la **Figura 2.9**.

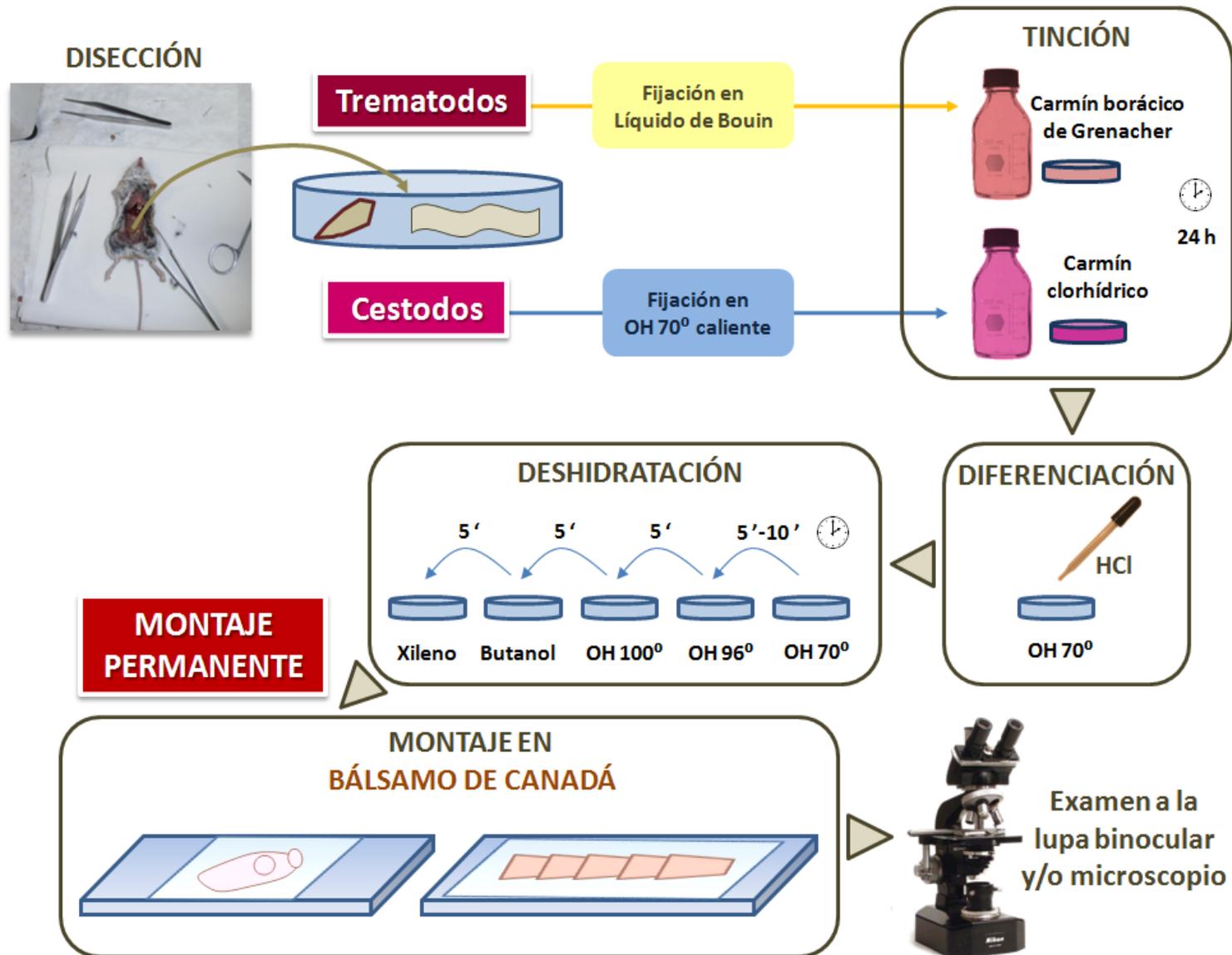


Figura 2.8. Procedimiento seguido para la fijación, tinción y montaje permanente de trematodos y cestodos.

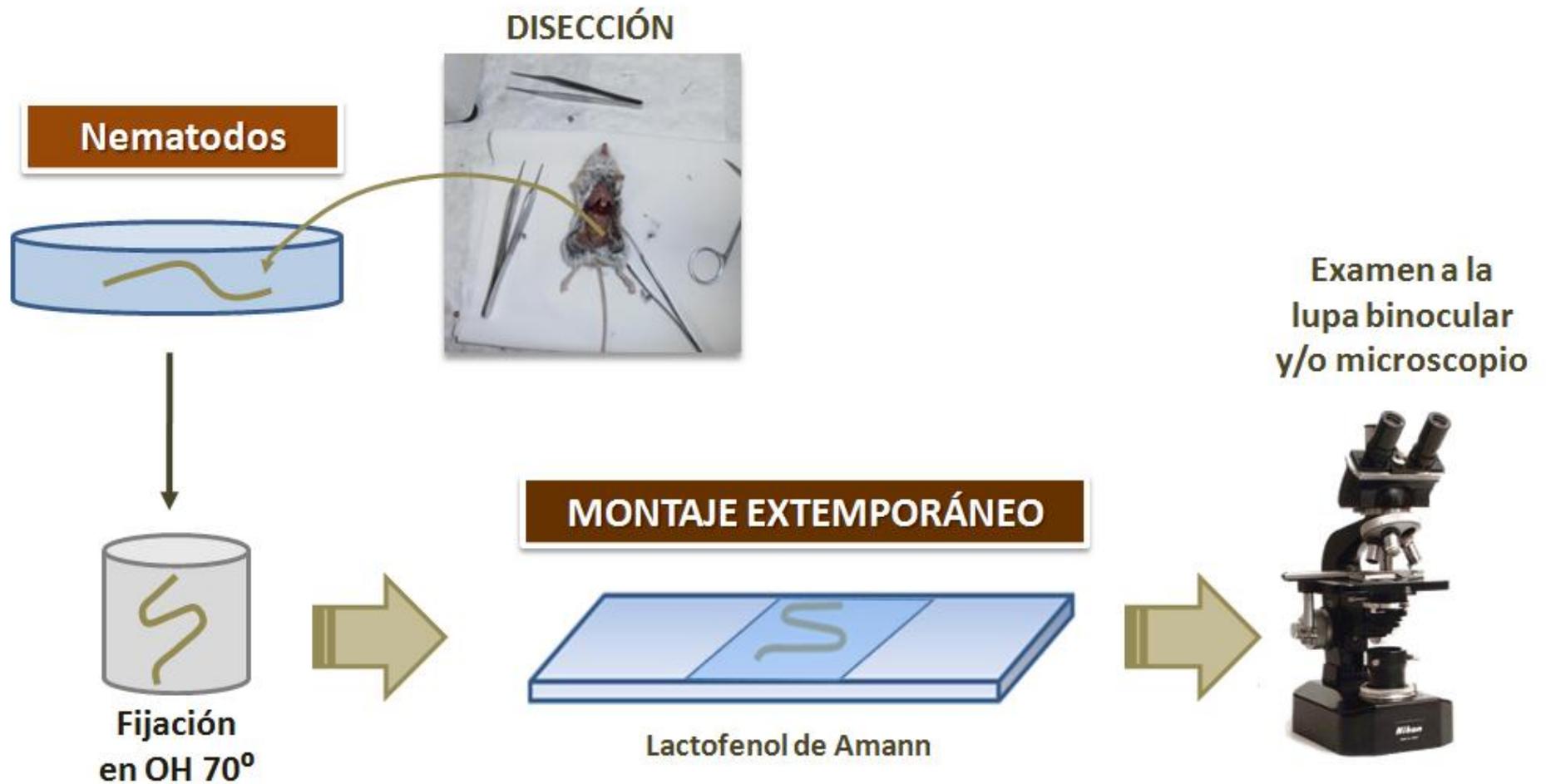


Figura 2.9. Procedimiento seguido para la fijación y montaje extemporáneo de nematodos.

Una vez realizado el montaje, se llevó a cabo la identificación específica de los helmintos, cuya base es la morfología y anatomía de los mismos. Para tal fin, se realizó su completo estudio morfométrico, mediante la toma de todas las medidas corporales posibles y el examen de sus estructuras y apéndices. Dicho estudio se llevó a cabo mediante la utilización de un microscopio Nikon® E200 LED, para llevar a cabo el examen, así como de un microscopio Nikon Optiphot con cámara lúcida para la realización de ilustraciones de los helmintos. Para su determinación específica se ha consultado la bibliografía más actualizada y las pertinentes claves taxonómicas, siendo algunas de las más amplias: Gibbons (2010), Gibson et al. (2002, 2005) y Khalil et al. (1994). Posteriormente se mencionará con mayor detalle la bibliografía referente a cada una de las especies identificadas.

2.2.3. DESCRIPCIÓN DE LOS FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS

Uno de los objetivos principales del presente trabajo es el análisis de la potencial influencia que factores tanto intrínsecos como extrínsecos pueden ejercer sobre el proceso de regeneración del ecosistema perturbado y, por extensión, sobre la helmintofauna del ratón de campo. Consecuentemente, se han seleccionado, desde el segundo año postincendio, una serie de factores que se describen a continuación.

2.2.3.1. Factores intrínsecos

Por definición, los factores intrínsecos son aquellos que derivan del propio individuo de estudio. Para el presente estudio los factores intrínsecos seleccionados han sido la edad, el sexo y el porcentaje anual de captura del hospedador de

estudio, *A. sylvaticus*. A continuación se definen con mayor detalle estos factores, así como el criterio y metodología empleada para su determinación.

❖ **EDAD DEL HOSPEDADOR**

La determinación de la edad de los ejemplares de *A. sylvaticus* se realizó en función de su peso, manteniendo la metodología empleada por Cerezuela (2000), Ridaura (2003), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015). Esta determinación asigna cada ejemplar a un grupo determinado, pudiendo analizar la edad del hospedador como una variable categórica. Los ratones son clasificados en juveniles, subadultos o adultos. Los intervalos de peso considerados para cada grupo se detallan en la **Tabla 2.2**. En la **Tabla 2.3**. se presenta el número de animales pertenecientes a cada clase de edad recogidos en los enclaves estudiados.

Peso (g)	Grupo de edad	Apariencia
< 16	JUVENIL	
16 ≤ peso ≤ 25	SUBADULTO	
> 25	ADULTO	

Tabla 2.2. Grupos de edad establecidos para *Apodemus sylvaticus*.

Tipo de enclave	Juveniles	Subadultos	Adultos
Área postincendio	99	419	280
Área testimonio	51	134	95
Total	150	553	375

Tabla 2.3. Número de *Apodemus sylvaticus* pertenecientes a cada grupo de edad analizados parasitológicamente.

❖ SEXO DEL HOSPEDADOR

La determinación del sexo se fundamentó en la observación macroscópica de las características de los genitales externos e internos, siguiendo los criterios establecidos por Gosálbez (1987). En la **Figura 2.9.** se ilustran estas características morfológicas. En la **Tabla 2.4.** se muestra el número de machos y hembras analizados parasitológicamente en cada tipo de enclave.

La distinción entre el sexo masculino y femenino del ratón de campo puede realizarse de forma inmediata al observar los genitales externos, ya que la distancia entre el pene y el ano es mayor que la que separa el meato urinario y el ano en las hembras.

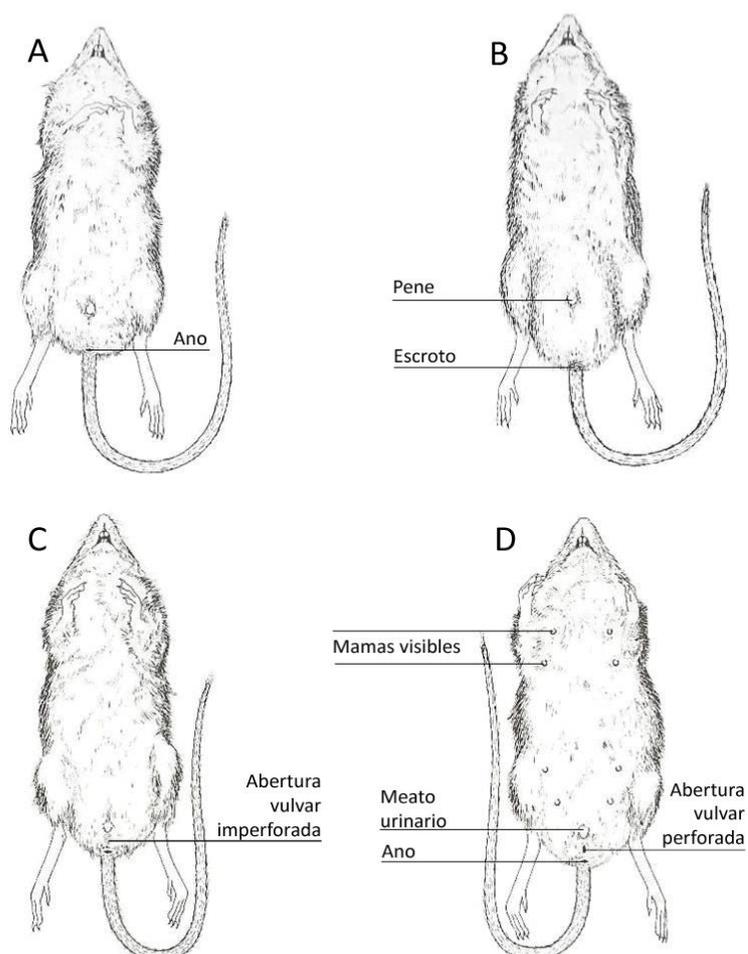


Figura 2.9. Genitales externos de machos y hembras. A) macho inactivo; B) macho activo; C) hembra inactiva; D) macho activo. Tomada de Gosálbez (1987).

Tipo de enclave	♂♂	♀♀
Área postincendio	462	336
Área testimonio	153	127
Total	615	463

Tabla 2.4. Número de machos (♂♂) y hembras (♀♀) de *Apodemus sylvaticus* analizados parasitológicamente.

❖ PORCENTAJE ANUAL DE CAPTURA DEL HOSPEDADOR

El cálculo del porcentaje de captura permite hacer una estimación del tamaño poblacional de los roedores analizados, y ya que las prospecciones se han realizado estacional y casi sincrónicamente en los tres enclaves en los veintiún años de estudio, es posible analizar las fluctuaciones en la dinámica poblacional del ratón de campo y su posible influencia sobre la comunidad helmintiana de los hospedadores de cada área. El cálculo del porcentaje de captura anual de *A. sylvaticus* se ha realizado siguiendo la fórmula:

$$\text{Porcentaje de captura (\%)} = \frac{\text{n}^{\circ} \text{ de individuos diferentes capturados}}{\text{n}^{\circ} \text{ de trampas colocadas}}$$

Conviene aclarar que el término *individuos diferentes* describe el número de *A. sylvaticus* capturados excluyendo a las recapturas de la misma estación.

2.2.3.2. Factores extrínsecos

Se consideran extrínsecos los factores externos o ajenos al hospedador. Los factores seleccionados en este caso han sido el tipo de enclave, el año y el período de captura, los cuales se detallan a continuación.

❖ TIPO DE ENCLAVE

Para estudiar las diferencias entre las helmintofaunas de los enclaves prospectados y la influencia del área sobre la misma, los hospedadores capturados se han agrupado en los siguientes grupos:

- PI – Postincendio. Esta categoría se ha asignado a los *A. sylvaticus* procedentes de áreas quemadas, incluyendo los enclaves de tipo cuadrado, en el Barranc de la Saladilla y Rebalsadors, y los enclaves de tipo aleatorio, prospectados solamente en los primeros años del estudio.
- T – Testimonio. Esta categoría se refiere a los *A. sylvaticus* capturados en zonas no quemadas, siendo considerados como el grupo control. Para su asignación se incluye el enclave de tipo cuadrado de Les LLOmes y enclaves de tipo aleatorio ubicados en zonas no perturbadas por el fuego.

❖ AÑO DE ESTUDIO

La agrupación de los datos (tanto parasitológicos como intrínsecos del hospedador) por año permite seguir su evolución a lo largo del tiempo, pudiendo analizar las diferencias y similitudes entre las áreas PI y T y concluir en qué magnitud se ha producido su regeneración. Para la medida de un *año postincendio* se ha considerado el período comprendido entre octubre de un año y septiembre del año

siguiente. Ya que el estudio abarca el total de veintiún años de estudio, los datos se han agrupado por año desde el segundo al vigesimosegundo año postincendio.

❖ ESTACIÓN Y PERÍODO DE CAPTURA

La prospección estacional dentro de cada año de estudio permite conocer cómo varían hospedadores y helmintos a lo largo de las diferentes estaciones. Para las sesiones de muestreo han tratado de mantenerse las mismas fechas durante los diferentes años, con el fin minimizar en la medida de lo posible la influencia de variables extrañas. Por otro lado, ha de tenerse en cuenta que el efecto de la estaciones puede venir fuertemente condicionado por el año de estudio, debido al estado de regeneración de las zonas afectadas por el fuego. Por tanto, además de su estudio como variable independiente, el período de captura se ha estudiado como una variable ligada al año, variable que será denominada *período postincendio*, con el fin de analizar el efecto combinado de ambos factores.

2.2.4. TÉCNICAS ESTADÍSTICAS

En el siguiente subapartado se presentan los procedimientos estadísticos empleados para el análisis de datos. Dicho análisis se ha realizado para la caracterización y comparación de las comunidades helmintianas del área PI y del área T, así como para el estudio de la influencia de los factores intrínsecos y extrínsecos descritos anteriormente.

El análisis estadístico se ha llevado a cabo mediante la utilización de diversos programas informáticos. La base de datos fue exportada al software Microsoft Excel 2010. El análisis fue realizado en los paquetes estadísticos Stat View 5.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) y SPSS 19.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA), todos ellos en sus versiones para Windows. Las principales obras consultadas para la elaboración del análisis de datos han sido: Parker (1981), Sokal & Rohlf (1986) y Domenech (1996), además de obras centradas en el tratamiento de datos en el campo de la Parasitología, destacando a Combes (1987), Fuentes (1992) y Cerezuela (2000).

El nivel de significancia estadística establecido para todas las pruebas es para una $p < 0,05$.

2.2.4.1. Caracterización de la comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus*

La caracterización cualitativa y cuantitativa de los miembros de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* se ha llevado a cabo, en primer lugar, de forma global en la población de hospedadores de la Serra Calderona, y, a continuación, de forma independiente en las áreas PI y T. Esta caracterización se realizó, por un lado,

considerando cada especie de helminto hallada, y por otro, agrupando estas especies según la naturaleza de su ciclo biológico.

Para la caracterización de la comunidad helmintiana se han analizado los siguientes parámetros ecológicos:

- Descriptores cuantitativos de las poblaciones helmintianas como los valores de prevalencia, intensidad media, rango y abundancia media para cada especie parásita;
- Frecuencia de distribución del número de especies parásitas;
- Distribución de frecuencias de las especies componentes, considerando como tales aquéllas cuya prevalencia sea igual o superior al 10%;
- Naturaleza bioecológica de los helmintos;
- Índice de abundancia;
- Diversidad helmintiana.

Descriptores cuantitativos de las poblaciones helmintianas

Los descriptores cuantitativos de las poblaciones helmintianas se han calculado siguiendo la terminología revisada por Bush et al. (1997):

- **Prevalencia:** número de hospedadores infestados por uno o más individuos de una especie parásita o de un grupo taxonómico particular, dividido por el número de hospedadores examinados para esa especie. Cuando este valor se utiliza en un sentido descriptivo se expresa como porcentaje, en tanto que es utilizado como una proporción cuando es incorporado en los modelos matemáticos. Otros términos empleados con frecuencia para referirse a este valor son los de porcentaje de infección o de infestación.

- **Intensidad:** número de individuos de una especie parásita particular en un único hospedador, es decir, el número de individuos de una infrapoblación. Es frecuente encontrar en la literatura el término carga parasitaria en lugar de intensidad.
- **Intensidad media (Im):** se calcula como la media de la intensidad de un parásito particular, teniendo en cuenta solamente a los hospedadores parasitados. La fórmula sería, por tanto:

$$I_m = \frac{\text{número total de parásitos de una especie}}{\text{número total de hospedadores infestados}}$$

- **Abundancia:** número de individuos de una especie parásita en un hospedador, independientemente de que esté o no infestado. En este sentido, y al contrario de lo que ocurría con la intensidad, en la que sólo se consideran hospedadores infestados, sería posible encontrar una abundancia de 0 parásitos.
- **Abundancia media (Am):** se calcula como la media de las abundancias de una especie parásita entre todos los hospedadores examinados, incluyendo los parasitados y no parasitados.

$$A_m = \frac{\text{número total de parásitos de una especie}}{\text{número total de hospedadores examinados}}$$

Si bien intensidad y abundancia parecen términos muy similares, es importante no confundirlos y utilizarlos con cautela. La intensidad media de parasitación es un descriptor de frecuente utilización en los cribados poblacionales

pero que, sin embargo, no suele funcionar como un buen reflejo de una infestación parasitaria real. En general, los helmintos parásitos siguen una distribución agregada dentro de sus hospedadores (Usher & Williamson, 1974), lejos de una tendencia ideal de normalidad. De hecho, es frecuente encontrar una situación de “pocos hospedadores infestados con un gran número de parásitos”, en lugar de “muchos hospedadores infestados con pocos parásitos”, si bien esta aseveración es muy general. Por tanto, a la hora de estudiar el fenómeno del parasitismo en su conjunto, resulta de mayor utilidad el concepto de abundancia media, ya que al considerar a hospedadores infestados y no infestados ofrece un valor de probabilidad más representativo de detectar la infestación en un individuo elegido al azar. Bush et al. (1997) señalan la importancia de este matiz sobre todo al realizar estudios a nivel de comunidad, ya que en un hospedador puede encontrarse la coexistencia de diferentes poblaciones parasitarias, y la presencia de una especie podría favorecer o dificultar el establecimiento de otra. Por consiguiente, en el presente trabajo se toma la medida de intensidad como una forma de entender la magnitud de la infestación parasitaria y que informa del rango mínimo y máximo de parásitos detectables en un solo individuo, mientras que se utiliza la medida de abundancia como una variable intrínseca del hospedador.

- **Riqueza de especies:** número de especies parásitas presentes en un individuo hospedador (n° de especies de la infracomunidad) o en la población hospedadora (n° de especies que forman la comunidad).
- **Riqueza media de especies (Rme):** se calcula como el promedio de la riqueza de especies de la población hospedadora analizada.

Naturaleza bioecológica de los helmintos

Para el estudio de la naturaleza bioecológica de los helmintos se realizaron dos tipos de clasificaciones según el tipo de ciclo biológico empleado por el parásito. En primer lugar, se distinguieron éstos teniendo en cuenta la clasificación clásica según el número de hospedadores que intervienen en el ciclo; y, en segundo lugar, se distinguieron según la forma infestante para el ratón de campo, siguiendo la clasificación propuesta por Fuentes et al. (2005a). Ambas clasificaciones se detallan a continuación:

- Según el número de hospedadores participantes en el ciclo se diferencian los ciclos monoxenos y los heteroxenos.
 - Helmintos monoxenos, en cuyo ciclo solamente participa un hospedador, el cual se infesta de forma directa. A su vez, dentro de los nematodos de ciclo monoxeno se distinguen los helmintos de tipo:
 - Geohelmintos, cuya forma infestante es un estadio de vida libre en forma de larva en el medio externo;
 - Pseudogeohelmintos, que se transmiten a través de huevos que necesariamente deben embrionar en el medio externo;
 - Ageohelmintos, que emiten huevos con capacidad infestante al medio externo.
 - Helmintos heteroxenos, que requieren de la participación de un hospedador definitivo, que alberga las formas adultas del helminto, y uno o varios hospedadores intermediarios en los cuales se desarrollen los estadios larvarios del mismo.

- Según la forma de transmisión del parásito se diferencian los helmintos FES y los helmintos No-FES.
 - Helmintos FES, acrónimo de las siglas en inglés *Free Environmental Stages*, para referirse a aquellas especies que presentan como forma infestante para el hospedador analizado un estadio de vida libre en el medio externo, ya sea bajo la forma de huevo o de larva.
 - Helmintos No-FES, cuya forma infestante para el hospedador analizado se desarrolla dentro de un hospedador intermediario que actúa como hospedador intermediario.

❖ **COMPARACIÓN DE PREVALENCIAS Y ABUNDANCIAS**

La prevalencia y la abundancia de parasitación, tanto globales como a nivel de poblaciones helmintianas, se han comparado en función del tipo de enclave y año de captura, del sexo y de la edad del hospedador.

▪ **Comparación de proporciones**

En el presente estudio se ha seleccionado el test χ^2 para llevar a cabo la comparación de proporciones, el cual indica si las diferencias observadas entre las distribuciones se deben o no al azar.

▪ **Comparación de medias**

Ciertos métodos estadísticos permiten la comparación entre una variable independiente cualitativa y una variable dependiente cuantitativa. Ello permite comparar, por ejemplo, los valores de abundancia de parasitación detectados entre diferentes poblaciones, siendo ésta la variable dependiente cuantitativa. Las variables independientes, en este caso, se agrupan en variables categóricas, considerando como tal los grupos de edad, de sexo, de año y tipo de enclave de

captura. Debido a la frecuente distribución agregada de las poblaciones parasitarias, se ha recurrido al cálculo de pruebas no paramétricas para su estudio, como el test de la U de Mann-Whitney, para variables independientes dicotómicas, y el test de Kruskal-Wallis para variables dependientes politómicas.

Distribución de frecuencias

El concepto de distribución de frecuencias en Parasitología se refiere a la forma en que están distribuidos los individuos de una población parásita dentro de la población de hospedadores. El cálculo de la distribución de frecuencias de las poblaciones se realiza en base al cálculo de la media y la varianza de las mismas, pudiendo encontrar diferentes tipos de distribución:

- **Distribución de frecuencias de Poisson.** Se caracteriza por no estar sujeta a la influencia de ningún fenómeno particular derivado de la relación entre el parásito y su hospedador. Ello quiere decir que la población parásita presenta una distribución azarosa. En términos matemáticos, esta distribución se representa como la igualdad entre la media y la varianza de la muestra analizada.
- **Distribución binomial positiva, o distribución regular o subdispersa.** Se trata de la distribución uniforme de la población parásita, la cual vendría condicionada por fenómenos particulares como, por ejemplo, la pequeña dimensión del microhábitat ocupado por el parásito. Matemáticamente, se expresa por una varianza inferior a la media.
- **Distribución binomial negativa, o distribución agregada o sobredispersa.** Se define como la distribución agregada de la población de parásitos. Esta

distribución se ve condicionada por fenómenos como una diferente respuesta inmunitaria de los hospedadores frente al parásito. Numéricamente, aparece como un valor de varianza superior a la media.

Para la asignación de uno u otro tipo de distribución a la población de estudio es aconsejable la aplicación del denominado Índice de Lefkovitch (Lefkovitch, 1966), el cual permite obtener un mejor ajuste de las frecuencias observadas con respecto a las distribuciones teóricas. El valor de Lefkovitch (L) se calcula mediante la siguiente fórmula, siendo S^2 la varianza y X la media de la muestra analizada:

$$L = \frac{1}{45} \tan^{-1} \left(\frac{S^2}{X} \right) - 1$$

El valor de L varía de -1 a +1, siendo su distribución correspondiente:

- L = 0 se trata de una Distribución de Poisson
- L < 0 se trata de una Distribución Binomial Positiva
- L > 0 se trata de una Distribución Binomial Negativa

Para el cálculo del Índice de Lefkovitch se consideran únicamente las especies componentes.

Índice de abundancia

El cálculo del índice de abundancia (IA) permite establecer una clasificación muy general de las especies de la comunidad helmintina, en base a su abundancia media dentro de la comunidad. Se calcula para cada población helmintiana empleando la siguiente fórmula:

$$IA = A_m \times M$$

donde A_m es la abundancia media de esa especie y M un factor de maduración calculado según el criterio:

- $M = 1$ si al menos un individuo de la población parásita ha alcanzado el estado de maduración;
- $M = 0$ si no se ha encontrado ningún individuo reproductivamente activo en la población parásita.

La interpretación de los resultados sigue el esquema propuesto por Bush (1973) y modificado por Pence & Eason (1980), que determina la distinción de cuatro clases de especies dentro de la comunidad helmintiana del hospedador estudiado en un hábitat determinado, y que se enumeran a continuación:

- ❑ $IA > 1$ para las especies dominantes, que serían consideradas como las más características de la comunidad helmintiana;
- ❑ $1 > IA > 0,1$ para las especies codominantes, las cuales contribuyen significativamente a la comunidad, pero que también son capaces de desarrollarse en otros hábitats;
- ❑ $0,1 > IA > 0$ en el caso de especies con éxito en la migración, cuya presencia, a pesar de ser capaces de evolucionar y reproducirse en el hospedador, es infrecuente y no se consideran características de la comunidad helmintiana, perteneciendo a otros hábitats;
- ❑ $IA = 0$ para las especies sin éxito en la migración, considerando como tal a aquellas que, aunque consiguen acceder al microhábitat de parasitación, no pueden cambiar de estadio evolutivo ni reproducirse, siendo característica de otras comunidades.

Índices de diversidad específica

Los índices de diversidad específica sirven para expresar, desde un punto de vista estadístico, el grado de diversidad que presenta la comunidad helmintiana en las distintas especies hospedadoras, permitiendo su posterior análisis. Son muchos los índices de diversidad que pueden encontrarse en los manuales de ecología, habiendo de escoger los que mejor se adapten al tipo de muestra. Para la presente investigación se han escogido los que a continuación se enumeran, llevándose a cabo su cálculo e interpretación según Magurran (1988). En la **Tabla 2.5.** se detalla la capacidad discriminadora, la sensibilidad al tamaño muestral y la diversidad expresada por cada uno de estos índices.

Índice	Capacidad discriminatoria	Sensibilidad al tamaño muestral	Componente de diversidad
Shannon	moderada	moderada	riqueza
Brillouin	moderada	moderada	riqueza
Simpson	moderada	baja	dominancia
Berger-Parker	pobre	baja	dominancia
Uniformidad de Shannon	pobre	moderada	uniformidad

Tabla 2.5. Índices ecológicos empleados para el estudio de biodiversidad de la comunidad helmintiana.

❖ ÍNDICE DE SHANNON (H)

Se trata de un índice de diversidad basado en la información obtenida a partir de una medida de riqueza de especies. Para su cálculo se emplea la siguiente fórmula, donde P_i equivale a la proporción N_i/N , siendo N_i el número de individuos parásitos recogidos de la especie i (suma de todas las infrapoblaciones de la especie parásita i).

$$H = - \sum P_i \ln P_i$$

El valor de H varía de 0 a 5, de tal forma que:

- $H = 0$ si todos los individuos parásitos hallados son de la misma especie.
- $H = 5$ si todos los individuos parásitos hallados son de especies distintas.

El índice de Shannon asume que todas las especies de parásitos están presentes en la muestra, lo que puede suponer una importante fuente de error en caso de que la proporción de especies sea baja.

❖ ÍNDICE DE BRILLOUIN (HB)

Este valor también se basa en la información obtenida a partir de la riqueza de especies. Su cálculo se realiza de la siguiente forma:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln Ni!}{N}$$

El valor de HB en raras ocasiones excede 4,5, dando como resultado una estimación de diversidad similar al índice de Shannon pero con un valor inferior. Este hecho se debe a que el índice de Brillouin describe una colección de especies conocida, mientras que el índice de Shannon ha de estimar tanto la diversidad de la parte no muestreada como de la proporción muestreada de la comunidad.

❖ ÍNDICE DE SIMPSON (S)

Se trata de un índice de dominancia ponderado según la abundancia de las especies más comunes. Se basa en la proporción de los parásitos encontrados de cada una de las especies componentes de la comunidad, frente al número de

parásitos recogidos del total de las poblaciones parásitas presentes en el hospedador. Para calcular S se recurre a la siguiente fórmula:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln Ni!}{N}$$

El valor de S varía entre 0 y 1, presentando un significado análogo al índice de Brillouin. Cabe comentar que el índice de Simpson presenta una limitación importante: si un parásito es muy dominante frente al resto, se produce una disminución muy neta de la diversidad específica del hospedador. Al comparar la diversidad específica de dos hospedadores esta limitación es aún mayor, ya sea entre distintas poblaciones de la misma especie, o entre hospedadores de especies diferentes.

❖ ÍNDICE DE BERGER-PARKER (D)

Se trata de una medida de dominancia cuyo valor expresa la importancia de las especies más abundantes. Como ocurre en el índice de Simpson, se toma el recíproco en su cálculo, que se presenta a continuación, donde N_{max} es el número de individuos de la especie parásita más abundante:

$$D = 1 - \left(\frac{N_{max}}{N} \right)$$

El valor D varía entre 0 y 1, siendo su interpretación:

- $D = 0$ si todos los individuos parásitos hallados son de la misma especie.
- $D = 1$ si todos los individuos parásitos hallados son de especies diferentes.

❖ UNIFORMIDAD DE SHANNON (E)

Además del índice de Shannon (H) descrito anteriormente, el cual consideraba la uniformidad de la abundancia de especies a la hora de medir la heterogeneidad, es posible calcular por separado medidas adicionales de uniformidad, relacionando la diversidad observada (H) y la diversidad máxima. Para el cálculo de la Uniformidad de Shannon se recurre a la siguiente fórmula:

$$E = \frac{H}{H_{max}} = \frac{H}{\ln(n)}$$

El valor de E varía de 0 a 1, siendo $E = 1$ una situación en que todas las especies parásitas son igualmente abundantes. Al igual que en el índice de Shannon, el índice de uniformidad considera que todas las especies presentes en la comunidad se hallan presentes en la muestra.

2.2.4.2. Análisis de la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos

Para estudiar el efecto y la magnitud de los factores intrínsecos y extrínsecos anteriormente planteados, se ha analizado su posible influencia sobre la prevalencia y abundancia de las especies helmintianas consideradas componentes, agrupando, a su vez, estas especies en función de su naturaleza bioecológica. Asimismo, se analizó también el efecto de estos factores sobre la riqueza y diversidad de dichos helmintos.

El estudio de la influencia del porcentaje de captura de *A. sylvaticus*, considerada como una variable cuantitativa, se llevó a cabo mediante el cálculo del Coeficiente de Correlación de Pearson. Para su análisis como variable independiente

se ha recurrido a su transformación logarítmica ($\log x/1-x$) por tratarse de un valor en porcentaje. Las variables dependientes consideradas son: la prevalencia y la abundancia media de parasitación, tanto a nivel global, como de las poblaciones helmintianas por separado y agrupadas en función de su naturaleza bioecológica. Estas variables también fueron transformadas para su análisis estadístico. Concretamente, se llevó a cabo la transformación logarítmica ($\log x/1-x$) de las prevalencias y la normalización mediante $\ln(x+1)$ de los valores de abundancia.

En cuanto al resto de factores seleccionados (sexo y edad del hospedador, año, estación y período de captura), todos ellos considerados como variables cualitativas, se estudiaron de forma diferente para cada variable dependiente.

En el análisis de la posible influencia sobre la prevalencia, la variable dependiente se categorizó separando dos grupos de hospedadores: infestados (presencia de helmintos = 1) y no infestados (ausencia de helmintos = 0), estudiando la influencia de las variables independientes a través del cálculo de regresiones logísticas binarias (RLB).

En el caso de la abundancia, la biodiversidad (índice de Brillouin) y la riqueza de especies, se utilizó el test de análisis de varianza (ANOVA), para lo cual se llevó a cabo la normalización mediante $\ln(x+1)$ de los valores de la abundancia global y de cada una de las especies componentes, y de la riqueza de especies de la comunidad helmintiana. En la **Figura 2.10.** se presenta un esquema de las variables de trabajo.

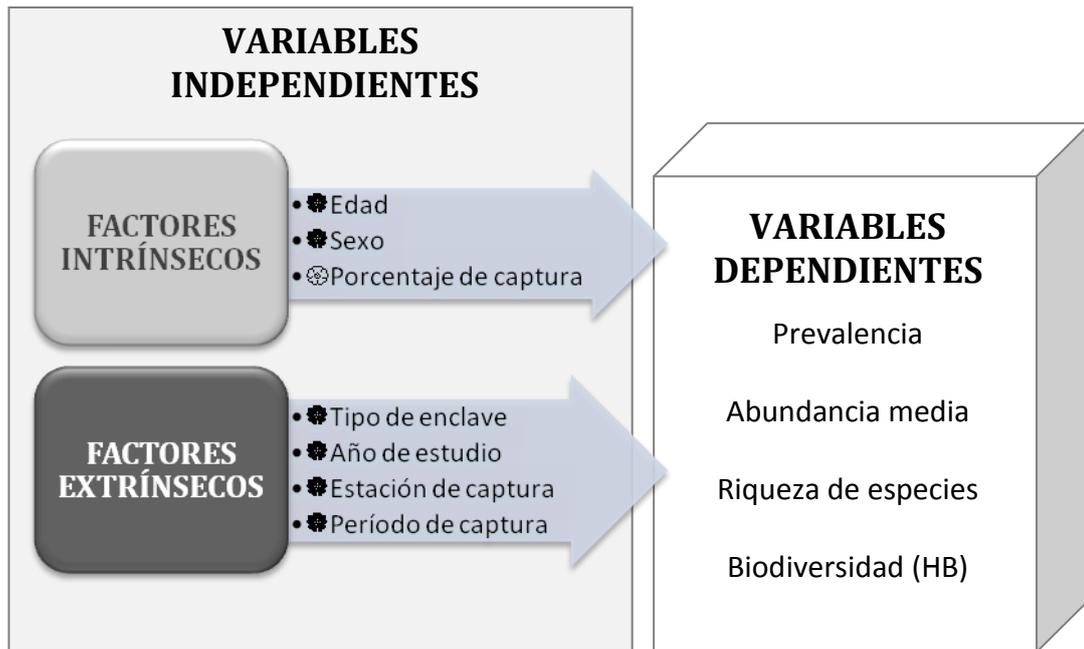


Figura 2.10. Factores intrínsecos y extrínsecos considerados en el estudio. ●: variables cualitativas; ⊗: variables cuantitativas.

Capítulo III

.....

Los pequeños mamíferos de la Serra Calderona



3.1. LA COMUNIDAD DE MICROMAMÍFEROS

El presente subcapítulo recoge los resultados obtenidos del seguimiento de los micromamíferos capturados en las áreas postincendio (PI) y testimonio (T) del Parc Natural de la Serra Calderona. En primer lugar, se presenta el análisis cualitativo y cuantitativo global de las especies detectadas en ambas áreas, con el fin de determinar la composición de la comunidad de micromamíferos de este ecosistema. Seguidamente, y centrando la atención en las especies más abundantes, se expone la evolución de la dinámica poblacional de dichas especies en las áreas afectadas por el fuego y en el área control, mostrando los datos del porcentaje de captura recogidos durante todo el proceso de estudio (Cerezuela, 2000; Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015) y analizando íntegramente su comportamiento en el período comprendido entre el decimonoveno y vigesimosegundo año postincendio. Para ello se han considerado únicamente los datos de captura recogidos en los enclaves de tipo cuadrado (Rebalsadors y Barranc de la Saladilla como enclaves PI, y Les Llomes como enclave T), ya que su prospección se ha llevado a cabo durante el período completo de estudio.

3.1.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE MICROMAMÍFEROS

Durante los veintiún años de trampeo realizados en el Parc Natural de la Serra Calderona, se han capturado un total de 3.328 micromamíferos pertenecientes a cinco especies diferentes: el ratón de campo (*A. sylvaticus*), el ratón moruno (*M. spretus*), la musaraña común (*C. russula*), la rata negra (*R. rattus*) y el lirón careto (*E. quercinus*). A nivel global, el éxito de captura fue del 10,31%. Concretamente de la

especie *A. sylvaticus*, el número total de individuos fue de 2.800, es decir, un porcentaje de captura del 8,68%.

A continuación se presentan los resultados del porcentaje de captura de las especies que componen la comunidad de micromamíferos del área en regeneración y del área testimonio, comparando posteriormente los datos recogidos entre ambas áreas. La comparación entre los porcentajes se han analizado mediante el test de χ^2 .

3.1.1.1. Comunidad de micromamíferos en el área postincendio

En las áreas en regeneración postincendio se han capturado un total de 2.470 micromamíferos, lo que supone un 12,13% de éxito de captura. El micromamífero más capturado fue *A. sylvaticus* ($n = 2.132$; 10,47%), con diferencias estadísticamente significativas con respecto al resto de especies detectadas ($\chi^2 = 7004,710$; $p < 0,0001$; g.l. = 4). El ratón moruno, *M. spretus*, fue la segunda especie más abundante ($n = 179$; 0,88%), seguida de la musaraña común, *C. russula* ($n = 137$; 0,67%), y siendo las diferencias entre sus porcentajes de captura significativas ($\chi^2 = 5,626$; $p = 0,0177$; g.l. = 1). En cuanto a la rata negra ($n = 17$; 0,08%) y el lirón careto ($n = 5$; 0,02%), fueron las especies menos detectadas, mostrando unos porcentajes de captura muy inferiores con respecto al resto de micromamíferos.

3.1.1.2. Comunidad de micromamíferos en el área testimonio

En el área control se han capturado un total de 859 animales, siendo el éxito de captura del 7,21%. De nuevo el ratón de campo se muestra como la especie dominante ($n = 668$; 5,59%), con diferencias estadísticamente significativas con respecto al resto de la comunidad ($\chi^2 = 1860,498$; $p < 0,0001$; g.l. = 4). Al contrario

que en el área postincendio, la segunda especie de mayor porcentaje de captura fue *C. russula* (n = 106; 0,89%), con diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2 = 6,973$; p = 0,0083; g.l. = 1) con respecto al tercer micromamífero más capturado, el ratón moruno (n = 71; 0,59%). Coincidiendo con el área PI, *R. rattus* (n = 8; 0,07%) y *E. quercinus* (n = 6; 0,05%) fueron las especies menos abundantes.

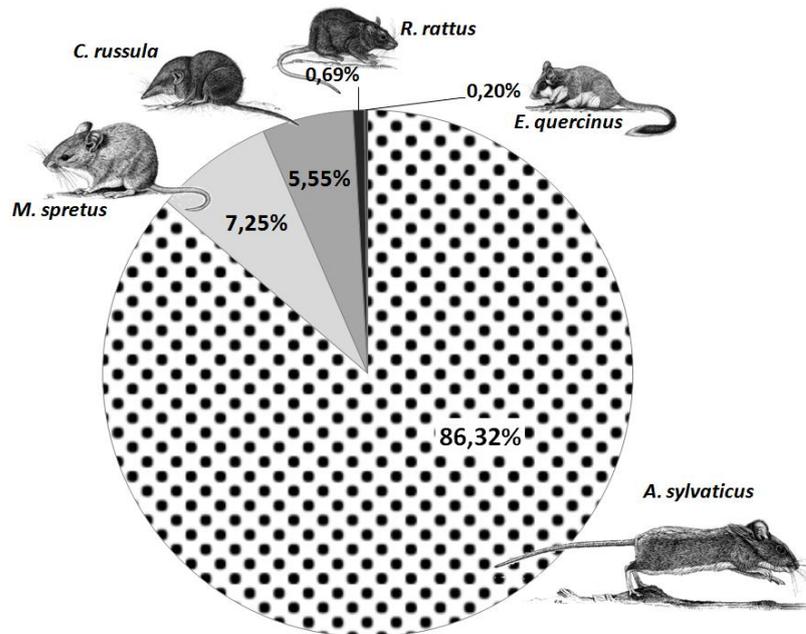
3.1.1.3. Comparación global de las áreas postincendio y testimonio

El éxito de captura global del área PI es superior al del registrado en la zona T, hallándose diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2 = 196,861$; p < 0,0001; g.l. = 1). Al comparar las diferentes poblaciones, y considerando solamente las tres especies de micromamíferos dominantes de la comunidad, también existen diferencias significativas en lo que a su porcentaje de captura global se refiere. Así, el ratón de campo ($\chi^2 = 224,551$; p < 0,0001; g.l. = 1) y *M. spretus* ($\chi^2 = 7,848$; p = 0,0051; g.l. = 1) mostraron un porcentaje de captura mayor en el área en regeneración, mientras que el porcentaje de captura de *C. russula* ($\chi^2 = 4,726$; p = 0,0297; g.l. = 1) fue mayor en el área control.

La proporción de cada población de micromamíferos identificados respecto a las capturas totales también es diferente en función del área estudiada, tal y como refleja la **Figura 3.1**. En el caso del ratón de campo, la proporción es superior en el área PI, con diferencias estadísticamente significativas respecto al porcentaje registrado en el área T ($\chi^2 = 34,867$; p < 0,0001; g.l. = 1). Por el contrario, en la zona T resalta la mayor proporción de *M. spretus* y *C. russula* en comparación a la de la zona quemada, hallándose diferencias estadísticamente significativas en el caso del insectívoro ($\chi^2 = 43,468$; p < 0,0001; g.l. = 1). En lo que respecta a las dos especies de roedores restantes, no se han detectado diferencias significativas en sus porcentajes

de captura, si bien la proporción del lirón careto fue mayor en el área T, encontrando en este caso diferencias con significancia estadística ($\chi^2 = 1540,501$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

ÁREA POSTINCENDIO: Enclaves de Rebalsadors y Barranc de la Saladilla



ÁREA TESTIMONIO: Enclave de Les Llomes

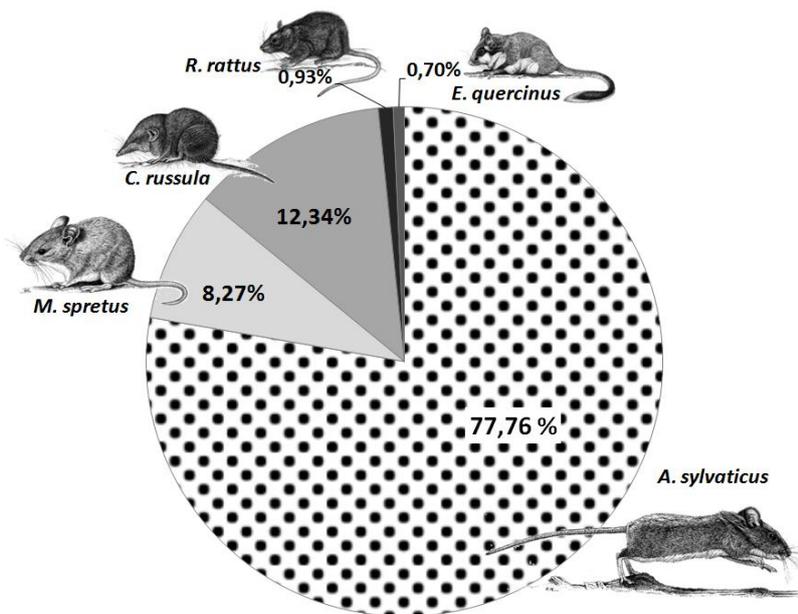


Figura 3.1. Porcentajes de captura de los micromamíferos capturados con respecto al total en ambas áreas de estudio.

3.1.2. EVOLUCIÓN ANUAL DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS MICROMAMÍFEROS

El seguimiento del porcentaje de captura de los micromamíferos componentes de la comunidad permite conocer la dinámica que ha seguido el proceso de recolonización de las diferentes especies a lo largo de la regeneración postincendio. Ya que en el caso de los roedores *R. rattus* y *E. quercinus* se ha detectado un bajo número de animales con respecto al resto, y de hecho no fueron capturados en la mayor parte de los años de estudio, se ha optado por su exclusión de este apartado, centrando la atención en la evolución anual del porcentaje de captura de las especies más capturadas: *A. sylvaticus*, *M. spretus* y *C. russula*.

3.1.2.1. *Apodemus sylvaticus*

Desde el año decimonoveno al vigesimosegundo postincendio se observa, en general, una trayectoria fluctuante por parte de este roedor en ambas áreas de estudio. En el área quemada, el ratón de campo sufre una progresiva caída en el porcentaje de captura hasta el año vigesimoprimer, detectándose diferencias estadísticamente significativas entre este año y el anterior ($\chi^2 = 7,262$; $p = 0,007$; g.l. = 1). A continuación el porcentaje de captura vuelve a aumentar, aunque ligeramente y sin apreciarse significancia estadística en este cambio.

En lo referente a la zona control, entre los años diecinueve y veinte se observa una tendencia más o menos estable que posteriormente aumenta de forma patente, superando incluso el porcentaje de captura registrado en el área PI y detectándose diferencias estadísticamente significativas con respecto al año anterior ($\chi^2 = 5,025$; $p = 0,025$; g.l. = 1). No obstante, en la zona T las capturas

vuelven a disminuir en el último año, siendo la diferencia con respecto al año anterior estadísticamente significativa ($\chi^2 = 8,971$; $p = 0,0027$; g.l. = 1).

Al comparar la situación entre ambas áreas, se registra un mayor porcentaje de captura en la zona PI en tres de los cuatro años estudiados, concretamente, y con diferencias estadísticamente significativas, entre los años decimonoveno ($\chi^2 = 6,281$; $p = 0,0122$; g.l. = 1), vigésimo ($\chi^2 = 9,768$; $p = 0,0018$; g.l. = 1) y vigesimosegundo ($\chi^2 = 4,954$; $p = 0,026$; g.l. = 1). En el año vigesimoprimeros la situación se revierte, detectándose una mayor presencia del roedor en la zona T, si bien esta diferencia carece de significancia estadística. En la **Figura 3.2.** se presenta la evolución del éxito de captura de *A. sylvaticus* en las áreas PI y T durante los veintiún años de estudio.

3.1.2.2. *Mus spretus*

En el último período de estudio el ratón moruno destaca por su escasa y decreciente presencia en la zona perturbada, no siendo detectado durante los dos últimos años.

En el área T no se ha capturado ningún ejemplar de esta especie en ninguno de los últimos muestreos realizados. La evolución del éxito de captura de *M. spretus* en las áreas PI y T durante el período completo de estudio se presenta en la **Figura 3.3.**

3.1.2.3. *Crocidura russula*

La presencia de este insectívoro presenta algunas fluctuaciones importantes en algunos de los años de estudio, cuya trayectoria en el transcurso completo de la regeneración postincendio en ambas zonas se muestra en la **Figura 3.4**. En la zona quemada, la musaraña gris se caracteriza por una presencia discreta pero estable, no detectándose diferencias significativas entre su porcentaje de captura durante el período comprendido entre el decimonoveno y el vigesimosegundo año postincendio.

En el área control, sin embargo, se observa una progresiva disminución de su presencia desde el año decimonoveno, y de hecho en el último año de estudio no existen capturas de esta especie. No obstante, este descenso es tan paulatino que no se observan diferencias estadísticamente significativas entre estos últimos cuatro años.

Finalmente, al comparar ambas áreas se observa un porcentaje muy superior, y con diferencias estadísticamente significativas, en el área T con respecto al área PI en los años decimonoveno ($\chi^2 = 10,966$; $p = 0,0009$; g.l. = 1) y vigésimo ($\chi^2 = 8,704$; $p = 0,0032$; g.l. = 1) postincendio. Sin embargo, a partir del año vigesimoprimeros la presencia del insectívoro aumenta en la zona quemada, aunque sin diferencias significativas con respecto a los valores registrados en el área control.

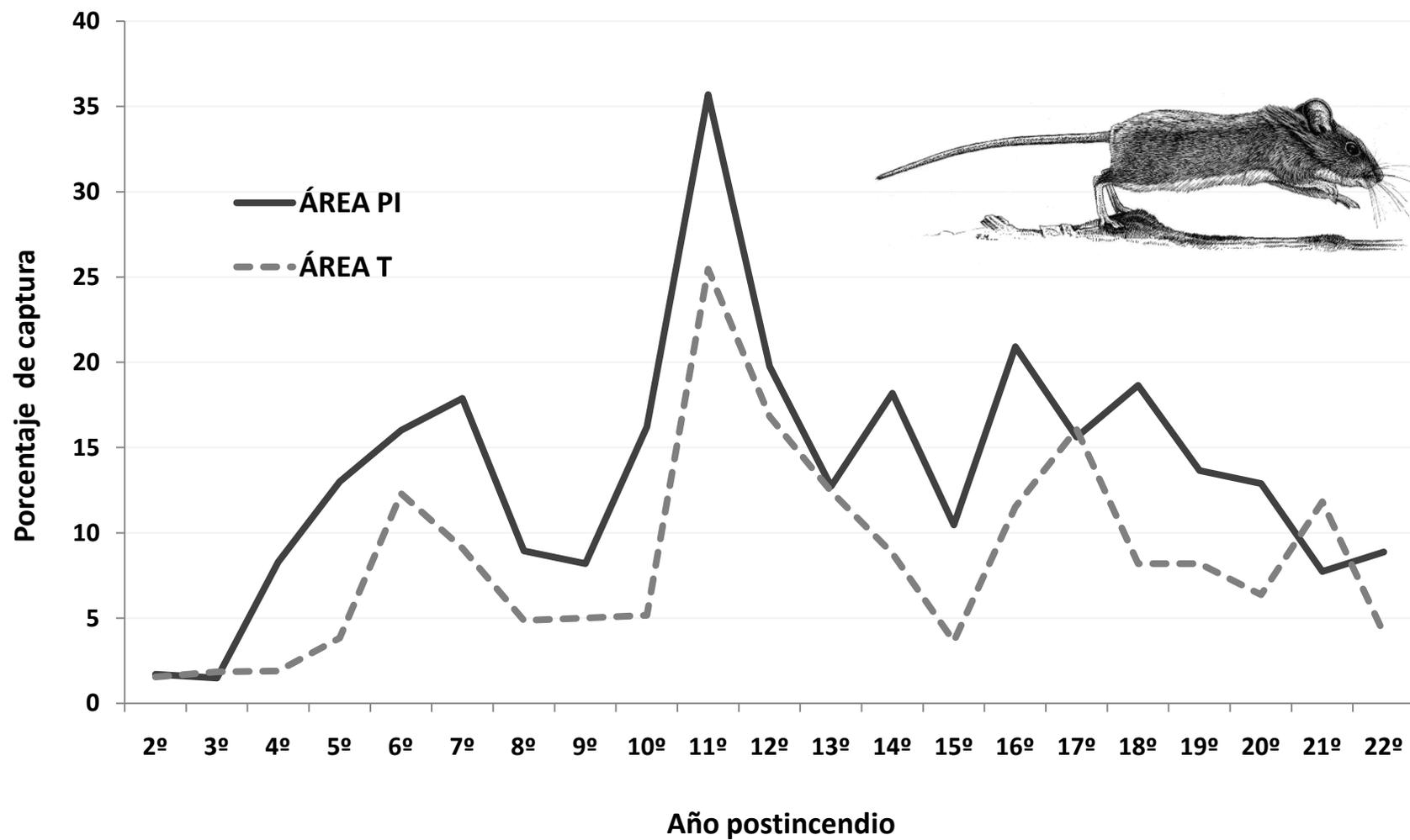


Figura 3.2. Evolución anual del porcentaje de captura de *Apodemus sylvaticus* en áreas postincendio (PI) y testimonio (T).

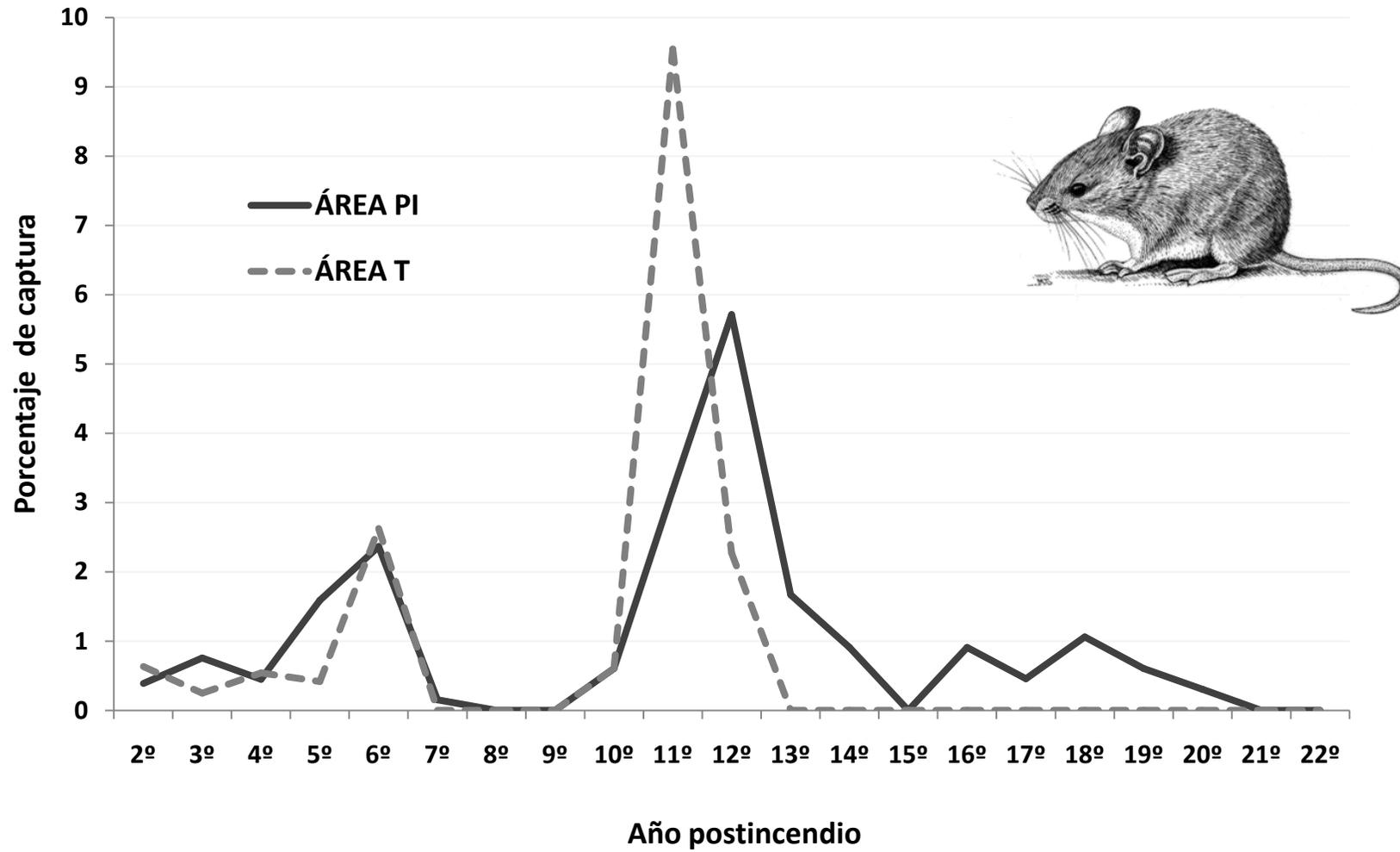


Figura 3.3. Evolución anual del porcentaje de captura de *Mus spretus* en áreas postincendio (PI) y testimonio (T).

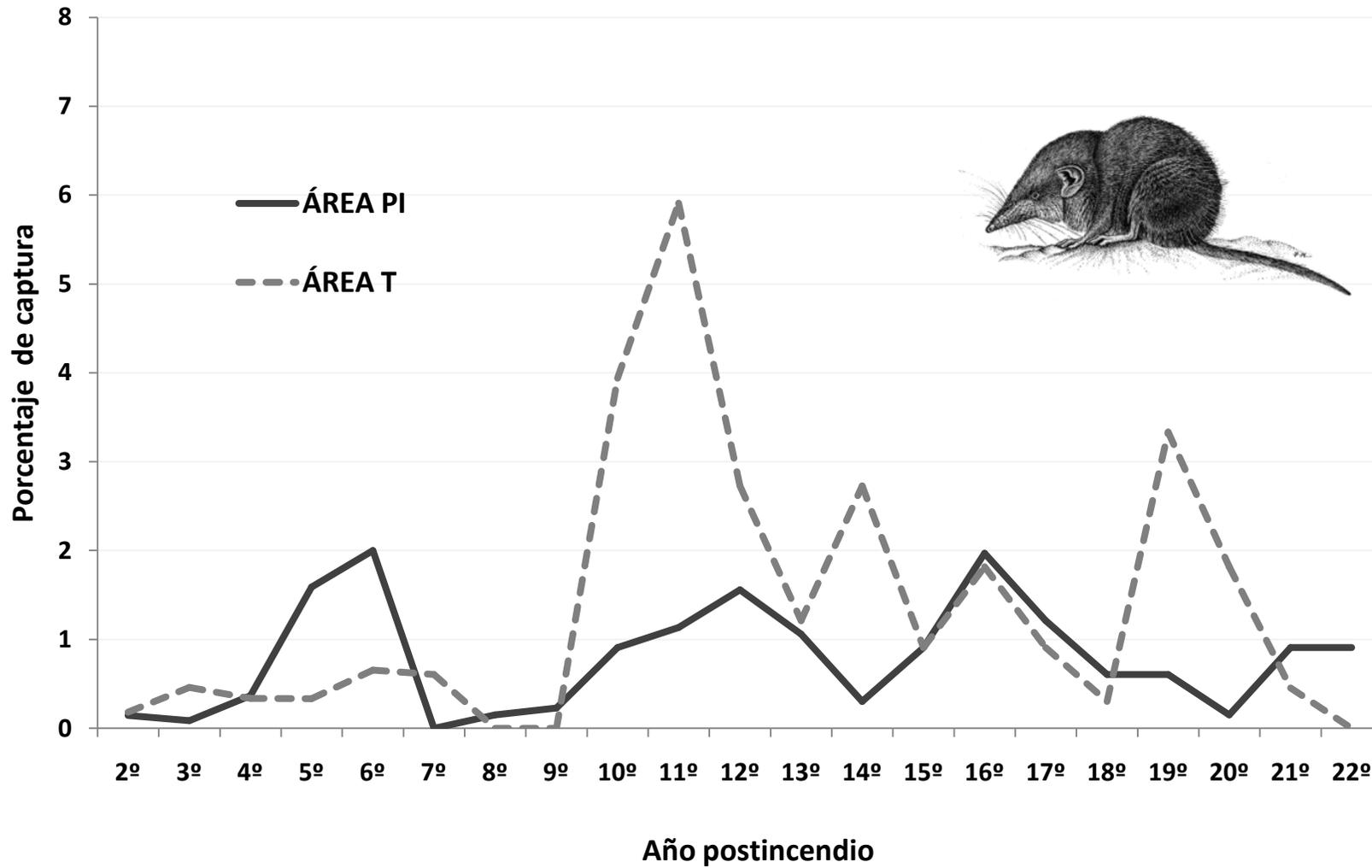


Figura 3.4. Evolución anual del porcentaje de captura de *Crocidura russula* en áreas postincendio (PI) y testimonio (T).

3.2. DISCUSIÓN DEL ESTUDIO MASTOZOOLÓGICO

3.2.1. *Apodemus sylvaticus*: UN PIONERO RECOLONIZADOR

El ratón de campo es el micromamífero más abundante del Parc Natural de la Serra Calderona, habiendo obtenido el mayor porcentaje de captura tanto en la zona testimonio como en la zona en regeneración postincendio. Este resultado corrobora su consideración como el micromamífero forestal más abundante de los bosques de la Península Ibérica (Torre et al., 2002), aseveración debida a su carácter generalista (Torre et al., 2001; Reutter et al., 2003) y su amplio espectro alimentario (Blanco, 1998; Khammes & Aulagnier, 2007). Por este motivo, el ratón de campo ha desarrollado una extraordinaria flexibilidad a la hora de hacer frente a los cambios y perturbaciones del hábitat (Sainz-Elipe et al., 2012), explicando su inmediata aparición en las áreas perturbadas estudiadas. Las otras dos especies dominantes de la comunidad de micromamíferos, *M. spretus* y *C. russula*, muestran unos porcentajes muy inferiores en comparación al ratón de campo a lo largo de todo el proceso de regeneración. Estos resultados están en consonancia con otros trabajos que versan sobre la comunidad de pequeños mamíferos de áreas de clima mediterráneo perturbadas por el fuego, los cuales detectan las mismas especies en equiparables porcentajes de captura (Fons et al., 1988, 1993; Arrizabalaga et al., 1993; Torre, 2003).

El roedor *A. sylvaticus* es considerado un auténtico pionero de áreas forestales que han sufrido una perturbación, ya sea de origen natural o antrópico. Este hecho se pone de manifiesto, por ejemplo, en el trabajo publicado por Halle en 1993, en el cual se lleva a cabo el seguimiento de la población del ratón de campo en bosques deforestados de Alemania, observando una mayor densidad poblacional absoluta del roedor en todas las estaciones en relación a su población en áreas

estables, así como picos y variaciones más acusadas de su dinámica poblacional. Por su parte, Torre (2003), quienes estudiaron exhaustivamente los patrones de abundancia y riqueza de la comunidad de micromamíferos de áreas incendiadas del Parc Natural del Garraf (Barcelona, España), hallaron un remarcable incremento de estas poblaciones en los períodos iniciales de la etapa de regeneración, hecho claramente ligado a la sucesión ecológica secundaria y la ausencia de depredadores.

3.2.2. LA SUCESIÓN ECOLÓGICA Y SU RELACIÓN CON LOS MICROMAMÍFEROS

Se entiende como sucesión ecológica a los procesos naturales que se producen en un ecosistema como resultado de su propia dinámica interna, dando lugar a los cambios naturales en la composición de especies vegetales y animales que lo constituyen (Solé et al., 2002). Si en particular se habla de sucesión secundaria, se trata del conjunto de cambios que se producen en un ecosistema por el efecto de un fenómeno perturbador. Así, el resultado de la sucesión secundaria es el restablecimiento de la vida preexistente de un ecosistema (generada por la sucesión primaria), una búsqueda por la recuperación de los componentes bióticos que han sido eliminados por, entre otros, la deforestación, una inundación o, un incendio. Como ya se comentó en capítulos previos, los incendios forestales implican la alteración de los factores ecológicos que rigen el funcionamiento de los ecosistemas (De las Heras-Ibáñez et al., 1991). No sólo se produce la desaparición inmediata de la cubierta vegetal y de los micro y macroorganismos que habitan sobre ella, sino que los daños pueden desestabilizar las propiedades físico-químicas del suelo y su contenido en materia orgánica hasta el punto de imposibilitar el crecimiento de otros organismos que viven ligados a él. De ahí que el éxito de la sucesión secundaria de un ecosistema quemado y la rapidez de su recuperación

dependan, entre otros factores, del grado de deterioro del suelo, la capacidad de rebrote de las especies afectadas o el aporte de semillas de áreas no perturbadas.

Según MacMahon (1981), la sucesión vegetal se considera la principal causa de los cambios en las comunidades de mamíferos, y en particular los pequeños mamíferos experimentan importantes variaciones en su dinámica poblacional durante la sucesión secundaria, las cuales claramente se correlacionan con los cambios en la vegetación y la estructura de la misma (Fox, 1982, 1990; Churchfield, 1997). La mayor parte de los micromamíferos presentan una extraordinaria adaptación a los cambios de la cubierta vegetal ligados al fuego, con los valores más elevados de diversidad, abundancia y biomasa media de estos animales en los períodos tempranos de la sucesión secundaria (Briani et al., 2004). Particularmente en zonas forestales de clima mediterráneo, en las cuales los incendios son reconocidos como componentes esenciales de la dinámica de los ecosistemas (Moreno & Oechel, 1994), se ha observado que los micromamíferos son capaces de recuperarse rápidamente tras el fuego, siguiendo un paulatino proceso de colonizaciones y extinciones locales de las diferentes especies de la comunidad que van evolucionando en paralelo a la sucesión vegetal (Prodon et al., 1987). En los primeros dos o tres años posteriores al incendio, la cobertura del suelo puede llegar a oscilar entre un 70 y un 90%, produciéndose una colonización secundaria de briófitos y plantas vasculares. Con el paso de los años, las especies pioneras son sustituidas paulatinamente por especies arbustivas, y sólo pasadas varias décadas comienzan a ganar protagonismo las especies arbóreas. Este proceso lleva implícito un conjunto de cambios que directa o indirectamente influyen sobre las poblaciones de micromamíferos. Por ejemplo, durante los estadios primarios de la sucesión puede encontrarse una gran cantidad de semillas dispersas en el medio, que sirven de alimento a los granívoros y herbívoros pioneros en recolonizar el terreno (Haim & Izhaki, 2000). Asimismo, la todavía escasa cubierta vegetal no constituye un hábitat

adecuado para las comunidades depredadoras, formadas por, fundamentalmente, mamíferos carnívoros o aves rapaces que para establecer sus madrigueras y nidos necesitan, respectivamente, una masa arbustiva o arbórea abundante. Por tanto, la presión ejercida por los depredadores en los primeros años de sucesión es escasa (Santos & Tellería, 1998), no suponiendo un factor limitante para el crecimiento poblacional de las poblaciones de micromamíferos. En el transcurso de la sucesión secundaria, con la aparición de arbustos más grandes y el crecimiento de la masa forestal, la comunidad de carnívoros empezará a reestructurarse, ejerciendo una mayor presión sobre las presas y provocando, en consecuencia, una reducción poblacional de las mismas.

Los resultados obtenidos permiten ratificar el hecho anteriormente descrito, confirmando la presencia del ratón de campo desde el segundo año postincendio y detectándose un importante incremento de la población a partir del cuarto año, coincidiendo con el período inicial de la sucesión secundaria y el rebrote de la cobertura arbustiva y el crecimiento de los nuevos arbustos. Si bien la evolución del área perturbada y control sigue una tendencia similar, es indiscutible que el porcentaje de captura en la zona quemada es, en general, superior al detectado en el área testimonio, hallando además picos poblacionales muy acusados y mayores fluctuaciones en el área perturbada. En lo que se refiere a las otras dos especies estudiadas, ambas muestran un comportamiento muy parecido pero inverso en algunos aspectos a lo observado con *A. sylvaticus*, como el hecho de que su incremento poblacional se retrasa hasta el quinto año postincendio. Además, la población del ratón moruno desciende con relativa rapidez, llegando a ser indetectable en numerosas ocasiones. Sorprende, asimismo, el comportamiento de este roedor en el área testimonio, donde se observan épocas con unos valores de captura claramente superiores y otros en los que su presencia ha sido indetectable. Es posible que el hábitat en regeneración de los últimos años de estudio constituya

para este micromamífero un hábitat más adecuado, donde poder mantener unos valores poblacionales relativamente bajos pero estables. En lo que se refiere al insectívoro, en general, su presencia ha podido corroborarse a lo largo de todo el estudio, siendo notablemente superior en el área perturbada solamente en los primeros años de sucesión secundaria. En los años posteriores la población del área testimonio se mantiene, en general, por encima de la zona quemada, aunque su persistencia y estabilidad en la zona en recuperación se relacionarían con la gradual recuperación de la masa boscosa.

El ratón moruno, roedor múrido propio de ambientes típicamente mediterráneos subhúmedos y semiáridos (Palomo, 2007), es considerado, junto con *A. sylvaticus*, una de los roedores más representativos de la Comunitat Valenciana (Jiménez, 2012a) y, en particular, del Parc Natural de la Serra Calderona (Aznar et al., 2012). No obstante, y aunque en algunas zonas concretas del territorio nacional, las más áridas, sea probablemente el roedor más abundante, su presencia es siempre discreta cuando su hábitat se solapa con el del ratón de campo. Según Blanco (1998), la estructura de la vegetación condiciona de forma importante las características de sus desplazamientos, existiendo una relación inversa entre la longitud de estos movimientos y el grado de la cobertura del hábitat. Ello podría suponer una posible explicación a la mayor detección de esta especie en el área quemada durante los últimos años de estudio, momento en el que la biomasa vegetal ha experimentado un mayor crecimiento. Por tanto, las características de la vegetación del área quemada podrían haber favorecido su permanencia en el hábitat, ya que el desarrollo arbustivo subyacente al proceso de regeneración postincendio conformaría un estrato ideal para establecer sus refugios, los cuales raramente abandonan si no es por necesidad. Torre (2004) también observó una mayor abundancia media de este múrido en zonas de recubrimiento arbustivo de baja altura en áreas incendiadas, típicas de las áreas en regeneración. En lo

referente a la menor presencia del ratón moruno en comparación del ratón de campo. Según Jiménez (2012a), este pequeño roedor es sustituido por el ratón de campo en zonas arbustivas y forestales, aunque no existan evidencias claras de que ambas especies compitan de forma alguna por el alimento o el espacio, dadas las diferencias tanto en el tipo de madrigueras como en su alimentación. Según Blanco (1998), *M. spretus* es considerado un roedor omnívoro, ya que incluye cualquier alimento disponible en su dieta. Estos roedores se capturan con facilidad en trampas cebadas con insectos y, en cautividad, consumen con avidez otros invertebrados. No obstante, también se ha observado material vegetal verde en los análisis realizados en sus contenidos estomacales. Por su parte, Bauduin et al. (2013) afirmaron que el ratón de campo y el ratón moruno presentan una dieta muy similar, basada en bayas y semillas, si bien no se han identificado interacciones agresivas entre las poblaciones, con un grado mínimo o inexistente de competencia entre ellas ya que realizan una explotación diferencial de los recursos disponibles. En definitiva, todo apunta a que el motivo de las diferencias en el porcentaje de captura de ambas especies reside en el carácter generalista y la mejor adaptación del ratón de campo al ecosistema, mientras que el ratón moruno se comportaría como una especie de carácter oportunista, cuya recuperación sería más tardía aunque relativamente estable en el tiempo.

En lo que se refiere al insectívoro, *C. russula* es una especie de requerimientos básicamente mediterráneos, que en general prefiere hábitats abiertos y los márgenes de los bosques, con buena cobertura vegetal a la altura del suelo (López-Fuster, 2007). Muestra una notable variación geográfica, siendo el insectívoro más común de la Comunitat Valenciana (Jiménez, 2012b) y en especial del Parc Natural de la Serra Calderona (Aznar et al., 2012). En cuanto a su dieta, está constituida principalmente por invertebrados del suelo, con predominio de miriápodos, isópodos, arácnidos, gasterópodos y larvas de lepidópteros, y sólo ocasionalmente,

cuando la disponibilidad de invertebrados es escasa, puede ingerir material vegetal (López-Fuster, 2007). Por tanto, sus hábitos alimenticios no lo convierten en un competidor para ambos múridos, con los que comparte el hábitat sin mantener, en principio, relaciones interespecíficas agresivas. Por otro lado, para establecer sus guaridas las musarañas suelen utilizar oquedades y refugios tanto artificiales como naturales, así como madrigueras de otros animales (Turón, 2012), un comportamiento también observado en *A. sylvaticus*. Por tanto, es posible que entre ambos micromamíferos exista un cierto grado de competencia por el espacio, lo que podría explicar el mayor tamaño poblacional observado en el roedor con respecto al del insectívoro. Además, *C. russula* se considera un micromamífero ecológicamente exigente en lo que a las condiciones del hábitat se refiere (Fuentes et al., 1998), pudiéndose utilizar como un marcador fundamental de la calidad de regeneración de la masa boscosa. Su recuperación en áreas que han sufrido el impacto de las llamas se considera relativamente rápida, estando presente desde una etapa muy temprana de la sucesión secundaria (Arrizabalaga et al., 1993; Fons et al., 1993), si bien otros estudios retrasan esta reaparición hasta el quinto año postincendio (Fons et al., 1988). En cualquier caso, la persistencia de la musaraña gris durante todo el proceso de regeneración postincendio debería interpretarse en términos de recuperación del ecosistema, ya que ello implicaría una recuperación de la cubierta vegetal rápida y adecuada a sus necesidades ecológicas.

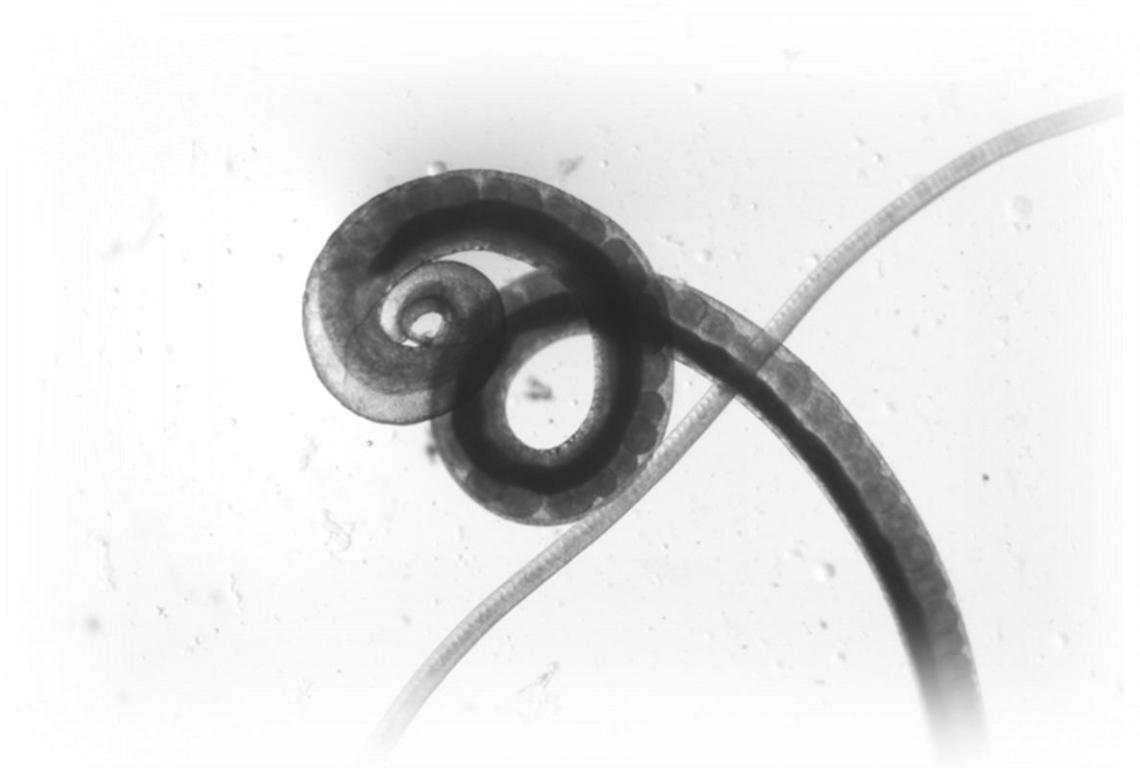
Los micromamíferos son adecuados indicadores de los cambios de los ecosistemas respecto a la productividad, respondiendo fielmente al grado de alteración y/o recuperación de los bosques (Bombí et al., 2002), existiendo una relación directa entre la diversidad y riqueza de especies de la comunidad de pequeños mamíferos de un ecosistema y la evolución de la sucesión ecológica así como del grado de degradación (Avenant, 2011). Los resultados obtenidos del seguimiento anual de estos micromamíferos han permitido analizar el grado de

recuperación del área quemada tras veintidós años de regeneración. La presencia y el comportamiento poblacional de *A. sylvaticus* en el Parc Natural de la Serra Calderona lo convierten no sólo en la especie dominante de la comunidad de micromamíferos de este ecosistema, sino también, tal y como ya habían observado Fuentes et al. (1998) en los primeros años posteriores al gran incendio, en el pionero de la recolonización de las áreas con una mayor y más rápida regeneración vegetal. En lo referente a *M. spretus*, destaca por su carácter oportunista, mientras que *C. russula*, indicador clásico de la recuperación de un ecosistema perturbado, confirma su utilidad como marcador de la calidad de regeneración de la masa boscosa.

Capítulo IV

.....

La comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus* en la Serra Calderona



4.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus*: ENCUADRE SISTEMÁTICO Y BIOECOLÓGICO

A lo largo del presente capítulo se desarrollará todo lo relativo a la comunidad helmintiana del ratón de campo en el Parc Natural de la Serra Calderona, desde la composición y caracterización de las especies detectadas, hasta su exhaustivo estudio bioecológico. En el primer apartado se presenta la relación del total de especies identificadas en ambas áreas de estudio, realizando su encuadre sistemático y aportando, siempre que sea posible, la descripción morfológica y bioecológica de los mismos. En el siguiente apartado se presentarán los resultados cualitativos, cuantitativos y bioecológicos obtenidos, diferenciando, en este caso, lo sucedido en las zonas quemadas y en el área control, con el fin de comparar el comportamiento de la comunidad helmintiana a lo largo del proceso de regeneración postincendio.

El análisis parasitológico postmortem de los 1.078 hospedadores analizados ha dado como resultado la obtención de un total de 80.849 helmintos, pertenecientes a tres grandes filos y dieciocho taxones. Si bien en su mayoría se ha podido llegar a su identificación morfológica genérica y/o específica, en algunos de ellos no ha sido posible ante la falta de caracteres morfológicos que permitiesen su adecuada clasificación. En cualquier caso, debe recordarse que en los objetivos propuestos se encuentra el encuadre bioecológico de los helmintos, primando en este caso las características de su ciclo biológico en lugar de la especie concreta de parásito.

Un ejemplo de lo sucedido, como se verá a continuación, es el caso del único trematodo detectado, el cual, dada la problemática existente respecto a su morfología, no ha podido identificarse a nivel de especie. No obstante, su

clasificación genérica sí ha sido posible, por lo que disponemos de información suficiente de su ciclo biológico y, por consiguiente, es posible establecer el nexo entre parásito-hospedador y su ubicación en el ecosistema.

En el caso de algunas larvas de cestodos su observación microscópica nos limita únicamente a su clasificación genérica, siendo necesarias herramientas de biología molecular para dilucidar su verdadera identidad. De nuevo el interés radica en su hallazgo en el ratón de campo, confirmando el papel del mismo como un potencial hospedador intermediario de dichos cestodos y su relación de depredación con mamíferos carnívoros que actúan como hospedadores definitivos. Por otro lado, algunos cestodos adultos tampoco pudieron ser identificados a nivel de especie, ya que, debido en algunos casos a las condiciones del material o a la rápida degradación de este tipo de helmintos, sus características morfológicas se vieron alteradas hasta el punto de no poder esclarecer la especie concreta. En estos casos, su identificación se registró a nivel del menor taxón posible, siguiendo la nomenclatura Familia Gen. spp.

Cabe mencionar, finalmente, el hallazgo de estadios larvarios de nematodos de los cuales, debido a su temprano desarrollo, no se pudo deducir la especie en cuestión. En estos casos se reportó simplemente la presencia de Nematoda Gen. spp. larvae, cuyos individuos no fueron analizados a nivel cuantitativo pero sí resultaron determinantes a nivel cualitativo, ya que su presencia significa, en cualquier caso, una infestación parasitaria.

A continuación se enumeran las especies de helmintos identificadas, incluyendo los rasgos más representativos de su morfología y su ciclo biológico. En todos los casos en que el material se hallaba en óptimas condiciones, se ha llevado a cabo el exhaustivo estudio morfométrico de los helmintos, siendo las medidas aquí mostradas las registradas por nuestro grupo de investigación en los estudios previos

realizados en la Serra Calderona. No obstante, y dada la excesiva cantidad de información que ello supondría, en la presente memoria nos limitaremos a exponer los rasgos y rangos de medida indispensables para establecer la adecuada identificación específica de cada helminto. Para una profunda revisión de todos los parámetros morfométricos relativos a cada especie, se recomienda la consulta de Cerezuela (2000). Cada descripción se acompaña de ilustraciones y fotografías que nos permitan visualizar su morfología, además de un esquema de su ciclo evolutivo, que en algunos casos supone únicamente una propuesta por no disponer todavía de evidencia experimental de su veracidad. En todos estos esquemas se ha tratado de resaltar el papel hospedador del ratón de campo dentro del ciclo, utilizando siempre su figura, aunque otros roedores que cohabiten en su hábitat puedan servir como potenciales hospedadores. Para facilitar su seguimiento, los helmintos se han agrupado, en primer lugar, por grandes filos (Plathelmyntes y Nematoda), y seguidamente se han separado en clases. Ahora bien, en la mayoría de tablas que se incluirán en sucesivos apartados se ha utilizado su clasificación en tres grandes grupos: Trematoda, Cestoda y Nematoda. En la **Tabla 4.1.** se presenta el encuadre sistemático global de todas estas especies, con el fin de ubicar más fácilmente su posición dentro de las diferentes categorías taxonómicas, mientras que la **Figura 4.1.** muestra el microhábitat de parasitación habitual de donde se han recuperado dichas especies. Cabe mencionar, finalmente, que dado que la sistemática es una disciplina que se encuentra sometida a una continua revisión y actualización, es posible que algunas de las especies no se ajusten a la nomenclatura tradicional aportada por algunos autores.

TREMATODA**Superfam. Brachylaimoidea Allison, 1943**

Fam. Brachylaimidae (Joeux et Foley, 1930)

Subfam. Brachylaiminae (Joeux et Foley, 1930)

Gen. *Brachylaima* (Dujardin, 1843)*Brachylaima* spp.**CESTODA****Superfam. Taenioidea (Ludwig, 1886)**

Fam. Taeniidae Ludwig, 1886

Subfam. Taeniidae Perrier, 1897

Gen. *Taenia* Linnaeus, 1758*Taenia parva* Baer, 1926 larvae*Taenia martis* (Zeder, 1803) larvae**Superfam. Mesocestoidoidea (Perrier, 1897)**

Fam. Mesocestoididae Perrier, 1897

Subfam. Mesocestoidinae (Perrier, 1897)

Gen. *Mesocestoides* Vaillant, 1863*Mesocestoides* spp. larvae**Superfam. Anoplocephaloidea Spassky, 1949**

Fam. Anoplocephalidae Cholodkowsky, 1902

Subfam. Anoplocephalinae Blanchard, 1891

Gen. *Gallegoides* Tenora et Mas-Coma 1978*Gallegoides arfaai* (Mobedi et Ghadirian, 1977)**Superfam. Catenotaenioidea Spassky, 1963**

Fam. Catenotaeniidae Spassky, 1950

Subfam. Catenotaeniinae Spassky, 1949

Gen. *Pseudocatenotaenia* Tenora, Mas-Coma, Murai et Feliu, 1980*Pseudocatenotaenia matovi* (Genov, 1971)

Subfam. Skrjabinotaeniinae Genov et Tenora, 1979

Gen. *Skrjabinotaenia* Akhumyan, 1945*Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925)**Superfam. Hymenolepidoidea Spassky, 1949**

Fam. Hymenolepididae Fuhrmann, 1907

Subfam. Hymenolepidinae Perrier, 1897

Gen. *Hymenolepis* Weinland, 1858*Hymenolepis straminea* (Goeze, 1782)**NEMATODA****Superfam. Trichinelloidea Hall, 1916**

Fam. Trichuridae Railliet, 1915

Subfam. Trichurinae Ransow, 1911

Gen. *Trichuris* Roederer, 1761*Trichuris muris* (Schrank, 1788)

Subfam. Capillariinae Railliet, 1915

Gen. *Eucoleus* Dujardin, 1845*Eucoleus bacillatus* Eberth, 1863Gen. *Aonchotheca* López-Neyra, 1947*Aonchotheca annulosa* (Dujardin, 1843)**Superfam. Trichostrongyloidea (Leiper, 1908)**

Fam. Heligmosomidae Cram, 1927

Subfam. Heligmosominae Travassos, 1914

Gen. *Heligmosomoides* Hall, 1916*Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845)**Superfam. Oxyuroidea Railliet, 1905**

Fam. Oxyuridae Cobbold, 1864

Subfam. Oxyurinae (Cobbold, 1864)

Gen. *Syphacia* Seurat, 1916*Syphacia stroma* (Linstow, 1884)*Syphacia frederici* Roman, 1945

Fam. Heteroxynematidae Skrjabin et Schikhobalova, 1948

Subfam. Heteroxynematinae (Skrjabin et Schikhobalova, 1948)

Gen. *Aspiculuris* Schulz, 1924*Aspiculuris tetraptera* (Nitsch, 1821)**Superfam. Spiruroidea (Oerley, 1885)**

Fam. Spirocercaidae (Chitwood et Wehr, 1932)

Subfam. Mastophorinae Quentin, 1970

Gen. *Mastophorus* Diesing, 1853*Mastophorus muris* (Gmelin, 1790)**Tabla 4.1.** Clasificación sistemática de las especies de helmintos identificadas.

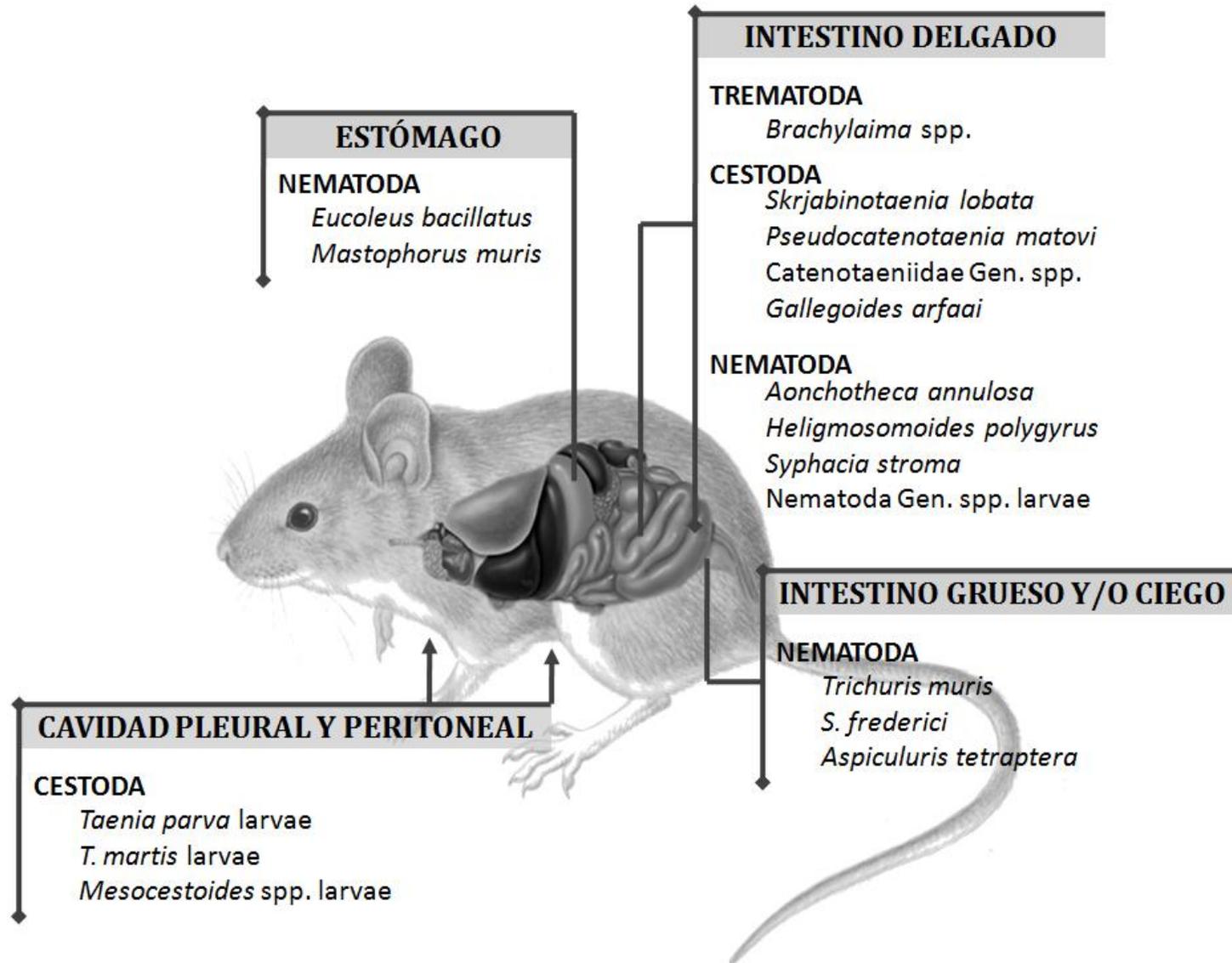


Figura 4.1. Microhábitat habitual de los helmintos identificados.

4.1.1. PHYLUM PLATHELMYNTHES

4.1.1.1. Clase Trematoda

Brachylaima spp.

Subclase: Digenea | Orden: Diplostomida | Superfamilia: Brachylaimoidea Allison, 1943 | Familia: Brachylaimidae (Joeux et Foley, 1930) | Subfamilia: Brachylaiminae (Joeux et Foley, 1930) | Género: *Brachylaima* (Dujardin, 1843)

La clasificación de los miembros de la familia Brachylaimidae ha sido motivo de numerosas discusiones en el campo de la sistemática desde hace años, y con mayor controversia, si cabe, en lo referente a los trematodos del género *Brachylaima* de roedores. El principal hándicap a la hora de llevar a cabo su encuadre sistemático radica en la gran variabilidad fenotípica de estos helmintos. Dicha variabilidad sea, probablemente, el resultado de una escasa especificidad parasitaria por su hospedador definitivo. En este sentido, los trematodos adultos serían capaces de adaptarse morfoanatómicamente a los órganos de su hospedador, pudiendo encontrar morfotipos muy diferentes dependiendo del roedor en el que se encuentren. De forma clásica se considera que la determinación de las diferentes especies de este género sólo es posible tras la dilucidación completa del ciclo biológico y el análisis morfológico de los estadios larvarios y la quetotaxia de las cercarias, así como el grado de especificidad de los mismos por los hospedadores intermediarios (Esteban, 1983). De algunas de las especies presentes en la Península Ibérica sí ha conseguido dilucidarse el ciclo biológico completo en condiciones de laboratorio además de estudiar íntegramente todas las características anteriormente mencionadas (Gracenea & González-Moreno, 2002; Segade et al., 2011), si bien en nuestro caso nos limitaremos a su determinación a nivel de género e importancia epidemiológica para el ratón de campo.

❖ MORFOLOGÍA

El gran pleomorfismo característico de estos trematodos ha impedido la realización de su adecuada clasificación a nivel específico, ya que a pesar de su correcta fijación y posterior estudio morfométrico los rangos de medida resultantes son tan amplios que es imposible ajustarlo a una especie particular. No obstante, características diferenciales como la configuración de los ciegos, la situación del poro genital, la distribución de las glándulas vitelógenas y la extensión anterior del útero han permitido identificar a estos trematodos como pertenecientes al género *Brachylaima*, de acuerdo a las descripciones aportadas por Mas-Coma et al. (1984) y Valero (1986). En la **Figura 4.2.** se presenta una ilustración de un ejemplar adulto típico. Estos trematodos presentan un cuerpo deprimido dorsoventralmente y alargado, adelgazándose en los extremos. Debido a su ya mencionada variabilidad fenotípica, su longitud total es muy variable, en nuestro caso oscilante entre 1.260,1 y 4.668,3 μm , y una anchura máxima de 343,6-687,3 μm . Las ventosas son subiguales, siendo la oral ovalada o circular, subterminalventral, de 148,2-333,2/133,9-298,7 μm . El acetábulo es prácticamente circular, de un diámetro de 128,2-367,6/122,5-367,6 μm y dispuesto en la línea corporal media, ubicado en posición anterior y preecuatorial, y distanciado unas 119,7-965,5 μm de la ventosa oral.

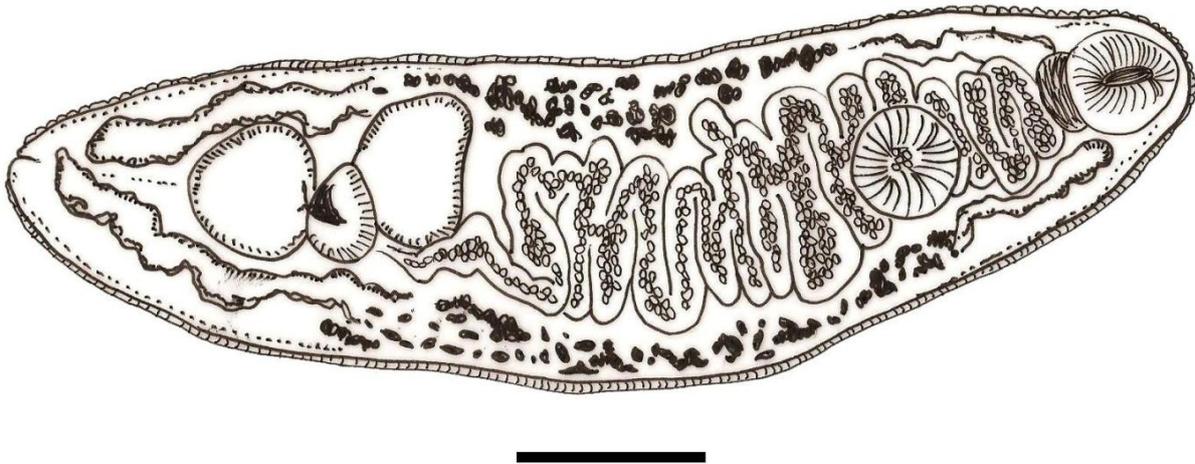


Figura 4.2. Visión general de un *Brachylaima* sp. adulto. Escala: 500 μm .

En el inicio del aparato digestivo se observa una corta prefaringe, seguida de una faringe grande y subesférica, de un diámetro de 82,6-256,5/76,9-219,4 μm . Apenas se observa esófago, dando casi directamente a la bifurcación intestinal. Los ciegos intestinales son poco sinuosos, dispuestos en paralelo a las paredes corporales y llegando en ocasiones al extremo posterior, si bien en otros casos apenas sobrepasa la región testicular. El poro excretor aparece en posición terminal, y el poro genital a nivel del testículo anterior. Los testículos también pueden variar en forma, pudiendo encontrarlos de forma ovalada o irregular, con márgenes lisos. Se disponen en tándem, en la zona posterior, uno anterior y el otro posterior al ovario. El testículo anterior (136,8-413,6/116,8-367,6 μm) es ligeramente superior al posterior (105,4-379,1/105,4-356,1 μm). En cuanto al ovario, se ubica en la línea media y ligeramente desplazado a la derecha. Presenta forma subesférica y ovalada, con márgenes lisos, y es siempre menor a los testículos (94,0-229,8/72,3-218,3 μm). Las glándulas vitelógenas transcurren por los márgenes laterales, desde la región anterior al acetábulo hasta la región del testículo anterior, aproximadamente. El

útero ocupa el espacio comprendido entre la zona cefálica y la gonadal, y en su interior pueden encontrarse grandes cantidades de huevos, de coloración amarillenta o marronácea y de un tamaño de 22,8-31,3/11,4-19,9 μm . En la **Figura 4.3.** se presentan algunas fotografías de los trematodos adultos.

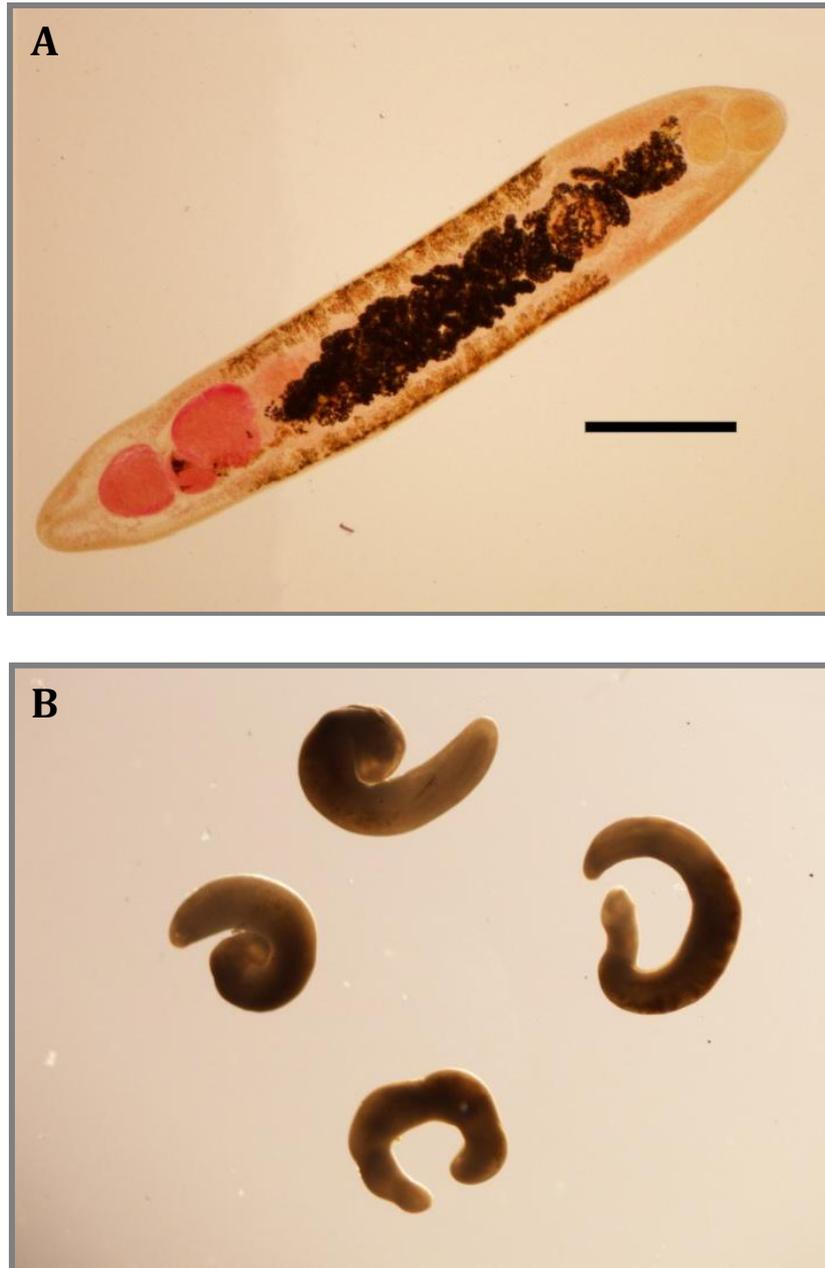


Figura 4.3. Trematodos del género *Brachylaima*. A) montaje permanente de un individuo adulto; B) cuatro trematodos adultos extraídos durante la disección. Escala: A) 1 mm.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Dada la naturaleza de este parásito, es de presuponer un ciclo biológico trihiteroxeno en el que el ratón de campo actuaría como hospedador definitivo, mientras que dos caracoles terrestres ejercerían los papeles de primer y segundo hospedador intermediario (**Figura 4.4.**). Si bien para *A. sylvaticus* no se ha llevado a cabo su evidencia experimental, nos sustentaremos en los datos observados por otros autores en otros roedores emparentados para su explicación. Los trematodos adultos habitan en el intestino delgado, y más concretamente en el duodeno, alimentándose de sangre del hospedador (Gracenea & González-Moreno, 2002). Los huevos salen al exterior con las heces, todavía sin embrionar, necesitando de unas tres semanas para completar su embrionamiento. El primer hospedador intermediario, un caracol terrestre, se infesta al ingerir estos huevos. Dentro del caracol, el miracidio eclosiona del huevo y adopta la forma de esporocisto, alojándose en el tejido conectivo de la glándula digestiva del gasterópodo. En algunas especies se ha comprobado que, ante infestaciones masivas, este órgano podría verse completamente invadido por una red de esporocistos, pudiendo llegar a infiltrar el tejido pulmonar, renal e incluso gonadal (Segade et al., 2011). La salida de las cercarias comienza transcurridos unos dos meses postinfestación, que salen al medio externo para invadir al segundo hospedador intermediario, de nuevo un caracol terrestre. En este caso, las cercarias infestan al caracol a través del uréter hasta alcanzar el riñón. Dentro del saco renal, se alimentan del epitelio y continúan su desarrollo a metacercarias maduras, lo que puede requerir entre tres y seis meses. El hospedador definitivo, en este caso el ratón de campo, se infesta al ingerir el caracol con metacercarias maduras, las cuales quedan libres en el tracto digestivo y migran al duodeno, donde completarán su desarrollo como adultos. Una vez aquí, comenzará rápidamente la producción de huevos, dado que son organismos

hermafroditas, si bien la fecundación cruzada con otros adultos es el principal método de reproducción.

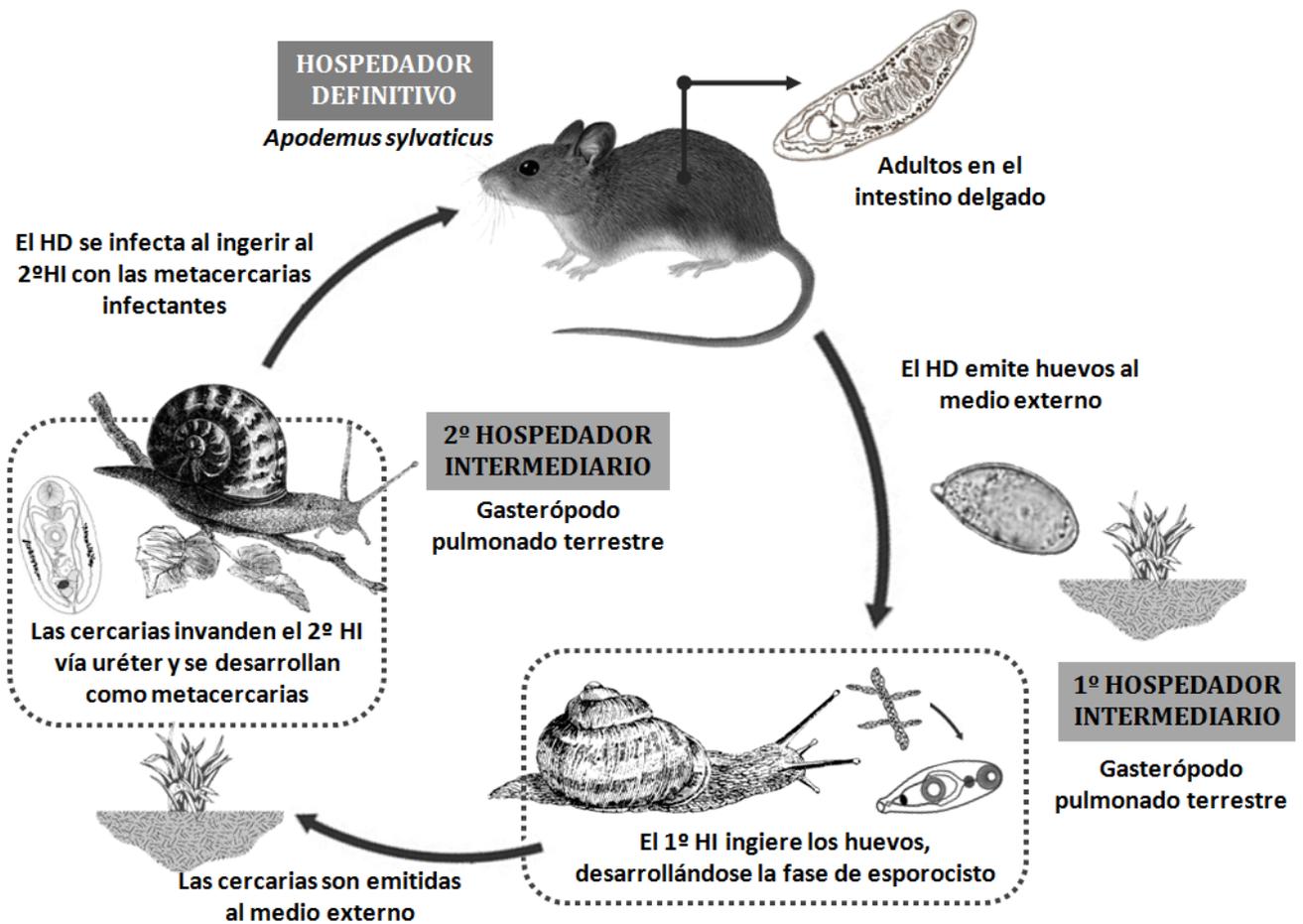


Figura 4.4. Ciclo biológico general propuesto para los trematodos del género *Brachylaima*.

4.1.1.2. CLASE CESTODA

Taenia parva Baer, 1926 larvae

Orden: Cyclophyllidea | Superfamilia: Taenioidea (Ludwig, 1886) | Familia: Taeniidae Ludwig, 1886 | Subfamilia: Taeniidae Perrier, 1897 | Género: *Taenia* Linnaeus, 1758

La familia Taeniidae comprende uno de los grupos más amplios y mejor estudiados de la clase Cestoda, debido, principalmente, a su importancia en el ámbito médico y veterinario (Rausch, 1994). El ratón de campo es, asimismo, hospedador natural de numerosas especies de ténidos, algunas de ellas de anecdótica pero evidenciada capacidad zoonótica (Eberwein et al., 2013). En todos los casos el roedor actúa como hospedador intermediario del parásito, albergando en sus cavidades corporales el metacestodo. Si bien en la mayoría de los casos estas formas larvarias no parecen comprometer la vida del hospedador, su presencia sí puede ejercer importantes efectos sobre su estado fisiológico, causándole debilidad o ralentizando sus movimientos, lo que lo convierte en una presa más vulnerable y fácilmente detectable para su depredador (Combes, 2001; Poulin, 2013). Asimismo, nuestra experiencia nos ha permitido ser testigos de infestaciones diseminadas que, a causa de la presión ejercida por las larvas sobre el resto de los órganos, podrían haber supuesto una factible causa de muerte del mismo.

El cestodo *T. parva* es considerado un parásito habitual del ratón de campo, habiendo sido citado en numerosas y distantes regiones de la Península Ibérica (Feliu et al., 1997; Galán-Puchades et al., 1998; Fuentes et al., 2003, 2004a, 2004b; Debenedetti et al., 2015). Su distribución geográfica abarca el continente africano y se expande progresivamente por Europa (Świdorski et al., 2007), apareciendo además en regiones insulares del Mediterráneo (Esteban, 1983; Galán-Puchades et

al., 1990). Precisamente su detección en puntos como Menorca o Córcega corroboran su cierta eurixenia a nivel de hospedador definitivo, habiendo sido capaz de adaptarse a un amplio rango de hospedadores carnívoros que albergan el cestodo adulto a nivel intestinal. Los múridos, presa principal de estos carnívoros, actúan como hospedadores intermediarios de la larva del cestodo.

❖ MORFOLOGÍA

Ya que la forma presente en el ratón de campo es el estadio larvario del ténido, nos limitaremos a la descripción de los principales caracteres y medidas de este estadio evolutivo. La bibliografía empleada en este caso para la identificación ha sido Hunkeler (1974), Loos-Frank (2000) y Świdorski et al. (2007). Los metacestodos de *T. parva* aparecen en la cavidad abdominal y torácica del hospedador intermediario, siendo fácilmente identificables por su aspecto quístico y forma esférica (**Figura 4.5.**).

En general, los quistes alcanzan un diámetro aproximado de 3,5 cm, si bien los que se encuentran en un estado avanzado de desarrollo pueden alcanzar, o superar, los 4 cm. Dichos quistes son, más concretamente, vesículas membranosas rellenas de líquido, semitransparentes y blanquecinas, en cuyo interior se identifican larvas policéfalas de tipo estrobilocerco. La cubierta externa del quiste, denominada túnica adventicia (Świdorski et al., 2007), es en realidad tejido conectivo del propio hospedador. Si estas vesículas son vistas al trasluz, se puede distinguir una maraña de estróbilos en su interior, que comienzan a moverse activamente si la vesícula se rompe liberando su contenido. El número de estróbilos, o pseudoestróbilos (Loos-Frank, 2000), oscila, según la literatura, entre 14 y 24, encontrando en nuestro caso un número medio de 23. Los estróbilos, que miden entre 1,5 y 3 cm de longitud

según el estado de desarrollo, se proyectan desde una formación globosa común. En quistes en temprano estadio de desarrollo, únicamente vemos esta formación globosa con pequeñas proyecciones hacia el exterior, que gradualmente se irán segmentando y convirtiendo en los futuros estróbilos. Cada pseudoestróbilo está constituido por un centenar de segmentos y un escólex, normalmente invaginado, en el extremo. En cada escólex, de aspecto achatado y cuadrangular en visión apical, se observa un rostelo corto y ancho en cuyo ápice se identifican cuatro ventosas y una doble corona de ganchos. El diámetro del rostelo es de unas 459,6-804,3/459,6-746,8 μm . Las ventosas presentan unas medidas de 149,3-275,7/126,3-252,7 μm . Los ganchos, que presentan la característica forma de uña de gato de los ténidos, suman un total de entre 34 y 44, encontrando en la mayoría de los casos unos 10 pares de ganchos pequeños y otros 10 pares de ganchos grandes. Los de mayor longitud miden unas 241,2-413,6 μm , mientras que los más cortos alcanzan las 168,1-206,8 μm .

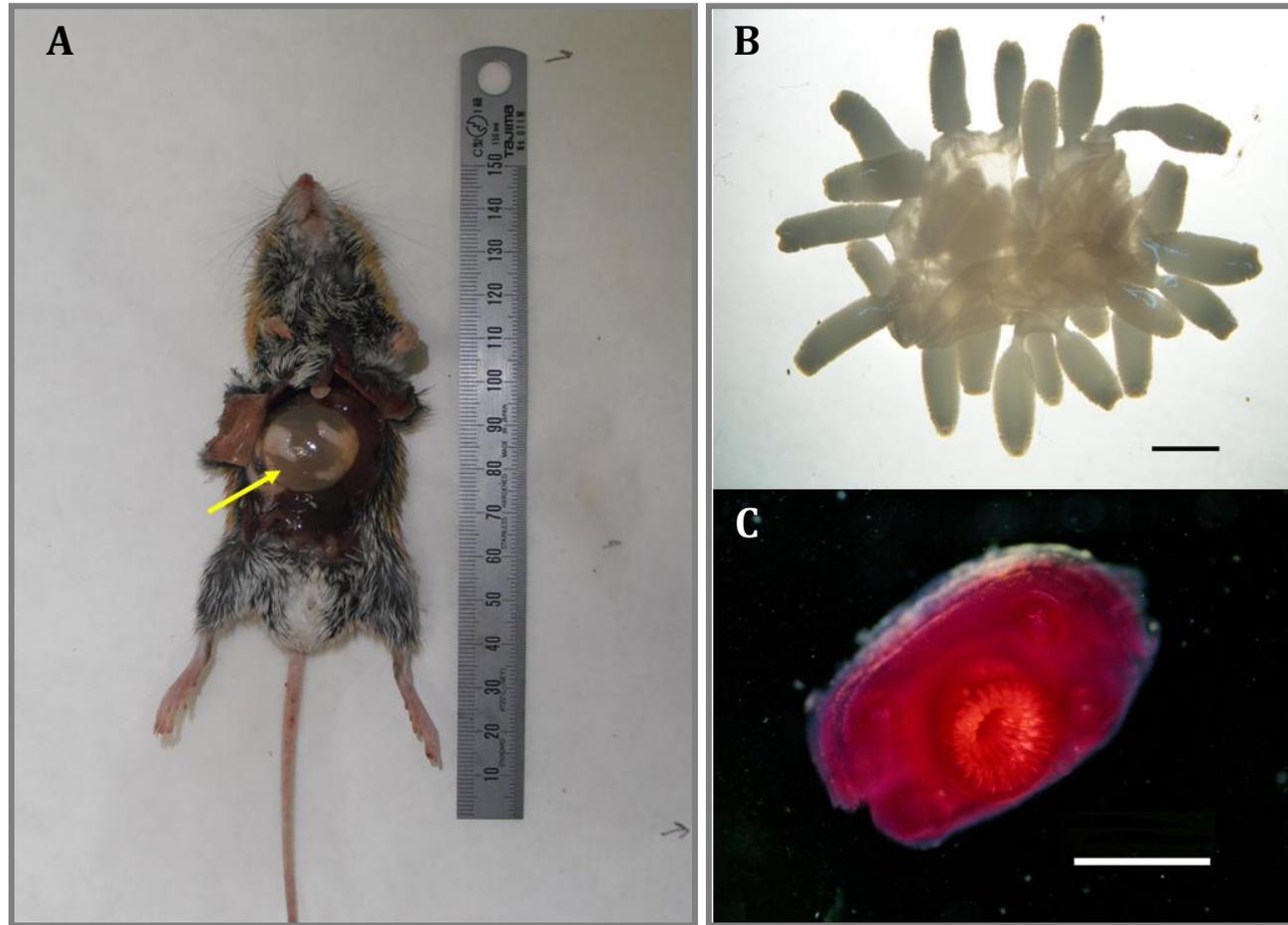


Figura 4.5. Larvas de *Taenia parva* de *Apodemus sylvaticus*: A) quiste en la cavidad abdominal del hospedador (flecha amarilla); B) larva policéfala extraída de la cubierta quística; C) escólex de uno de los estróbilos. Escala: B) 5 mm; C) 500 μ m.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Los cestodos adultos de esta especie habitan en el intestino delgado de numerosos mamíferos carnívoros, principalmente vivérridos, mientras que el metacestodo se desarrolla en distintas especies de roedores, ostentando, por consiguiente, un ciclo biológico diheteroxeno (**Figura 4.6.**). En la Península Ibérica el binomio jineta/ratón de campo conforma el mecanismo principal de mantenimiento del ciclo del parásito, ya que los múridos del género *Apodemus* constituyen la base de la dieta de este vivérrido tanto en el Norte de África (Mostefai et al., 2003) como en España (Arrizabalaga et al., 2002). El hecho de tratarse de un parásito frecuente de estos roedores explicaría la elevada prevalencia detectada en los hospedadores definitivos, del orden del 90 o incluso del 100%, así como las elevadas cargas parasitarias, cercanas a 90 helmintos por hospedador (Casanova et al., 2000; Ribas et al., 2009). Se considera que el intestino delgado del carnívoro llega a su máxima capacidad de cestodos adultos por la continua ingestión de *Apodemus* parasitados, dando como resultado la liberación, con sus heces, de un gran número de huevos al medio externo, que suponen la forma infestante para el ratón de campo. Los huevos eclosionarán en su tracto digestivo, liberando las oncosferas que terminarán por alojarse y desarrollar el metacestodo en las cavidades corporales, que se envuelve de tejido conectivo generado por el propio hospedador y descansa libremente sobre los órganos del mismo. Cuando el depredador ingiere el ratón de campo, adquiere la larva que, como describimos anteriormente, es de tipo policéfala, por lo que a partir de un único metacestodo podrán desarrollarse más de una veintena de cestodos adultos en el hospedador definitivo.

En cuanto al grado de especificidad de la especie, varias especies de carnívoros pertenecientes a los géneros *Genetta*, *Herpestes*, *Felis* e *Ictonyx* actúan como potenciales hospedadores definitivos del parásito (Loos-Frank, 2000), siendo

la jineta común, *G. genetta*, el hospedador más representativo de la Península Ibérica (Ribas et al., 2009). En cuanto a potenciales hospedadores intermediarios, el género *Apodemus*, y especialmente a *A. sylvaticus*, actúa como principal hospedador de la especie, si bien otros roedores africanos y europeos han evidenciado actuar como hospedadores intermediarios (Loos-Frank, 2000), exclusivamente de la familia Muridae y de géneros tales como *Mus*, *Rattus*, *Rhabdomys* o *Praomys*.

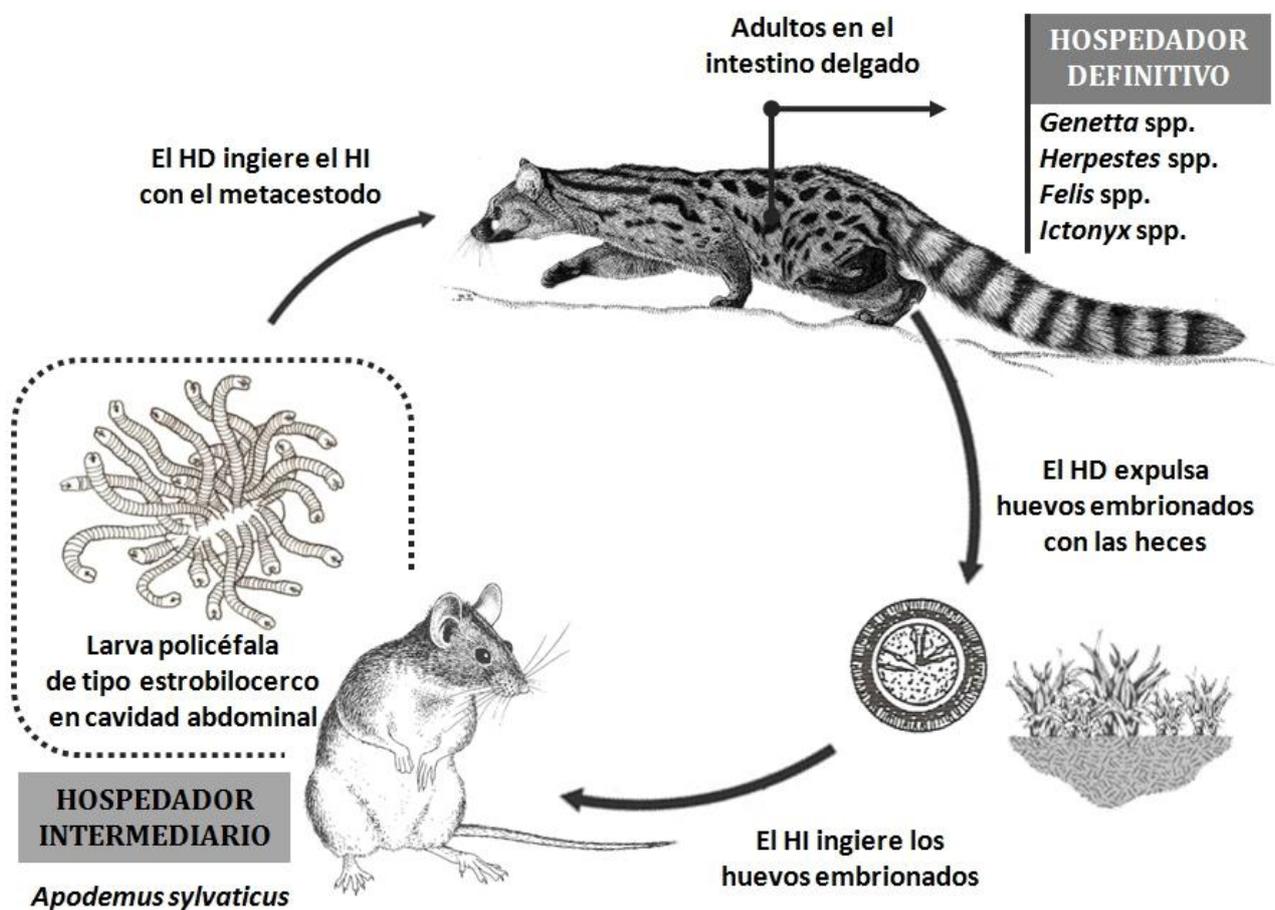


Figura 4.6. Ciclo biológico de *Taenia parva*.

***Taenia martis* (Zeder, 1803) larvae**

El cestodo *T. martis* se extiende ampliamente por el hemisferio norte, siendo un parásito relativamente frecuente en mustélidos y vivérridos, que albergan el cestodo adulto, y en diversos roedores, que actúan como hospedadores intermediarios. Su discrepante posición taxonómica ha dado lugar a numerosos cambios en su nomenclatura, encontrándose en la bibliografía nombrado como *T. intermedia*, *T. sibirica*, *T. polyacantha* o *Tetratirotaenia polyacantha* (Kontrimachivus, 1968; Loos-Frank, 2000), si bien algunos autores niegan esta sinonimia o las consideran como especies claramente diferentes (Pfaller & Tenora, 1972; Murai, 1974; Chervy, 2002). En cualquier caso, los ejemplares hallados en el presente trabajo se ajustan a las descripciones más detalladas para la especie *T. martis*, cuya presencia también ha sido reportada por otros autores en este hospedador en la Península Ibérica (Fuentes et al., 2000; 2004b; Torre et al., 2013).

Ya que este cestodo utiliza al roedor como hospedador intermediario, la forma parásita identificada es un estadio larvario de tipo armatetrathyridium no enquistado que descansa sobre los órganos del roedor sin ejercer, aparentemente, patología alguna sobre su hospedador. Sin embargo, se han reportado parasitaciones utópicas de esta especie en organismos que no actúan como hospedadores habituales, causando parasitaciones aberrantes y mortales en primates (Brunet et al., 2014; De Liberato et al., 2014) o incluso un caso humano de cisticercosis ocular en Alemania (Eberwein et al., 2013). Si bien estos reportes han de considerarse como casos aislados, la capacidad zoonótica de esta especie no debería pasarse por alto y tenerse en consideración a la hora de realizar el trabajo de campo.

❖ MORFOLOGÍA

La morfología y medidas estudiadas en los ejemplares obtenidos se correspondían con las descripciones aportadas por Wahl (1967), Murai & Tenora (1973), Loos-Frank (2000) y Shimalov (2010). La larva se aloja normalmente en la cavidad pleural del hospedador intermediario (**Figura 4.7.**), si bien algunos autores la describen, en casos de intensidades de parasitación más elevadas, en la región peritoneal. En nuestro caso, el microhábitat habitual era la cavidad torácica, situándose libres sobre o bajo los pulmones y nunca adheridas a los tejidos del hospedador. Estas larvas, de tipo *armatetrathyridium*, se caracterizan por ser monocéfalas, de color blanqueno, carecer de membranas o cubiertas larvianas y presentar un apéndice caudal largo y transparente sin segmentación ni otra organografía o corpúsculos. Esta cola suele formar plegamientos, dando la apariencia de un velo que recubre el extremo posterior. La morfología de este apéndice caudal explica la gran variabilidad de medidas reportadas en la literatura, ya que la longitud total y forma del parásito puede variar considerablemente en función de la anatomía del hospedador y su adaptación al microhábitat de parasitación (Shimalov, 2010). Los ejemplares estudiados en nuestros hospedadores presentan, en promedio, una longitud total de 29 mm, correspondiendo solamente 7,9 mm a la longitud corporal y el resto a la medida del apéndice caudal. No obstante, no pocos ejemplares superaban notablemente esta medida, presentando un extremo caudal cercano a los 50 mm, reflejo de su gran variabilidad morfométrica. La anchura corporal alcanza un máximo de 5 mm, mientras que la cola, más estrecha, no supera los 3 mm en las zonas más anchas. El escólex presenta la estructura típica de la familia Teaniidae, con cuatro ventosas (que miden en promedio unas 264,2 x 225,9 μm) y un rostelo ornamentado con una doble corona de ganchos (**Figura 4.8.**). El rostelo aparece frecuentemente invaginado, si bien es posible visualizarlo con la larva *in vivo* o llevando a cabo una adecuada fijación del

helminto. En longitud, el rostelo alcanza las 379,1 μm , pudiendo contabilizar unos 15-16 pares de ganchos que miden una media de 190,3 μm , en el caso de los ganchos grandes, y de 156,7 μm los más pequeños.

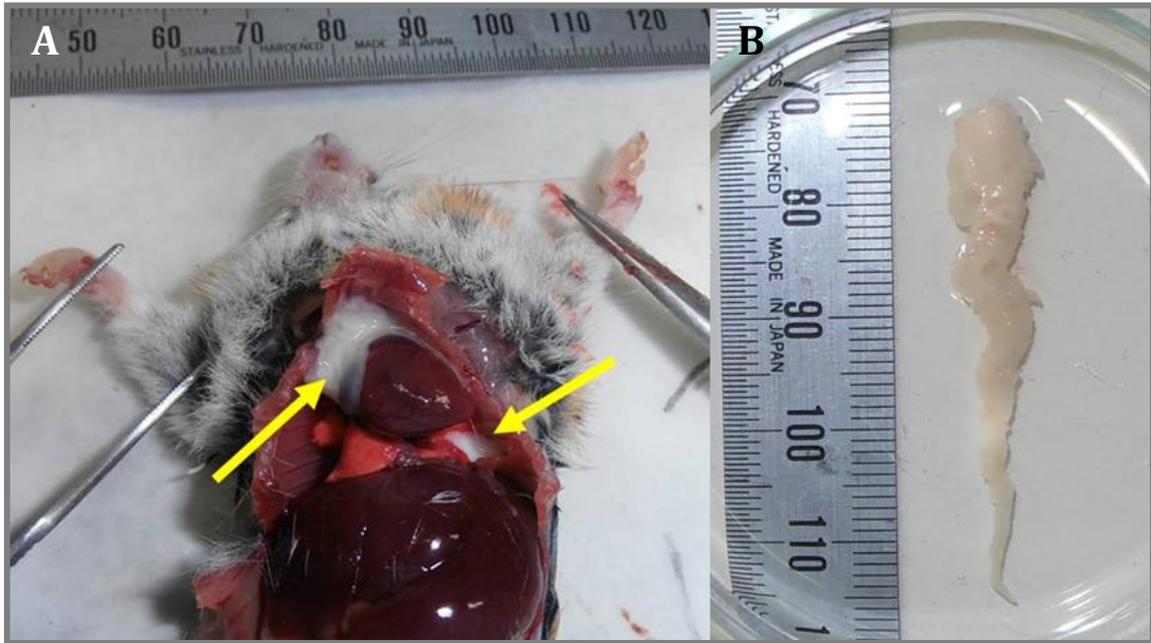


Figura 4.7. Larvas de *Taenia martis* de *Apodemus sylvaticus*: A) dos larvas en la cavidad torácica del hospedador (flechas amarillas); B) larva extraída del hospedador.

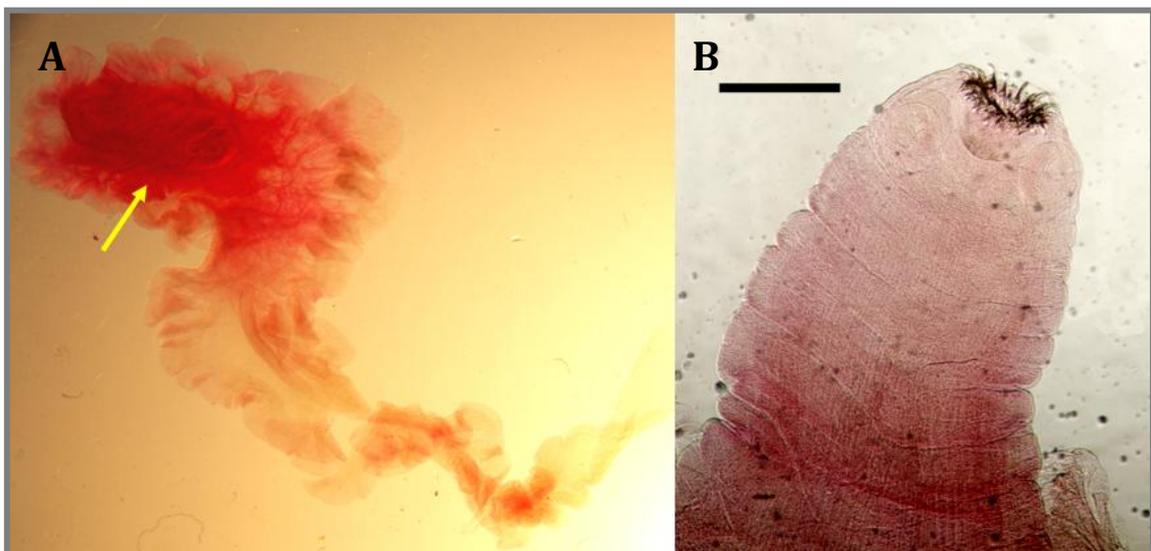


Figura 4.8. Larvas de *Taenia martis* de *Apodemus sylvaticus*: A) montaje permanente de una larva, donde se aprecia el rostelo invaginado (flecha amarilla); B) visión del escólex evaginado. Escala: B) 500 μm .

❖ CICLO BIOLÓGICO

El ciclo biológico de *T. martis* es, como en todos los miembros de la familia Teaniidae, diheteroxeno, ejerciendo carnívoros mustélidos y vivérridos como principales hospedadores definitivos y numerosas especies de roedores como intermediarios (**Figura 4.9.**). Los cestodos adultos habitan en el intestino del carnívoro, el cual liberará con las heces los huevos infestantes. El roedor se infestará accidentalmente al ingerir el huevo, presente en el medio externo. Una vez en su interior, los huevos eclosionan liberando las oncosferas, que terminarán por desarrollarse como una larva de tipo armatetrathyridium en la cavidad torácica o, más raramente, en la cavidad peritoneal. Cuando el carnívoro depreda al roedor, adquirirá la infestación, cerrando el ciclo.

Todo apunta a que numerosos carnívoros puedan actuar como adecuados hospedadores definitivos del parásito, destacando los géneros *Martes*, *Mustela*, *Bassariscus*, *Vulpes*, *Meles* y *Canis* (Loos-Frank, 2000). En Europa, los tres hospedadores más representativos son la marta (*Martes martes*), la garduña (*M. foina*) y el turón (*Mustela putoris*). En cuanto al hospedador intermediario, son numerosos los roedores capaces de albergar el estadio larvario del parásito, habiendo sido reportado en el topillo rojo (*Clethrionomys glareolus*), el topillo agreste (*Microtus agrestis*), la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*), la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) y los múridos del género *Apodemus* (Wahl, 1967; Shimalov, 2010; De Liberato et al., 2014).

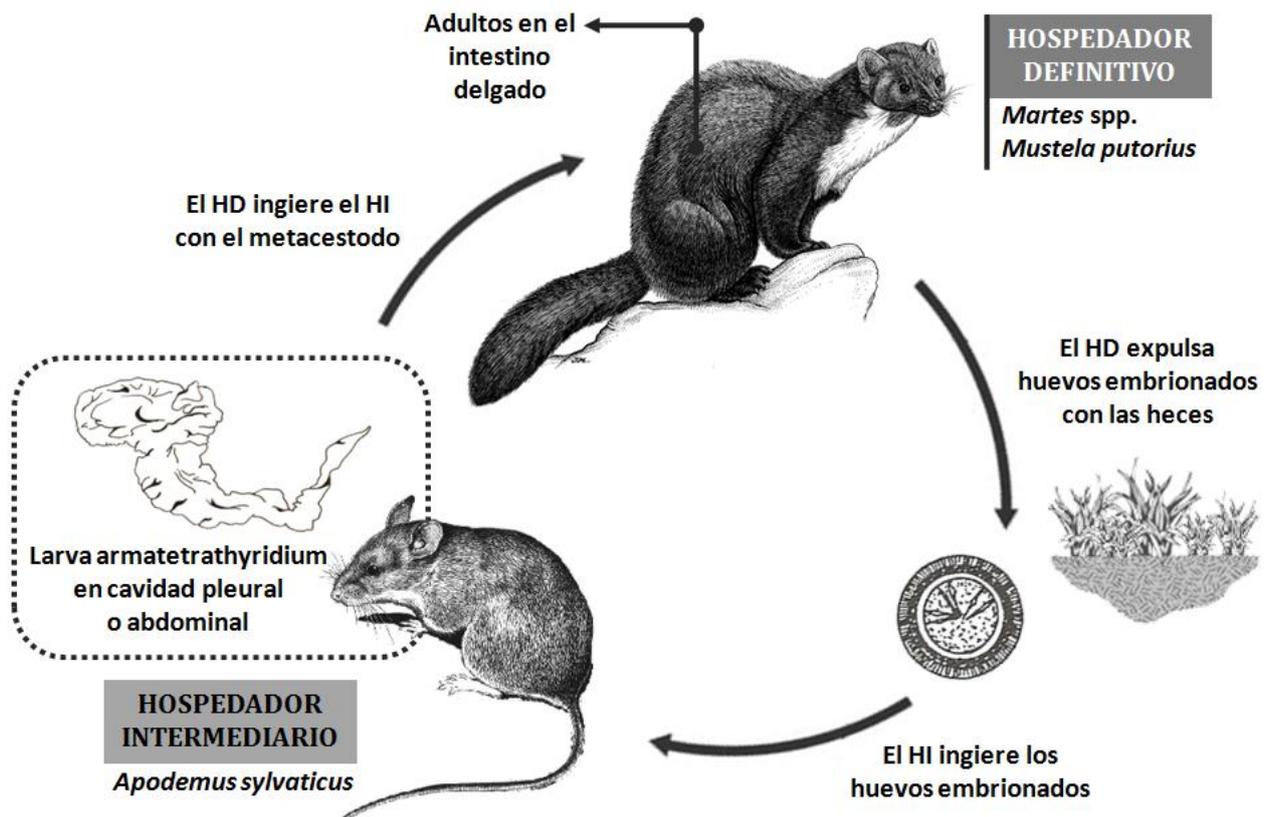


Figura 4.9. Ciclo biológico de *Taenia martis*.

***Mesocestoides* spp. larvae**

Superfamilia: Mesocestoidoidea (Perrier, 1897) | Familia: Mesocestoididae Perrier, 1897 | Subfamilia: Mesocestoidinae (Perrier, 1897) | Género: *Mesocestoides* Vaillant, 1863

En una proporción muy baja de los hospedadores examinados se hallaron unas cápsulas blanquecinas adheridas a los pulmones o al hígado en las cavidades torácica y abdominal, respectivamente. Dichas cápsulas se identificaron como un estadio larvario de cestodos del género *Mesocestoides*, cuya taxonomía resulta particularmente complicada. La adjudicación a nivel de especie de estos cestodos resulta imposible a partir del metacestodo, dada la falta de rasgos fenotípicos discriminantes, encontrando como principal, o única, fuente de variación morfológica la inducida por la adaptación a la anatomía del hospedador (Khalil et al., 1994). Si bien se han descrito numerosas especies dentro de este género, su identificación sólo es posible, y aún así problemática, a nivel de adulto, o bien mediante la utilización de sofisticadas técnicas de biología molecular (Zalesny & Hildebrand, 2012). Asimismo, los mecanismos de reproducción asexual que utilizan estos cestodos para su evolución dan lugar, ocasionalmente, a formas aberrantes (Galán-Puchades et al., 2002a, 2002b; Conn et al., 2010), un hecho que dificulta incluso su identificación a nivel de género. Todo ello sin contar con las incertidumbres que envuelven su ciclo biológico, el cual a día de hoy, y tras más de sesenta años de investigación, no ha podido ser clarificado con éxito (Padgett & Boyce, 2005).

❖ MORFOLOGÍA

Las pequeñas cápsulas halladas en la cavidad torácica o abdominal de nuestros hospedadores presentaban un aspecto blando fibroso, de una longitud total aproximada de 5 mm y anchura máxima de 3 mm, que al examinarlas exhaustivamente fueron identificadas como metacestodos de tipo *Tetrathyridium* (**Figura 4.10.**). En estas larvas destaca, en primer lugar, la presencia de un aparato excretor formado por un par de colectores, los cuales desembocan en una vesícula excretora posterior que se abre en un poro excretor terminal. En el otro extremo se encuentra un escólex no ornamentado que a menudo aparece invaginado y en el que sólo se observa cuatro ventosas a nivel ecuatorial. Esta descripción se corresponde con la de metacestodos del género *Mesocestoides* Vaillant, 1863, género tipo y único universalmente aceptado dentro de la familia Mesocestoididae (Mas-Coma & Esteban, 1983).



Figura 4.10. Larva de *Mesocestoides* spp. de *Apodemus sylvaticus*. Escala: 1 mm.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Los adultos de *Mesocestoides* spp. se encuentran parasitando el intestino delgado de, principalmente, mamíferos carnívoros, de familias tan dispares como cánidos, félidos o mustélidos, y más raramente de aves rapaces. Por su parte, las larvas de tipo tetrathyridium infestantes para el hospedador definitivo se desarrollan en animales más pequeños que constituyen la dieta habitual de estos carnívoros, siendo los roedores los hospedados intermediarios más representativos, si bien otros micromamíferos, pájaros, reptiles o anfibios pueden ejercer la misma función dentro del ciclo. Todos estos posibles hospedadores harían de segundo hospedador intermediario, en los que las larvas Tetrathyridium son capaces de multiplicarse asexualmente (Specht & Voge, 1965). Esta capacidad de reproducción asexual prosigue incluso después de su entrada en el hospedador definitivo a nivel de intestino delgado varias semanas antes de que se complete su desarrollo como adultos, un hecho que ha podido observarse en algunas especies de este género y que probablemente sea una estrategia evolutiva que dé como resultado la infestación masiva de los carnívoros hospedadores definitivos (Eckert et al., 1969). Si bien la mayoría de cestodos ciclofílidos requieren solamente de la participación de dos hospedadores, en el caso particular de *Mesocestoides* resulta imprescindible la actuación de un primer hospedador intermediario, ya que se ha observado que los segundos intermediarios no adquieren la infestación con la ingestión de los huevos expulsados por el hospedador definitivo (Rausch, 1994). Se ha sometido a numerosos artrópodos a infestaciones experimentales con proglótides grávidas del cestodo adulto, proponiendo a los ácaros oribátidos o incluso a las hormigas como potencial primer hospedador intermediario (Padgett & Boyce, 2005). Si bien en los primeros han logrado identificarse la presencia de estadios larvarios de tipo ciscitercoide, no ha sido posible evidenciar la infestación experimental de los

segundos hospedadores intermediarios con estos ácaros infestados, por lo que aún existen puntos oscuros por dilucidar en este ciclo biológico.

En cualquier caso, lo que sí sabemos, y lo que resulta imprescindible conocer para el desarrollo del presente trabajo, es que la presencia de larvas de *Mesocestoides* spp. implica un ciclo trihiteroxeno en el que el ratón de campo actúa como segundo hospedador intermediario, actuando artrópodos y carnívoros como primer hospedador intermediario y hospedador definitivo, respectivamente. El esquema propuesto para dicho ciclo se ilustra en la **Figura 4.11**. En la **Figura 4.12**. se presenta una ilustración comparativa de los tres metacestodos identificados en *A. sylvaticus*.

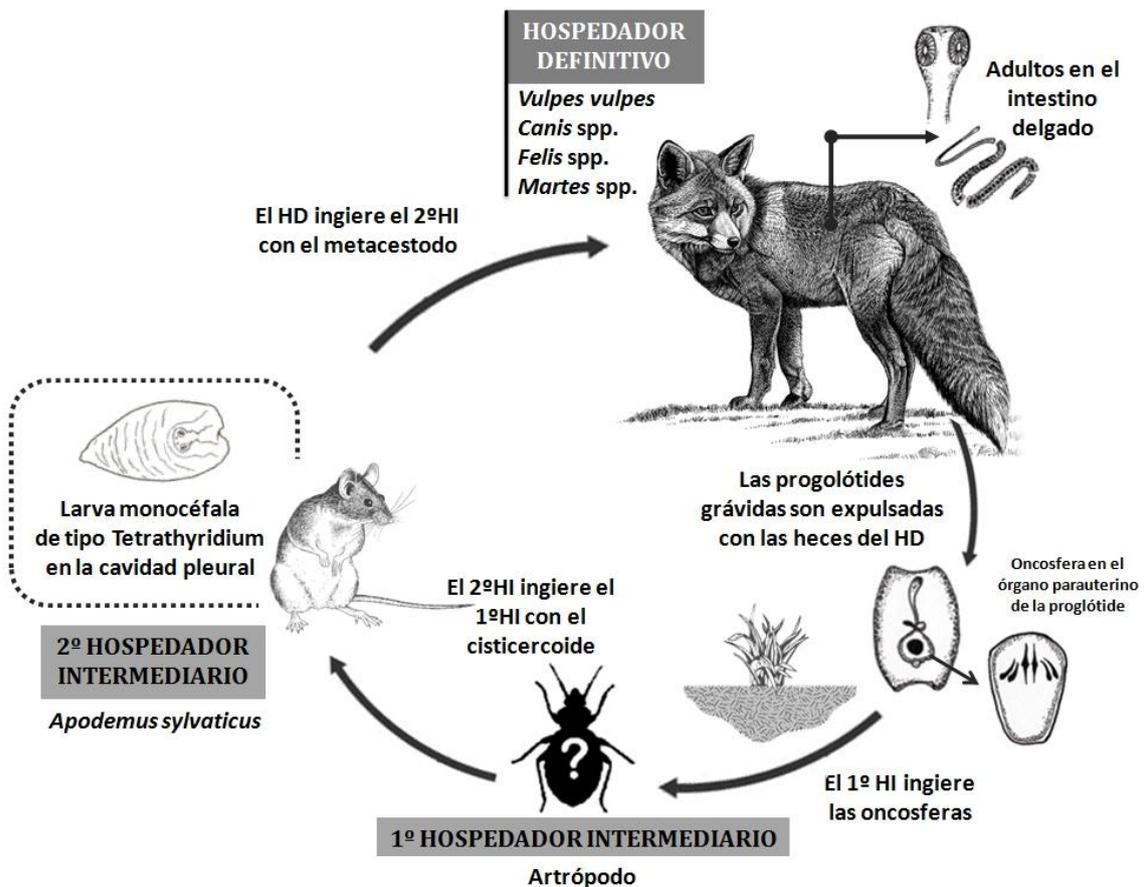


Figura 4.11. Ciclo biológico propuesto para *Mesocestoides* spp.

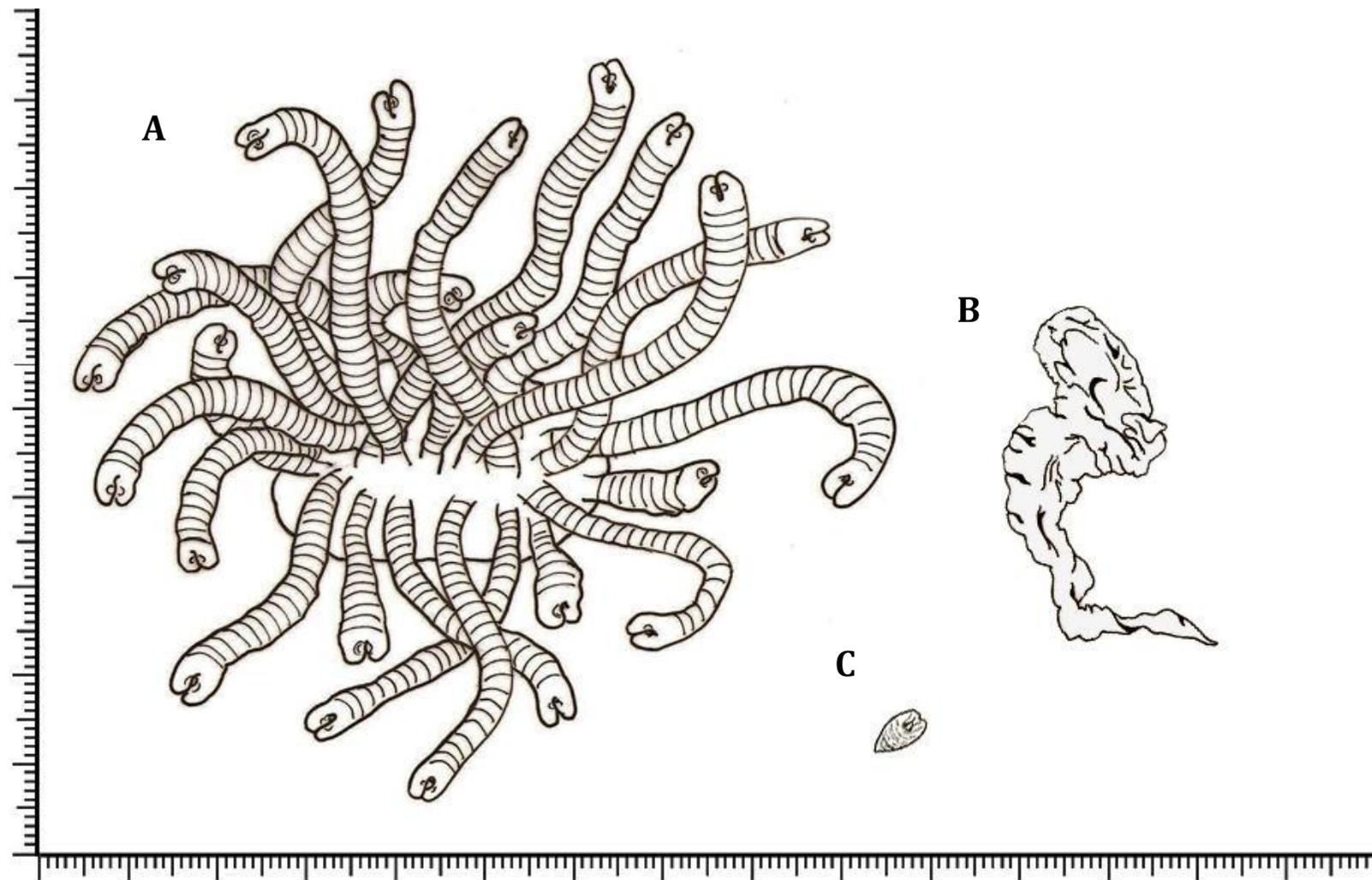


Figura 4.12. Imagen comparativa de los tres metacestodos hallados en *Apodemus sylvaticus*: A) *Taenia parva*; B) *T. martis*; C) *Mesocestoides* spp. Escala en mm.

***Gallegoides arfaai* (Mobedi et Ghadirian, 1977)**

Superfamilia: Anoplocephaloidea Spassky, 1949 | Familia: Anoplocephalidae Cholodkowsky, 1902 | Subfamilia: Anoplocephalinae Blanchard, 1891 | Género: *Gallegoides* Tenora et Mas-Coma 1978

Gallegoides arfaai es un cestodo relativamente frecuente de roedores y particularmente del ratón de campo, cuya presencia ha sido reportada en diferentes regiones de Asia y Europa (Khalil et al., 1994). Su asociación con *A. sylvaticus* ha sido propuesta como un válido bioindicador de presencia de metales pesados en ecosistemas forestales, ya que las características de su tegumento hacen que absorba y posteriormente acumule grandes cantidades de plomo en sus proglótides (Torres et al., 2004).

❖ MORFOLOGÍA

Este anoplocefálico fue identificado siguiendo las descripciones aportadas por Tenora & Mas-Coma (1978), Feliu (1980) y Khalil et al. (1994), concluyendo que se trataba de la especie *G. arfaai*. Este cestodo se caracteriza, en primer lugar, por un estróbilo pequeño constituido por proglótides craspedotas, más anchas que largas. El escólex no presenta rostelo, encontrando cuatro ventosas no ornamentadas. La genitalia es única, y los conductos genitales atraviesan los canales osmorreguladores dorsalmente. Pueden observarse vesículas seminales internas o externas y los testículos aparecen distribuidos en banda, a nivel poral y aporal y posteriores al útero, el cual es único, tubular, transversal y sobrepasa los canales osmorreguladores, terminando en posición anterior al saco del cirro. El ovario se sitúa en la zona central, y siempre desplazado hacia la zona poral. En la **Figura 4.13.** se presenta una ilustración del escólex y los anillos característicos del cestodo.

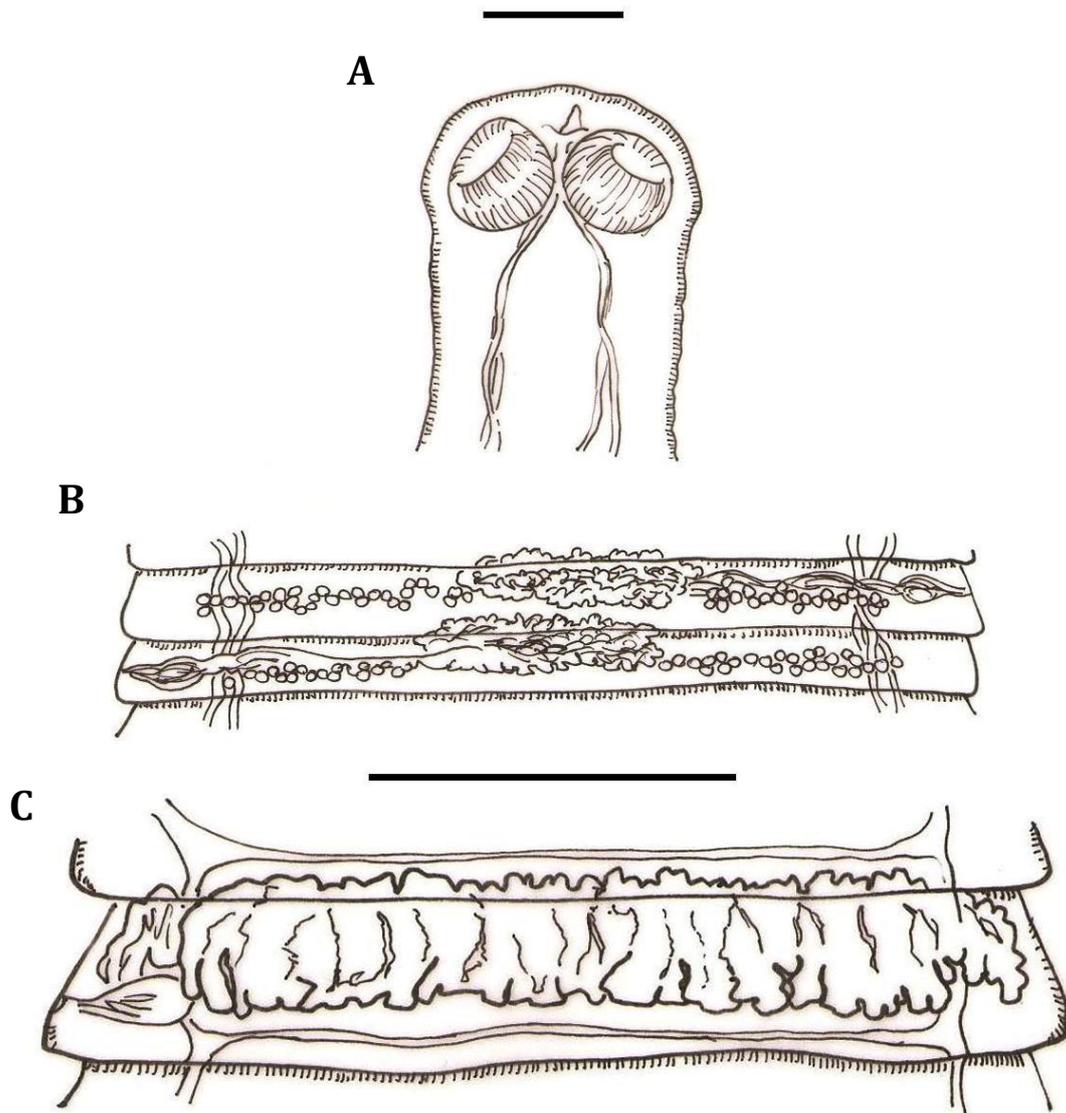


Figura 4.13. *Gallegoides arfaei* de *Apodemus sylvaticus*: A) escólex; B) anillo sexual; C) anillo grávido. Escala: A) 100 μ m; B) y C) 1 mm.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Desafortunadamente, hasta la fecha no se han encontrado resultados reveladores acerca del ciclo biológico de *G. arfaai*, del que solamente se tiene certeza de que *A. sylvaticus*, junto con otras especies de roedores, actúa como hospedador definitivo, albergando el cestodo adulto en el intestino delgado. No obstante, dada la naturaleza y posición taxonómica de este helminto, se presupone un ciclo biológico diheteroxeno, como ilustra la **Figura 4.14.**, en el que un artrópodo, posiblemente un ácaro, actúe como hospedador intermediario, como sí ha podido evidenciarse en otros miembros de la familia Anoplocephalidae (Melvin, 1952).

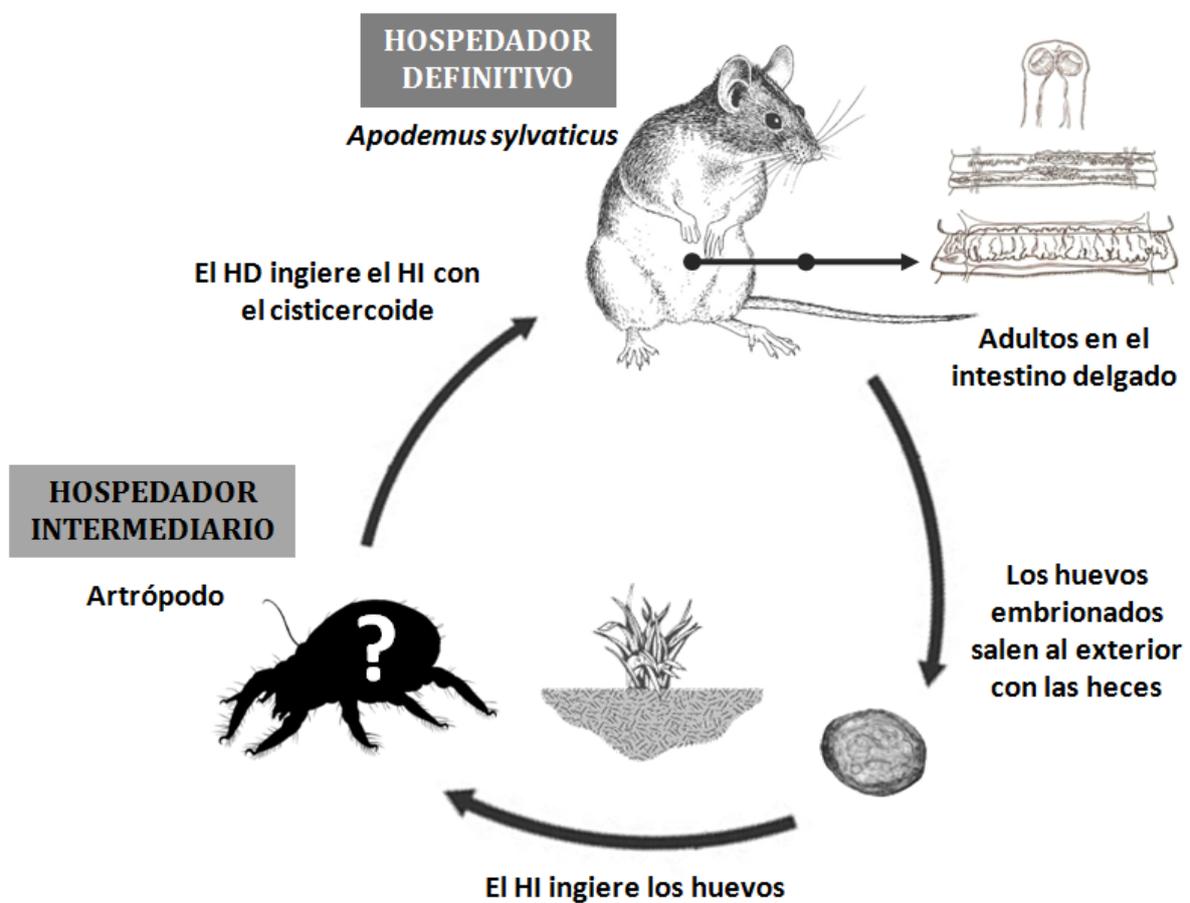


Figura 4.14. Ciclo biológico propuesto para *Gallegoides arfaai*.

***Pseudocatenotaenia matovi* (Genov, 1971)**

Superfamilia: Catenotaenioidea Spassky, 1950 | Familia: Catenotaeniidae Spassky, 1949 | Subfamilia: Catenotaeniinae Spassky, 1949 | Género: *Pseudocatenotaenia* Tenora, Mas-Coma, Murai et Feliu, 1980

Al igual que ha ocurrido con muchas otras especies de cestodos catenoténidos, *Pseudocatenotaenia matovi* ha sufrido numerosos cambios en su clasificación taxonómica desde su descubrimiento, siendo incluida en un principio en el género *Catenotaenia*. Posteriormente, y tras analizar las evidentes diferencias morfoanatómicas que lo distinguen de estos cestodos, se concluyó su adjudicación al género *Pseudocatenotaenia*, cuya aparición se ha propuesto como una convergencia evolutiva de los cestodos catenoténidos que en un principio parasitaban a Sciurimorfos y Miomorfos de la subregión Paleártica, y que a finales de Pleistoceno se adaptaron de forma específica a roedores del género *Apodemus* en la región Eudomediterránea (Esteban, 1983).

❖ MORFOLOGÍA

Según las descripciones realizadas por Tenora et al. (1980) y Quentin (1994), morfológicamente se distingue a *P. matovi* por presentar un escólex carente de rostelo, de un diámetro de 379,1-551,5 μm , y cuatro ventosas cuyas medidas oscilan entre las 137,8 y las 195,3 μm . El sistema osmorregulador está compuesto por dos pares de canales longitudinales. El estróbilo es largo y de tipo acraspedote, con proglótides maduras más anchas que largas. Los testículos, de unas 55-75 μm , se distribuyen en la mitad inferior del anillo, posteriores al aparato femenino y sobrepasando lateralmente los canales excretores, en número de 210 a 264. El ovario, situado en la parte anterior del segmento, es asimétrico y lobulado,

sobrepasando los canales osmorreguladores. Se pueden contar entre 18 y 26 ramas uterinas primarias en los anillos grávidos, que se extienden por toda la proglótide y también sobrepasan los canales. La glándula vitelógena, de aspecto lobulado, se ubica en la zona poral. Los huevos son ovales y presentan dos cubiertas.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Si bien no existen evidencias experimentales del ciclo biológico de este cestodo, su parentesco con la especie *Catenotaenia pusilla*, parásito habitual del ratón doméstico (*M. musculus*) y único catenoténido del que se ha descrito con precisión su ciclo evolutivo (Joseux & Baer, 1945), permite intuir un ciclo diheteroxeno en el que el ratón de campo actuaría como el hospedador definitivo del cestodo. Los huevos saldrían al medio externo con las heces del roedor, los cuales serían ingeridos por el hospedador intermediario, papel presuntamente ejercido por ácaros oribátidos (tiroglífidos), y en los que se desarrollarían los estadios larvarios de merocercoide en unas semanas. Este tipo de larva presenta un gran órgano apical, comúnmente denominado “ventosa apical”, si bien carece de ventosas bien desarrolladas. La morfogénesis del escólex se completa en el intestino del hospedador definitivo, donde se produce la degeneración de dicho órgano apical y la diferenciación de las ventosas (Georgiev et al., 2006). Los ácaros oribátidos aparecen con frecuencia parasitando ectópicamente al ratón de campo, el cual los ingiere accidentalmente durante su aseo o al tratar de deshacerse de ellos. De hecho, no es extraño encontrar estos ácaros en el contenido estomacal de los ratones durante la necropsia. Una vez el merocercoide llega al hospedador definitivo, puede completar su desarrollo como adulto en el intestino. Respecto a su frecuencia, *P. matovi* es considerado un parásito particularmente común en el género *Apodemus*. En cuanto a los ácaros oribátidos, se ha demostrado que los

pertenecientes al género *Glycyphagus* actúan como hospedadores intermediarios de *C. pusilla*, siendo probable que las especies de dicho género ejerzan el mismo papel en el ratón de campo.

***Skrjabinotaenia lobata* (Baer, 1925)**

Subfamilia: Skrjabinotaeniinae Genov et Tenora, 1979 | Género: *Skrjabinotaenia* Akhumyan, 1945

Otra especie de catenoténido fue identificada como parásito del intestino delgado de los hospedadores examinados, cuya distinción de *P. matovi* resulta imposible si no se lleva a cabo su pertinente montaje. Se trata de *Skrjabinotaenia lobata*, considerado un parásito común de *A. sylvaticus* y de evidenciado valor biológico por su capacidad acumulativa de metales pesados en ecosistemas terrestres (Torres et al., 2006). La distribución geográfica de *S. lobata* parece mucho más amplia que la de *P. matovi*, habiendo sido reportada tanto en África como en Europa. Su presencia en puntos tan distantes del planeta parece ser el resultado de la migración y colonización de nuevos hábitats por parte de los roedores hospedadores a lo largo de la historia (Esteban, 1983).

❖ MORFOLOGÍA

Según la llave de clasificación de Khalil et al. (1994), la subfamilia Skrjabinotaeniinae presenta un estróbilo acraspedote con entre tres a sesenta proglótides. En este caso el sistema osmorregulador está constituido por una red de numerosos canales longitudinales y transversales. El ovario es asimétrico y muy lobulado, extendiéndose por la proglótide. Presenta numerosos testículos que se distribuyen cercanos al ovario de forma variable, bien a su alrededor en posición posterior y lateral o bien en dos grupos laterales. El útero está constituido por un tallo central y numerosas ramas laterales más cortas que éste. Las descripciones aportadas por Tenora et al. (1980) y Quentin (1994) describen a *S. lobata* como un cestodo de morfología prácticamente idéntica a la de *P. matovi*, siendo el único criterio fiable de distinción la disposición del sistema osmorregulador, sobre todo a nivel del escólex, y la posición del aparato reproductor: ni los testículos (que se disponen rodeando el ovario) ni las ramas uterinas sobrepasan en este caso los canales excretores, situándose en diversos ángulos al tallo central.

En las **Figuras 4.15.** y **4.16.** se presenta una imagen comparativa de la morfología de, respectivamente, el escólex y el anillo sexual de las dos especies de catenoténidos identificadas.

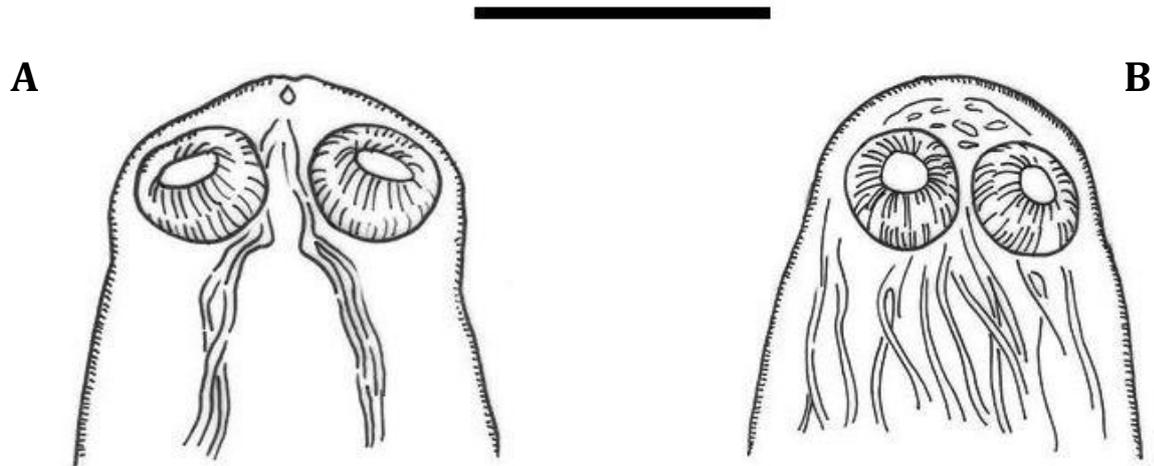


Figura 4.15. Catenoténidos de *Apodemus sylvaticus*: A) escólex de *Pseudocatenotaenia matovi*; B) escólex de *Skrjabinotaenia lobata*. Escala: 400 μm .

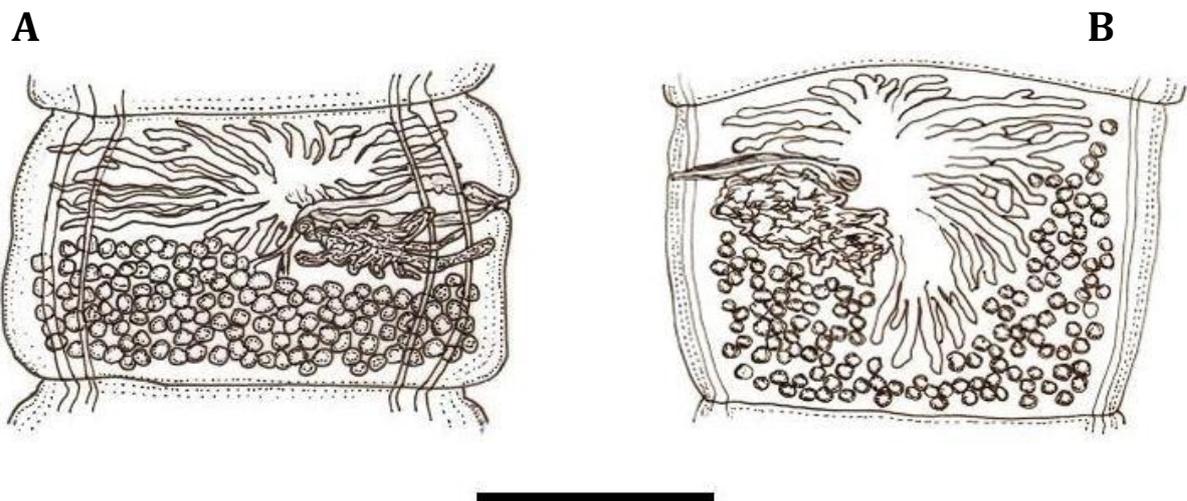


Figura 4.16. Catenoténidos de *Apodemus sylvaticus*: A) anillo sexual de *Pseudocatenotaenia matovi*; B) anillo sexual de *Skrjabinotaenia lobata*. Escala: 700 μm .

❖ CICLO BIOLÓGICO

En lo referente a su ciclo biológico, existe el mismo desconocimiento que ya se mencionó en el caso de *P. matovi*, por lo que también se le atribuye un ciclo diheteroxeno con la participación de ácaros oribátidos como hospedadores intermediarios (Figura 4.17.). Se considera que los hospedadores naturales de esta especie son los miembros del género *Apodemus* de la región Paleártica y Etiopía, si bien su presencia se ha constatado en otras familias de roedores como gerbilinos o cricétidos, que podrían actuar como hospedadores vicariantes (Esteban, 1983).

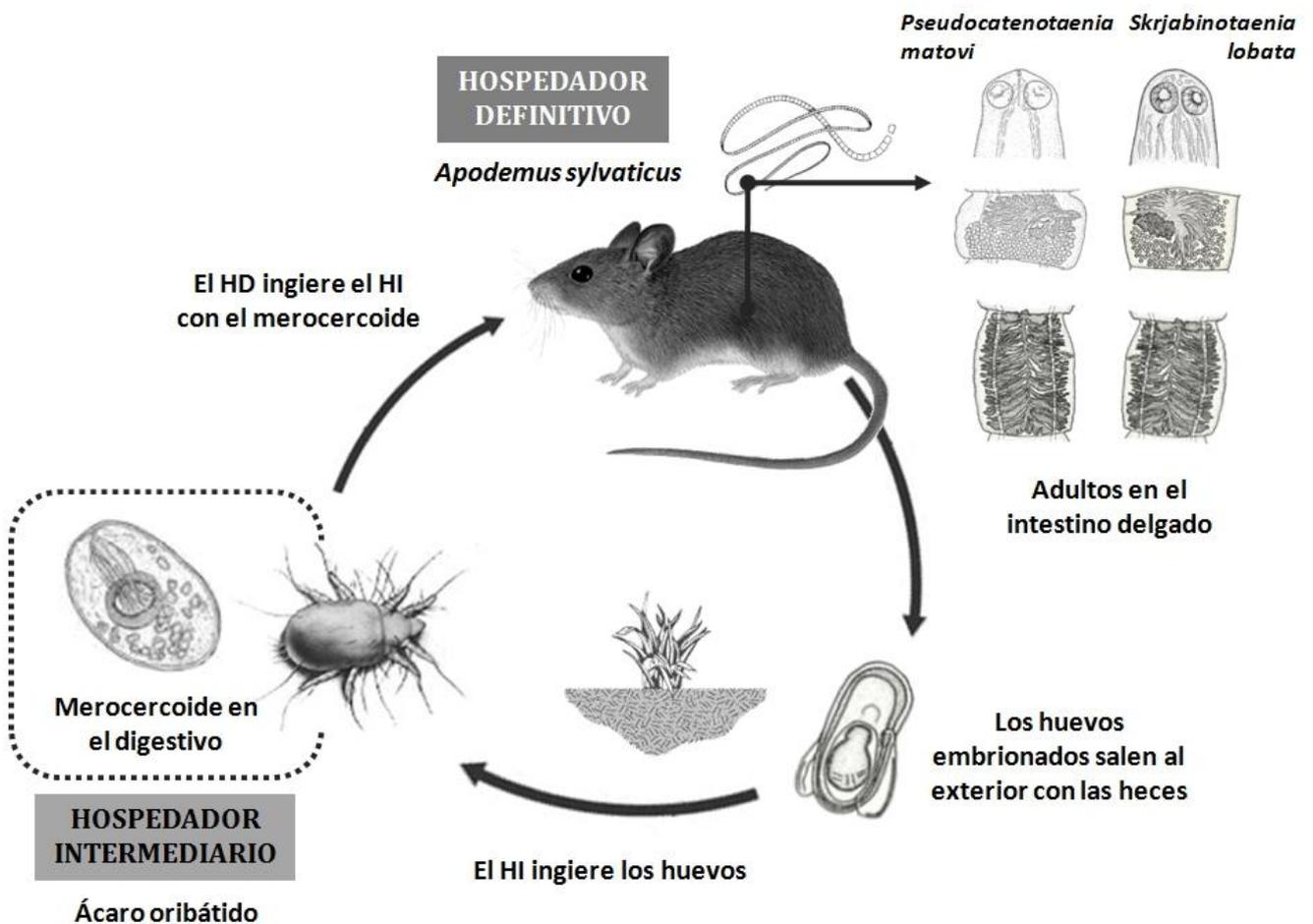


Figura 4.17. Ciclo biológico propuesto para *Pseudocatenotaenia matovi* y *Skrjabinotaenia lobata*.

***Hymenolepis straminea* (Goeze, 1782)**

Superfamilia: Hymenolepidoidea Spassky, 1949 | Familia: Hymenolepididae Fuhrmann, 1907 | Subfamilia: Hymenolepidinae Perrier, 1897 | Género: *Hymenolepis* Weinland, 1858

Al igual que ocurría con muchos de los helmintos presentados anteriormente, la familia Hymenolepididae lleva tras de sí una larga trayectoria histórica de revisiones sistemáticas. En particular la especie *Hymenolepis straminea*, sinonimizada como *Rodentolepis straminea* o, cada vez más en desuso, *Vampirolepis straminea*, ha sido motivo de numerosas confusiones a nivel tanto sistemático como faunístico (Casanova et al., 2001), debido principalmente a la dificultad en que radica llevar un adecuado estudio morfométrico de este tipo de cestodos, cuya fragilidad y reducidas dimensiones hacen de su recuperación una tediosa tarea. Otro aspecto digno de mención es la confusión que ha existido durante años con el himenolepídido *H. microstoma*, sinonimizada y considerada durante décadas como especie gemela de *H. straminea*. Actualmente existen evidencias moleculares de que ambas especies son claramente distintas, si bien algunas medidas métricas se solapan y no son capaces de discriminar por completo la clasificación. Casanova et al. (2001) llevaron a cabo una exhaustiva descripción morfológica de estos himenolepídidos con el fin de esclarecer caracteres morfométricos diferenciales que permitiesen llevar a cabo su adecuada identificación.

❖ MORFOLOGÍA

Siguiendo las descripciones realizadas por Baer & Tenora (1970) y Casanova et al. (2001), *H. straminea* se caracteriza por presentar un estróbilo largo y craspedote, constituido por numerosas proglótides de maduración gradual. Las proglótides

maduras contienen un ovario trilobulado y tres testículos subesféricos, uno poral y dos aporales. En el escólex, además de las cuatro ventosas, se encuentra un rostelo ornamentado con ganchos, en número de entre 22 y 36 y de una longitud de 10,1-17,9 μm . Los huevos son subesféricos, midiendo unas 44,4-56,65 μm de longitud y 35,3-47,5 μm y sin presencia de filamentos polares en su interior.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Su ciclo evolutivo, que ha sido completado con éxito en condiciones de laboratorio, es de tipo diheteroxeno, ejerciendo el ratón de campo de hospedador definitivo (**Figura 4.18.**). Los cestodos adultos habitan en el intestino delgado del hospedador definitivo, concretamente en la región superior del íleon (Walkey et al., 1980). Los huevos embrionados salen al exterior con las heces del hospedador, donde serán ingeridos por un artrópodo hospedador intermediario, normalmente un coleóptero. Dentro de éste, el huevo eclosiona liberando una oncosfera que penetra en la pared intestinal del artrópodo. En pocos días se completa su desarrollo como larva cisticercoide, estadio infestante para el hospedador definitivo. Así, cuando el roedor ingiera el artrópodo, adquirirá el cisticercoide, que completará su desarrollo como adulto en el intestino, adheriéndose con sus ventosas a la pared intestinal.

Según Walkey et al. (1980), *H. straminea* presenta un elevado grado de especificidad por algunas especies de múridos, en especial por los ratones de campo (*A. sylvaticus* y *A. flavicollis*) y algunas especies de hámsters (*Mesocricetus auratus*), mientras que en el caso de *M. musculus* parece que sólo los individuos inmunológicamente débiles serían susceptibles de infestación. En la Península Ibérica, este himenolepídido ha sido reportado, además de en las especies del

género *Apodemus*, en *M. spretus* y *R. rattus* (Feliu et al., 1997). En cuanto a los hospedadores intermediarios, se sabe que existe un amplio espectro de insectos en los que puede desarrollarse el cisticercoide, incluyendo coleópteros, sifonápteros y ortópteros, siendo las especies *Tribolium confusum*, *Tenebrio obscurus* o *T. molitor* algunas de las más destacables (Esteban, 1983; Casanova et al., 2001).

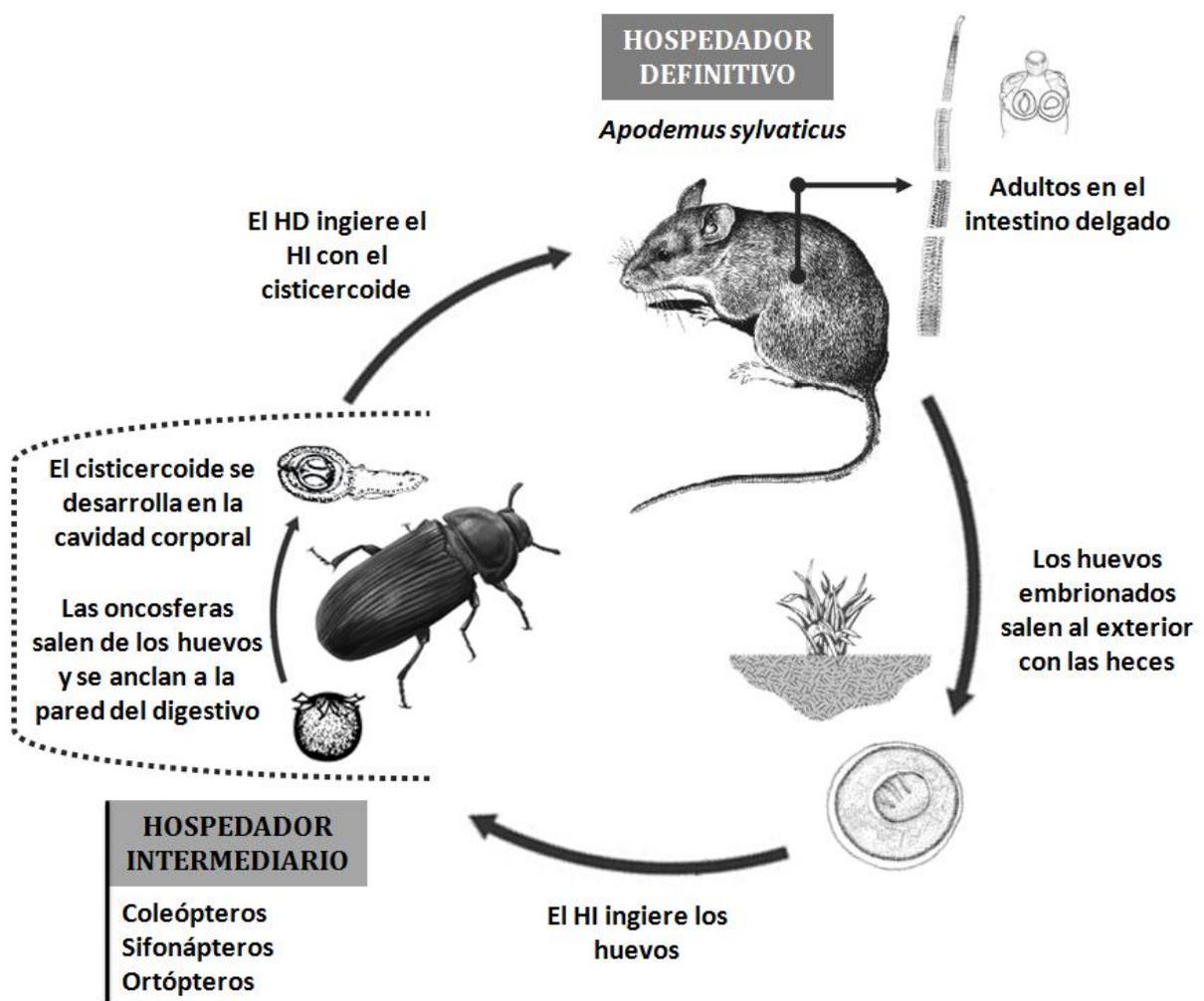


Figura 4.18. Ciclo biológico de *Hymenolepis straminea*.

4.1.2. PHYLUM NEMATODA

4.1.2.1. CLASE ADENOPHOREA

Trichuris muris (Schrank, 1788)

Orden: Enoplida | Superfamilia: Trichinelloidea Hall, 1916 | Familia: Trichuridae Railliet, 1915 | Subfamilia: Trichurinae Ransow, 1911 | Género: *Trichuris* Roederer, 1761

El gusano látigo de los múridos, *Trichuris muris*, es uno de los nematodos parásitos más comunes entre los roedores. Su importancia no radica únicamente en su consideración como especie componente de la comunidad helmintiana de numerosísimos hospedadores, sino también por haber sido propuesto como un interesante modelo experimental en el estudio de parasitosis gastrointestinales (Klementowicz et al., 2012).

De forma tradicional se englobaba a más de 18 géneros de 7 familias diferentes de roedores como hospedadores potenciales de este nematodo, en concreto Muridae, Arvicolidae, Cricetidae, Sciuridae, Echimyidae, Hystrichidae y Bathyergidae (Skrjabin et al., 1957). Concretamente, en Europa se ha reportado el hallazgo de *T. muris* principalmente en múridos y arvicólidos, si bien actualmente existen evidencias genéticas (que no morfológicas) de que *T. muris* es un parásito de múridos y *T. arvicolae* una especie propia de arvicólidos (Feliu et al., 2000). Por tanto, es probable que el tricúrido hallado en el presente trabajo, en ocasiones con elevadísimas intensidades de parasitación (**Figura 4.19.**), se corresponda con la especie *T. muris*.

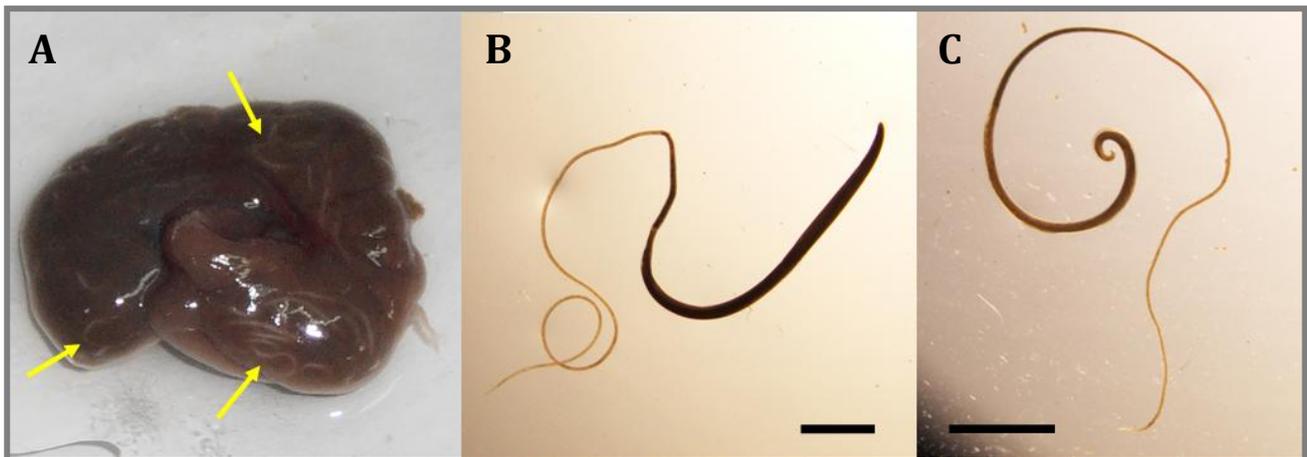


Figura 4.19. *Trichuris muris* de *Apodemus sylvaticus*: A) intestino grueso y ciego del hospedador infestado de adultos (flechas amarillas); B) adulto hembra; C) adulto macho . Escala: B y C) 5 mm.

❖ MORFOLOGÍA

La identificación específica de esta especie se ha realizado en base a las descripciones realizadas por Roman (1951) y Bernard (1963). Lo más destacable en su morfología es su particular forma de látigo, siendo entre 3 y 6 veces más gruesa la región del intestino con respecto a la región esofágica. Las hembras alcanzan un tamaño de entre 29 y 40 mm, correspondiendo la mitad de las dimensiones corporales a la longitud del esófago (16,5-23,5 mm). Los huevos presentan los característicos tapones polares y la forma de barril de los tricúridos, con un tamaño de 46,5-65,0 μm de longitud y 24,5-30,5 μm de anchura. Los machos, menores que las hembras, alcanzan una longitud de 19-33 mm, abarcando solamente el esófago unos 12,5-21,5 mm. Con respecto a los órganos de acoplamiento, presenta dos papilas laterales en la obertura de la cloaca y una espícula de unas 600-860 μm , protegida por una vaina recubierta de espinas. En la **Figura 4.20.** se presentan algunas microfotografías de la organografía sexual de los adultos.

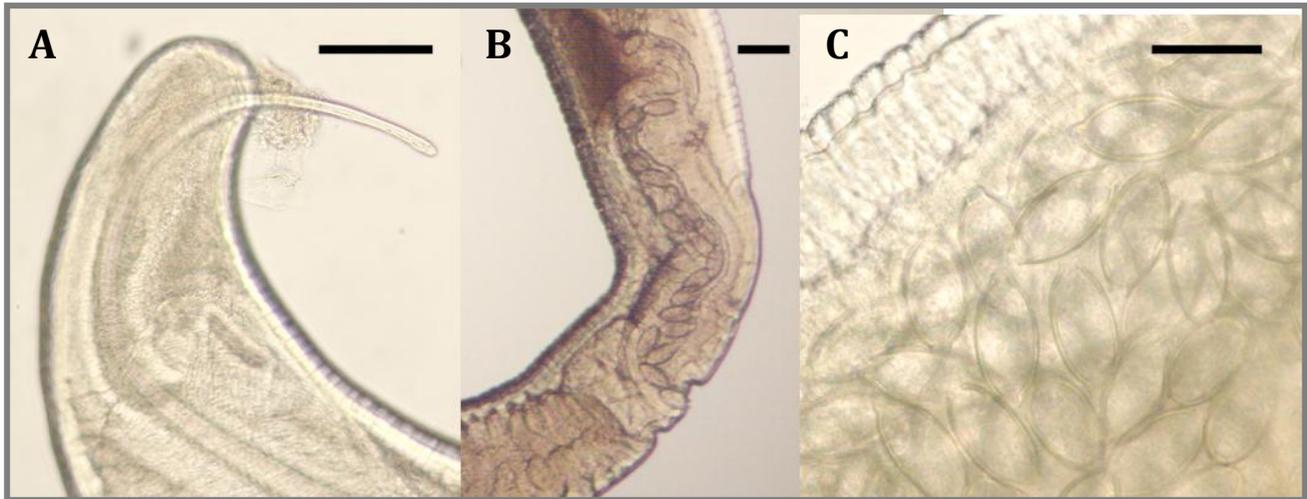


Figura 4.20. *Trichuris muris* de *Apodemus sylvaticus*: A) extremo caudal de un macho, donde se observa la espícula protruida; B) región vulvar de la hembra; C) útero repleto de huevos. Escala: A) y B) 100 μm ; C) 50 μm .

❖ CICLO BIOLÓGICO

El ciclo de *T. muris* es directo (Anderson, 2000), tal y como ilustra la **Figura 4.21**. Los huevos son expulsados con las heces del hospedador al medio externo todavía sin embrionar, con una masa celular en su interior. Transcurridas entre dos y tres semanas, y a una humedad y temperatura adecuadas, se completa el desarrollo de una larva L_1 en el interior del huevo, adquiriendo capacidad infestante. El ratón se infesta al ingerir accidentalmente los huevos embrionados presentes en el sustrato. Los huevos alcanzan el colon y el ciego, donde eclosionan tras unas horas. Las larvas sufrirán otras dos mudas, mientras van invadiendo las glándulas de la mucosa de, principalmente, el ciego intestinal. Pasados no más de cincuenta días postinfestación, se completa su desarrollo como adultos, los cuales penetran con la región esofágica anterior a la mucosa, manteniendo el extremo posterior libre en el lumen. Aquí se producirá la cópula y fecundación de los vermes adultos, iniciándose rápidamente la liberación de huevos. Se calcula que la esperanza de vida de estos helmintos puede prolongarse hasta los cien días.

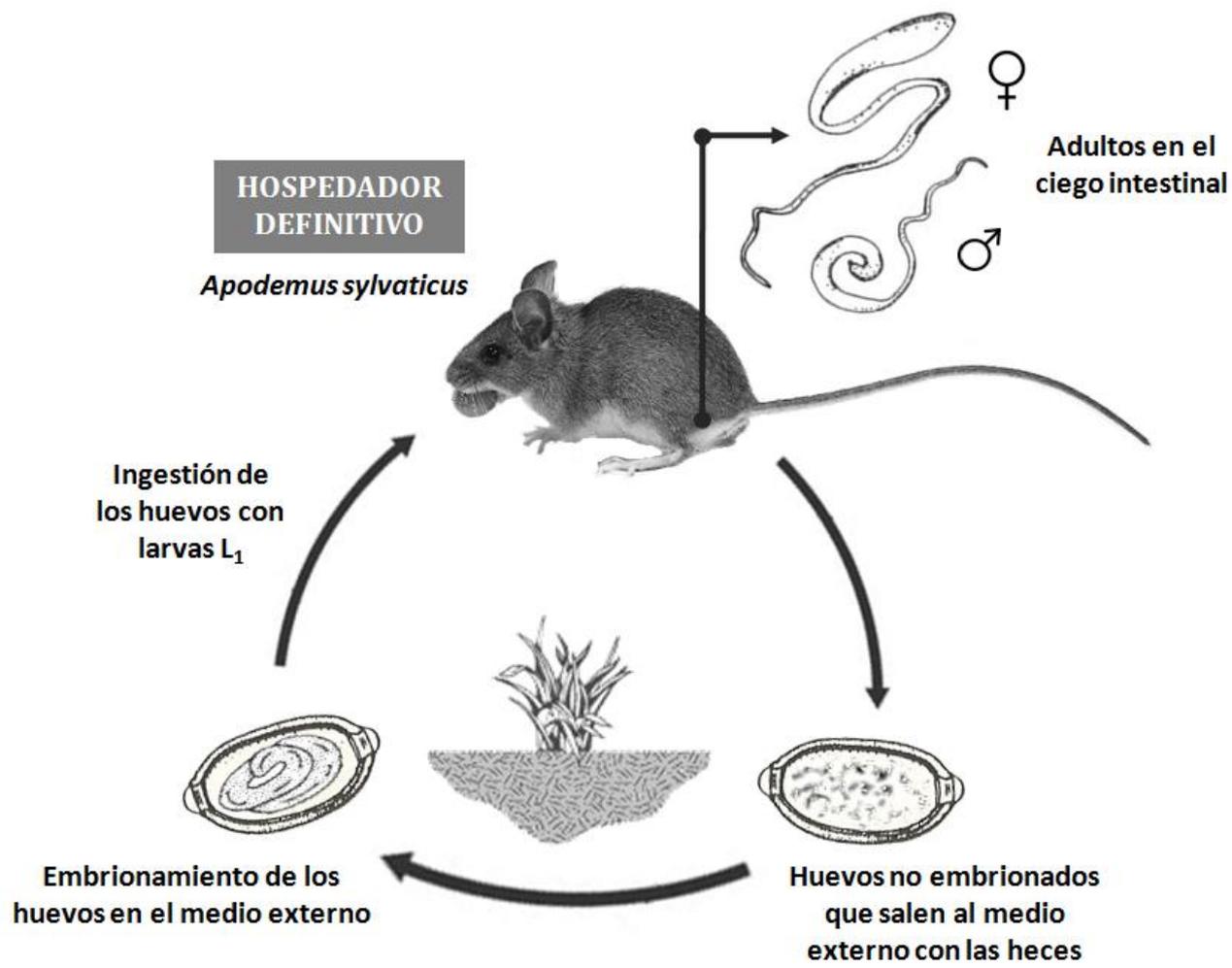


Figura 4.21. Ciclo biológico de *Trichuris muris*.

***Eucoleus bacillatus* Eberth, 1863**

Subfamilia: Capillariinae Railliet, 1915 | Género: *Eucoleus* Dujardin, 1845

Los nematodos del género *Eucoleus* comprenden un amplio grupo de capilarinos parásitos de la mucosa esofágica y/o gástrica de diferentes órdenes de mamíferos, siendo los roedores uno de los más representativos. A pesar de ser helmintos recurrentes, sólo se ha dilucidado el ciclo biológico de unas pocas especies, implicando la participación de lombrices de tierra (e.g. *Allolobophora caliginosa*, *Bimestrus tenuis*, *Lumbricus terrestris* o *L. rubellus*) como hospedadores intermediarios. Sin embargo, como anotan Rothenburger et al. (2014), en el caso de *E. gastricus*, especie del tracto gastrointestinal superior de ratas y frecuentemente confundida con *E. bacillatus*, se ha propuesto su posible transmisión directa, por lo que no se puede descartar la innecesaria participación de un hospedador intermediario para el cierre del ciclo de *E. bacillatus*. Dado el presente confusiónismo, y ante la falta de hechos fehacientes, en el presente trabajo se ha optado por su consideración como un parásito de tipo monoxeno.

Cabe añadir que la presencia de estos nematodos puede generar importantes lesiones en los tejidos del hospedador, si bien se desconoce con exactitud si tales daños podrían comprometer la vida del mismo dada la continua descamación y capacidad de regeneración de la mucosa estomacal (Rothenburger et al., 2014). En los ratones de campo aquí estudiados sí se identificaron, ocasionalmente, lesiones en la mucosa del estómago, hallando incluso restos sanguinolentos en el contenido estomacal. Asimismo, existen evidencias de que el parásito es capaz de generar migraciones erráticas parasitando otros órganos (Debenedetti et al., 2014).

❖ MORFOLOGÍA

La identificación de esta especie se ha basado en las descripciones aportadas por Roman (1951), Bernard (1963) y Moravec (1982). Si bien la identificación es relativamente sencilla por presentar caracteres diferenciales en el extremo caudal del macho, llevar a cabo un completo estudio morfométrico de los ejemplares adultos resulta muy complicado. Al encontrarse profundamente imbricados en la porción no glandular del estómago (**Figuras 4.22 y 4.23**), su extracción es tediosa, rompiéndose con facilidad al separarlos del tejido. Por ello, dado que en la mayor parte de los casos sólo han podido recuperarse fragmentos de los nematodos, las medidas relativas a su longitud máxima son aproximadas. Entre los rasgos más destacables a la hora de llevar a cabo su identificación, destaca la presencia de dos bandas bacilares muy claras en ambos sexos, en posición ventral y dorsal, que se extienden a lo largo del cuerpo del helminto. Las hembras, cuyo grosor puede alcanzar los 0,120 mm, presentan una vagina sin ensanchamiento prevulvar, ni labios evaginables en la vulva. Los huevos se caracterizan por su forma oval y la presencia de tapones polares. La cubierta externa forma una densa red de crestas anastomosantes, aportando un particular aspecto rugoso. Sus medidas oscilan entre 68,4-71,2 μm de longitud, y 28,5-31,3 μm de anchura. En el macho, la longitud es de aproximadamente 18 mm, y el diámetro de un máximo de 0,095 mm. La espícula es larga y delgada, apenas esclerotizada y difícil de observar. La porción posterior proximal se expande, y la parte distal es estrecha, redondeada. La espícula mide 0,999 mm. La vaina espicular es alargada, protegida por una densa cubierta de espinas largas y estrechas, de unos 0,012 mm. La vaina evaginada mide unos 0,408 mm de longitud y 0,024 mm de ancho. El extremo posterior del cuerpo es redondeado, provisto de una corta membrana caudal dorsal configurando una pequeña bursa formada por dos lóbulos paracloacales subventrales redondeados, con una papila en cada uno. La apertura cloacal es prácticamente terminal.

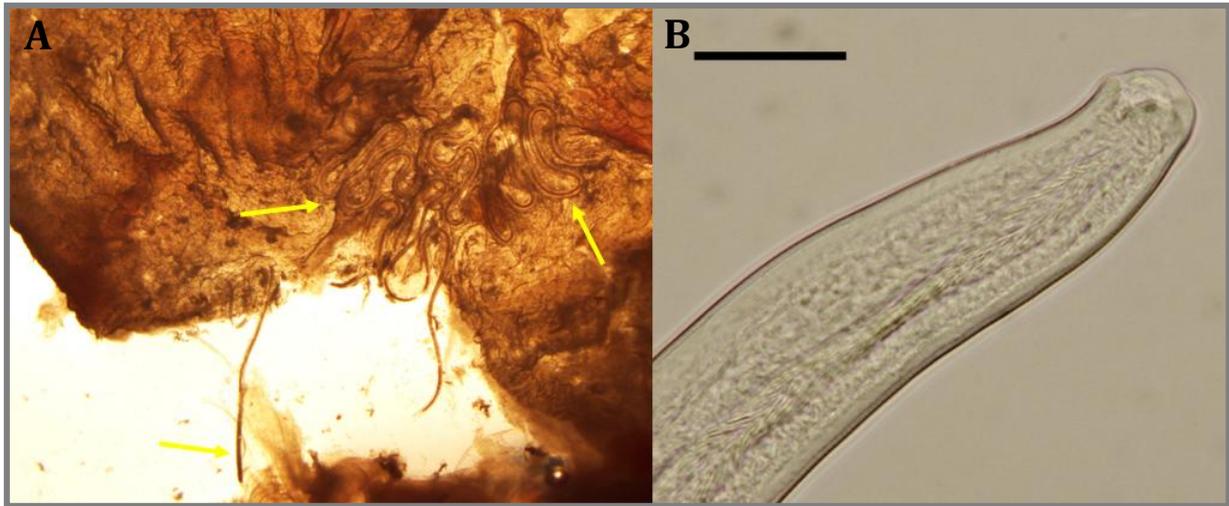


Figura 4.22. *Eucoleus bacillatus* de *Apodemus sylvaticus*: A) adulto embebido en la pared del estómago del hospedador (flechas amarillas); B) extremo caudal de un macho, donde se observa la espícula invagina. Escala: B) 50 μm .



Figura 4.23. *Eucoleus bacillatus* de *Apodemus sylvaticus*: A) adulto hembra en la pared del estómago del hospedador, observándose los huevos en su interior (flechas amarillas); B) región vulvar de la hembra, donde se observa el útero repleto de huevos; C) huevos emergiendo al exterior. Escala: B) 100 μm ; C) 50 μm .

❖ CICLO BIOLÓGICO

El ratón de campo actúa como su hospedador, albergando en el estómago a los helmintos adultos. Éstos se localizan, concretamente, penetrando la pared de la mucosa estomacal, donde se acomodan en forma de zigzag, y sólo la hembra protruye una porción hacia el interior del estómago para realizar la oviposición una vez realizada la cópula. De este modo, los huevos llegan al lumen estomacal y de ahí podrán seguir el tracto gastrointestinal hasta salir al exterior con las heces y continuar el ciclo. Desafortunadamente, se desconoce lo que ocurre a partir de aquí (Behnke et al., 1993). Se ha especulado acerca de la posible participación de lombrices terrestres como hospedadores intermediarios de las larvas infestantes, como se ha evidenciado en el caso de *E. aerophilus*, capilarino que habita en la mucosa del sistema respiratorio de numerosos mamíferos carnívoros (Anderson, 2000). No obstante, y como ya se mencionó anteriormente, todavía hoy se desconoce si la participación de invertebrados no artrópodos como hospedadores intermediarios es realmente necesaria para que se complete el ciclo, por lo que para el posterior estudio helmintofaunístico hemos optado por clasificarlo como monoxeno. El capilarino *E. bacillatus* es un parásito habitual de roedores, prioritariamente de ratas (*Rattus* spp.) (Hasegawa et al., 1992) y ratones (géneros *Mus* y *Apodemus*) (Feliu, 1980), aunque también ha sido reportado en arvicolinos (Feliu et al., 1997). En la **Figura 4.24.** se ilustra el ciclo biológico propuesto para esta especie.

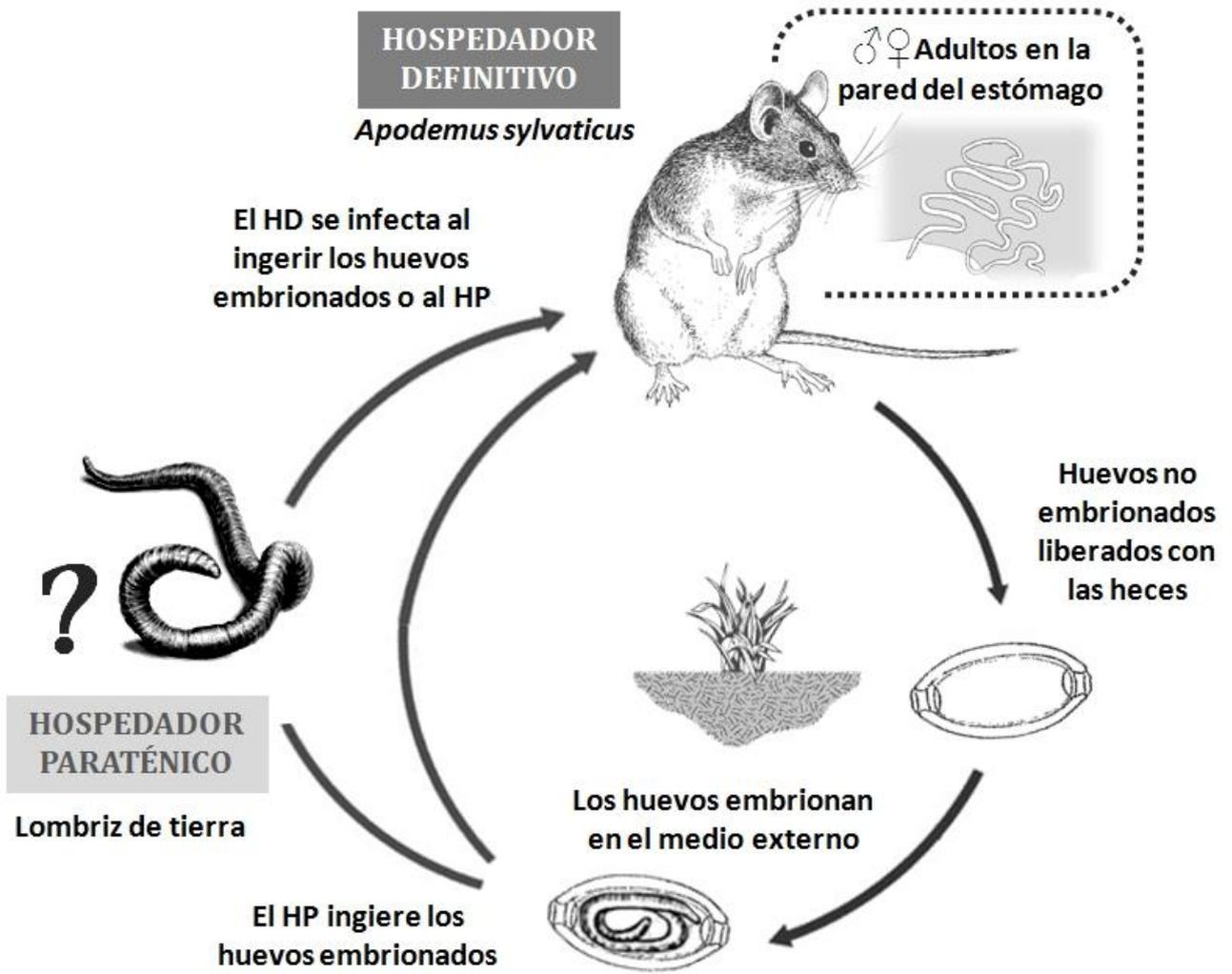


Figura 4.24. Ciclo biológico propuesto para *Eucoleus bacillatus*.

***Aonchotheca annulosa* (Dujardin, 1843)**

Género: *Aonchotheca* López-Neyra, 1947

Son muchos los nombres que se le han dado a este capilarino a lo largo de la historia, creando gran confusionismo en el campo de la helmintofauna de roedores. Entre los principales sinónimos se encuentran los de *Calodium annulosum*, *Capillaria intestinalis* o *Thominx platyrrhinorum*, siendo el de *Capillaria annulosa* la nomenclatura utilizada con mayor frecuencia. No obstante, su reciente inclusión en el género *Aonchotheca* es ya aceptada por la mayoría de expertos en la materia, por lo que será la nomenclatura aquí utilizada. Se trata de helmintos de cuerpo largo y finísimo, que a menudo aparecen formando marañas en la luz del intestino, si bien no es extraño encontrarlos remontando el tracto intestinal hasta el estómago. Un comportamiento nada infrecuente en los helmintos es la capacidad de realizar migraciones erráticas a otros órganos que no conforman su microhábitat habitual, ya sea en vida o tras la muerte de su hospedador, y de hecho, en el caso de este parásito, existen reportes que así lo evidencian (Debenedetti et al., 2014).

❖ MORFOLOGÍA

Para la adecuada identificación de este capilarino se ha recurrido a las descripciones realizadas por Roman (1951), Bernard (1963), Tenora & Zavadil (1967) y Moravec (1982, 2000). Se describen como capilarinos de tamaño medio y cutícula lisa, que presentan bandas bacilares laterales, bien visibles. El extremo anterior es estrecho y redondeado, con papilas orales. El esófago es, en consonancia con el cuerpo, largo y estrecho. El macho presenta una longitud corporal de 21,69-23,46 mm y una anchura no mayor de 0,054 mm. Sólo el esófago supone un 31-36% de la longitud corporal total, midiendo de entre 6,73 mm a 8,34 mm. En el extremo caudal se ubica una espícula larga y delgada, bien esclerotizada y de superficie lisa.

El extremo caudal proximal se expande sutilmente, presentando una espícula de 1,11-1,27 mm de longitud y una anchura máxima de 6 μm . La vaina de la espícula es estrecha y no presenta espinas, alcanzando un gran tamaño. La parte proximal está densamente cubierta de protuberancias esclerotizadas retráctiles de forma irregular, manteniendo parte de la vaina con estriaciones transversales densas. Esta vaina alcanza unos 1,10-1,90 mm de longitud, y una anchura de 9-18 μm . La parte posterior del cuerpo es redondeada, de la que parte una bursa membranosa bien desarrollada formada por dos grandes lóbulos caudales subventrales, con una papila pedunculada en la parte anterior. También se observan alas caudales subventrales, muy largas y separadas de la bursa caudal, de una longitud de 2,72-4,55 mm y un ancho de 12-15 μm . La hembra, en general más larga que el macho, alcanza una longitud corporal de entre 19,75 y 29,54 mm, y un diámetro de 0,082 mm. El esófago ocupa un 27-37% de la longitud corporal, alcanzando unos 7,25-8,30 mm. Desde el extremo anterior hasta el anillo nervioso la longitud es de 0,084-0,129 mm. La distancia desde la región posterior de la vulva hasta el esófago es de 0,066-0,099 mm. El labio anterior de la vulva a veces está elevado ligeramente pero sin apéndices vulvares. En la salida de la vulva, los huevos se disponen en una única fila, y a más distancia se disponen en dos filas. Los huevos maduros son de forma oval, con tapones polares visibles. La cubierta de los huevos está formada por dos cubiertas, con rugosidades finas longitudinales y oblicuas densas en la superficie. Dentro del útero, los huevos aún no están embrionados, mostrando solamente una masa difusa en su interior. La longitud de los huevos, incluyendo los tapones polares, es de 60-66 μm , y el ancho de 27-30 μm . El grosor de la pared es de 2-3 μm . El ano se dispone en posición subterminal, y la cola es redondeada. En las **Figuras 4.25.** y **4.26.** se presentan algunas microfotografías de los ejemplares adultos.

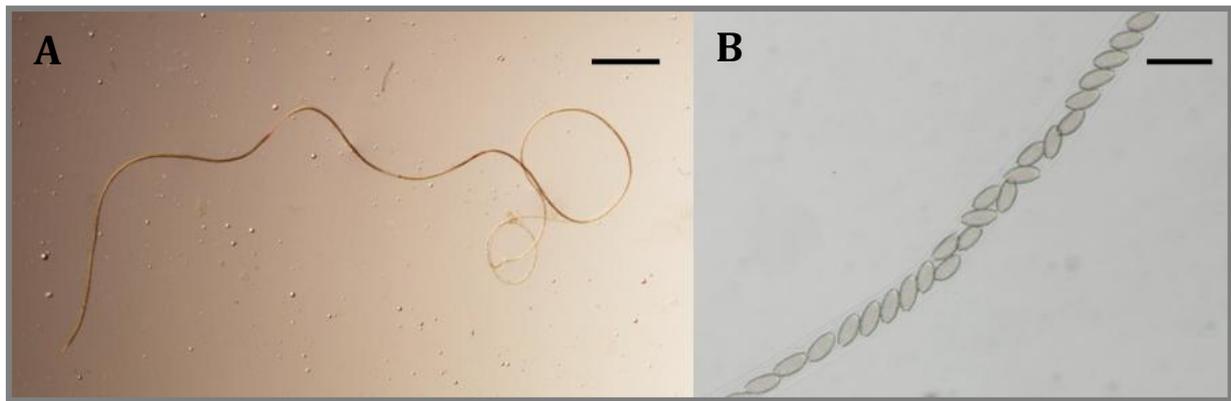


Figura 4.25. *Aonchotheca annulosa* de *Apodemus sylvaticus*: A) visión general de un adulto hembra; B) útero de la hembra repleto de huevos. Escala: A) 1 mm; B) 50 μ m.



Figura 4.26. *Aonchotheca annulosa* de *Apodemus sylvaticus*: A) extremo caudal del macho con la espícula evaginada; B) huevos en el útero de la hembra. Escala: A) 50 μ m; B) 50 μ m.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Si bien se trata de un parásito muy frecuente en roedores, existen todavía serias dudas en lo referente a su ciclo biológico, el cual no ha sido experimentalmente dilucidado. En base a los estudios realizados en otros capilarinos emparentados filogenéticamente, es de presuponer un ciclo biológico diheteroxeno, en el que un invertebrado no artrópodo, probablemente una lombriz de tierra, actúe como hospedador intermediario (Moravec et al., 1987). Los adultos habitan en el intestino delgado del ratón de campo hospedador definitivo, donde se realiza la cópula y puesta de huevos, que saldrán al medio externo con las heces, todavía sin embrionar. Transcurridos algunos días, los huevos adquieren capacidad infestante para el hospedador intermediario, en cuyo tracto digestivo eclosionarán para dar lugar a larvas de tercer estadio. El hospedador definitivo se infestará al ingerir al intermediario, y estas larvas L₃ se desarrollarán como adultos en la luz del intestino. Transcurridas unas cuatro semanas, empezarán a salir los huevos con las heces.

Los roedores del género *Apodemus*, y especialmente *A. sylvaticus*, son hospedadores habituales de este capilarino, si bien otros múridos (género *Rattus*) y cricétidos (género *Clethrionomys*) pueden ejercer dicho papel. A modo anecdótico, existen reportes que lo mencionan como un hallazgo en el erizo *Atelerix algirus* y en monos (*Cebus capucinus*) en cautividad (Moravec & Baruš, 1991; Moravec, 2000). En cuanto a hospedadores intermediarios, se especula acerca de las lombrices de tierra como principales vehiculadoras de las larvas L₃, siendo las especies *Allolobophora caliginosa* y *Eisenia foetida* potenciales candidatas (Anderson, 2000). En la **Figura 4.27.** se ilustra el ciclo biológico propuesto para este capilarino. Asimismo, en las **Figuras 4.28.** y **4.29.** se presenta una imagen comparativa del extremo caudal del

macho y los huevos de las dos especies de capilarinos identificadas, respectivamente.

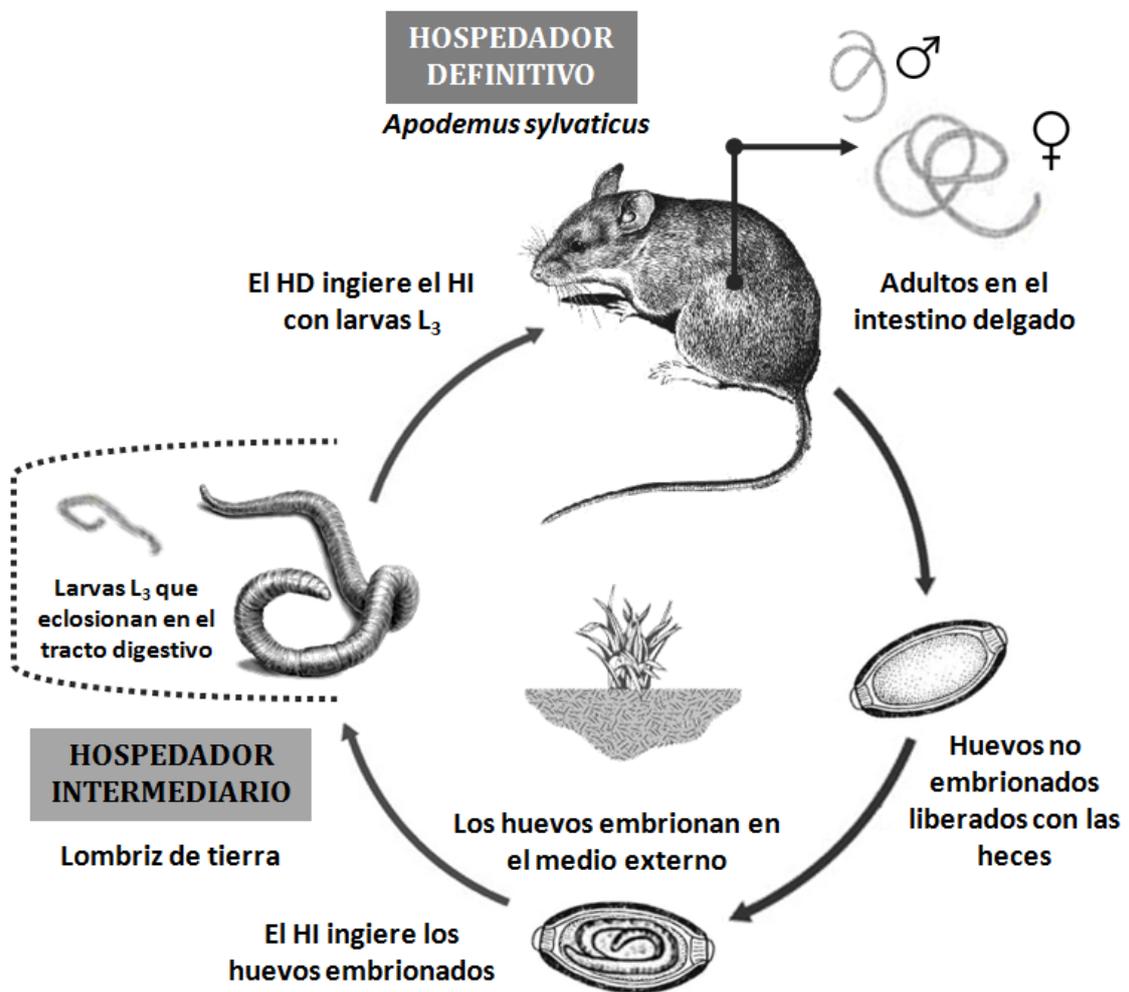


Figura 4.27. Ciclo biológico propuesto para *Aonchotheca annulosa*.

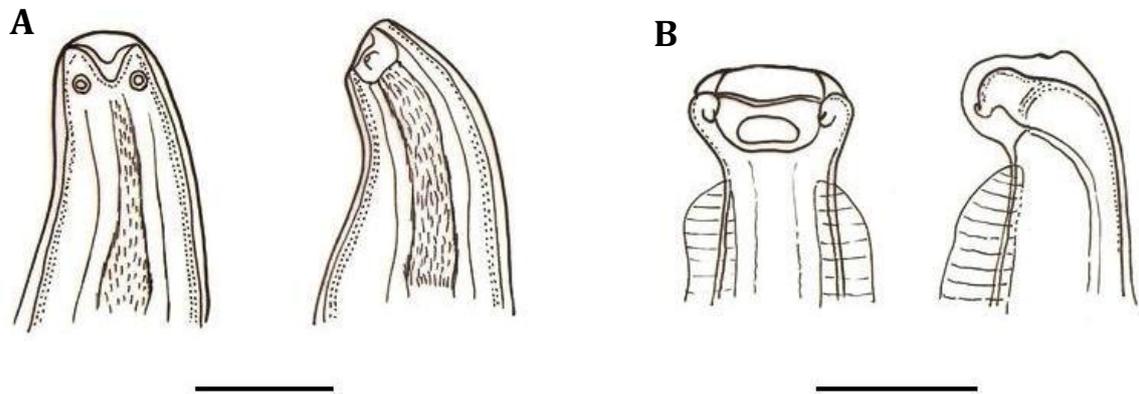


Figura 4.28. Extremo caudal de los capilarinos macho identificados en *Apodemus sylvaticus*: A) *Eucoleus bacillatus*; B) *Aonchotheca annulosa*. Escala: A) 50 μm ; B) 30 μm .

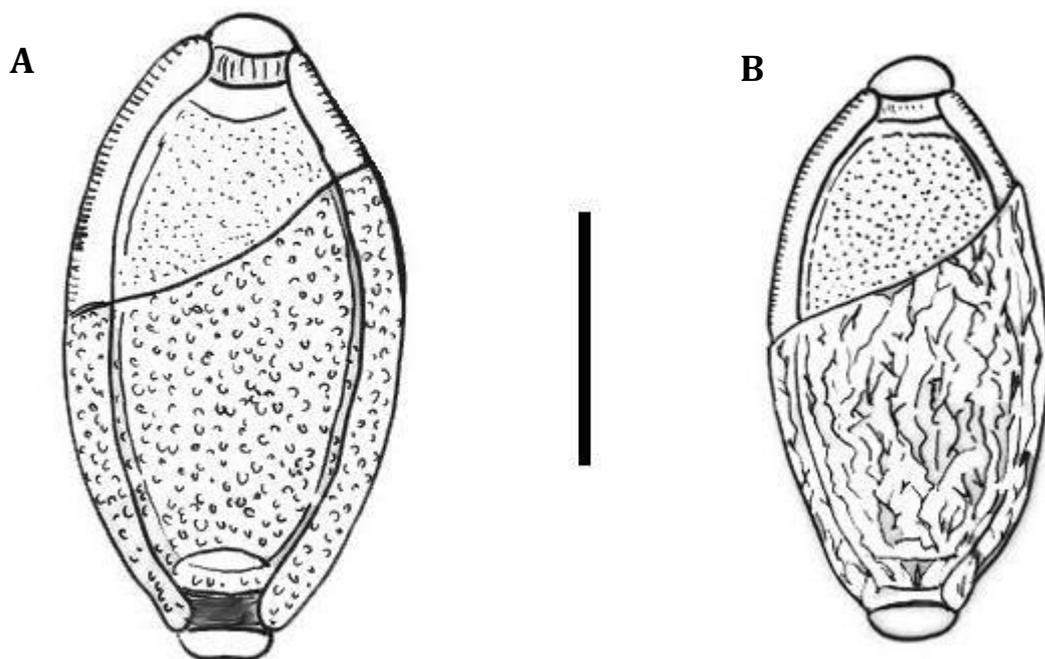


Figura 4.29. Huevos no embionados de los capilarinos identificados en *Apodemus sylvaticus*: A) *Eucoleus bacillatus*; B) *Aonchotheca annulosa*. Escala: 25 μm .

4.1.2.2. CLASE SECERNENTEA

***Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845)**

Orden: Strongylida | Superfamilia: Trichostrongyloidea (Leiper, 1908) | Familia: Heligmosomidae Cram, 1927 | Subfamilia: Heligmosominae Travassos, 1914 | Género: *Heligmosomoides* Hall, 1916

El nematodo *Heligmosomoides polygyrus* ha sido motivo de estudio en numerosos trabajos no sólo por su papel como habitual parásito de roedores, sino también como un modelo de creciente interés en el campo de la investigación por su evidenciado papel inmunorregulador (Maizels et al., 2012). Destacan, por nombrar sólo algunos de ellos, los trabajos pioneros de Behnke et al. (1992) y Monroy & Enriquez (1992), quienes proponen a la subespecie *H. polygyrus bakeri* como modelo en estudios de nematodosis intestinales crónicas y resistencia genética a estos helmintos, encontrando trabajos más recientes que ciertamente ratifican su valía como organismo modelo (Behnke et al., 2009b). No obstante, y sin restar importancia a su potencial inmunorregulador, en el presente trabajo adoptaremos una perspectiva más ecológica, que sin duda se halla claramente ligada a la batería de mecanismos inmunomodulares que es capaz de desencadenar este nematodo. Los estudios realizados en poblaciones salvajes de ratón de campo sugieren que *H. polygyrus* ejerce un trascendental papel como regulador poblacional sobre su hospedador (Scott, 1987; Gregory et al., 1992), además de interaccionar, ya sea de forma agonista o antagonista, con otros parásitos con los que comparte su microhábitat (Behnke et al., 2009a). No obstante, trataremos a fondo este aspecto una vez analizados los resultados cuantitativos de la infrapoblación de *H. polygyrus*.

La taxonomía de este helminto ha estado en dudosa posición durante mucho tiempo a lo largo de los primeros años de su hallazgo, habiendo sufrido numerosos

cambios en su nomenclatura no sólo a nivel de especie sino a nivel de género. Las herramientas moleculares actuales han podido incluso dilucidar la identidad genética de las especies de los helmintos que parasitan a hospedadores en condiciones de laboratorio, siendo especies gemelas pero molecularmente distintas a las halladas en condiciones naturales (Cable et al., 2006). La nomenclatura de *H. polygyrus* está hoy reservada a los heligmosómidos que infestan a los ratones silvestres del género *Apodemus* en la región Paleártica (Behnke & Harris, 2009), por lo que será la empleada en el presente estudio.

❖ MORFOLOGÍA

La identificación de este nematodo se ha llevado a cabo en base a las descripciones realizadas por Baylis (1926), Roman (1951) y Al-Bassel et al. (2000). Destaca, en primer lugar, el evidente dimorfismo sexual que existe entre machos y hembras (**Figura 4.30.**), siendo éstas de mayor longitud y con una disposición más acusada en espiral. Esta forma, característica de los heligmosómidos, hace a esta especie fácilmente diferenciable de otros nematodos.



Figura 4.30. *Heligmosomoides polygyrus* de *Apodemus sylvaticus*: A) un macho y una hembra en cópula (flecha amarilla); B) ejemplar hembra (izquierda) y macho (derecha). Escala: B) 250 µm.

El extremo caudal de la hembra se estrecha progresivamente, hasta formar una espiga terminal característica. La apertura vulvar posee un labio anterior simple en forma de media luna. La apertura anal se ubica posterior a la vulva, presentando también un labio anterior con forma de media luna pero de menor tamaño. El cono genital del macho está constituido por dos rayos principales que se subdividen en otros más pequeños. El rayo ventral se bifurca en dos rayos ventrales a la cloaca. El rayo dorsal se divide en otros cuatro, dos internos más largos y otros dos externos más cortos, ubicados en posición dorsal a la cloaca. Los lóbulos laterales se disponen de forma esférica, lo que le permite abrazar a la hembra para llevar a cabo el acoplamiento. Esta bolsa copulatriz presenta una forma claramente asimétrica, siendo el lóbulo derecho más largo que el izquierdo. Presenta además un par de espículas aladas y adheridas entre ellas, que acaban en forma puntiaguda y de una medida aproximada de 650-700 μm . En la superficie externa de la bursa pueden observarse tres pares de papilas, así como otro par de papilas prebursales situadas en los laterales del cuerpo, justo antes de la bolsa. Cada par de papilas se ubica sobre una pequeña elevación cuticular con una protuberancia acéntrica. Común a ambos sexos, en el extremo de la región apical se sitúa la apertura bucal, de forma triangular y cerrada por los tres sectores del esófago. Alrededor de la boca, se identifican cuatro papilas cefálicas y dos ánfidos. En la **Figura 4.31.** se presentan algunos detalles de la morfología de estos nematodos.

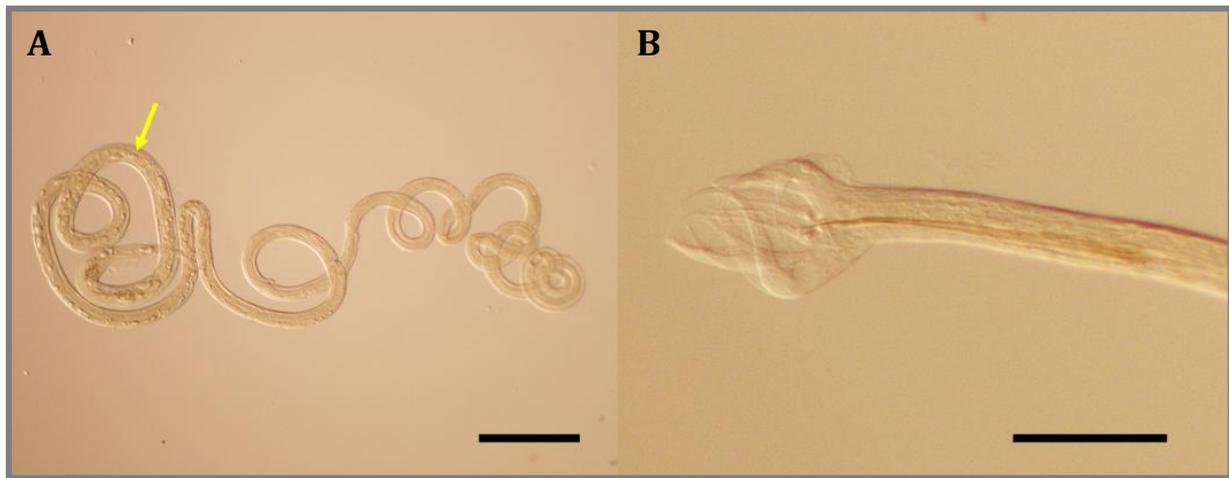


Figura 4.31. *Heligmosomoides polygyrus* de *Apodemus sylvaticus*: A) montaje en lactofenol de una hembra, en cuyo interior se observan los huevos (flecha amarilla); B) montaje en lactofenol y visión del extremo caudal de un macho, donde se observa la bolsa copulatrix. Escala: A) 500 μm ; B) 250 μm .

❖ CICLO BIOLÓGICO

El nematodo *H. polygyrus* presenta un ciclo de vida directo, produciéndose la infestación por la ingestión accidental de larvas de vida libre (Anderson, 2000). Este ciclo se esquematiza en la **Figura 4.32**. Los adultos invaden el intestino delgado, con especial tropismo por la región del duodeno, alimentándose proablemente de los tejidos del hospedador pero no del contenido intestinal ni sangre del hospedador. Aquí es donde se producirá el acoplamiento entre el macho y la hembra y la fecundación de la misma. Los huevos, de un tamaño de 70-84 x 37-53 μm y en estadio de mórula de 8-16 células, llegan al medio ambiente al ser expulsados con las heces del hospedador. En poco más de 24 horas y a unas condiciones óptimas de temperatura y humedad, los huevos eclosionan y liberan larvas de primer estadio de unas 300-600 μm . Estas larvas continúan su desarrollo en el medio externo alimentándose de bacterias propias del suelo, y una vez han completado su desarrollo como larvas L₃ de unas 480-563 μm de longitud, envainadas y ahora incapaces de alimentarse, migran a la superficie del sustrato, donde podrán ser

ingeridas por un hospedador susceptible. Cuando el roedor se alimenta del material vegetal que cubre la superficie terrestre, ingerirá accidentalmente las larvas, que pierden la vaina al alcanzar el tracto digestivo y migran nuevamente hasta alcanzar el lumen del intestino. Seguidamente, atraviesan la mucosa y se enquistan en la zona muscular de la pared intestinal. Una vez aquí, se producen las últimas dos mudas, completando su desarrollo como adultos, los cuales regresarán de nuevo al lumen intestinal para dar lugar a la fecundación y la oviposición. Los huevos pueden identificarse en las heces del hospedador transcurridos 9 días postinfestación, y la hembra puede estar produciendo huevos durante 8 meses.

La especie *H. polygyrus* es uno de los nematodos más prevalentes de roedores, utilizando como hospedadores habituales a diferentes múridos y por los miembros del género *Apodemus*. Algunas especies de roedores arvicólidos y cricétidos también podrían actuar como hospedadores, aunque lo más probable es que estos roedores se hallen parasitados por una subespecie de *H. polygyrus* particular (Behnke et al., 1991).

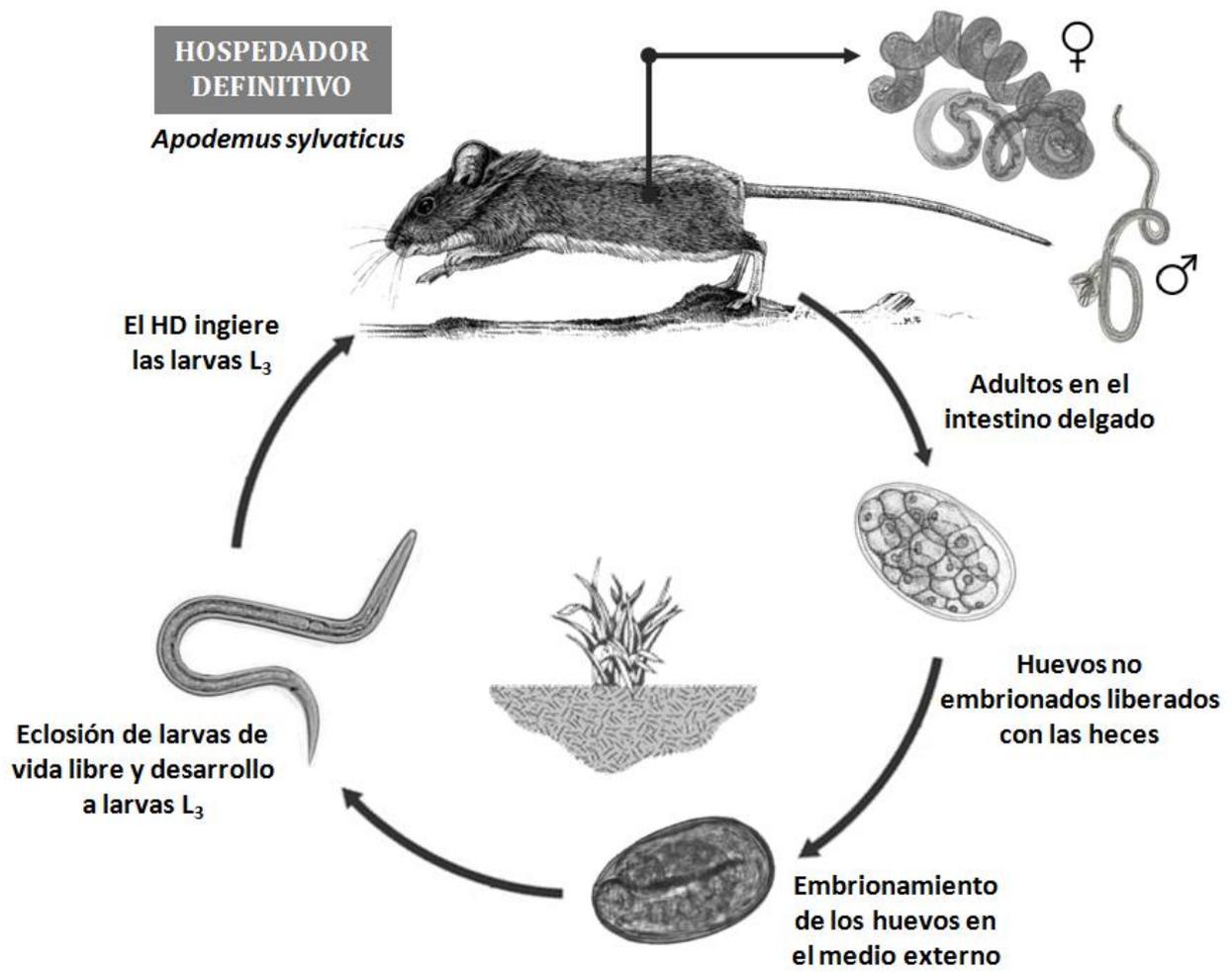


Figura 4.32. Ciclo biológico de *Heligmosomoides polygyrus*.

Syphacia stroma

Orden: Oxyurida | Superfamilia: Oxyuroidea Railliet, 1905 | Familia: Oxyuridae Cobbold, 1864 | Subfamilia: Oxyurinae (Cobbold, 1864) | Género: *Syphacia* Seurat, 1916

Los nematodos del género *Syphacia* son parásitos comunes de diferentes especies de roedores múridos. Se trata de helmintos ageohelminths, por lo que su ciclo biológico no requiere de unas condiciones medioambientales estrictas. En general, presentan un elevado grado de estenoxenia, siendo consideradas especies que han coevolucionado con sus hospedadores (Okamoto et al., 2009). Dependiendo de la bibliografía consultada, existe una gran variabilidad en lo que respecta a las medidas corporales de los miembros del género *Syphacia* (Roman, 1951; Bernard, 1961). Es probable que la razón sea la convergencia adaptativa al hospedador y al microhábitat de parasitación, así como el posible efecto del multi y/o poliparasitismo. La competencia con otros parásitos de la misma o distinta especie por el microhábitat puede comprometer el tamaño de los adultos, y más si se tiene en cuenta que la carga parasitaria de estos nematodos puede alcanzar fácilmente el millar de individuos. Por esta razón, para la identificación de estos organismos resulta más adecuado estudiar no un intervalo particular de medida sino la relación entre las diferentes medidas corporales, tales como el ratio entre la longitud total y la distancia de la vulva al ápice, o la longitud total entre la longitud del esófago, entre otros. La presencia o forma de otros rasgos morfológicos, como papilas o alas caudales, también pueden servir como características discriminatorias para su identificación. Por otro lado, se considera que estas especies tienen un especial tropismo por ciertas regiones particulares del intestino, si bien la adjudicación de una especie en base a este criterio podría conducir a una errónea identificación de la misma. Como también ocurre en otros helmintos, son frecuentes

las migraciones a otros órganos ya sea en vida o tras la muerte del hospedador. Por ejemplo, para llevar a cabo la oviposición, las hembras deben viajar a la región perianal, no siendo de extrañar el hallazgo de ejemplares de una especie propia del intestino delgado en la región del intestino grueso durante la disección. Asimismo, es ya reconocida la capacidad migratoria *postmortem* que presentan en especial los nematodos, por lo que si la disección se demora varias horas desde la hora de la muerte del hospedador, es posible encontrar a estos parásitos invadiendo otros órganos circundantes. Por tanto, debe evitarse utilizar el microhábitat de parasitación como un criterio válido de identificación definitiva de una especie.

La especie *Syphacia stroma* es un oxiúrido específico del género *Apodemus* (Feliu et al., 1997), que aparece con frecuencia parasitando el intestino delgado de su hospedador.

❖ MORFOLOGÍA

Esta especie se caracteriza por su tamaño considerable con respecto a otras especies de *Syphacia*, destacando sobre todo la longitud de su esófago, que alcanza las 310,2-356,1 μm . La hembra grávida, notablemente más grande que el macho, presenta un tamaño comprendido entre 3,65 y 4,85 mm, mientras que los machos no sobrepasan los 2,25 mm. También difiere de otras especies en la ubicación de la vulva, situada en una zona más posterior, existiendo una distancia desde la vulva al ápice de unas 689,4-804,3 μm , así como en la longitud de la cola de la hembra, que mide unas 285,0-425,1 μm . Los huevos son de tamaño considerable, con unas medidas de 128,2-156,7/39,9-48,4 μm , así como una relación longitud/anchura de entre 2,3 y 3,5. En el macho, destaca la forma afilada del extremo caudal, que suele observarse enrollado. Las medidas de la espícula son de entre 71,2 y 85,5 μm , doblando casi las del gubernáculo, que oscilan entre 34,2 y 45,6 μm . Tanto en

machos como en hembras destaca la presencia de alas cefálicas, más prominentes en los machos. La boca es triangular y se encuentra limitada por tres labios que nacen de una placa facial casi hexagonal, donde se cuentan tres pares de papilas.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Todas las especies del género *Syphacia* presentan un ciclo de vida monoxeno, transmitiéndose entre hospedadores de forma directa. Las hembras, que aparecen en una proporción muy superior a la de los machos, una vez que alcanzan el estado de gravidez se desplazan a los pliegues perianales del hospedador para realizar la puesta de huevos. Si bien estos huevos son expulsados por la hembra todavía sin embrionar, en cuestión de horas adquirirán capacidad infestante, pudiendo observar una larva formada en su interior. Estos huevos raramente aparecen en las heces del hospedador, permaneciendo en la región perianal. Ya sea durante su aseo o para deshacerse del picor ejercido por las hembras en la zona anal, el ratón puede ingerir fácilmente las formas infestantes de forma accidental, dando lugar a su autoinfestación. Por otro lado, el contacto directo de los hospedadores, sobre todo entre los individuos más jóvenes, promoverá la rápida transmisión de la infestación. Finalmente, y aunque en el caso de *S. stroma* no existan evidencias experimentales de ello, en algunas especies del género *Syphacia* se ha reportado la capacidad de los huevos embrionados de eclosionar en la región perianal, dando lugar a larvas capaces de entrar de nuevo en el cuerpo del hospedador a través del ano, remontando el intestino hasta llegar a su microhábitat preferente y completar así su desarrollo como adultos. Este fenómeno es conocido como retroinfestación, y junto con la ingestión o autoinfestación con los huevos embrionados, es considerado el principal modo de transmisión (Anderson, 2000).

Syphacia frederici Roman, 1945

En el presente trabajo fue identificado otro oxiúrido perteneciente al género *Syphacia*. Se trata de la especie *S. frederici*, también un helminto frecuente del género *Apodemus* (Feliu et al., 1997), si bien en este caso el microhábitat natural de parasitación es el intestino grueso y el ciego.

❖ MORFOLOGÍA

La especie *S. frederici* presenta, en general, un tamaño inferior al de *S. stroma*. En el extremo cefálico de la hembra se identifican tres labios y cuatro pequeñas escotaduras, con un abultamiento en el borde extremo de la cabeza, detrás de cada labio. La longitud total del esófago mide unas 172,3-367,6 μm . En la hembra, la vulva se sitúa entre el sexto y séptimo anterior de la longitud total del cuerpo, y la cola es más afilada que la de *S. stroma*, midiendo en este caso unas 229,8-631,9 μm . Los huevos son, en general, menores que los de su congénere, midiendo 119,7-153,7/28,5-42,7 μm , lo que supone un mayor ratio longitud/anchura. Los machos son fácilmente distinguibles por su reducido tamaño respecto a la hembra y por aparecer normalmente enrollados sobre sí mismos, como también ocurre en otras especies del mismo género. La espícula, cuya longitud es notablemente menor que la de *S. stroma*, oscila entre 48,8 y 65,5 μm , y el gubernáculo entre 28,5 y 39,9 μm . En la **Tabla 4.2.**, se muestran algunos de los principales criterios morfológicos para llevar a cabo la fácil distinción entre las especies de *Syphacia* halladas en el presente trabajo. Asimismo, en la **Figura 4.33.** se presenta una imagen comparativa de los ejemplares macho y, seguidamente, en la **Figura 4.34.**, se comparan los diferentes rasgos morfológicos que distinguen a las hembras.

Caracteres	<i>S. stroma</i>	<i>S. frederici</i>
LT/DV ♀	4,0 – 5,2 (4,75)	5,5 – 7,0 (6,1)
LT/LE ♀	11,6 – 17,9 (14,25)	15,5 – 16,7 (16,3)
LT/LC ♀	5,8 – 9,7 (8,1)	6,2 – 7,8 (6,7)
LH/AH ♀	2,3 – 3,5 (2,85)	2,6 – 4,05 (3,2)
Longitud espícula ♂	71,2 – 85,5 µm	48,8 – 65,5 µm
Longitud gubernáculo ♂	34,2 – 45,6 µm	28,5 – 39,9 µm
Microhábitat	Intestino delgado	Intestino grueso y ciego

Tabla 4.2. Principales caracteres morfológicos distintivos de *Syphacia* spp. de *Apodemus sylvaticus*. LT/DV = ratio longitud total/distancia de la vulva al ápice; LT/LE = ratio longitud total/longitud del esófago; LT/LC = ratio longitud total/longitud corporal; LH/AH = ratio longitud del huevo/anchura del huevo.

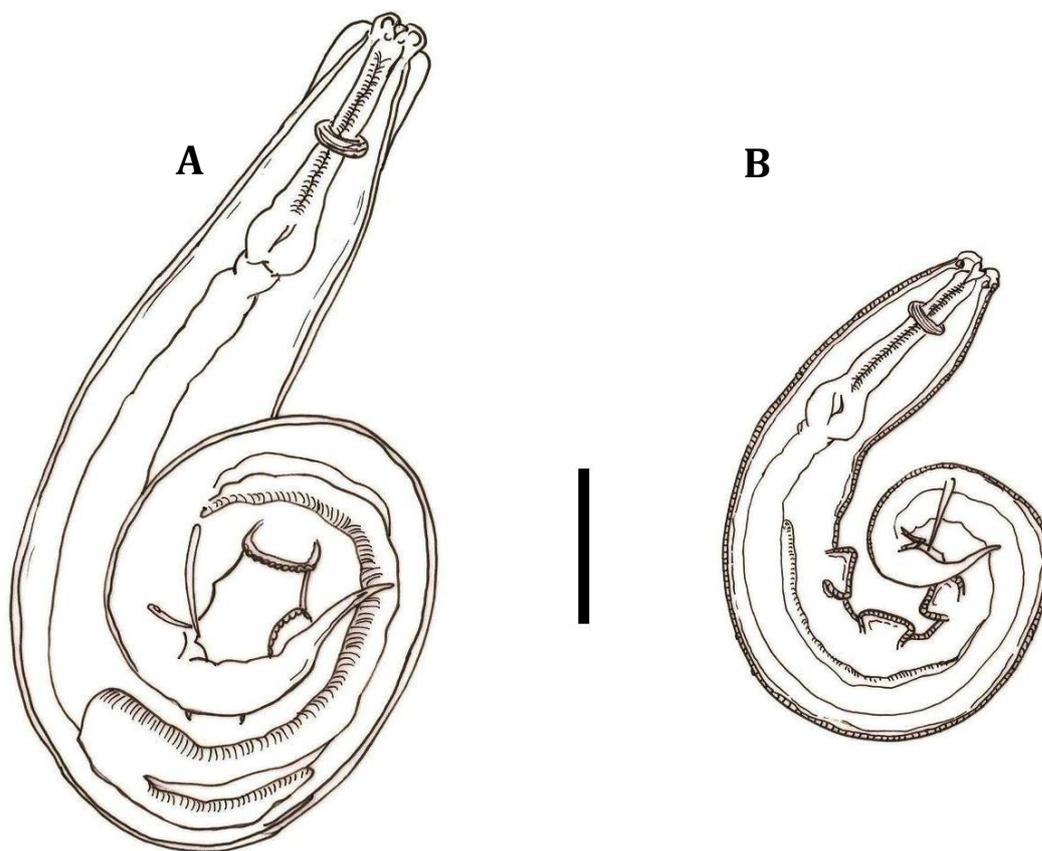


Figura 4.33. Machos del género *Syphacia* identificados en *Apodemus sylvaticus*: A) *S. stroma*; B) *S. frederici*. Escala: 150 µm.

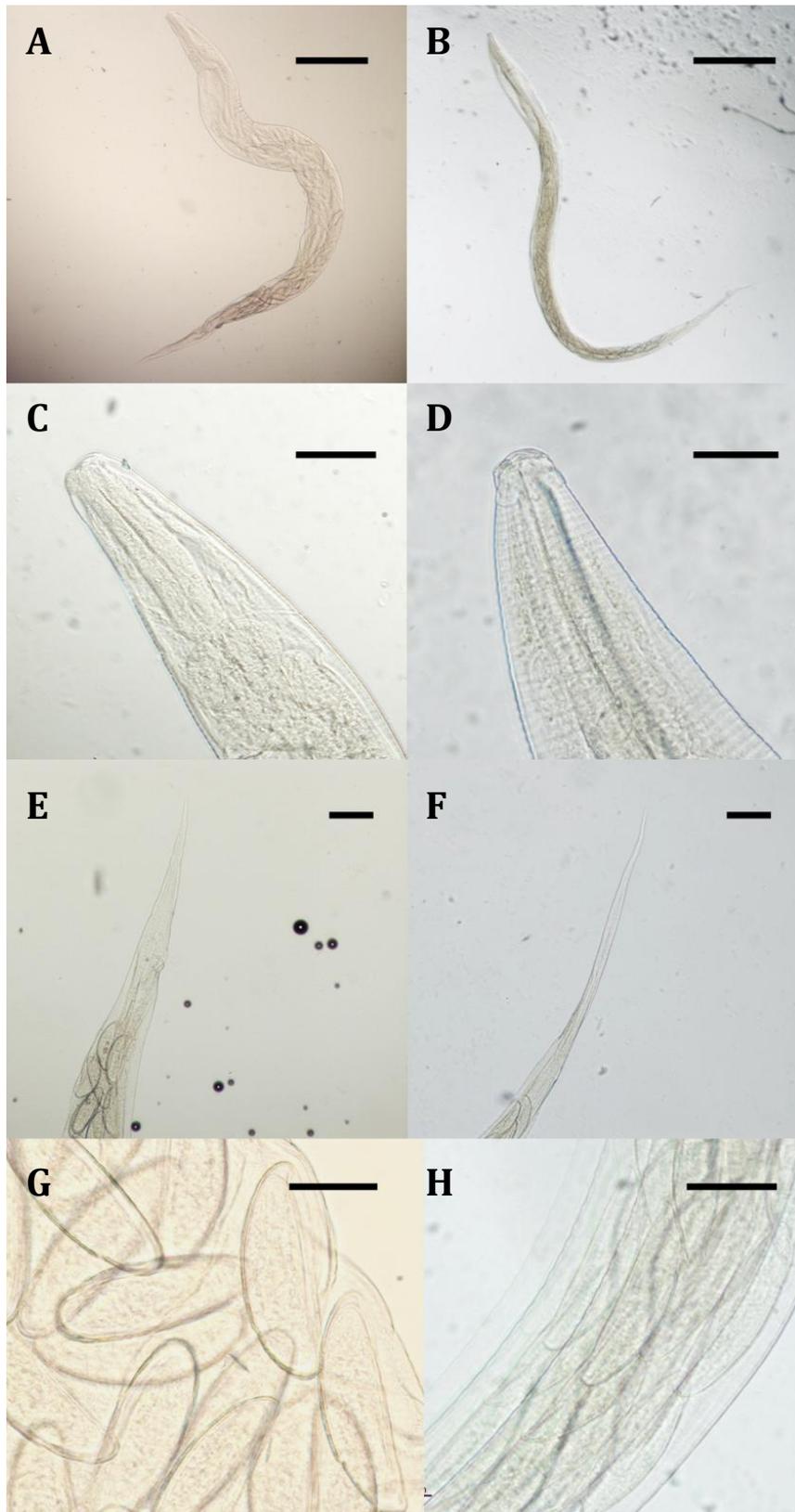


Figura 4.34. Adultos hembra de *Syphacia* spp. de *Apodemus sylvaticus*: A) *S. stroma*; B) *S. frederici*; C) extremo anterior de *S. stroma*; D) extremo anterior de *S. frederici*; E) extremo posterior de *S. stroma*; F) extremo posterior de *S. frederici*; G) huevos de *S. stroma*; H) huevos de *S. frederici*. Escala: A) y B) 500 μ m; C) 100 μ m; D) 50 μ m; E) y F) 100 μ m; G) y H) 50 μ m.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Al igual que *S. stroma*, *S. frederici* presenta un ciclo de vida directo, si bien en este caso los adultos parasitan el ciego y el intestino grueso de su hospedador (Anderson, 2000). Los detalles relativos a la ecología de su ciclo biológico en general son compartidos con *S. stroma*, cuyo ciclo biológico se describió anteriormente. En la **Figura 4.35**, se esquematiza el ciclo biológico de ambas especies.

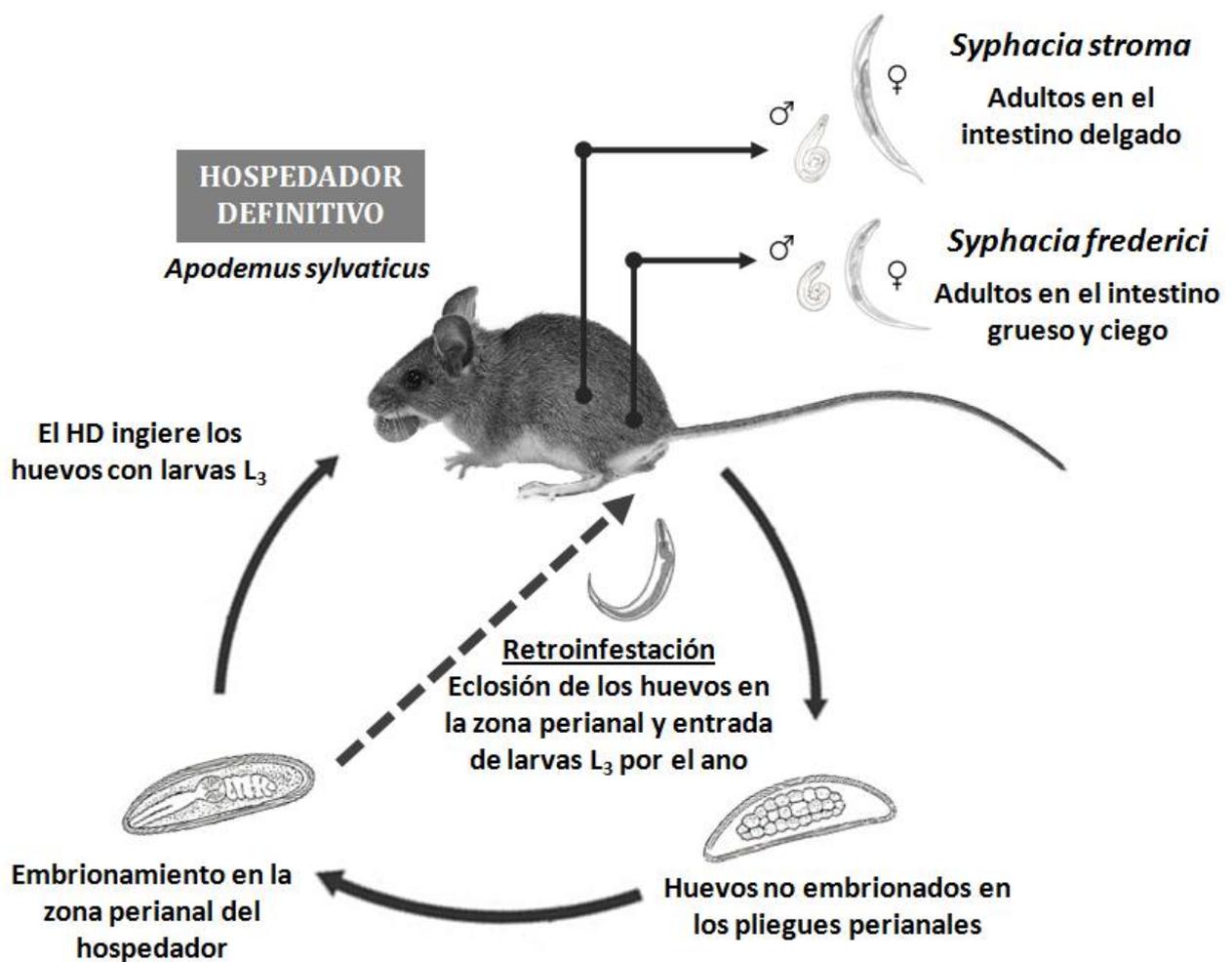


Figura 4.35. Ciclo biológico de *Syphacia* spp.

***Aspiculuris tetraptera* (Nitsch, 1821)**

Familia: Heteroxynematidae Skrjabin et Schikhobalova, 1948 | Subfamilia: Heteroxynematinae (Skrjabin et Schikhobalova, 1948) | Género: *Aspiculuris* Schulz, 1924

Considerado uno de los parásitos más comunes (y problemáticos) de los ratones de laboratorio (Sueta et al., 2002), *Aspiculuris tetraptera* es un nematodo que utiliza como principal hospedador a los múridos del género *Mus*, si bien la coexistencia con otras especies de roedores en el mismo hábitat explicaría su transmisión a otros géneros tanto de múridos como de arvicólidos (Feliu et al., 1997). En el caso concreto de *A. sylvaticus*, en la región Paleártica se le considera como el segundo hospedador en orden preferencial (Esteban, 1983).

❖ MORFOLOGÍA

La identificación de esta especie se ha llevado a cabo utilizando como base las descripciones de Roman (1951), Hall (1961) y Hugot (1980). En su morfología destaca, principalmente, la presencia, en ambos sexos, de dos alas cefálicas muy prominentes, que acaban a nivel del bulbo esofágico y de donde parte otro par de menor grosor que se va estrechando hasta alcanzar la parte media del cuerpo. No se observa cavidad bucal, y la distancia desde el ano al extremo posterior es relativamente corta. En general se consideran nematodos de tamaño grande, con una longitud total de 4.066,8-5.241,1 μm en el caso de la hembra, y una longitud remarcablemente menor en el caso de los machos, oscilante entre 1.200,0 y 3.665,9 μm . En la hembra la vulva se sitúa anteriormente a la mitad del cuerpo, distanciada del ápice a 1.837,8-2.119,3 μm . Los huevos, de perfil ovoide característico, alcanzan entre 82,6-102,6 μm de longitud y entre 34,2-45,6 μm de anchura máxima. Los

machos se caracterizan por la presencia de dos o más alas caudales, que acaban cerca o en el extremo posterior, así como de la ausencia de espículas. En las **Figuras 4.36.** y **4.37.** se presentan algunas imágenes de los individuos adultos y los rasgos morfológicos que los distinguen.



Figura 4.36. *Aspicularis tetrapetera* de *Apodemus sylvaticus*: A) un grupo de individuos machos (flecha azul) y hembras (flecha amarilla); B) extremo anterior de una hembra, donde se observan las alas cefálicas. Escala: B) 100 μ m.



Figura 4.37. *Aspicularis tetrapetera* de *Apodemus sylvaticus*: A) extremo caudal del macho; B) huevos en el útero de la hembra. Escala: A) y B) 50 μ m.

❖ CICLO BIOLÓGICO

Este helminto presenta un ciclo de vida monoxeno, transmitiéndose entre hospedadores de forma directa (**Figura 4.38.**). De forma clásica se le considera parásito habitual del intestino grueso y esporádicamente del ciego, si bien ocasionalmente se le ha reportado invadiendo el intestino delgado (Anderson, 2000), algo que probablemente dependerá de la coexistencia con otros parásitos en el microhábitat o de un fenómeno migratorio del parásito. Se cree que las hembras grávidas expulsan los huevos en el colon del hospedador, saliendo al exterior con sus heces. Estos huevos están en un estado temprano de segmentación, embrionando y formando larvas de tercer estadio en el medio externo, tras 6-7 días a temperatura ambiente. La infestación se producirá cuando un nuevo hospedador ingiera los huevos embrionados en el medio externo. Por otro lado, se ha especulado acerca de la retroinfestación como una vía posible de parasitación, demostrando experimentalmente la eclosión de huevos en la región perianal y la vagina de ratones y la posterior presencia de los individuos adultos en el tracto digestivo transcurrido el tiempo pertinente (Hsü, 1951). No obstante, dado que no existe un consenso al respecto de este posible potencial, para la elaboración de este trabajo será considerado como un nematodo de tipo pseudogeoelminto en lugar de ageoelminto, como ocurre en el caso de las especies del género *Syphacia*.

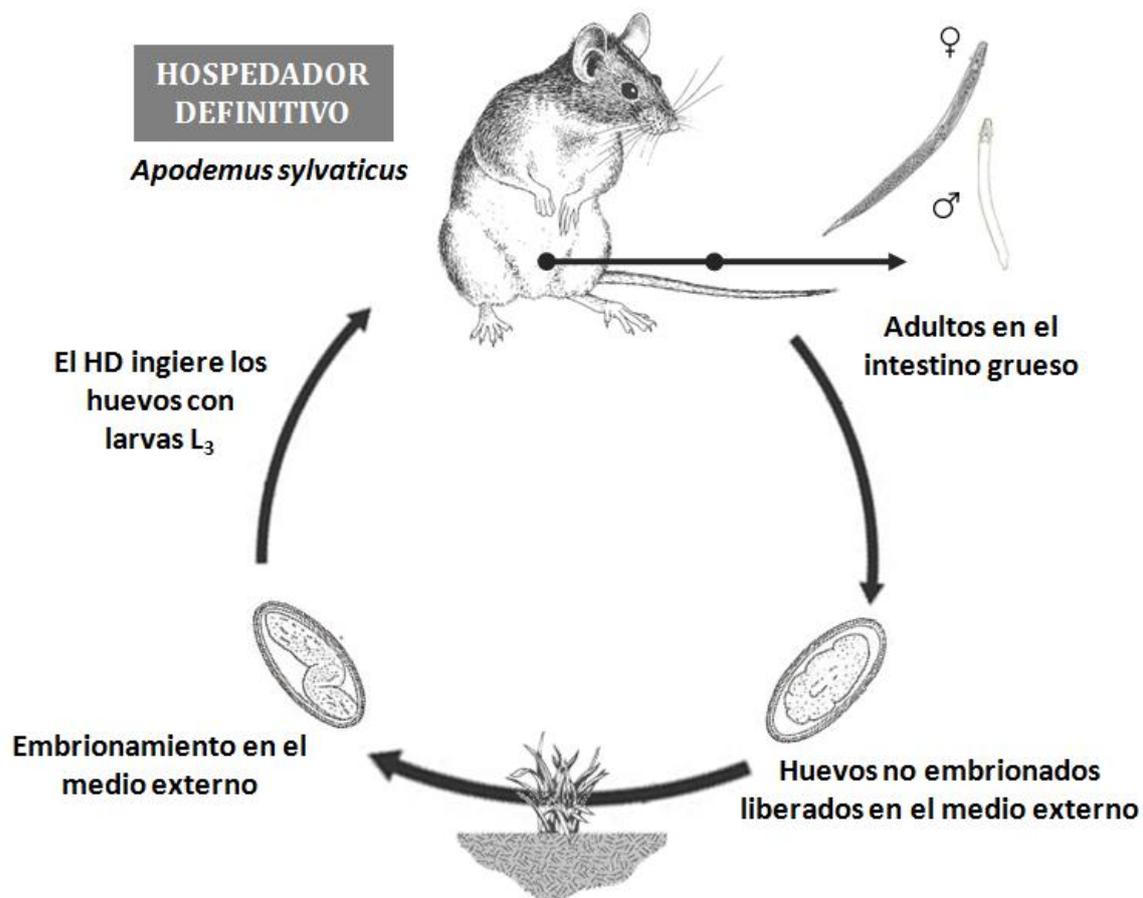


Figura 4.38. Ciclo biológico de *Aspiculuris tetraptera*.

***Mastophorus muris* (Gmelin, 1790)**

Orden: Spirurida | Superfamilia: Spiruroidea (Oerley, 1885) | Familia: Spirocercidae (Chitwood et Wehr, 1932) | Subfamilia: Mastophorinae Quentin, 1970 | Género: *Mastophorus* Diesing, 1853

Mastophorus muris es un parásito común y ampliamente extendido entre numerosos géneros de roedores y algunos mamíferos carnívoros, siendo un nematodo estomacal cuyo hallazgo no pasa desapercibido debido a las grandes dimensiones que puede alcanzar. Éste es, y con notable diferencia, el nematodo parásito de mayor tamaño y peso identificado en la Serra Calderona, y debido a estas dimensiones puede ejercer en el roedor una fuerte distensión del estómago. A pesar de que algunos autores afirman que la infestación con esta especie no compromete la supervivencia o reproducción de sus hospedadores (Lafferty et al., 2010), en los roedores aquí analizados sí se ha detectado, al menos en aquellos que presentaban una elevada carga parasitaria, algunos daños a nivel estomacal, a consecuencia de la presión ejercida por el parásito.

❖ MORFOLOGÍA

Siguiendo las descripciones aportadas por Wertheim (1962), Bernard (1963) y Quentin (1970), estos grandes helmintos estomacales se adjudicaron a la especie *M. muris*. Se describen como helmintos de medio a gran tamaño, de color claro. La cavidad oral está rodeada por dos labios trilobulados laterales, con dos papilas en la base de cada uno. Según Wertheim (1962), la forma de la cápsula bucal es el único carácter válido para la distinción de *M. muris* de otros espirúridos, la cual presenta forma cilíndrica y paredes fuertemente quitinizadas. La hembra alcanza un tamaño mayor que el macho, de entre 23 y 87 mm de longitud y una anchura de 0,7-2,6 mm,

dependiendo del hospedador en cuestión. En nuestro caso, las hembras más grandes presentaban una longitud total de 50 mm, y 2,4 mm de anchura. En la hembra, la vulva se sitúa entre el primer y segundo tercio del cuerpo, y está rodeada por un anillo muy esclerotizado. Dentro del útero, los huevos no embrionados presentan unas medidas aproximadas de 51-55 μm de longitud y 31-32 μm de anchura, configurando una forma ovalada alargada. El macho mide entre 17 y 56 mm de longitud, y hasta 1,3 de anchura máxima. Los ejemplares macho de nuestro estudio alcanzaron un promedio de 21 mm de longitud y 1,2 mm de anchura. El extremo posterior tiende a curvarse ventralmente, abultándose la cutícula hasta formar alas caudales y engrosamientos ovals alargados, a modo de bolsa copulatriz. Presenta dos espículas filiformes y muy esclerotizadas, de 1,15-1,52 mm de longitud la derecha y de 0,95-1,30 mm la izquierda. También presenta gubernáculo. En las **Figuras 4.39.** y **4.40.** se presentan algunas imágenes de este nematodo. En la **Figura 4.41.** se ilustra un esquema del extremo caudal del macho y su comparativa con la de otros nematodos anteriormente citados.

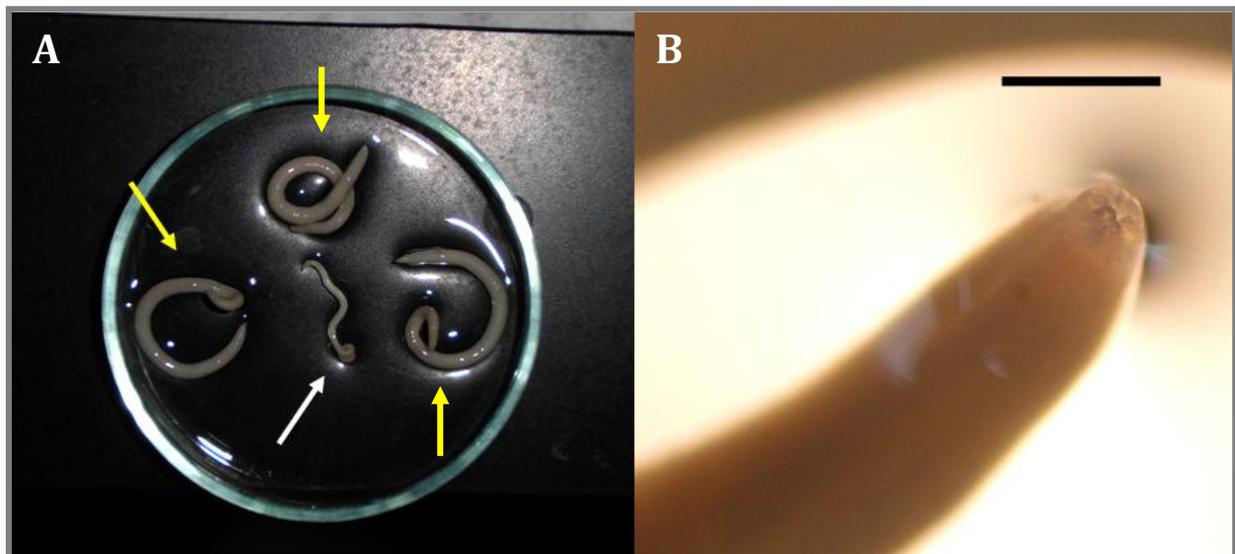


Figura 4.39. *Mastophorus muris* de *Apodemus sylvaticus*: A) cuatro adultos extraídos durante la disección, un macho (flecha blanca) y tres hembras (flechas amarillas); B) extremo anterior de una hembra. Escala: B) 500 μ m.

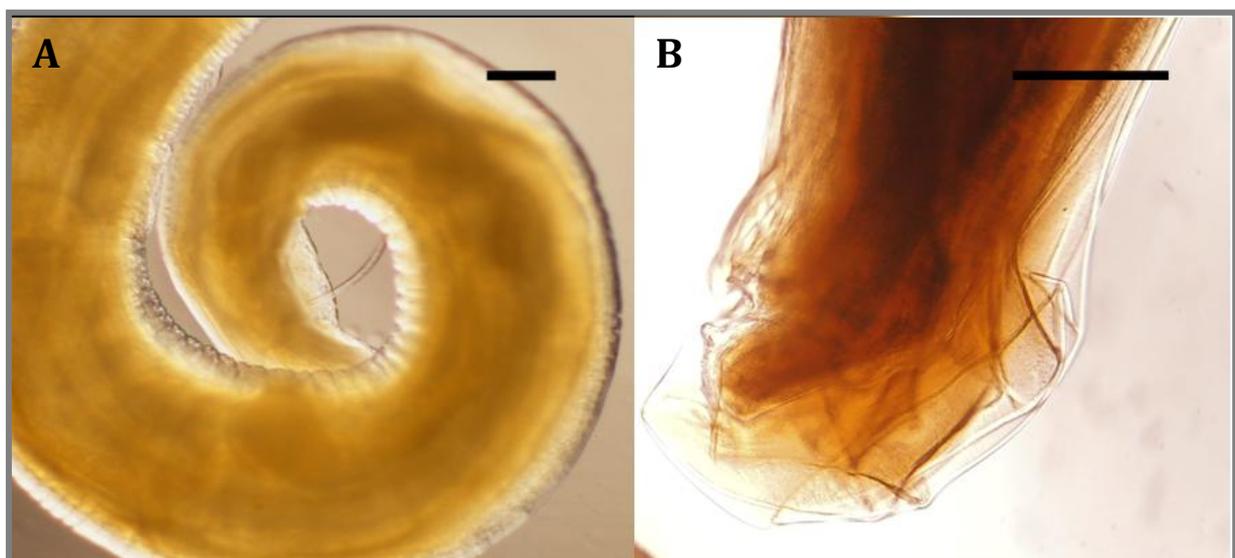


Figura 4.40. *Mastophorus muris* de *Apodemus sylvaticus*: A) extremo posterior de un macho, en el que se observa la espícula; B) bolsa copulatrix del macho. Escala: A) 250 μ m; B) 500 μ m.

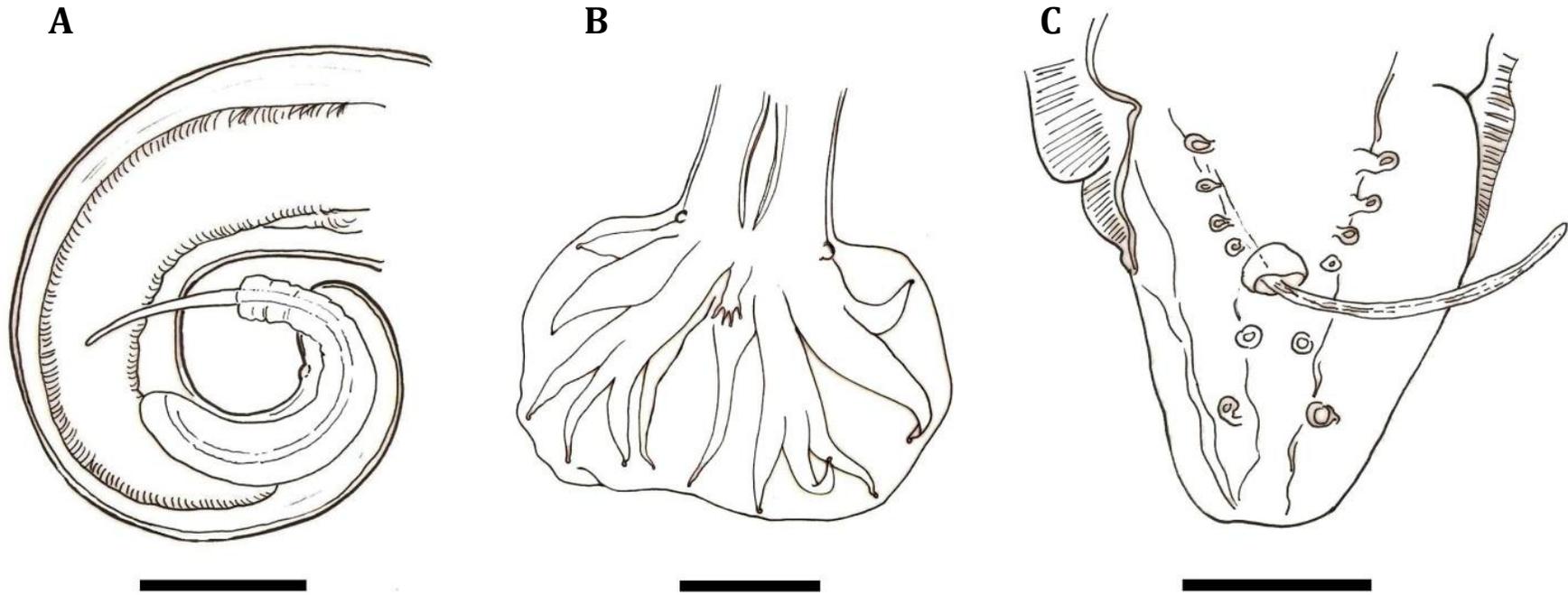


Figura 4.41. Comparativa del extremo posterior del macho de algunos de los nematodos identificados en *Apodemus sylvaticus*: A) *Trichuris muris*; B) *Heligmosomoides polygyrus*; C) *Mastophorus muris*. Escala: A) 300 μm ; B) 100 μm ; C) 250 μm .

❖ CICLO BIOLÓGICO

El ciclo biológico de *M. muris* es de tipo diheteroxeno, requiriendo la actuación de un invertebrado como hospedador intermediario (**Figura 4.42.**). De acuerdo a las descripciones de Anderson (2000), los huevos, caracterizados por una cubierta gruesa y lisa, salen al medio externo con las heces del roedor hospedador definitivo. Estos huevos contienen larvas de primer estadio de unas 222-285 µm que eclosionan tras haber sido ingeridos por el hospedador intermediario, pudiendo actuar como tal una gran diversidad de insectos. Las larvas invaden el hemocele y el tejido graso del hospedador, donde se encapsulan para continuar su desarrollo hasta larvas de tercer estadio, requiriendo unos quince días para ello y alcanzando 1 mm de longitud. El hospedador definitivo se infesta al ingerir el invertebrado con larvas L₃, y tras las posteriores mudas, transcurriendo unas cuatro semanas, ya es posible encontrar individuos adultos que permanecerán en el estómago para realizar la cópula y oviposición.

El nematodo *M. muris* es considerado un parásito común de roedores (Anderson, 2000), incluyendo múridos (géneros como *Rattus*, *Mus* y *Apodemus*) y cricétidos (géneros *Calomys* y *Clethrionomys*) como frecuentes hospedadores, si bien también se le ha reportado en mamíferos carnívoros como el turón (*M. putorius*) (Torres et al., 1996) o el tejón (*Meles meles*) (Torres et al., 2001). Incluso existen reportes de su presencia en zarigüeyas (*Dactylopsila trivirgata*), probablemente como consecuencia de una infestación accidental, ya que comparten el mismo hábitat que los roedores (Smith & Kinsella, 2011). Con respecto a su hospedador intermediario, este nematodo es claramente eurixeno, pudiendo nombrar un gran número de insectos que han evidenciado ser potenciales reservorios del mismo, lo que probablemente vaya en consonancia con las preferencias alimenticias del hospedador definitivo. Entre los diferentes insectos en

los que se han aislado larvas de *M. muris* o que han sido infestados con éxito en condiciones de laboratorio se encuentran los escarabajos de la harina (*T. molitor*), cucarachas (*Periplaneta americana*, *Blattella germanica*, *Phyllodromica germanica*), numerosas especies de pulgas (*Ceratophyllus anisus*, *Ctenopsyllus segnis*, *Nosopsyllus fasciatus*, *Xenopsylla cheopis*), langostas (*Locusta migratoria*), tijeretas (*Labidura riparia*) e incluso dípteros (*Phlebotomus ariasi*, *P. perniciosus*) (Quentin, 1970; Poinar, 1975; Lucientes et al., 1995; Smith & Kinsella, 2011; Dinesh et al., 2013). Algunos autores también proponen la participación de pequeños reptiles como potenciales hospedadores paraténicos cuando la rata actúa como el definitivo, sirviendo como un método para incrementar el éxito en el cierre del ciclo biológico (Lafferty et al., 2010). Golvan & Chabaud (1963) encontraron larvas encapsuladas en el interior de *Ctenophthalmus arvernus* que habían sido recolectadas de *A. sylvaticus*, pulga parásita habitual de este roedor. En los roedores estudiados en el presente trabajo, en los que el contenido estomacal se examinó de forma adicional a la disección, fueron hallados en repetidas ocasiones restos de artrópodos, tales como hormigas, ácaros e incluso pulgas. Si bien el ratón de campo se alimenta principalmente de bayas y semillas, la ingestión de artrópodos no es infrecuente, explicando el mantenimiento del ciclo de estos helmintos en el ratón de campo.

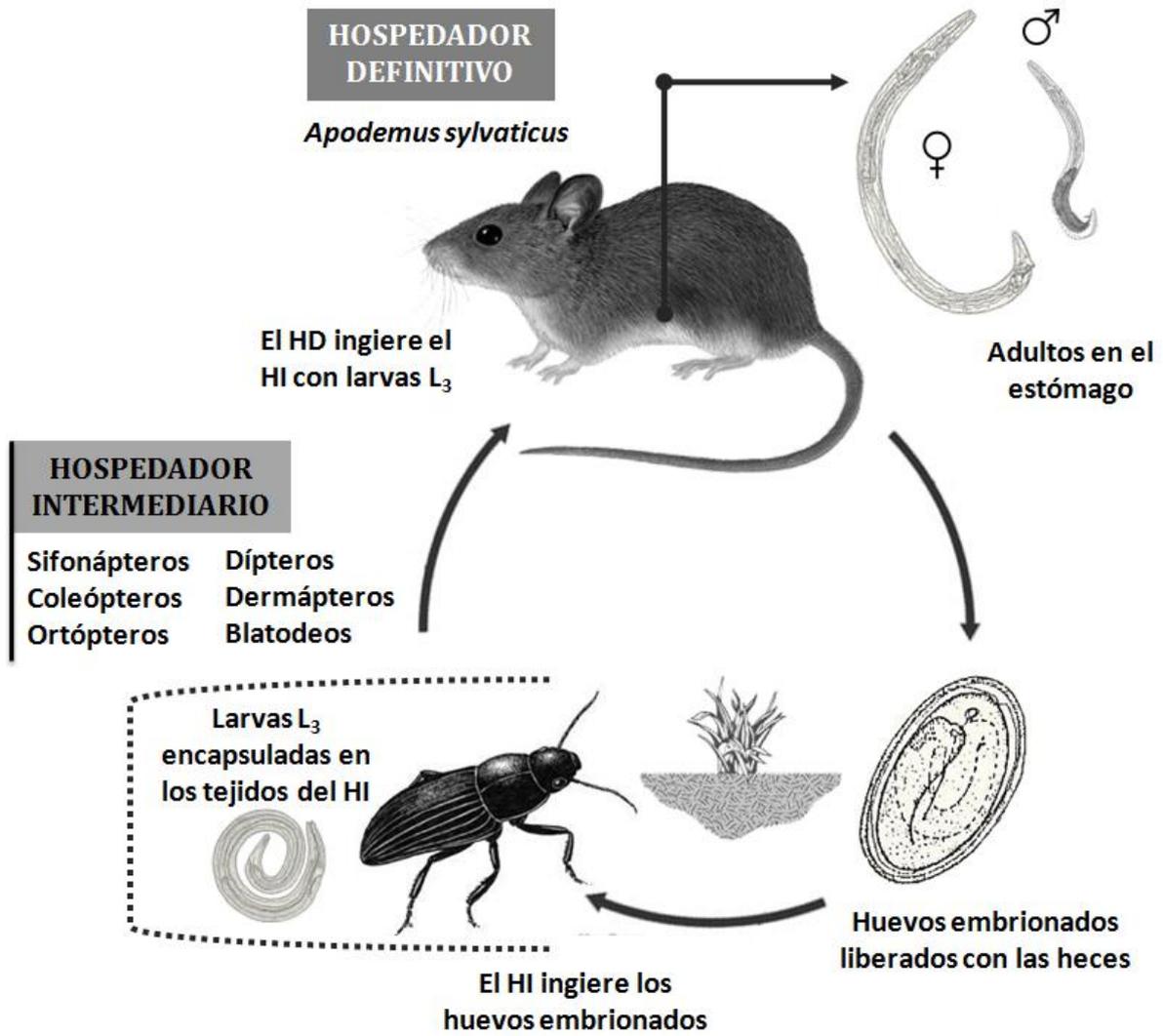


Figura 4.42. Ciclo biológico de *Mastophorus muris*.

4.2. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus*

La caracterización de la comunidad helmintiana de un hospedador implica no sólo la determinación específica de las especies que la constituyen, sino también estudiar a nivel cualitativo y cuantitativo estas especies, así como su naturaleza bioecológica. En este subcapítulo se llevará a cabo la caracterización de la comunidad helmintiana del ratón de campo, primero desde un punto de vista global, teniendo en cuenta el total de la población hospedadora del Parc Natural de la Serra Calderona, y posteriormente separando la comunidad helmintiana propia de las áreas postincendio y testimonio.

Los datos estudiados para tal fin son, en primer lugar, descriptores cuantitativos relativos a prevalencia de parasitación, abundancia e intensidad medias, así como rango (mínimo y máximo) de parasitación. Seguidamente, se analiza la frecuencia de distribución del número de especies parásitas, así como la clasificación de estas especies helmintianas en base al índice de abundancia y la distribución de frecuencias mediante el índice de Lefkovitch. A continuación, se estudia la naturaleza bioecológica de las helmintofaunas, considerando, por un lado, los tipos de ciclo por su número de hospedadores (helmintos heteroxenos/monoxenos), y por otro, su método de transmisión (helmintos FES/No-FES). Dicha clasificación se expone en la **Tabla 4.3**. Finalmente, se analiza la biodiversidad helmintiana mediante la aplicación de diferentes índices ecológicos de diversidad/uniformidad. El análisis estadístico de los resultados se ha llevado a cabo mediante el cálculo del test de χ^2 para la comparación de prevalencias, mientras que para el estudio de abundancias medias se han empleado los test de Kruskal-Wallis (Hc) y Mann-Whitney (U) en función de la naturaleza de los datos.

MONOXENOS	Transmisión	DIHETEROXENOS	Transmisión	TRIHETEROXENOS	Transmisión
Ageohelminthos		HI : Invertebrado no artrópodo		1º y 2º HI: Gasterópodos terrestres	
<i>Syphacia stroma</i>	FES	<i>Aonchotheca annulosa</i>	No-FES	<i>Brachylaima</i> spp.	No-FES
<i>S. frederici</i>	FES	HI: Artrópodo		1º HI: Artrópodo	
Pseudogeohelminthos		<i>Gallegoides arfaai</i>	No-FES	2º HI: Ratón de campo	
<i>Trichuris muris</i>	FES	<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	No-FES	<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	No-FES
<i>Eucoleus bacillatus</i>	FES	<i>Skrjabinotaenia lobata</i>	No-FES		
<i>Aspicularis tetraptera</i>	FES	<i>Hymenolepis straminea</i>	No-FES		
Geohelminthos		<i>Mastophorus muris</i>	No-FES		
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	FES	HI: Ratón de campo			
		<i>Taenia parva</i> larvae	FES		
		<i>T. martis</i> larvae	FES		

Tabla 4.3. Clasificación de los helmintos hallados según su naturaleza bioecológica, considerando su tipo de ciclo y vía de transmisión. HI: hospedador intermediario; FES: free environmental stage.

4.2.1. LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus* EN EL PARC NATURAL DE LA SERRA CALDERONA

4.2.1.1. La comunidad helmintiana del total de la población

El estudio llevado a cabo sobre los 1.078 hospedadores destinados al examen parasitológico revela que, desde un punto de vista global, la población del ratón de campo del Parc Natural de la Serra Calderona presenta una elevada prevalencia y abundancia de parasitación, encontrándose parasitados 923 de los roedores analizados, esto es un 85,62% de prevalencia, con una abundancia media de 75 helmintos/hospedador. En la **Tabla 4.4.** se resumen los datos relativos a su caracterización, incluyendo las especies helmintianas identificadas, la prevalencia de parasitación, el rango, la intensidad media, la abundancia media y el índice de Lefkovitch de estas especies.

De los tres grandes grupos identificados se recogieron un total de 115 trematodos digénidos, lo que supone una prevalencia global de solamente un 2,50%. En el caso de los cestodos, se halló una cantidad mucho mayor, sumando un total de 1.661 ejemplares (30,33%). No obstante, el grupo más representativo de la comunidad es, sin lugar a dudas, el de los nematodos, identificando un mayor número de especies y la cantidad de 79.073 individuos en 869 hospedadores parasitados, es decir, una prevalencia del 80,61%.

Dado que se han considerado como especies componentes a aquéllas que presenten una prevalencia superior al 10%, los nematodos *T. muris*, *E. bacillatus*, *A. annulosa*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S. frederici* y *M. muris* serían claras especies componentes de la comunidad helmintiana del ratón de campo. En el caso del cestodo *S. lobata*, su prevalencia no lo supera pero es prácticamente del 10%, por lo

que su inclusión en este grupo también sería acertada. Comentario aparte merecen otras dos especies de cestodos que, a pesar de tener una prevalencia inferior al límite considerado, serán también estudiadas como especies componentes de la comunidad. Se trata del catenoténido *P. matovi* y el ténido *T. parva* larvae, cuya presencia en la Serra Calderona ha sido certificada desde el primer año de estudio postincendio y de forma tradicional han sido consideradas como especies componentes de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* (Cerezuela, 2000; Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). Por tanto, dado que el presente trabajo expone el análisis final del período completo de estudio, el seguimiento de tales especies y la discusión de su comportamiento dentro de la comunidad resulta imprescindible.

Al analizar la distribución de frecuencias según el índice de Lefkovich, calculado únicamente para las especies consideradas componentes, se ha detectado que todos ellos son compatibles con una distribución binomial negativa, ya que el resultado de dicho índice es un valor muy próximo a 1 en la mayoría de especies: los catenoténidos *P. matovi* (0,89) y *S. lobata* (0,94), y los nematodos *T. muris* (0,98), *E. bacillatus* (0,97), *A. annulosa* (0,99), *S. stroma* (1), *S. frederici* (1) y *M. muris* (0,85). En el caso de *T. parva* larvae se ha obtenido un resultado considerablemente inferior (0,45), si bien dicho valor es claramente superior a 0 y por tanto debe considerarse como una distribución binomial negativa aunque con un nivel de agregación menor con respecto a las anteriores especies. Teniendo en cuenta su índice de abundancia (**Tabla 4.5.**), la comunidad presenta la estructura reflejada en la **Figura 4.43.**, en la que los nematodos *A. annulosa*, *H. polygyrus*, *S. stroma* y *S. frederici* actúan como las especies dominantes de la comunidad helmintiana.

Con respecto a los parámetros epidemiológicos estudiados, los dos oxiúridos del género *Syphacia* presentan el mayor valor de prevalencia, intensidad y abundancia medias. Concretamente, *S. stroma* es el helminto más prevalente

(42,58%) y abundante (39,16 helmintos/hospedador), mientras que su congénere *S. frederici* presenta la mayor intensidad media de parasitación (119,28 helmintos/hospedador parasitado), habiéndose hallado hasta 2.846 individuos en un único ejemplar de ratón de campo infestado.

Especie helmintiana	n	%	Rango	Im	Am	L
TREMATODA	27	2,50				
<i>Brachylaima</i> spp.	27	2,50	1-20	4,26	0,11	
CESTODA	327	30,33				
<i>Taenia parva</i> larvae	70	6,49	1-6	1,51	0,10	0,45
<i>T. martis</i> larvae	38	3,53	1-3	1,26	0,04	
<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	10	0,93	1-136	23,10	0,21	
<i>Gallegoides arfaai</i>	58	5,38	1-4	1,60	0,09	
<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	79	7,33	1-33	3,47	0,25	0,89
<i>Skrjabinotaenia lobata</i>	107	9,93	1-83	5,89	0,58	0,94
Catenotaeniidae Gen. spp.	53	4,92	1-82	5,19	0,26	
<i>Hymenolepis straminea</i>	2	0,19	1-3	2,00	< 0,01	
NEMATODA	869	80,61				
<i>Trichuris muris</i>	199	18,46	1-194	3,55	0,65	0,98
<i>Eucoleus bacillatus</i>	151	14,01	1-171	6,15	0,86	0,97
<i>Aonchotheca annulosa</i>	223	20,69	1-291	13,20	2,73	0,99
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	225	20,87	1-113	7,49	1,56	0,96
<i>Syphacia stroma</i>	459	42,58	1-1937	91,31	39,16	1
<i>S. frederici</i>	253	23,47	1-2846	119,28	29,32	1
<i>Aspicularis tetraptera</i>	24	2,23	1-152	15,25	0,34	
<i>Mastophorus muris</i>	133	12,34	1-35	2,63	0,32	0,85
Nematoda Gen. spp. larvae	2	0,19	1	1,00	< 0,01	

Tabla 4.4. Composición y caracterización de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* (n = 1.078) en la Serra Calderona. n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch. En sombreado gris se destacan los helmintos considerados especies componentes de la comunidad helmintiana.

Helminto	Índice de abundancia
<i>Brachylaima</i> spp.	0,11
<i>Taenia parva</i> larvae	0,00
<i>T. martis</i> larvae	0,00
<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	0,00
<i>Gallegoides arfaai</i>	0,09
<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	0,25
<i>Skrjabinotaenia lobata</i>	0,58
Catenotaeniidae Gen. spp.	0,26
<i>Hymenolepis straminea</i>	< 0,01
<i>Trichuris muris</i>	0,65
<i>Eucoleus bacillatus</i>	0,86
<i>Aonchotheca annulosa</i>	2,73
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	1,56
<i>Syphacia stroma</i>	39,16
<i>S. frederici</i>	29,32
<i>Aspiculuris tetraptera</i>	0,34
<i>Mastophorus muris</i>	0,32
Nematoda Gen. spp. larvae	0,00

Tabla 4.5. Valores del índice de abundancia calculados para las especies de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* de la Serra Calderona.

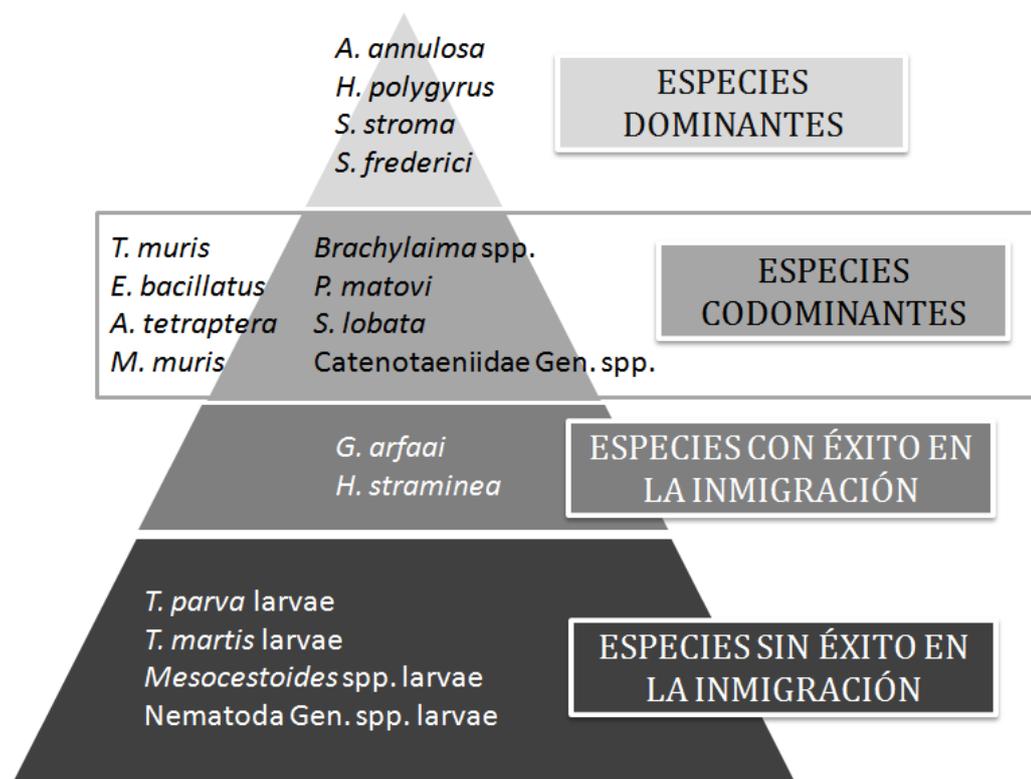


Figura 4.43. Clasificación de los helmintos de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* de la Serra Calderona, según su índice de abundancia.

Al analizar el número de especies diferentes parasitando un único hospedador de forma simultánea, se han identificado infracomunidades compuestas por hasta nueve infrapoblaciones helmintianas, siendo mayor la tendencia a presentar infracomunidades pequeñas, de una o dos infrapoblaciones. En la **Figura 4.44.** se muestra la frecuencia de distribución de especies helmintianas en la población del ratón de campo.

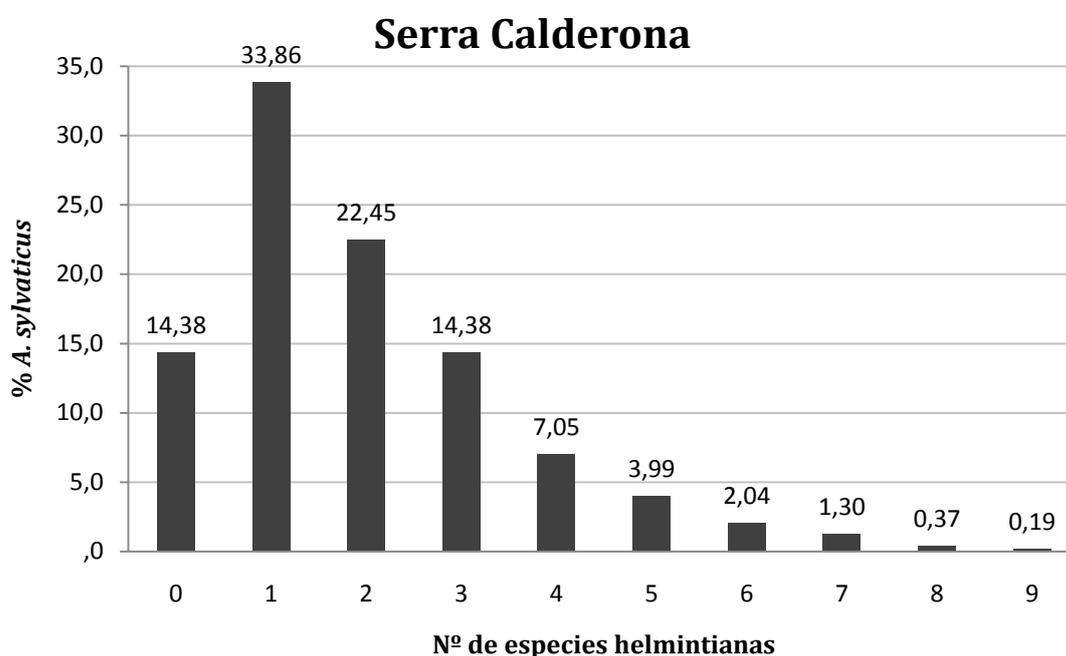


Figura 4.44. Frecuencia de distribución del número de especies helmintianas de *Apodemus sylvaticus* en el análisis conjunto de la Serra Calderona (n = 1.078 hospedadores). Los valores se expresan en porcentaje (%).

Al estudiar la comunidad desde un punto de vista bioecológico, existe un predominio de helmintos de ciclo heteroxeno, en concreto dos triheteroxenos (*Brachylaima* spp. y *Mesocestoides* spp. larvae) y nueve diheteroxenos (*T. parva* larvae, *T. martis* larvae, *G. arfaai*, *P. matovi*, *S. lobata*, *H. straminea*, *A. annulosa* y *M. muris*), frente a las seis especies de nematodos de ciclo directo (*T. muris*, *E. bacillatus*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S. frederici* y *A. tetraptera*). Sin embargo, a pesar de que la mayoría de estos helmintos necesiten la participación de uno o más

hospedadores intermediarios, en realidad son los helmintos de ciclo monoxeno los que reflejan una mayor capacidad colonizadora, estando presentes en el 76,62% de los hospedadores analizados, mientras que las especies de ciclo indirecto fueron detectadas en un 47,68%. El test de χ^2 revela, de hecho, que existen diferencias estadísticamente significativas entre ambos grupos de helmintos en el Parc Natural de la Serra Calderona ($\chi^2 = 191,939$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

Al estudiar únicamente los helmintos de ciclo directo, las especies de naturaleza ageohelmintiana son las más predominantes, con una prevalencia del 60,01%. Le siguen los pseudogeohelmintos (28,01%) y finalmente los geohelmintos son los menos prevalentes, siendo detectados en un 20,87% del total de la población hospedadora. Cuando estos porcentajes son comparados estadísticamente, se observan diferencias significativas, ya sea al estudiar la superioridad de los ageohelmintos con respecto a los pseudogeohelmintos ($\chi^2 = 224,034$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y los geohelmintos ($\chi^2 = 342,919$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), o bien al comparar entre sí estos dos últimos grupos ($\chi^2 = 14,890$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Teniendo en cuenta las formas de transmisión de estas especies, los helmintos FES se encuentran parasitando a un 77,74% de la población hospedadora, mientras que los No-FES están presentes en un porcentaje mucho menor, un 43,41%. De nuevo se detectan diferencias estadísticamente significativas entre estos grupos ($\chi^2 = 265,883$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

Para finalizar el análisis en su conjunto de la comunidad helmintiana del ratón de campo a nivel global en la Serra Calderona, se han calculado diferentes índices ecológicos como reflejo del grado de diversidad/uniformidad de la comunidad helmintiana, cuyos valores, junto con otros descriptores de la comunidad, se presentan en la **Tabla 4.6**.

	Serra Calderona
Prevalencia global (%)	85,62
Abundancia media	75,00
Nº especies helmintianas halladas	18
Índice de Simpson	0,59
Índice de Shannon	1,17
Índice de Berger Parker	0,48
Uniformidad de Shanon	0,41
Índice de Brillouin	0,23

Tabla 4.6. Resultados de los índices de diversidad/uniformidad aplicados a la helmintofauna de *Apodemus sylvaticus* en el conjunto de la Serra Calderona, así como de prevalencia global de parasitación, abundancia media y número de especies halladas en el total de hospedadores (n = 1.078).

4.2.1.2. La comunidad helmintiana según el sexo del hospedador

El análisis de las infracomunidades helmintianas determinadas por el sexo muestra que no existen diferencias significativas entre ambos sexos. El 85,85% de los machos se encontraban parasitados por al menos una especie parásita, y un 85,31% en lo que respecta a las hembras. La abundancia e intensidad medias, así como el rango de parasitación, fueron superiores en los machos, pero de forma muy discreta, y de hecho estas diferencias carecen de significación estadística. Estos resultados se presentan en la **Tabla 4.7**.

Al estudiar la relación de las especies componentes de la comunidad helmintiana y el sexo del hospedador, destaca la ausencia del catenoténido *S. lobata* sólo en el caso las hembras, aunque su prevalencia sigue estando cercana al 10%. El resto de especies se mantienen, por su parte, como componentes de la comunidad en ambos sexos, dada la elevada prevalencia detectada con la salvedad de *P. matovi* y *T. parva* larvae, cuyo caso particular ya se mencionó en el anterior subapartado. En el caso del catenoténido, la prevalencia se ve elevada en los ejemplares machos, aunque sigue sin alcanzar el límite considerado.

Al analizar de forma independiente los datos de prevalencia y abundancia de cada una de estas especies, se detectan, en general, valores muy similares entre ambos sexos, con la excepción de las dos especies de capilarinos identificadas, cuya presencia es, en ambos casos, superior en las hembras, con diferencias estadísticamente significativas. El capilarino *E. bacillatus* se ha detectado en un 16,63% de las hembras frente al 12,03% de machos ($\chi^2 = 4,636$; $p = 0,031$; g.l. = 1), con una abundancia de 0,90 y 0,84 helmintos por hospedador, respectivamente ($U = 2,192$; $p = 0,028$; g.l. = 1). En lo referente a la especie *A. annulosa*, ésta ha sido hallado en un 24,41% de las hembras y en un 17,89% de los machos ($\chi^2 = 6,844$; $p = 0,009$; g.l. = 1), con una abundancia de, respectivamente, 3,83 y 1,90 helmintos por hospedador ($U = 2,788$; $p = 0,005$; g.l. = 1).

El estudio de la naturaleza bioecológica de los helmintos demuestra que tanto en machos como en hembras existe un porcentaje mucho mayor de helmintos de ciclo monoxeno que de ciclo heteroxeno con diferencias estadísticamente significativas entre estos grupos ($\chi^2 = 117,164$; $p < 0,0001$; g.l. = 1 en los machos; $\chi^2 = 75,089$; $p < 0,0001$; g.l. = 1 en las hembras). No obstante, estos porcentajes son muy similares si se comparan ambos sexos. Al considerar la forma infestante para el ratón de campo, los helmintos FES se encuentran en una proporción mucho mayor de la población que los No-FES, con diferencias estadísticamente significativas tanto en los roedores macho ($\chi^2 = 153,106$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) como en las hembras ($\chi^2 = 112,786$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). A nivel de sexo, sin embargo, no existen prácticamente diferencias entre estos porcentajes (**Tabla 4.8**).

	Sexo	n	%	Rango	Im	Am	L
Resultados globales	♂♂	528	85,85	1-3038	88,22	75,74	
	♀♀	395	85,31	1-2771	86,76	74,02	
Especie helmintiana	Sexo	n	%	Rango	Im	Am	L
<i>T. parva</i> larvae	♂♂	40	6,50	1-6	1,53	0,10	0,45
	♀♀	30	6,48	1-6	1,50	0,10	0,46
<i>P. matovi</i>	♂♂	51	8,29	1-33	4,20	0,35	0,91
	♀♀	28	6,05	1-10	2,14	0,13	0,72
<i>S. lobata</i>	♂♂	66	10,73	1-83	6,62	0,71	0,95
	♀♀	41	8,86	1-40	4,71	0,42	0,91
<i>T. muris</i>	♂♂	108	17,56	1-16	2,69	0,47	0,77
	♀♀	91	19,65	1-194	4,57	0,90	0,99
<i>E. bacillatus</i>	♂♂	74	12,03	1-171	6,95	0,84	0,98
	♀♀	77	16,63	1-54	5,39	0,90	0,92
<i>A. annulosa</i>	♂♂	110	17,89	1-291	10,63	1,90	0,99
	♀♀	113	24,41	1-256	15,71	3,83	0,99
<i>H. polygyrus</i>	♂♂	123	20,00	1-79	6,77	1,35	0,95
	♀♀	102	22,03	1-113	8,36	1,84	0,97
<i>S. stroma</i>	♂♂	270	43,90	1-1278	89,81	39,43	1,00
	♀♀	189	40,82	1-1937	93,46	38,81	1,00
<i>S. frederici</i>	♂♂	145	23,58	1-2846	123,12	29,03	1,00
	♀♀	108	23,33	1-2646	114,11	29,71	1,00
<i>M. muris</i>	♂♂	72	11,71	1-35	2,68	0,31	0,87
	♀♀	61	13,17	1-18	2,57	0,34	0,81

Tabla 4.7. Caracterización y composición de las infracomunidades helmintianas del total de *Apodemus sylvaticus* capturados en la Serra Calderona determinadas por el sexo del hospedador (615♂♂; 463♀♀), a nivel global y a nivel de las especies componentes identificadas en la Serra Calderona. ♂♂ = machos; ♀♀ = hembras; n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch.

Según el número de hospedadores				
Monoxenos		Heteroxenos		
	n	%	n	%
♂♂	475	77,24	291	47,32
♀♀	351	75,81	223	48,16

Según la forma infestante para el ratón de campo				
FES		No-FES		
	n	%	n	%
♂♂	479	77,89	267	43,41
♀♀	359	77,54	201	43,41

Tabla 4.8. Estudio del tipo de ciclo biológico según el número de hospedadores y según la forma infestante para el ratón de campo, teniendo en cuenta el sexo del hospedador en el total de la población de la Serra Calderona (615♂♂; 463♀♀).

4.2.1.3. La comunidad helmintiana según la edad del hospedador

En general, a mayor edad del hospedador se observa una mayor prevalencia, intensidad media, abundancia media y rango de parasitación. En cuestión de prevalencia, este incremento se produce de forma progresiva, siendo los juveniles los hospedadores con el menor porcentaje (68,67%), seguido de los subadultos (86,44%) y, finalmente, los adultos, que presentan un 91,20% de parasitación. Al comparar los tres grupos de edad en su conjunto se detectan diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2= 44,804$; $p < 0,0001$; g.l. = 2). Asimismo, el incremento también es significativo si se compara la prevalencia entre estos grupos por separado, ya sea entre juveniles y subadultos ($\chi^2= 25,981$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), juveniles y adultos ($\chi^2= 42,119$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y subadultos y adultos ($\chi^2= 4,929$; $p = 0,264$; g.l. = 1). Con respecto a la abundancia media, el grupo de los adultos presenta un resultado global de 98,19 helmintos por hospedador, dejando por detrás los valores observados tanto en juveniles (71,58 helmintos/hospedador) como en subadultos (60,20 helmintos/hospedador). Las diferencias a nivel de

abundancia media también presentan significancia estadística (Hc= 32,276; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Al analizar las especies componentes que constituyen la comunidad helmintiana del ratón de campo en el conjunto del Parc Natural de la Serra Calderona, se detectan importantes diferencias al considerar la edad del hospedador (**Tabla 4.9.**). En los individuos más jóvenes, solamente tres de las diez especies de helmintos consideradas como componentes presentan una prevalencia superior al 10%, concretamente los nematodos *H. polygyrus*, *S. stroma* y *S. frederici*. En cuanto a los subadultos, siete de las especies pueden ser consideradas como componentes, destacando la ausencia de las tres especies de cestodos. Sólo en la subpoblación helmintiana de los adultos están presentes las diez especies componentes, con elevadas prevalencias de parasitación, sobre todo en los nematodos, y un valor del índice de Lefkovitch compatible con una clara distribución agregada.

Al estudiar detalladamente las prevalencias de cada una de estas especies helmintianas, los oxiúridos *S. stroma* y *S. frederici* son los únicos que no presentan diferencias destacables al comparar los tres grupos de edad, observándose, sin embargo, diferencias estadísticamente significativas en las restantes: *T. parva* larvae ($\chi^2 = 37,910$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *P. matovi* ($\chi^2 = 25,203$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *S. lobata* ($\chi^2 = 19,419$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *T. muris* ($\chi^2 = 77,778$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *E. bacillatus* ($\chi^2 = 50,388$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *A. annulosa* ($\chi^2 = 50,011$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *H. polygyrus* ($\chi^2 = 18,328$; $p < 0,0001$; g.l. = 2) y *M. muris* ($\chi^2 = 16,169$; $p < 0,0001$; g.l. = 2). En estas seis especies se observa que la prevalencia aumenta con la edad del hospedador, detectándose el menor porcentaje de parasitación en los juveniles, mientras que los adultos son siempre los más parasitados.

Caracterización de la comunidad helmintiana

Serra Calderona		Edad	n	%	Rango	Im	Am
Resultados globales	J	103	68,67	1-1280	104,24	71,58	
	S	478	86,44	1-2771	69,65	60,20	
	A	342	91,20	1-3038	107,66	98,19	
Especie helmintiana	Edad	n	%	Rango	Im	Am	L
<i>T. parva</i> larvae	J	-	-	-	-	-	-
	S	23	4,16	1-2	1,13	0,05	0,11
	A	47	12,53	1-6	1,70	0,21	0,50
<i>P. matovi</i>	J	1	0,67	1	1,00	0,01	0,00
	S	32	5,79	1-7	1,78	0,10	0,56
	A	46	12,27	1-33	4,70	0,58	0,91
<i>S. lobata</i>	J	3	2,00	1-2	1,33	0,03	0,18
	S	50	9,04	1-21	3,54	0,32	0,85
	A	54	14,40	1-83	8,31	1,20	0,96
<i>T. muris</i>	J	2	1,33	1	1,00	0,01	< 0,00
	S	79	14,29	1-11	1,66	0,24	0,58
	A	118	31,47	1-194	4,86	1,53	0,98
<i>E. bacillatus</i>	J	3	2,00	1-7	3,33	0,07	0,77
	S	60	10,85	1-21	3,62	0,39	0,85
	A	88	23,47	1-171	7,98	1,87	0,98
<i>A. annulosa</i>	J	9	6,00	1-15	2,67	0,16	0,87
	S	96	17,36	1-118	9,90	1,72	0,98
	A	118	31,47	1-291	16,69	5,25	0,99
<i>H. polygyrus</i>	J	17	11,33	1-20	3,00	0,34	0,86
	S	106	19,17	1-113	7,04	1,35	0,97
	A	102	27,20	1-79	8,72	2,37	0,96
<i>S. stroma</i>	J	58	38,67	1-1278	130,10	50,31	1,00
	S	248	44,85	1-1375	40,44	32,14	1,00
	A	153	40,80	1-1937	110,45	45,06	1,00
<i>S. frederici</i>	J	41	27,33	1-377	75,02	20,51	0,99
	S	116	20,98	1-2646	112,54	23,61	1,00
	A	96	25,60	1-2846	146,31	41,27	1,00
<i>M. muris</i>	J	10	6,67	1-5	1,90	0,13	0,55
	S	57	10,31	1-18	2,46	0,25	0,79
	A	66	17,60	1-35	2,89	0,51	0,88

Tabla 4.9. Caracterización y composición de las infracomunidades helmintianas del total de *Apodemus sylvaticus* capturados en la Serra Calderona determinadas por la edad del hospedador (150 juveniles; 553 subadultos; 375 adultos), a nivel global y a nivel de las especies componentes identificadas en la Serra Calderona. J = juveniles; S = subadultos; A = sadultos; n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch.

Con respecto a la abundancia media de cada especie helmintiana, los resultados muestran que, de nuevo, la edad es un factor importante, observándose siempre el valor más elevado en los ejemplares adultos. Estadísticamente, se observan diferencias significativas a nivel de abundancia media en los helmintos anteriormente mencionados: *T. parva* larvae (Hc = 38,535; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *P. matovi* (Hc = 26,044; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *S. lobata* (Hc = 20,431; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *T. muris* (Hc = 85,262; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *E. bacillatus* (Hc = 52,809; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *A. annulosa* (Hc = 51,477; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *H. polygyrus* (Hc = 20,653; $p < 0,0001$; g.l. = 2) y *M. muris* (Hc = 16,380; $p < 0,0001$; g.l. = 2). Sólo en el caso de los oxiúridos no se observan diferencias importantes, y de hecho la mayor abundancia media en el caso de *S. stroma* aparece en los ejemplares juveniles.

El análisis de los diferentes tipos de ciclo biológico en función del grupo de edad (**Tabla 4.10.**) demuestra que en todos ellos existe una mayor prevalencia de helmintos de ciclo monoxeno frente a los heteroxenos, siendo estas diferencias estadísticamente significativas tanto en los juveniles ($\chi^2 = 79,399$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), los subadultos ($\chi^2 = 131,880$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) como los adultos ($\chi^2 = 16,423$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Cuando se compara el porcentaje de monoxenos entre los tres grupos también se observan importantes diferencias ($\chi^2 = 10,741$; $p < 0,0048$; g.l. = 2), detectándose en los adultos la prevalencia más elevada (80,00%) y en los juveniles la más baja (66,67%). En lo referente a los helmintos heteroxenos, su presencia disminuye en los roedores más jóvenes (16,00%), y de nuevo los adultos presentan la prevalencia más alta (66,93%). Estas diferencias también cuentan con significancia estadística ($\chi^2 = 120,483$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Al considerar la forma infestante para el ratón de campo, los FES son el grupo de helmintos más representativo en todos los grupos de edad, siendo los roedores adultos los más parasitados (81,60%) y los juveniles los de menor prevalencia

(66,67%), con diferencias estadísticamente significativas al comparar los tres grupos ($\chi^2= 13,902$; $p < 0,0001$; g.l. = 2). Los helmintos No-FES tienen una presencia mucho más discreta con respecto a los FES tanto en los juveniles ($\chi^2= 81,700$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), los subadultos ($\chi^2= 170,885$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y los adultos ($\chi^2= 40,470$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), si bien la edad se muestra de nuevo como un factor importante en la parasitación por estos helmintos, dado que los juveniles son los menos infestados (15,33%) y los adultos los que más (60,53%), observándose diferencias con significancia estadística al comparar los tres grupos ($\chi^2= 96,472$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

	Según el número de hospedadores			
	Monoxenos		Heteroxenos	
	n	%	n	%
Juveniles	100	66,67	24	16,00
Subadultos	426	77,03	239	43,22
Adultos	300	80,00	251	66,93

	Según la forma infestante para el ratón de campo			
	FES		No-FES	
	n	%	n	%
Juveniles	100	66,67	23	15,33
Subadultos	432	78,12	218	39,42
Adultos	306	81,6	227	60,53

Tabla 4.10. Estudio del tipo de ciclo biológico según el número de hospedadores y según la forma infestante para el ratón de campo, teniendo en cuenta la edad del hospedador en el total de la población de la Serra Calderona (150 juveniles; 553 subadultos; 375 adultos).

4.2.2. LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus* EN ÁREAS POSTINCENDIO

4.2.2.1. La comunidad helmintiana del total de la población

Los resultados cualitativos y cuantitativos de la comunidad helmintiana de los individuos de *A. sylvaticus* capturados en áreas postincendio se presentan en la **Tabla 4.11.**, los cuales se basan en el análisis helmintológico de 798 ejemplares. La prevalencia global de parasitación asciende a 87,97%, es decir, 698 hospedadores infestados por al menos un helminto parásito. De los tres grandes grupos identificados, los trematodos digénidos fueron los más escasos, hallándose un total de 114 individuos en 26 hospedadores, lo que supone una prevalencia del 3,29%. Los cestodos, más abundantes, suman un total 1.422 individuos en 257 ratones parasitados (32,21%), mientras que los nematodos son, con gran diferencia, los más representativos, con un total de 69.938 helmintos en 666 (83,45%) hospedadores parasitados. Al igual que ocurría en el estudio del ecosistema en su conjunto, los nematodos presentan también el mayor número de especies identificadas: nueve nematodos frente a ocho cestodos y solamente un trematodo. Así pues, la comunidad helmintiana del ratón de campo de áreas postincendio está constituida por un total de dieciocho helmintos parásitos, de los cuales ocho pueden ser consideradas claras especies componentes por presentar una prevalencia de parasitación superior el 10%. Por un lado, el cestodo *S. lobata*, y por otro, los nematodos *T. muris*, *E. bacillatus*, *A. annulosa*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S frederici* y *M. muris*. Todas estas especies poseen, en base a su índice de Lefkovitch, una distribución binomial negativa, ya que los valores se encuentran muy próximos a 1.

Caracterización de la comunidad helmintiana

Especie helmintiana	n	%	Rango	Im	Am	L
TREMATODA	26	3,26				
<i>Brachylaima</i> spp.	26	3,26	1-20	4,38	0,14	
CESTODA	257	32,21				
<i>Taenia parva</i> larvae	47	5,89	1-6	1,36	0,08	0,35
<i>T. martis</i> larvae	26	3,26	1-3	1,27	0,04	
<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	8	1,00	1-136	22,25	0,22	
<i>Gallegoides arfaai</i>	57	7,14	1-4	1,61	0,12	
<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	55	6,89	1-33	3,87	0,27	0,91
<i>Skrjabinaotaenia lobata</i>	94	11,78	1-83	6,22	0,73	0,95
Catenotaeniidae Gen. spp.	42	5,26	1-82	6,02	0,32	
<i>Hymenolepis straminea</i>	2	0,25	1-3	2,00	0,01	
NEMATODA	666	83,46				
<i>Trichuris muris</i>	178	22,31	1-194	3,75	0,84	0,98
<i>Eucoleus bacillatus</i>	130	16,29	1-171	6,55	1,07	0,97
<i>Aonchotheca annulosa</i>	194	24,31	1-291	14,35	3,49	0,99
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	114	14,29	1-113	6,85	0,98	0,97
<i>Syphacia stroma</i>	409	51,25	1-1937	98,30	50,77	1,00
<i>S. frederici</i>	174	21,80	1-2646	129,03	29,93	1,00
<i>Aspiculuris tetraptera</i>	17	2,13	1-81	11,71	0,25	
<i>Mastophorus muris</i>	89	11,15	1-35	2,93	0,33	0,87
Nematoda Gen. spp. larvae	1	0,13	1	1,00	< 0,01	

Tabla 4.11. Composición y caracterización de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* (n = 798) capturados en áreas quemadas. n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch. En sombreado gris se destacan los helmintos considerados componentes de la comunidad.

En lo que se refiere a los cestodos *T. parva* larvae y *P. matovi*, y aunque serán también estudiados como especies componentes, su presencia se aleja del umbral considerado, y sólo en el caso del catenoténido el valor del índice de Lefkovitch se encuentra muy próximo al valor máximo de agregación.

De acuerdo a su índice de abundancia (**Tabla 4.12.**), las especies dominantes son, en este caso, los capilarinos *E. bacillatus* y *A. annulosa*, junto con los oxiúridos *S. stroma* y *S. frederici*. El resto de la estructura de la comunidad se muestra en la **Figura 4.45.**

Helminto	Índice de abundancia
<i>Brachylaima</i> spp.	0,14
<i>Taenia parva</i> larvae	0,00
<i>T. martis</i> larvae	0,00
<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	0,00
<i>Gallegoides arfaai</i>	0,12
<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	0,27
<i>Skrjabinotaenia lobata</i>	0,73
Catenotaeniidae Gen. spp.	0,32
<i>Hymenolepis straminea</i>	0,01
<i>Trichuris muris</i>	0,84
<i>Eucoleus bacillatus</i>	1,07
<i>Aonchotheca annulosa</i>	3,49
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	0,98
<i>Syphacia stroma</i>	50,77
<i>S. frederici</i>	29,93
<i>Aspiculuris tetraptera</i>	0,25
<i>Mastophorus muris</i>	0,33
Nematoda Gen. spp. larvae	0,00

Tabla 4.12. Valores del índice de abundancia calculados para las especies de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* de las áreas quemadas.

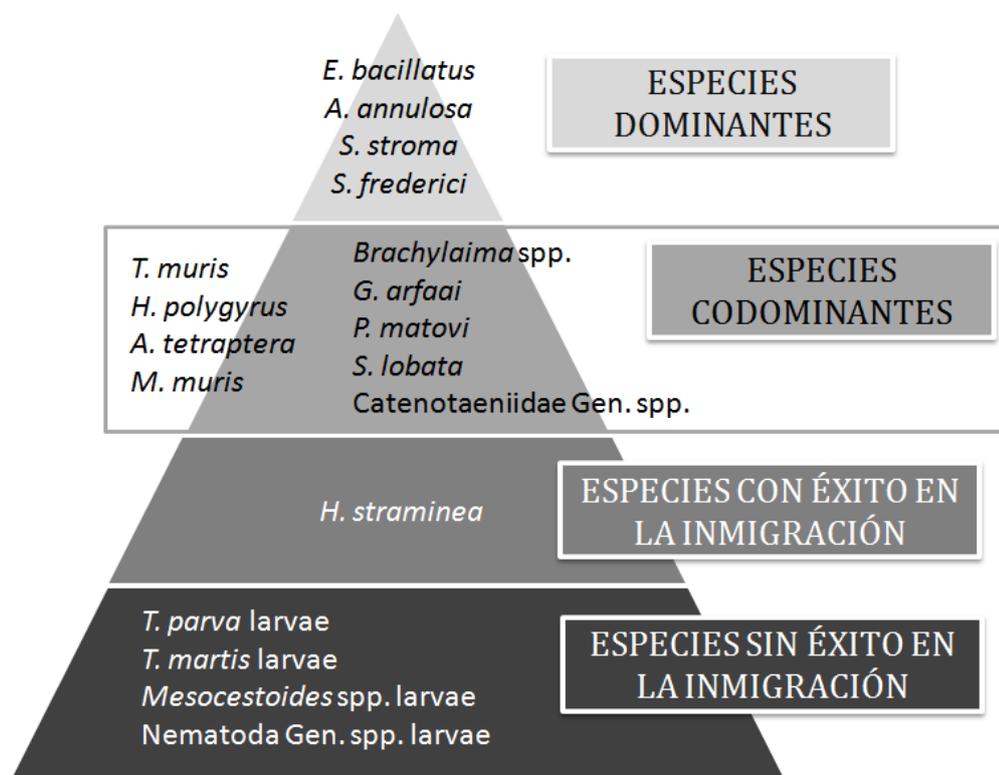


Figura 4.45. Clasificación de los helmintos de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* de áreas quemadas, según su índice de abundancia.

De todas las especies identificadas, los oxiúridos son de nuevo los más prevalentes y abundantes: *S. stroma* presenta el mayor valor de prevalencia (51,25%) y abundancia media (50,77 helmintos/hospedador), siendo *S. frederici* el helminto con mayor intensidad media (129,03 helmintos/hospedador infestado) y rango de parasitación (hasta 2.646 individuos en un hospedador).

En relación al número de infrapoblaciones parásitas que componen la helmintofauna de cada individuo, como refleja la **Figura 4.46.**, se han encontrado infracomunidades de hasta nueve especies, predominando las compuestas por una o dos especies helmintianas diferentes, y siendo las infracomunidades de ocho o nueve especies las más infrecuentes.

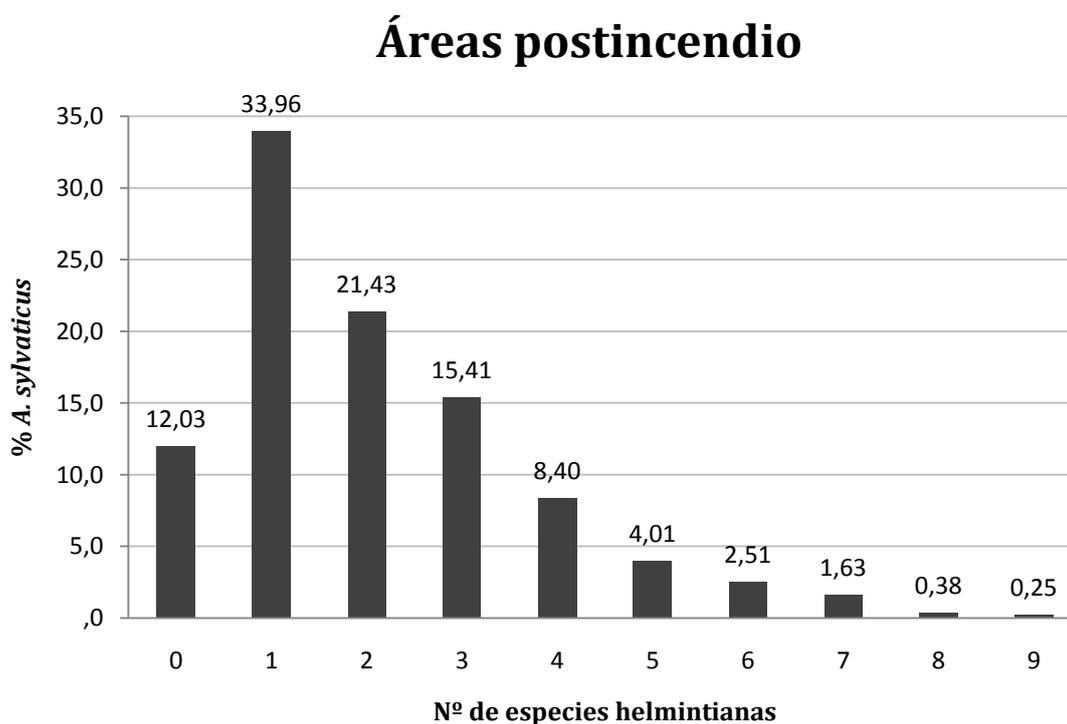


Figura 4.46. Frecuencia de distribución del número de especies helmintianas de *Apodemus sylvaticus* procedentes de áreas postincendio de la Serra Calderona (n = 798 hospedadores). Los valores se expresan en porcentaje (%).

El estudio de la naturaleza bioecológica de la comunidad helmintiana del ratón de campo de las áreas perturbadas muestra que existe una mayor prevalencia de helmintos de ciclo directo (80,20%) que de especies de ciclo indirecto (50,13%), con diferencias estadísticamente significativas entre ellos ($\chi^2 = 158,982$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). En los nematodos de ciclo monoxeno, existe una clara dominancia de ageohelmintos (66,67%), siendo superior, con diferencias estadísticamente significativas, que los pseudogeohelmintos (32,83%; $\chi^2 = 182,711$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y los geohelmintos (14,29%; $\chi^2 = 454,391$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Asimismo, las diferencias entre los pseudogeohelmintos y los geohelmintos también resultan significativas ($\chi^2 = 76,209$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). En cuanto a las formas de transmisión, existe una mayor presencia de helmintos con formas de vida libre infestantes para el ratón de campo, estando presentes en un 80,95% del total de hospedadores. Por otro lado, los helmintos cuya forma de transmisión se encuentra en un hospedador intermediario, aparecen en un 46,74% de los roedores. Las diferencias entre estos porcentajes son estadísticamente significativas ($\chi^2 = 208,518$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

Finalmente, en la **Tabla 4.13.** se exponen los resultados obtenidos de los diferentes índices de diversidad/uniformidad y otros descriptores de la comunidad helmintiana procedente de las áreas quemadas.

Área Postincendio	
Prevalencia global (%)	87,97
Abundancia media	87,39
Nº especies helmintianas halladas	18
Índice de Simpson	0,56
Índice de Shannon	1,12
Índice de Berger Parker	0,42
Uniformidad de Shanon	0,39
Índice de Brillouin	0,24

Tabla 4.13. Resultados de los índices de diversidad/uniformidad aplicados y otros descriptores de la helmintofauna de *Apodemus sylvaticus* en áreas quemadas (n = 798).

4.2.2.2. La comunidad helmintiana según el sexo del hospedador

En la **Tabla 4.14.** se presentan las infracomunidades helmintianas determinadas por el sexo en las áreas postincendio. A nivel global, no se observan apenas diferencias en la prevalencia de parasitación, siendo ligeramente superior en las hembras (88,10%) que en los machos (87,88%). El resto de descriptores también resultaron superiores en las hembras, tanto en el rango, la intensidad media y la abundancia media de parasitación, pero de forma muy discreta con respecto a los machos, y de hecho no existen evidencias estadísticas en cuanto a estas diferencias.

Al analizar las especies helmintianas definidas como componentes de la comunidad en el área postincendio, la mayoría pueden ser consideradas como tal ya sea en machos como en hembras, observándose prevalencias que no alcanzan el 10% en el caso de, para ambos sexos, *T. parva* larvae y *P. matovi*, y sólo para las hembras en el caso de *S. lobata*. No obstante, todas ellas serán estudiadas como componentes de la comunidad helmintiana. Las prevalencias y abundancias medias de la mayoría de estos helmintos son muy similares al comparar los dos sexos, si bien existen diferencias importantes a tener en cuenta en algunas especies particulares. Así, las especies *E. bacillatus* y *A. annulosa* se muestran superiores en las hembras, tanto a nivel de prevalencia (*E. bacillatus*: $\chi^2 = 8,782$; $p = 0,003$; g.l. = 1; *A. annulosa*: $\chi^2 = 10,424$; $p = 0,001$; g.l. = 1) como de abundancia media (*E. bacillatus*: $U = 3,031$; $p = 0,002$; g.l. = 1; *A. annulosa*: $U = 3,031$; $p = 0,001$; g.l. = 1).

Área postincendio	Sexo	n	%	Rango	Im	Am	
Resultados globales	♂♂	406	87,88	1-1634	94,19	82,78	
	♀♀	296	88,10	1-2771	106,40	93,73	
Especie helmintiana	Sexo	n	%	Rango	Im	Am	L
<i>T. parva</i> larvae	♂♂	26	5,63	1-6	5,42	0,08	0,43
	♀♀	21	6,25	1-3	1,29	0,08	0,23
<i>P. matovi</i>	♂♂	37	8,01	1-33	4,51	0,36	0,92
	♀♀	18	5,36	1-10	2,56	0,14	0,77
<i>S. lobata</i>	♂♂	61	13,20	1-83	6,92	0,91	0,95
	♀♀	33	9,82	1-40	4,94	0,49	0,91
<i>T. muris</i>	♂♂	97	21,00	1-16	2,70	0,57	0,74
	♀♀	81	24,11	1-194	5,00	1,21	0,99
<i>E. bacillatus</i>	♂♂	60	12,99	1-171	7,65	0,99	0,98
	♀♀	70	20,83	1-54	5,61	1,17	0,92
<i>A. annulosa</i>	♂♂	93	20,13	1-291	11,99	2,41	0,99
	♀♀	101	30,06	1-256	16,51	4,96	0,99
<i>H. polygyrus</i>	♂♂	62	13,42	1-33	4,60	0,62	0,92
	♀♀	52	15,48	1-113	9,54	1,48	0,98
<i>S. stroma</i>	♂♂	247	53,46	1-1278	94,68	50,62	1,00
	♀♀	162	48,21	1-1937	103,81	50,96	1,00
<i>S. frederici</i>	♂♂	99	21,43	1-1202	115,49	24,75	1,00
	♀♀	75	22,32	1-2646	146,91	37,05	1,00
<i>M. muris</i>	♂♂	52	11,26	1-35	2,67	0,30	0,89
	♀♀	37	11,01	1-18	3,30	0,36	0,84

Tabla 4.14. Caracterización y composición de las infracomunidades helmintianas del total de *Apodemus sylvaticus* capturados en áreas quemadas determinadas por el sexo del hospedador (462♂♂; 336♀♀), a nivel global y a nivel de las especies componentes identificadas en áreas quemadas. ♂♂ = machos; ♀♀ = hembras; n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch.

En cuanto a la naturaleza bioecológica del conjunto de parásitos, se observa que, tanto en machos como en hembras, existe una clara dominancia por parte de helmintos de ciclo monoxeno, con una prevalencia prácticamente idéntica en ambos sexos y redondeada al 80%. Los helmintos heteroxenos presentan una prevalencia mucho menor, aproximada en los dos sexos al 50% y con diferencias estadísticamente significativas con respecto a los monoxenos ($\chi^2= 93,160$; $p < 0,0001$; g.l. = 1 en los machos; $\chi^2= 65,831$; $p < 0,0001$; g.l. = 1 en las hembras). En el caso de los helmintos FES y No-FES se observa una situación similar: el grupo FES presenta una prevalencia de infestación que supera el 80% en ambos sexos, muy superior al porcentaje detectado de No-FES, redondeado al 47%. Las diferencias entre estos tipos de helmintos son estadísticamente significativas tanto en machos ($\chi^2= 115,134$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) como en hembras ($\chi^2= 87,215$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Las diferencias entre los porcentajes considerando el sexo del hospedador son mínimas, no detectándose evidencia estadística al respecto. En la **Tabla 4.15.** se presentan en detalle estos porcentajes.

	Según el número de hospedadores			
	Monoxenos		Heteroxenos	
	n	%	n	%
♂♂	370	80,09	230	49,78
♀♀	270	80,36	170	50,60

	Según la forma infestante para el ratón de campo			
	FES		No-FES	
	n	%	n	%
♂♂	372	80,52	215	46,54
♀♀	274	81,55	158	47,02

Tabla 4.15. Estudio del tipo de ciclo biológico según el número de hospedadores y según la forma infestante para el ratón de campo, teniendo en cuenta el sexo de los hospedadores capturados en áreas quemadas (462♂♂; 336♀♀).

4.2.2.3. La comunidad helmintiana según la edad del hospedador

En términos generales, con la edad del roedor se incrementa la prevalencia de parasitación y la abundancia media, ya que en los adultos estos valores alcanzan los valores más elevados (92,86%; 107,16 helmintos/hospedador). Los juveniles presentan la menor prevalencia global (74,75%), incrementándose progresivamente en los subadultos (87,83%). Así, existen diferencias estadísticamente significativas no sólo al comparar los tres grupos en conjunto ($\chi^2 = 22,683$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), sino también cuando se produce el cambio de juveniles a subadultos ($\chi^2 = 10,945$; $p = 0,0009$; g.l. = 1) y de subadultos a adultos ($\chi^2 = 4,651$; $p = 0,0310$; g.l. = 1). En lo referente a la abundancia media, el menor valor no se halla en este caso en los individuos más jóvenes (94,17 helmintos/hospedador), sino en los subadultos (72,58 helmintos/hospedador). En cualquier caso, los adultos presentan la mayor abundancia media (107,16 helmintos/hospedador), y con diferencias estadísticamente significativas con respecto a los demás grupos ($H_c = 19,979$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Al analizar la comunidad helmintiana de cada grupo de edad, tal como refleja la **Tabla 4.16.**, también se han encontrado importantes diferencias a medida que aumenta la edad del hospedador, y de hecho algunas de las especies componentes de la comunidad se encuentran ausentes en el grupo de los juveniles y los subadultos. En los roedores juveniles sólo las dos especies del género *Syphacia* pueden ser consideradas componentes, alcanzando elevadas prevalencias de parasitación. En el caso de los subadultos este número se incrementa de forma relevante, registrando hasta siete especies de helmintos componentes. Finalmente, los adultos presentan una comunidad constituida por las diez especies consideradas componentes al analizar la población en su conjunto.

En relación con los resultados expuestos, se observan importantes diferencias a nivel de prevalencia de estas especies al comparar las tres clases de edad. Exceptuando únicamente a las dos especies de oxiúridos, se identifican diferencias estadísticamente significativas en las restantes especies de la comunidad helmintiana: *T. parva* larvae ($\chi^2= 16,118$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *P. matovi* ($\chi^2= 16,076$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *S. lobata* ($\chi^2= 15,971$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *T. muris* ($\chi^2= 74,376$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *E. bacillatus* ($\chi^2= 32,273$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *A. annulosa* ($\chi^2= 35,605$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *H. polygyrus* ($\chi^2= 15,971$; $p = 0,026$; g.l. = 2) y *M. muris* ($\chi^2= 22,351$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Con respecto a la abundancia media de parasitación de cada una de estas especies, en general los adultos presentan la carga más elevada, excepto en los casos de *H. polygyrus* (1,15 helmintos/hospedador) y *S. stroma* (72,81 helmintos/hospedador), en las que subadultos y juveniles, respectivamente, ostentan el mayor valor. En cualquier caso, al comparar los tres grupos de edad en conjunto, existen diferencias con significancia estadística en las mismas especies mencionadas al analizar la prevalencia: *T. parva* larvae (Hc = 16,317; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *P. matovi* (Hc= 16,699; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *S. lobata* (Hc = 17,554; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *T. muris* (Hc = 82,792; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *E. bacillatus* (Hc = 34,643; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *A. annulosa* (Hc = 36,956; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *H. polygyrus* (Hc = 7,327; $p = 0,026$; g.l. = 2) y *M. muris* (Hc = 21,954; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

	Edad	n	%	Rango	Im	Am	L
Resultados globales	J	74	74,75	1-1280	125,99	94,17	
	S	368	87,83	1-2771	82,63	72,58	
	A	260	92,86	1-1959	115,40	107,16	
Especie helmintiana	Edad	n	%	Rango	Im	Am	L
<i>T. parva</i> larvae	J	-	-	-	-	-	-
	S	19	4,53	1-2	1,16	0,05	0,13
	A	28	10,00	1-6	1,50	0,15	0,42
<i>P. matovi</i>	J	1	1,01	1	1,00	0,01	0,00
	S	22	5,25	1-7	1,91	0,10	0,61
	A	32	11,43	1-33	5,31	0,61	0,92
<i>S. lobata</i>	J	3	3,03	1-2	1,33	0,04	0,24
	S	43	10,26	1-21	3,30	0,34	0,84
	A	48	17,40	1-83	9,15	1,57	0,96
<i>T. muris</i>	J	1	1,01	1	1,00	0,01	0,00
	S	70	16,71	1-11	1,74	0,29	0,59
	A	107	38,21	1-194	5,08	1,94	0,98
<i>E. bacillatus</i>	J	3	3,03	1-7	3,33	0,10	0,77
	S	56	13,37	1-21	3,68	0,49	0,85
	A	71	25,36	1-171	25,36	2,27	0,98
<i>A. annulosa</i>	J	8	8,08	1-15	2,88	0,23	0,87
	S	87	20,76	1-118	10,16	2,11	0,98
	A	99	35,36	1-291	18,95	6,70	0,99
<i>H. polygyrus</i>	J	7	7,07	1-5	2,57	0,18	0,63
	S	57	13,60	1-113	8,42	1,15	0,98
	A	50	17,86	1-75	5,66	1,01	0,95
<i>S. stroma</i>	J	49	49,49	1-1278	147,10	72,81	1,00
	S	222	52,98	1-1375	75,82	40,90	1,00
	A	138	49,29	1-1937	117,14	57,74	1,00
<i>S. frederici</i>	J	23	23,23	1-377	88,83	20,64	1,00
	S	83	19,81	1-2646	136,06	26,95	1,00
	A	68	24,29	1-1002	134,06	37,67	1,00
<i>M. muris</i>	J	5	5,05	1-5	2,40	0,12	0,62
	S	33	7,88	1-18	2,76	0,22	0,80
	A	51	18,21	1-35	3,10	0,56	0,89

Tabla 4.16. Caracterización y composición de las infracomunidades helmintianas del total de *Apodemus sylvaticus* capturados en áreas quemadas determinadas por la edad del hospedador (99 juveniles; 419 subadultos; 280 adultos), a nivel global y a nivel de las especies componentes identificadas en la Serra Calderona. J = juveniles; S = subadultos; A = adultos; n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch.

Respecto a los tipos de ciclo biológico característicos de cada clase de edad (**Tabla 4.17.**), se ha observado un claro dominio de ciclos monoxenos, siendo superior el porcentaje de este tipo de helmintos con respecto a los heteroxenos, ya sea en los juveniles ($\chi^2= 57,332$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), subadultos ($\chi^2= 121,100$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y adultos ($\chi^2= 10,629$; $p = 0,0011$; g.l. = 1). Tanto en los helmintos de ciclo directo como indirecto, los adultos son los más parasitados, si bien la significancia estadística sólo se observa al comparar la prevalencia de helmintos de ciclo heteroxeno ($\chi^2= 90,621$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), mientras que entre los helmintos monoxenos estos porcentajes son mucho más similares, variando pero no de forma significativa con la edad.

Finalmente, considerando el tipo de ciclo en función de la forma infestante para el ratón de campo, los helmintos FES se presentan como los más prevalentes, con prevalencias elevadas en todos los grupos y muy superiores con respecto a los No-FES, siendo estas diferencias estadísticamente significativas en juveniles ($\chi^2= 57,332$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), subadultos ($\chi^2= 145,759$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y adultos ($\chi^2= 23,162$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Asimismo, se produce un incremento considerable de estos porcentajes en consonancia con la edad del hospedador, siendo los adultos los de mayor prevalencia tanto para los FES ($\chi^2= 6,359$; $p < 0,0416$; g.l. = 2) como para los No-FES ($\chi^2= 74,939$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

	Según el número de hospedadores			
	Monoxenos		Heteroxenos	
	n	%	n	%
Juveniles	71	71,72	18	18,18
Subadultos	340	81,15	186	44,39
Adultos	229	81,79	196	70,00

	Según la forma infestante para el ratón de campo			
	FES		No-FES	
	n	%	n	%
Juveniles	71	71,72	18	18,18
Subadultos	343	81,86	173	41,29
Adultos	232	82,86	182	65,00

Tabla 4.17. Estudio del tipo de ciclo biológico según el número de hospedadores y según la forma infestante para el ratón de campo, teniendo en cuenta la edad del hospedador en áreas quemadas (99 juveniles; 419 subadultos; 280 adultos).

4.2.3. LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus* EN EL ÁREA TESTIMONIO

4.2.3.1. La comunidad helmintiana del total de la población

Los resultados de la caracterización de la comunidad helmintiana de la población del ratón de campo del área testimonio, cuyo análisis se ha llevado a cabo sobre los 280 hospedadores capturados en esta área, se presentan en la **Tabla 4.18**. La prevalencia global de parasitación es, en este caso, del 78,93%, habiéndose hallado infestados por al menos una especie de helminto un total de 221 roedores. Se han recogido un total de 11.112 helmintos parásitos, siendo los nematodos el grupo más representativo: 10.872 de estos individuos eran nematodos, encontrándose parasitados por este tipo de helmintos un 72,50% de los hospedadores. El siguiente grupo más predominante es el de los cestodos, hallándose parasitados un 25,00% de los hospedadores y sumando un total de 239 individuos. Finalmente, los trematodos no presentaron una posición representativa

Caracterización de la comunidad helmintiana

en la comunidad helmintiana, encontrándose un único individuo de este grupo en un hospedador, lo que supone un porcentaje del 0,36%. En lo referente al número de especies halladas, los nematodos fueron de nuevo los más representativos, sumando un total de nueve frente a las siete especies detectadas del grupo de los cestodos.

Especie helmintiana	n	%	Rango	Im	Am	L
TREMATODA	1	0,36				
<i>Brachylaima</i> spp.	1	0,36	1	1,00	< 0,01	
CESTODA	70	25,00				
<i>Taenia parva</i> larvae	23	8,21	1-6	1,83	0,15	0,56
<i>T. martis</i> larvae	12	4,29	1-3	1,25	0,05	
<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	2	0,71	1-52	26,50	0,19	
<i>Gallegoides arfaai</i>	1	0,36	1	1,00	< 0,01	
<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	24	8,57	1-15	2,54	0,22	0,81
<i>Skrjabinotaenia lobata</i>	13	4,64	1-16	3,46	0,16	0,85
Catenotaeniidae Gen. spp.	11	3,93	1-5	2,00	0,08	
NEMATODA	203	72,50				
<i>Trichuris muris</i>	21	7,50	1-16	1,86	0,14	0,83
<i>Eucoleus bacillatus</i>	21	7,50	1-14	3,67	0,28	0,81
<i>Aonchotheca annulosa</i>	29	10,36	1-27	5,55	0,58	0,91
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	111	39,64	1-79	8,15	3,23	0,95
<i>Syphacia stroma</i>	50	17,86	1-212	34,16	6,10	0,99
<i>S. frederici</i>	79	28,21	1-2846	97,78	27,59	1,00
<i>Aspicularis tetraptera</i>	7	2,50	1-152	23,86	0,60	
<i>Mastophorus muris</i>	44	15,71	1-14	2,02	0,32	0,70
Nematoda Gen. spp. larvae	1	0,36	1	1,00	< 0,01	

Tabla 4.18. Composición y caracterización de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* (n = 280) capturados en el área testimonio. n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch. En sombreado gris se destacan las especies consideradas como componentes de la comunidad.

Del total de diecisiete especies de helmintos halladas, sólo cinco pueden ser consideradas claras especies componentes de la comunidad helmintiana, ya que sólo éstas presentan una prevalencia superior al 10%. Se trata de cinco especies de

nematodos, en concreto *A. annulosa*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S. frederici* y *M. muris*. En el caso de los catenoténidos, se observa un descenso importante en la prevalencia de *S. lobata*, al contrario de lo ocurrido con *P. matovi*, cuyo porcentaje se encuentra muy cercano al límite. Destaca, asimismo, la elevada prevalencia de *T. parva* larvae, que prácticamente puede ser considerada una clara especie componente de la comunidad helmintiana. No obstante, se estudia el comportamiento de los diez helmintos clasificados como componentes en los apartados anteriores. En lo referente a su distribución de frecuencias, todas estas especies se ajustan a una distribución binomial negativa, en base al valor del índice de Lefkovith, en la mayoría de los casos muy cercano a 1. Según su índice de abundancia (**Tabla 4.19.**), los helmintos dominantes de la comunidad helmintiana son *H. polygyrus* y las dos especies del género *Syphacia*. La restante estructura de la comunidad se ilustra en la **Figura 4.46.**

Helminto	Índice de abundancia
<i>Brachylaima</i> spp.	< 0,01
<i>Taenia parva</i> larvae	0,00
<i>T. martis</i> larvae	0,00
<i>Mesocestoides</i> spp. larvae	0,00
<i>Gallegoides arfaai</i>	< 0,01
<i>Pseudocatenotaenia matovi</i>	0,22
<i>Skrjabinotaenia lobata</i>	0,16
Catenotaeniidae Gen. spp.	0,08
<i>Trichuris muris</i>	0,14
<i>Eucoleus bacillatus</i>	0,28
<i>Aonchotheca annulosa</i>	0,58
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	3,23
<i>Syphacia stroma</i>	6,10
<i>S. frederici</i>	27,59
<i>Aspicularis tetraptera</i>	0,60
<i>Mastophorus muris</i>	0,32
Nematoda Gen. spp. larvae	0,00

Tabla 4.19. Valores del índice de abundancia calculados para las especies de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* del área testimonio.

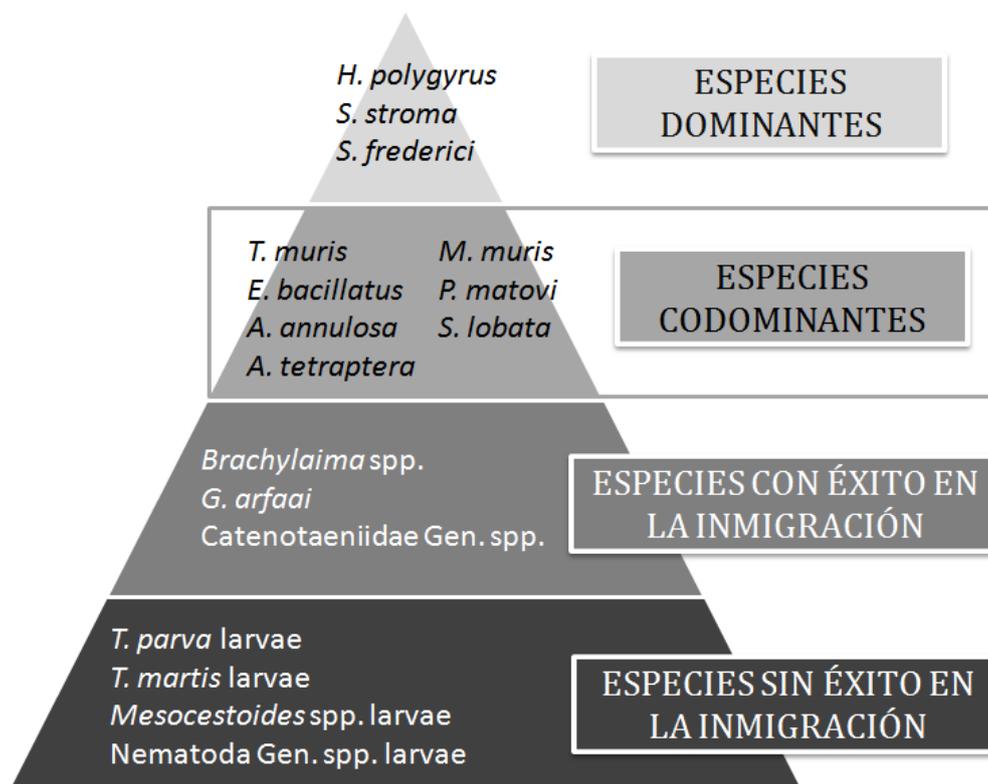


Figura 4.46. Clasificación de los helmintos de la comunidad helmintiana de la población de *Apodemus sylvaticus* del área testimonio, según su índice de abundancia.

Al observar el conjunto de helmintos detectados, el nematodo *H. polygyrus* es en este caso la especie más prevalente, encontrándose parasitados un 39,64% de los hospedadores. El más abundante es, no obstante, el oxiúrido *S. frederici*, tanto a nivel de abundancia (27,59 helmintos/hospedador) como intensidad media (97,78 helmintos/hospedador infestado). Esta especie también presenta el mayor rango de parasitación, habiéndose hallado hasta 2.846 individuos en un único hospedador.

Al estudiar el número de especies que componen la infracomunidad de cada roedor, el número máximo de especies parasitando simultáneamente un hospedador es de ocho, si bien la mayoría de las infracomunidades se encontraban compuestas por una o dos infrapoblaciones helmintianas, tal y como se observa en la **Figura 4.47**.

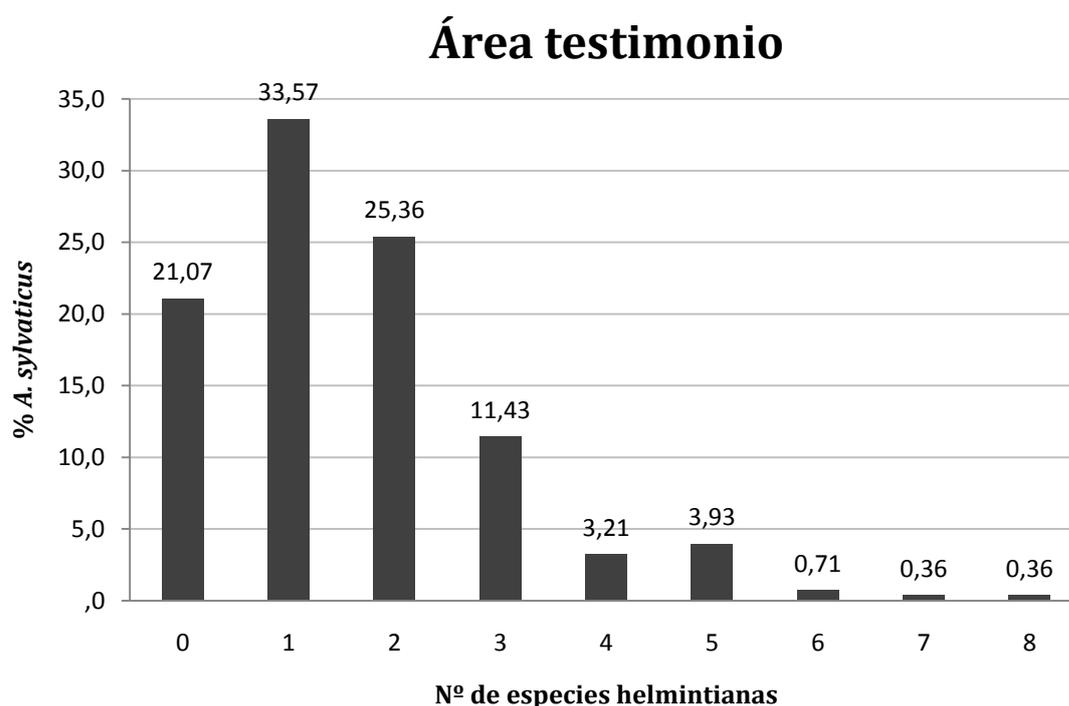


Figura 4.47. Frecuencia de distribución del número de especies helmintianas de *Apodemus sylvaticus* procedentes del área testimonio (n = 280 hospedadores). Los valores se expresan en porcentaje (%).

En cuanto a la naturaleza bioecológica de los helmintos de la comunidad, las especies de ciclo directo son las más prevalentes, observándose en el 66,43% de los hospedadores, frente a un porcentaje del 40,71% correspondiente al de especies heteroxenas. Estos porcentajes presentan diferencias con significancia estadística ($\chi^2 = 37,218$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). El número de especies de ciclo directo es, sin embargo, menor que el de especies heteroxenas, siendo seis las especies de ciclo monoxeno en contraste a las once (siete cestodos, tres nematodos y un trematodo) de ciclo di o triheteroxeno.

Con respecto a los nematodos monoxenos, los ageohelminthos continúan siendo el grupo dominante (41,07%), pero muy seguidos, no obstante, por el grupo de los geohelminthos, hallados en un 39,64% de la población hospedadora. De hecho, las diferencias entre estos grupos carecen de significancia estadística. Por otro lado,

los pseudogeoelminthos presentan una prevalencia mucho menor (14,29%), observándose diferencias estadísticamente significativas cuando son comparados con los ageoelminthos ($\chi^2= 50,179$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y los geoelminthos ($\chi^2= 45,709$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

En lo referente a las formas infestantes para el ratón de campo, el grupo de los helmintos FES es el más prevalente, observándose en el 68,57% de la población, mientras que los No-FES se encuentran parasitando el 32,99% de los roedores. Estas diferencias son estadísticamente significativas ($\chi^2= 67,249$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

Para finalizar con el análisis de la población hospedadora en su conjunto del área testimonio, en la **Tabla 4.20**. se presentan los resultados de los diversos índices de diversidad/uniformidad de la helmintofauna característica de esta área de estudio, junto con otros descriptores de la comunidad.

	Área Testimonio
Prevalencia global (%)	78,93
Abundancia media	39,69
Nº especies helmintianas halladas	17
Índice de Simpson	0,49
Índice de Shannon	1,08
Índice de Berger Parker	0,30
Uniformidad de Shanon	0,38
Índice de Brillouin	0,19

Tabla 4.20. Resultados de los índices de diversidad/uniformidad y otros descriptores de la helmintofauna de *Apodemus sylvaticus* en el área testimonio (n = 280).

4.2.3.2. La comunidad helmintiana según el sexo del hospedador

Desde un punto de vista general, la prevalencia global de parasitación apenas presenta diferencias en función del sexo del hospedador, observándose alrededor del 78% en ambos sexos. Cabe mencionar que tanto a nivel de abundancia media, intensidad media y rango de parasitación los ejemplares machos presentan unos valores considerablemente superiores, si bien estas diferencias no se muestran estadísticamente significativas. Estos resultados aparecen detallados en la **Tabla 4.21**.

En lo referente a las especies componentes de la comunidad, se observan algunas diferencias al tener en cuenta el sexo del roedor. Del total de diez helmintos considerados como componentes en el conjunto de la población de *A. sylvaticus* en la Serra Calderona, sólo los nematodos *E. bacillatus*, *A. annulosa*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S. frederici* y *M. muris*, así como los cestodos *T. parva* larvae y *P. matovi*, pueden ser consideradas componentes por superar o prácticamente alcanzar una prevalencia del 10%. En las hembras, sin embargo, este número es notablemente más reducido, pudiéndose considerar solamente a *A. annulosa*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S. frederici* y *M. muris* como especies componentes. Sin embargo, al analizar con detalle la prevalencia de estos parásitos detectadas en uno y otro sexo, no es posible evidenciar diferencias estadísticamente significativas en ningún caso. En lo que respecta a la abundancia media de cada helminto, la situación es prácticamente la misma: existen algunas pequeñas diferencias según la especie y el sexo, pero nunca con significancia estadística.

Caracterización de la comunidad helmintiana

Área testimonio	Sexo	N	%	Rango	Im	Am	
Resultados globales	♂♂	122	79,74	1-3038	68,34	54,49	
	♀♀	99	77,95	1-231	28,03	25,85	
Especie helmintiana	Sexo	N	%	Rango	Im	Am	L
<i>T. parva</i> larvae	♂♂	14	9,15	1-5	1,71	0,16	0,49
	♀♀	9	7,09	1-6	2,00	0,14	0,63
<i>P. matovi</i>	♂♂	14	9,15	1-15	3,36	0,31	0,84
	♀♀	10	7,87	1-3	1,40	0,11	0,30
<i>S. lobata</i>	♂♂	5	3,27	1-8	3,00	0,10	0,76
	♀♀	8	6,30	1-16	3,75	0,24	0,87
<i>T. muris</i>	♂♂	11	7,19	1-16	2,55	0,18	0,87
	♀♀	10	7,87	1-2	1,10	0,09	0,06
<i>E. bacillatus</i>	♂♂	14	9,15	1-14	3,93	0,36	0,81
	♀♀	7	5,51	1-9	3,14	0,17	0,80
<i>A. annulosa</i>	♂♂	17	11,11	1-18	3,18	0,35	0,84
	♀♀	12	9,45	1-27	8,92	0,84	0,93
<i>H. polygyrus</i>	♂♂	61	39,87	1-79	8,98	3,58	0,96
	♀♀	50	39,37	1-44	7,14	2,81	0,93
<i>S. stroma</i>	♂♂	23	15,03	1-173	37,48	5,63	0,99
	♀♀	27	21,26	1-212	31,33	6,66	0,99
<i>S. frederici</i>	♂♂	46	30,07	1-2846	139,54	41,95	1,00
	♀♀	33	25,98	1-193	39,58	10,28	0,99
<i>M. muris</i>	♂♂	20	13,07	1-14	2,70	0,35	0,78
	♀♀	24	18,90	1-4	1,46	0,28	0,29

Tabla 4.21. Caracterización y composición de las infracomunidades helmintianas del total de *Apodemus sylvaticus* capturados en el área testimonio determinadas por el sexo del hospedador (153♂♂; 127♀♀), a nivel global y a nivel de las especies componentes identificadas en la Serra Calderona. ♂♂ = machos; ♀♀ = hembras; n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch.

El análisis de la naturaleza bioecológica de los helmintos (**Tabla 4.22.**) muestra que existe una presencia mucho mayor de parásitos monoxenos con respecto a los heteroxenos, con diferencias estadísticamente significativas en machos ($\chi^2= 25,491$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y hembras ($\chi^2= 13,384$; $p = 0,0004$; g.l. = 1). No obstante, el sexo no parece ser determinante en la adquisición de uno u otro tipo de helmintos, ya que no se han detectado diferencias significativas al distinguir las infrapoblaciones de machos y hembras. Considerando la forma infestante para el hospedador, los helmintos FES se muestran como el grupo predominante, superando considerablemente, con diferencias estadísticamente significativas, al grupo de los No-FES en los machos ($\chi^2= 39,603$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y en las hembras ($\chi^2= 27,781$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Las diferencias de estos porcentajes entre ambos sexos son prácticamente inexistentes.

	Según el número de hospedadores			
	Monoxenos		Heteroxenos	
	n	%	n	%
♂♂	105	68,63	61	39,87
♀♀	81	63,78	53	41,73

	Según la forma infestante para el ratón de campo			
	FES		No-FES	
	n	%	n	%
♂♂	107	69,93	52	33,99
♀♀	85	66,93	43	33,86

Tabla 4.22. Estudio del tipo de ciclo biológico según el número de hospedadores y según la forma infestante para el ratón de campo, teniendo en cuenta el sexo del hospedador en los hospedadores capturados en el área testimonio (153♂♂; 127♀♀).

4.2.3.3. La comunidad helmintiana según la edad del hospedador

Los resultados globales, ilustrados en la **Tabla 4.23.**, muestran que los adultos presentan los valores más elevados no sólo a nivel de prevalencia, sino también en lo que se refiere a abundancia media, intensidad media y rango de parasitación. Los juveniles se caracterizan por una prevalencia muy baja con respecto a las otras dos clases de edad, con diferencias significativas tanto al compararlos con los subadultos ($\chi^2 = 12,583$; $p = 0,0004$; g.l. = 1) como con los adultos ($\chi^2 = 15,795$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Entre estos dos grupos, por el contrario, la prevalencia no varía excesivamente, no observándose diferencias significativas. En la abundancia media, en cuyo caso los juveniles superan a los subadultos, los adultos repiten como el grupo de mayor valor, con significancia estadística cuando son comparados en su conjunto ($H_c = 16,253$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Al analizar las especies componentes de la comunidad helmintiana de la población en el conjunto de roedores del área testimonio, se observa que la presencia de algunas de ellas depende claramente de la edad del hospedador. Es el caso de los juveniles, en los cuales destaca tanto la ausencia de los tres cestodos y el capilarino *E. bacillatus* como la bajísima prevalencia de *T. muris* y *A. annulosa*, en los cuales sólo se encontró un ejemplar parasitado. Por tanto, la comunidad helmintiana de los juveniles sólo se ve representada por *H. polygyrus*, *M. muris* y las dos especies del género *Syphacia*. Esta comunidad helmintiana es compartida por los subadultos, en los cuales sorprende la baja prevalencia y consecuente no consideración como especies componentes de los cestodos y las tres especies de trichúridos. En la comunidad helmintiana de los adultos sí se observa un gran incremento de este número, con nueve helmintos como especies componentes. Debe resaltarse, sobre todo, la elevada prevalencia de *T. parva* larvae, que alcanza el 20,00%, mientras que el catenoténido *S. lobata* presenta una prevalencia inferior del 10%.

	Edad	n	%	Rango	Im	Am	
Resultados globales	J	29	56,86	1-209	48,76	27,73	
	S	110	82,09	1-372	26,20	21,51	
	A	82	86,32	1-3038	83,12	71,75	
Especie helmintiana	Edad	n	%	Rango	Im	Am	L
<i>T. parva</i> larvae	J	-	-	-	-	-	-
	S	4	2,99	1	1,00	0,03	< 0,00
	A	19	20,00	1-6	2,00	0,40	0,55
<i>P. matovi</i>	J	-	-	-	-	-	-
	S	10	7,46	1-3	1,50	0,11	0,37
	A	14	14,74	1-15	3,29	0,48	0,84
<i>S. lobata</i>	J	-	-	-	-	-	-
	S	7	5,22	1-16	5,00	0,26	0,87
	A	6	6,32	1-5	1,67	0,11	0,58
<i>T. muris</i>	J	1	1,96	1	1,00	0,02	0,00
	S	9	6,72	1	1,00	0,07	< 0,00
	A	11	11,58	1-16	2,64	0,31	0,86
<i>E. bacillatus</i>	J	-	-	-	-	-	-
	S	4	2,99	1-7	2,75	0,08	0,75
	A	17	17,89	1-14	3,88	0,69	0,80
<i>A. annulosa</i>	J	1	1,96	1	1,00	0,02	0,00
	S	9	6,72	1-27	7,33	0,49	0,93
	A	19	20,00	1-22	4,95	0,99	0,88
<i>H. polygyrus</i>	J	10	19,61	1-20	3,30	0,65	0,90
	S	49	36,57	1-44	5,43	1,99	0,90
	A	52	54,74	1-79	11,65	6,38	0,96
<i>S. stroma</i>	J	9	17,65	1-207	37,56	6,63	0,99
	S	26	19,40	1-152	24,50	4,75	0,98
	A	15	15,79	1-212	48,87	7,72	0,99
<i>S. frederici</i>	J	18	35,29	1-206	57,39	20,25	0,99
	S	33	24,63	1-361	53,39	13,15	0,99
	A	28	29,47	1-2846	176,07	51,89	1,00
<i>M. muris</i>	J	5	9,80	1-3	1,40	0,14	0,34
	S	24	17,91	1-14	2,04	0,37	0,76
	A	15	15,79	1-7	2,20	0,35	0,61

Tabla 4.23. Caracterización y composición de las infracomunidades helmintianas del total de *Apodemus sylvaticus* capturados en el área testimonio determinados por la edad del hospedador (51 juveniles; 134 subadultos; 95 adultos), a nivel global y a nivel de las especies componentes identificadas en la Serra Calderona. J = juveniles; S = subadultos; A = adultos; n = número de hospedadores parasitados; % = prevalencia de parasitación; Im = intensidad media; Am = abundancia media; L = índice de Lefkovitch.

Al analizar estas especies de forma independiente en las tres clases de edad, aunque los adultos ostentan la mayor prevalencia global de parasitación (86,32%), así como de la mayoría de las especies componentes, son superados por los subadultos en el caso de *S. stroma* (19,40%) y *M. muris* (17,91%), y por los juveniles en el caso de *S. frederici* (35,29%). Existen, por tanto, claras diferencias en el porcentaje de parasitación al tener en cuenta la edad del hospedador, aunque la significancia estadística sólo se observa en cinco de ellas: *T. parvae* larvae ($\chi^2=26,926$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *P. matovi* ($\chi^2=9,599$; $p = 0,008$; g.l. = 2), *E. bacillatus* ($\chi^2=22,869$; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *A. annulosa* ($\chi^2=15,300$; $p < 0,0001$; g.l. = 2) y *H. polygyrus* ($\chi^2=18,131$; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Respecto a la abundancia media, los adultos presentan la mayor carga en casi todas las especies, siendo sólo superado, y por una escasa diferencia, por los subadultos en el caso de *M. muris* y en el del catenoténido *S. lobata*. En cualquier caso, los valores en general son muy similares en las tres clases de edad, aunque se detecta significancia estadística en las diferencias de abundancia de *T. parva* larvae (Hc = 27,299; $p > 0,0001$; g.l. = 2), *P. matovi* (Hc = 9,759; $p = 0,008$; g.l. = 2), *E. bacillatus* (Hc = 22,973; $p < 0,0001$; g.l. = 2), *A. annulosa* (Hc = 15,629; $p < 0,0001$; g.l. = 2) y *H. polygyrus* (Hc = 24,222; $p < 0,0001$; g.l. = 2).

Finalmente, se analizan las prevalencias de los helmintos según el tipo de ciclo biológico, cuyos resultados se presentan en la **Tabla 4.24**. Los monoxenos se muestran en los tres grupos de edad como los más prevalentes con respecto a los heteroxenos, con diferencias significativas tanto en juveniles ($\chi^2=23,010$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), subadultos ($\chi^2=16,276$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) como adultos ($\chi^2=6,032$; $p = 0,0141$; g.l. = 1). Al comparar la prevalencia de estos ciclos entre los tres grupos de edad, sólo se detectan diferencias estadísticamente significativas en los heteroxenos ($\chi^2=29,400$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). En los monoxenos, los porcentajes

entre ellos se encuentran más próximos, si bien los adultos son los de mayor prevalencia, y de hecho si son comparados con los juveniles, sí existe una diferencia estadísticamente significativa ($\chi^2= 4,913$; $p < 0,0267$; g.l. = 1).

En los helmintos FES y No-FES, existen diferencias importantes al estudiar las tres clases de edad, siendo los adultos y los juveniles los de mayor y menor prevalencia, respectivamente. Estas diferencias son estadísticamente significativas tanto para los FES ($\chi^2= 3,364$; $p < 0,0252$; g.l. = 2) como para los No-FES ($\chi^2= 20,903$; $p < 0,0001$; g.l. = 2). En cuanto a qué tipo de helminto predomina en una u otra clase de edad, los FES son siempre los de mayor prevalencia, con diferencias estadísticamente significativas con respecto a los No-FES en juveniles ($\chi^2= 25,412$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), subadultos ($\chi^2= 28,896$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y adultos ($\chi^2= 18,912$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

	Según el número de hospedadores			
	Monoxenos		Heteroxenos	
	n	%	n	%
Juveniles	29	56,86	6	11,76
Subadultos	86	64,18	53	39,55
Adultos	71	74,74	55	57,89

	Según la forma infestante para el ratón de campo			
	FES		No-FES	
	n	%	n	%
Juveniles	29	56,86	5	9,80
Subadultos	89	66,42	45	33,58
Adultos	74	77,89	45	47,37

Tabla 4.24. Estudio del tipo de ciclo biológico según el número de hospedadores y según la forma infestante para el ratón de campo, teniendo en cuenta la edad del hospedador en el área testimonio (51 juveniles; 134 subadultos; 95 adultos).

4.2.4. ANÁLISIS COMPARATIVO DE AMBAS ÁREAS

Una vez realizada la caracterización cualitativa y cuantitativa de la comunidad helmintiana de las áreas postincendio (PI) y testimonio (T), a continuación se comparan los resultados obtenidos entre ellas, con el fin de estudiar las diferencias existentes y analizar si las causas de estas diferencias se deben a los procesos derivados de la regeneración postincendio.

La comunidad helmintiana de cada una de las zonas en términos cualitativos es muy similar, compuesta por prácticamente las mismas especies. La única diferencia radica en el hallazgo de dos hospedadores infestados por el cestodo *H. straminea* en el área quemada, el cual hasta el presente nunca ha sido identificado en el área testimonio. Los diecisiete helmintos restantes sí están presentes tanto en la zona PI como en la T, si bien al comparar los resultados obtenidos de los diferentes índices de biodiversidad de las comunidades helmintianas se evidencia que todos ellos presentan un valor superior en el área perturbada, indicativo de un nivel de diversidad mayor. No obstante, en la mayoría de estos parámetros los valores obtenidos son muy similares en las dos zonas, y por tanto en términos teóricos su nivel de diversidad podría ser casi equivalente.

Cuantitativamente, la prevalencia global de parasitación en el área postincendio, de un 87,97%, es mayor que en el área testimonio, del 79,93%, una diferencia con significancia estadística ($\chi^2 = 13,763$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). La abundancia media también es superior en la zona afectada por el fuego, de 87,39 helmintos/hospedador, mientras que en el área testimonio esta cifra desciende hasta los 39,69 helmintos/hospedador. Esta diferencia es estadísticamente significativa ($U = 5,102$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

Al analizar la presencia de los diferentes grupos helmintianos en cada zona, se certifica la presencia tanto de trematodos, cestodos y nematodos en las dos áreas, aunque con unos porcentajes un tanto divergentes en algunos casos. Los trematodos son siempre el grupo más escaso, con un 3,26% de prevalencia en la zona quemada y un 0,36% en la zona testimonio, en la cual se ha identificado un único ejemplar de *Brachylaima* spp. Las diferencias entre estas prevalencias son estadísticamente significativas ($\chi^2 = 7,143$; $p = 0,008$; g.l. = 1), si bien resulta indudable que tanto para una u otra zona, el papel de los trematodos es poco representativo. Por el contrario, los niveles de parasitación por cestodos sí aumentan de forma considerable, con una prevalencia del 30,95% en el área postincendio y un 25,00% en el área testimonio. Los porcentajes son muy similares, y de hecho no existen diferencias estadísticamente significativas entre ellos. Finalmente, en lo que concierne a los nematodos, su presencia en cualquiera de las dos áreas es superior, con un 83,46% en la zona PI y un 72,50% en la zona T, siendo por tanto el grupo claramente dominante en la comunidad helmintiana. Sin embargo, aunque en ambas son muy elevadas, comparando entre sí ambas zonas se observa que la diferencia entre ellas es estadísticamente significativa ($\chi^2 = 15,927$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

El área T se caracteriza no sólo por una generalizada menor prevalencia, sino también por una caída en el porcentaje de parasitación de algunas de las especies componentes y por el incremento de otras. Concretamente, el cestodo *S. lobata* y los nematodos *T. muris* ($\chi^2 = 30,186$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), *E. bacillatus* ($\chi^2 = 13,298$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), *A. annulosa* ($\chi^2 = 24,597$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y *S. stroma* ($\chi^2 = 94,551$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) se muestran como predominantes del área PI con diferencias estadísticamente significativas, mientras que las especies *H. polygyrus* ($\chi^2 = 80,695$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), *S. frederici* ($\chi^2 = 4,741$; $p = 0,029$; g.l. = 1) y *M. muris* ($\chi^2 = 3,987$; $p =$

0,046; g.l. = 1) elevan su prevalencia por encima de la del área perturbada de forma significativa.

Los valores de abundancia media también son muy diferentes al estudiar de forma independiente estas especies, siendo *T. parva* larvae, *P. matovi* y *M. muris* las especies en las que no existen diferencias significativas al comparar ambas zonas. La mayoría presentan una mayor abundancia media en la zona PI con diferencias estadísticamente significativas, concretamente *S. lobata* (U = 3,481; p = 0,001; g.l. = 1), *T. muris* (U = 5,689; p < 0,0001; g.l. = 1), *E. bacillatus* (U = 3,675; p < 0,0001; g.l. = 1), *A. annulosa* (U = 5,011; p < 0,0001; g.l. = 1), *S. stroma* (U = 9,612; p < 0,0001; g.l. = 1) y *S. frederici* (U = 2,124; p = 0,034; g.l. = 1), mientras que *H. polygyrus* (U = 9,434; p < 0,0001; g.l. = 1) es mucho más abundante en la zona no perturbada.

Respecto al índice de abundancia, se observa una estructura de la comunidad helmintiana muy diferente dependiendo del área de estudio. En las áreas perturbadas, los capilarinos *E. bacillatus* y *A. annulosa*, junto con las dos especies de *Syphacia*, se muestran como especies dominantes dentro de la comunidad helmintiana. Por el contrario, en el área testimonio *H. polygyrus* y las dos especies del género *Syphacia* son, en este caso, los helmintos dominantes. Además, en el área PI hasta nueve especies se muestran como codominantes, mientras que en el el área T son solamente siete, si bien el número de especies exitosas o sin éxito en la migración es superior es esta área.

El nivel de agregación de estas especies, en base al índice de Lefkovitch, es muy similar en ambas zonas, con valores, en general, inferiores la zona T. En cualquier caso, se observa un elevadísimo nivel de agregación, con unos valores muy próximos a 1, con la excepción de *T. parva* larvae, única especie componente con un índice de agregación superior en T y cuyo valor, aunque consistente con una distribución agregada, es muy inferior con respecto al resto de helmintos.

La frecuencia de distribución del número total de especies parásitas que componen la infracomunidad helmintiana de cada hospedador muestra unos resultados muy similares, siendo las infracomunidades de una o dos especies las más habituales. No obstante, cuando estas infracomunidades están compuestas por más de dos especies helmintianas, en todos los casos las porcentajes de parasitación son superiores en la zona quemada, detectándose diferencias estadísticamente significativas entre áreas cuando la infracomunidad está compuesta por cuatro helmintos ($\chi^2 = 8,493$; $p = 0,0036$; g.l. = 1). Por otro lado, en la zona quemada se han detectado comunidades compuestas por hasta nueve infrapoblaciones helmintianas, mientras que en la zona control el máximo número de especies detectado en un hospedador es de ocho infrapoblaciones. Además, cabe destacar que en la zona no perturbada existe una mayor tendencia a la “no parasitación”, siendo más frecuente esta situación que en la zona afectada por el fuego, donde las infrapoblaciones de tres especies son más frecuentes que la ausencia de parásitos. De hecho, estas diferencias en la frecuencia de “no parasitación” entre una y otra zona son estadísticamente significativas ($\chi^2 = 13,763$; $p = 0,0002$; g.l. = 1).

En cuanto a las especies de mayor prevalencia y abundancia, el oxiúrido *S. stroma* se presenta como el más prevalente y abundante tras el paso del fuego, si bien en el ecosistema no perturbado, es *S. frederici* el helminto de mayor abundancia, y *H. polygyrus* el que ostenta la mayor prevalencia de parasitación.

En referencia al sexo del hospedador, al estudiar cada zona de forma independiente, no se observa, en ninguno de ellas, la potencial influencia de esta variable sobre la prevalencia de parasitación o la carga parasitaria, tanto a nivel global como de forma independiente para cada parásito. Sin embargo, como se observa al comparar la prevalencia global de la población de *A. sylvaticus* en su conjunto, también existen diferencias al comparar la prevalencia global de cada sexo

entre ambas zonas, siendo superior en el área quemada, con diferencias estadísticamente significativas, tanto en machos ($\chi^2= 6,365$; $p = 0,012$; g.l. = 1) como en hembras ($\chi^2= 21,221$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

En lo referente a la edad del hospedador, en ambos casos se observa que los adultos son el grupo con mayor grado de parasitación, mientras que los juveniles son, en general, los hospedadores menos infestados. En el caso de subadultos y adultos la prevalencia es similar, siempre mayor en la zona quemada pero sin diferencias estadísticamente significativas al respecto. Sin embargo, en el caso de los juveniles el porcentaje de parasitación del área no perturbada es menor, con un 56,86% de juveniles parasitados en la zona testimonio frente al 74,75% infestado de la zona postincendio. Esta gran diferencia presenta significancia estadística ($\chi^2= 5,004$; $p = 0,025$; g.l. = 1). Asimismo, se detectan variaciones importantes en lo que respecta a los grados de parasitación de las especies componentes compartidas por las comunidades helmintianas propias de cada zona según los grupos de edad, destacando el caso excepcional del oxiúrido *S. frederici*, cuya prevalencia y abundancia se mantiene, en general, elevada en todos los grupos de edad, sin presentar diferencias estadísticamente significativas al comparar ambas áreas.

Para finalizar el presente apartado, se analiza la naturaleza bioecológica de los helmintos detectados en ambas zonas de estudio. Si bien el número de especies helmintianas cuyo ciclo requiere de la participación de hospedadores intermediarios para su cierre es mayor (doce y once especies en el área PI y T, respectivamente, frente a las seis especies de ciclo directo en ambas áreas), la prevalencia de helmintos monoxenos es mucho mayor, con diferencias estadísticamente significativas tanto en la zona PI como en la T. Comparando entre sí ambas áreas, también se detectan considerables diferencias ($\chi^2= 21,948$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), con un 80,20% de prevalencia en la zona en regeneración y un 66,43% en la zona

control. De forma similar, en los helmintos heteroxenos se observa una mayor prevalencia en el área perturbada (50,13%) que en la testimonio (40,71%), y con diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2= 7,359$; $p = 0,0067$; g.l. = 1). El porcentaje de helmintos monoxenos es mayor que la de heteroxenos independientemente del sexo del hospedador, observándose prevalencias muy próximas tanto en machos como en hembras en ambas zonas. En cuanto a la edad, los adultos son el grupo con mayor porcentaje de parasitación de los dos tipos de ciclo tanto en el área PI como en la T, observándose solamente en los roedores de esta edad diferencias significativas cuando se comparan la prevalencia de helmintos heteroxenos entre ambas áreas ($\chi^2= 4,696$; $p = 0,030$; g.l. = 1). En el caso de los monoxenos, sin embargo, sólo se observan diferencias al comparar el grupo de los subadultos de cada procedencia ($\chi^2= 16,520$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

Al estudiar de forma separada sólo a los nematodos monoxenos, los ageohelminthos son el grupo predominante en ambas zonas, con una prevalencia notablemente más elevada en el área quemada (66,67%) que en el área control (41,07%), con diferencias significativas ($\chi^2= 56,587$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). No obstante, en lo que respecta a los geohelminthos, su prevalencia es mayor en el ecosistema no perturbado (39,64%), constituyendo el segundo grupo más numeroso y superando al área quemada (14,29%), con diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2= 80,695$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Finalmente, los pseudogeohelminthos presentan un mayor porcentaje en la zona en regeneración (32,83% frente al 14,29%), existiendo nuevamente diferencias con significancia estadística ($\chi^2= 35,353$; $p < 0,0001$; g.l. = 1).

El análisis de la naturaleza bioecológica de los helmintos teniendo en cuenta su forma de transmisión para el ratón de campo muestra que el grupo de los FES resultó ser el más predominante en ambas zonas (PI = 80,95% ; T = 68,57%), aunque

con una prevalencia superior, y con significancia estadística en el área PI ($\chi^2 = 18,358$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). La prevalencia de los No-FES (PI = 46,74% ; T = 32,99%) también varía de forma significativa al comparar ambas áreas ($\chi^2 = 13,852$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), siendo inferior en la zona T. Al estudiar la prevalencia teniendo en cuenta el sexo del hospedador, en ninguna de las áreas el sexo actúa como un factor influyente, observándose prevalencias muy semejantes en los machos y hembras de cada área. Sin embargo, si se comparan las prevalencias de parasitación de uno y otro sexo en cada zona, sí aparecen notables diferencias, con una prevalencia siempre mayor en el área perturbada, ya sea en el caso de los machos, a nivel de helmintos FES ($\chi^2 = 7,477$; $p = 0,0063$; g.l. = 1) y No-FES ($\chi^2 = 7,369$; $p = 0,0066$; g.l. = 1), como de las hembras, también a nivel de FES ($\chi^2 = 11,308$; $p = 0,0008$; g.l. = 1) y No-FES ($\chi^2 = 6,503$; $p = 0,0108$; g.l. = 1). Según la edad del hospedador, sí se observa una cierta influencia sobre el incremento de la prevalencia, siendo, tanto en la zona PI como en la T, el grupo de los adultos el más parasitado, y el de los juveniles, el que menos, indicativo de que la parasitación aumenta con la edad del hospedador. La prevalencia de FES es siempre mayor que la de los No-FES, ya sea en una u otra área y en todos los grupos de edad. Si se comparan los porcentajes obtenidos en cada zona se obtienen resultados muy diversos en función de la clase de edad: en el caso de los helmintos FES del área PI y T, existen diferencias estadísticamente significativas sólo a nivel de los subadultos ($\chi^2 = 14,167$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), mientras que los helmintos No-FES muestran diferencias de prevalencia en los hospedadores adultos ($\chi^2 = 9,230$; $p = 0,002$; g.l. = 1).

4.3. DISCUSIÓN: LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus* EN LA SERRA CALDERONA

4.3.1. ANÁLISIS DEL TOTAL DE LA POBLACIÓN

La comunidad helmintiana del roedor *A. sylvaticus* en el Parc Natural de la Serra Calderona está constituida por un total de dieciocho helmintos parásitos, de los cuales catorce, seis cestodos y ocho nematodos, han podido identificarse adecuadamente a nivel de especie, dos a nivel de género, un trematodo y un cestodo, y los dos restantes, un cestodo y un nematodo, han podido encuadrarse solamente a nivel de subfamilia y filo, respectivamente. Estos resultados corroboran los obtenidos en los estudios previos llevados a cabo en el Parc Natural de la Serra Calderona desde el año 1994, encontrando los primeros y reiterados reportes de estos helmintos en los trabajos de Cerezuela (2000), Fuentes et al. (2000; 2007a; 2010), Ridaura (2003), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015). Extrapolando estos resultados al resto del territorio peninsular, se observa que la mayor parte de estas especies han sido también identificadas por otros autores en el mismo hospedador, destacando los estudios de Feliu et al. (1987) y Galán-Puchades et al. (1998) en el Pirineo Oriental, Portolés et al. (2000) en el Parc Natural de l'Albufera de València, Fuentes et al. (2003) en Serra da Malcata (Portugal), Torres et al. (2003) en el Parque Natural de Doñana (España), Fuentes et al. (2004a) en Sierra Espuña (España), Fuentes et al. (2004b) en Sierra de Gredos (España), Eira et al. (2006) en Dunas de Mira (Portugal), Torre et al. (2013) en el Parc Natural de Montseny (España) y Debenedetti et al. (2015) en el Valle del Río Erro (España). Feliu et al. (1997) llevó a cabo un análisis comparativo de las especies de helmintos parásitos de dieciséis roedores de la Península Ibérica, entre los que se encuentra el ratón de campo. Dicho estudio reporta hasta veintiocho especies de helmintos presentes en

este hospedador, si bien ha de tenerse en cuenta que el material de estudio procede de regiones geográficas muy distantes entre sí y de, en algunos casos, características climáticas y ecológicas muy diferentes. En el presente trabajo se han hallado catorce de las especies presentes en el mencionado listado, en el cual resalta la ausencia de *T. martis* larvae y *Mesocestoides* spp. larvae, cestodos que en la Serra Calderona sí hemos podido certificar y que también han sido reportados por otros autores en otros puntos de la Península Ibérica (Fuentes et al., 2004b; Torre et al., 2013; Debenedetti et al., 2015). En relación a los helmintos Catenotaeniidae Gen. spp. y Nematoda Gen. spp., que no son nombradas en otros estudios fuera de la Serra Calderona y cuya identificación específica no ha sido posible, no se puede aportar discusión alguna acerca de su presencia en otras localizaciones.

En términos de prevalencia total de parasitación, en la Serra Calderona se ha detectado un porcentaje de infestación del 85,62%, muy elevado si es comparado con otros estudios helmintofaunísticos similares. Así, Portolés et al. (2000) registran en el Parc Natural de l'Albufera de València una prevalencia global del 67,2% e identifican un total de siete especies helmintianas. En Sierra Espuña, Fuentes et al. (2004a) detectaron un 74,3% y trece especies de helmintos, mientras que Eira et al. (2006) reportan una prevalencia del 80,3% y un total de doce especies en el área portuguesa de Dunas de Mira.

Sin embargo, al centrar la atención en áreas de características climáticas diferentes, esta tendencia sufre variaciones importantes. En la Serra da Malcata, también en Portugal, donde existe una influencia tanto del clima típico mediterráneo como atlántico, se detecta un incremento del porcentaje de parasitación que supera el aquí detectado, si bien el número de helmintos identificados en dicho estudio es muy bajo, de solamente siete especies (Fuentes et al., 2003). Este porcentaje de infestación es, no obstante, superado en el Valle del

Río Erro, cuya influencia climática es sub-atlántica en la región más elevada y sub-mediterránea en las zonas de media y baja altura. En este ecosistema, Debenedetti et al. (2015) encuentran un porcentaje de infestación del 90,7%, aunque no más de catorce especies helmintianas. También superior fue la prevalencia reportada por Torres et al. (2003) en el ecosistema mediterráneo del Parque Natural de Doñana, con el 92,8% de los ratones de campo infestados pero sólo siete especies identificadas. Ahora bien, todavía más llamativos son los resultados obtenidos por Torre et al. (2013) en el Parc Natural de Monstseny, de clima claramente mediterráneo, donde prácticamente todos los hospedadores estudiados se encontraban parasitados por al menos una especie de helminto, siendo catorce el número de especies diferentes identificadas. Al compararlo con otros estudios realizados en áreas de clima no mediterráneo, como el llevado a cabo en la Sierra de Gredos por Fuentes et al. (2004b), una zona de clima atlántico, la prevalencia vuelve a ser menor, ya que aquí el porcentaje de parasitación es del 92,5% y trece las especies detectadas.

En cualquier caso, aunque en algunos puntos de la Península la prevalencia de parasitación sea superior a la aquí detectada, resulta evidente que la población del ratón de campo presenta una tasa de infestación de helmintos muy elevada. Por otro lado, el número de especies helmintianas detectado en el Parc Natural de la Serra Calderona fue siempre mayor que el identificado en otros estudios, por lo que la riqueza de especies de la comunidad helmintiana del ratón de campo de este ecosistema debe ser considerada superior. Los valores de los diferentes índices de biodiversidad calculados corroboran esta observación, ya que dichos valores superan, en general, los obtenidos por otros autores en otros enclaves peninsulares (Fuentes et al., 2003; 2004a; 2004b). Sólo Debenedetti et al. (2015) reportan unos valores equivalentes o incluso mayores a los aquí observados. No obstante, debe tenerse en consideración que el número de hospedadores analizados en el presente

trabajo es muy superior en comparación a los estudios mencionados anteriormente, un hecho que podría explicar parte de las diferencias detectadas.

Así pues, como una observación general extraída de todos estos estudios, se concluye que *A. sylvaticus* es un adecuado hospedador de numerosas especies de helmintos, principalmente de nematodos pero también de un gran número de cestodos (Feliu et al., 1997). Con respecto a estos últimos, conviene destacar el hallazgo de hasta tres estadios larvarios de cestodos, en concreto de las especies *T. parva*, *T. martis* y *Mesocestoides* spp., cuya presencia es reflejo del papel fundamental del ratón de campo en la cadena trófica. Estos tres cestodos utilizan como hospedador definitivo un mamífero carnívoro, por lo que el desarrollo del metacestodo en el hospedador intermediario es indicativo de que los depredadores están en el medio para garantizar la diseminación de huevos infestantes y, por consiguiente, la continuación del ciclo. El análisis del índice de abundancia realizado en el presente estudio muestra que estas tres especies de cestodos deben ser consideradas “sin éxito en la inmigración”, por actuar el ratón de campo como hospedador intermediario y albergar solamente el estadio larvario, siendo el valor del índice siempre 0. Sin embargo, teniendo en cuenta las prevalencias y abundancias detectadas, no deberían ser incluidas en este grupo, y al menos *T. parva* larvae debe ser considerada como especie componente de la comunidad helmintiana y no como una infestación accidental. En cuanto a los catenoténidos y al anoplocefálico *G. arfaai*, la presencia del adulto en el roedor sólo se explica por el desarrollo previo del mismo en un ácaro oribátido, cuya ingestión es habitual por parte del ratón de campo, muchas veces de forma accidental durante su aseo.

Con respecto a los trematodos, resalta el bajo número de ejemplares encontrados, cuya identificación sólo pudo realizarse a nivel del género *Brachylaima*. El hallazgo de trematodos en *A. sylvaticus* ha sido reportado en

numerosos estudios helmintofaunísticos llevados a cabo en otros ecosistemas de la Península Ibérica (Feliu et al., 1987; Feliu et al., 1997; Fuentes et al., 2003; 2004a; 2004b; Torre et al., 2013; Debenedetti et al., 2015), si bien su escaseza en la Serra Calderona tiene fácil explicación: en los enclaves prospectados y, en general, en el conjunto del ecosistema no existen cursos de agua permanentes que conformen un hábitat adecuado para gasterópodos acuáticos o subacuáticos, los cuales ejercen, al menos en la mayoría de especies de trematodos detectados hasta el presente, el papel de hospedadores intermediarios. Algunas de las especies del género *Brachylaima*, sin embargo, cierran su ciclo mediante la participación de caracoles terrestres, utilizando como hospedadores definitivos a pequeños mamíferos que se alimenten de ellos, entre los que se incluye el ratón de campo. No obstante, dado que los caracoles no forman parte de la dieta habitual del roedor y se trata solamente de una presa ocasional, las probabilidades de infestación son muy reducidas, dando lugar a esa baja prevalencia.

Los nematodos son, sin lugar a dudas, el grupo dominante de la comunidad helmintiana del ratón de campo, compartiendo, o bien compitiendo, por el microhábitat. Los nematodos son considerados parásitos subletales que rara vez acaban con la vida de su hospedador (Morand et al., 2006), con el fin último de garantizar un hábitat adecuado a su desarrollo. Ello explica la ausencia de daños graves en las vísceras de los hospedadores a consecuencia de las nematodosis, con sólo algunas anecdóticas excepciones causadas por migraciones ectópicas de difícil explicación (Debenedetti et al., 2014). El predominio de nematodos de ciclo monoxeno, cuya elevada prevalencia es lo que hace que la monoxenia sea claramente superior a la heteroxenia al estudiar de forma global la naturaleza de la comunidad helmintiana, es un reflejo de los hábitos ecológicos de su hospedador. Las formas infestantes de las especies de ciclo directo, tales como *T. muris*, *E. bacillatus* o *H. polygyrus*, se encuentran en el medio externo, ya sea en forma de

huevo o larva, a la espera de ser ingeridas de forma accidental por, en este caso, el roedor. Estas formas microscópicas llegan al medio externo contenidas en las heces del anterior hospedador, permaneciendo sobre o bajo la hojarasca, donde están las bayas y semillas que constituyen la principal fuente de alimento del ratón de campo. En el caso particular de los oxiúridos del género *Syphacia*, su transmisión es más frecuente por el contacto directo entre hospedadores, o incluso por autoinfestación. Es sabido que la especie *A. sylvaticus* forma, en ocasiones, pequeños grupos poblacionales, compartiendo madriguera, y más entre los individuos más jóvenes, lo que explica las elevadísimas prevalencias y abundancias registradas en el caso de *S. stroma* y *S. frederici*. La prevalencia del *A. tetraptera* resultó, sin embargo, muy baja en comparación a los otros nematodos monoxenos detectados. La explicación podría ser la siguiente: *A. tetraptera* puede utilizar un amplio rango de roedores como potenciales hospedadores, siendo el ratón común, *M. musculus*, su hospedador ideal. El resto de especies, entre las que se encuentra *A. sylvaticus*, son considerados hospedadores ocasionales, que sólo albergan estos helmintos en situaciones puntuales.

Resulta evidente que el mecanismo de transmisión del parásito es un hecho clave en la colonización del mismo. Ello explica que, a pesar de que el número de especies heteroxenas sea superior cuantitativamente, la prevalencia de helmintos de ciclo directo sea significativamente mayor. Éstos no requieren de la participación de un hospedador intermediario, la transmisión de la infestación se produce de forma rápida y sencilla, ya sea por el contacto directo entre los hospedadores, como ocurre habitualmente en los ageohelmintos, o porque las formas infestantes se encuentran dispersas en el medio ambiente, como sucede con los geohelmintos y los pseudogeohelmintos. En consecuencia, la elevada prevalencia de cada especie monoxena hace que, en conjunto, éste sea el grupo dominante. Del mismo modo, son los helmintos de ciclo directo los que alcanzan los valores de abundancia más

elevados. La carga parasitaria se ve afectada no sólo por mecanismos genéticos intrínsecos al propio hospedador, sino también por factores ambientales que coadyuvan o interfieren en los mecanismos de transmisión del mismo. Por tanto, tales factores determinarán el potencial de transmisión (Vale et al., 2015), y la rápida expansión en la población hospedadores se traduce, asimismo, en un gran incremento de la infrapoblación parásita de cada hospedador. La dominancia de especies monoxenas sobre heteroxenas en la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* es un hecho ya reportado por otros autores en otros ecosistemas de la Península (Fuentes et al., 2004a; Debenedetti et al., 2015).

El hallazgo de estas especies a lo largo del período completo de estudio, y las afirmaciones realizadas por otros autores en otros ecosistemas, permiten extraer algunas conclusiones acerca de la especificidad parasitaria de los helmintos integrantes de la comunidad helmintiana del ratón de campo. Un elevado nivel de especificidad parasitaria se encuentra asociado a ecosistemas estables y, en general, a hospedadores grandes y longevos (Sasal et al., 1998; Desdevises et al., 2002), todo lo contrario de lo que les sucede a los micromamíferos. La combinación de un cuerpo de reducidas dimensiones, corta esperanza de vida y una densidad poblacional fluctuante convierte a los pequeños mamíferos en hospedadores inestables e impredecibles (Poulin et al., 2006), por lo que los parásitos tienen más dificultades y menos tiempo para transmitirse. Existe otro hándicap para los parásitos en el uso del hábitat y la estructura social de los hospedadores. Los pequeños mamíferos son, en general, territoriales y utilizan como hábitat habitual discretas oquedades y cavidades naturales del medio. El hecho de permanecer en contacto íntimo constituye un foco de infestación ideal entre los integrantes de la misma especie, lo que explica que los helmintos de mayor especificidad son, habitualmente, aquéllos que se transmiten de forma directa y por contacto íntimo entre hospedadores. Las observaciones aquí realizadas apoyan esta afirmación, ya

que las especies identificadas como las de mayor especificidad parasitaria, y relacionadas casi estrictamente con el género *Apodemus*, son aquéllas cuya transmisión se produce por contacto muy cercano entre los hospedadores. Ejemplo claro es el de los oxiúridos del género *Syphacia*: tanto *S. stroma* como *S. frederici*, cuya presencia ha sido reportada en otros micromamíferos pero que se asocia tradicionalmente al ratón de campo, alcanzaban unas elevadísimas tasas de infestación así como de carga parasitaria. Por el contrario, y como ya se mencionó anteriormente, *A. tetraptera* es un parásito propio del género *Mus*, lo que explica el escaso porcentaje de ratones de campo infestados. Si además se tiene en consideración que la prevalencia de este nematodo es incluso baja dentro de la población de *M. spretus* de la Serra Calderona, tal y como reportaron en su momento Sainz-Elipe et al. (2007), la probabilidad de infestación para el ratón de campo es muy reducida.

Cuando las especies son estudiadas individualmente se observa que los miembros del género *Syphacia* presentan la mayor prevalencia en el conjunto de la población hospedadora. La mayoría de los autores que han estudiado la helmintofauna del ratón de campo en la Península Ibérica determinan, sin embargo, que *H. polygyrus*, cuya prevalencia en este caso fue del 20,87%, es el helminto más prevalente del ratón de campo (Fuentes et al., 2003; Torres et al., 2003; Fuentes et al. 2004b; Eira et al., 2006; Torre et al., 2013; Debenedetti et al., 2015). Los resultados aquí obtenidos sólo concuerdan con los reportados por Portolés et al. (2000) y Fuentes et al. (2004a), quienes encuentran a *Syphacia* spp. como los helmintos de mayor prevalencia dentro de la comunidad helmintiana. Sin embargo, al considerar la carga parasitaria, todos estos estudios concuerdan con los resultados aquí presentados, observándose que *Syphacia* spp. presentan la mayor abundancia e intensidad media de parasitación. En cualquier caso, parece evidente que tanto *H. polygyrus* como las especies del género *Syphacia* son nematodos de

gran importancia dentro de la infracomunidad, ya que al estudiar su índice de abundancia pueden ser definidas como especies dominantes dentro de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus*, una observación ya realizada en otros estudios llevados a cabo en diferentes enclaves del territorio peninsular (Fuentes et al., 2003; 2004b; Debenedetti et al., 2015).

Con respecto al nivel de agregación de los parásitos, en términos generales los parásitos de pequeños mamíferos se caracterizan por presentar una distribución agregada, lo que podría servir como un factor estabilizador del binomio parásito/hospedador y, en consecuencia, de toda la población hospedadora (May & Anderson, 1978; Wakelin, 1986). Sin embargo, aunque esta tendencia es ampliamente reconocida por la comunidad científica (Shaw & Dobson, 1995; Shaw et al., 1998; Poulin, 2007), todavía hoy no existe una explicación clara al respecto. Según Anderson (1991), son numerosas las razones que podrían conducir a este tipo de distribución, incluyendo, entre otras, la edad del hospedador en el primer contacto con el helminto, su estatus social, la coinfección con otros parásitos, factores genéticos, la dieta del hospedador o incluso las pautas de comportamiento del mismo. En el presente estudio se ha observado que todas las especies componentes de la comunidad helmintiana siguen una distribución agregada, de acuerdo al resultado matemático del índice de Lefkovitch. En concreto, los dos miembros del género *Syphacia* obtuvieron los valores máximos de agregación (1), coincidiendo con las aseveraciones de Shaw & Dobson (1995) de que los mayores niveles de agregación son característicos de especies cuya transmisión se produce por la ingestión accidental de la forma infestante, como ocurre con los helmintos aquí denominados FES. Este hecho también se observa en las restantes especies componentes de ciclo directo, *T. muris*, *E. bacillatus* y *H. polygyrus*, que también presentan valores correspondientes con una distribución agregada. En el caso de *A. annulosa* y *M. muris*, cuya transmisión se produce mediante la ingestión de un

hospedador intermediario, también se ha detectado una distribución binomial negativa, correspondiente con una tendencia claramente agregada. Esta observación también fue realizada por Skyrienė et al. (2011), quienes analizaron diferentes especies de micromamíferos del norte de Europa y no detectaron diferencias relevantes entre el patrón de distribución de sus especies helmintianas, independientemente del tipo de ciclo biológico. Haukisalmi (1986) afirmó que el grado de agregación de los nematodos parece estar determinado por la proporción de sexos de éstos, ya que al aumentar los niveles de agregación se incrementaría la probabilidad de apareamiento. Esta afirmación podría explicar los elevados niveles de agregación detectados en las especies dioicas del presente estudio, cuyos valores de agregación resultaron, en general, superiores a los detectados en los platelmintos.

De entre las muchas variables que pueden condicionar el éxito de una especie parásita en su hospedador, la edad y el sexo del mismo siempre han sido dos de las variables independientes más importantes a considerar. Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que, con respecto al sexo, no parece existir una preferencia clara por parte del parásito, hallándose, en general, una prevalencia y una abundancia media de parasitación muy similar en ambos sexos. La mayoría de estudios helmintofaunísticos llevados a cabo en otros ecosistemas en el ratón de campo concluyen que el sexo no desempeña un rol determinante en la adquisición de la infestación, aunque algunos autores sí mencionan un fuerte efecto de este factor en algunas especies helmintianas concretas (Lewis, 1968; Behnke et al., 1999; Müller-Graf et al., 1999; Eira et al., 2006). En base a los resultados obtenidos, resalta el caso de las dos especies de capilarinos identificadas, *E. bacillatus* y *A. annulosa*, cuya prevalencia y abundancia resultaron significativamente mayores en las hembras. Una posible explicación a este hecho podría encontrarse en una simple cuestión fisiológica. Si bien existe una notable controversia respecto a esta cuestión,

algunos autores han propuesto que las hembras de *A. sylvaticus* presentan unos requerimientos proteicos superiores que los machos, debido a los costes energéticos invertidos en reproducción (Harich & Benazzou, 1990). Estudios realizados en otros roedores, como el de Grzybek et al. (2015) en el topillo rojo (*Myodes glareolus*), corroboran esta afirmación, hallando una prevalencia superior de *M. muris* en las hembras durante los meses de gestación de sus crías. Debe recordarse que ambos capilarinos probablemente utilizan a lombrices de tierra, fuente natural de proteínas, como vehículos de su infestación, bien como hospedador intermediario en el caso de *A. annulosa* o como hospedador paraténico en el de *E. bacillatus*. Una mayor ingesta de estas presas por parte de las hembras en épocas de reproducción para cumplir con esos requerimientos proteicos aumentaría las probabilidades y el consiguiente índice de parasitación. Por otro lado, otros de los helmintos analizados, como *M. muris* o los catenoténidos, también perpetúan su ciclo mediante la ingesta de un insecto, cuyo contenido en proteínas es equivalente al de las lombrices, y en cambio en estas especies no se han encontrado diferencias importantes a nivel del sexo del hospedador.

En lo referente a la edad del hospedador, sí se ha detectado una clara diferencia tanto a nivel de prevalencia como de carga parasitaria al estudiar los distintos grupos de edad. Los adultos resultaron ser, en general, la subpoblación más prevalente, al contrario que los juveniles, quienes presentaron la menor prevalencia global. Por tanto, se deduce un incremento progresivo de la prevalencia de parasitación a medida que el hospedador incrementa su edad. Ello corrobora las observaciones realizadas por otros autores en estudios similares, quienes encuentran en los ejemplares adultos los mayores índices de infestación (Behnke et al., 1999; Abu-Madi et al., 2000; Fuentes et al., 2004a, 2007a, 2010; Milazzo et al., 2005; Eira et al., 2006). Según Behnke et al. (1999), el incremento de la edad implica un mayor número de exposiciones a las infestaciones helmintianas, aumentando las

probabilidades y, por tanto, la prevalencia de infestación. Además, con el paso del tiempo se produce el efecto acumulativo de las formas parasitarias, explicando los valores más elevados de abundancia. La alimentación también es un hecho clave en este aspecto: los roedores de mayor edad se alimentan con mayor frecuencia de invertebrados que los juveniles, haciendo que éstos tengan menor probabilidad de infestarse con helmintos heteroxenos y No-FES, tal y como reflejan los bajos porcentajes detectados, en esta subpoblación, de este tipo de helmintos. Al estudiar las especies de forma independiente, solamente se encuentran dos helmintos en los que no existen diferencias significativas al comparar los tres grupos de edad, los oxiúridos *S. stroma* y *S. frederici*. La explicación a este hecho resulta sencilla: las especies del género *Syphacia* son ageohelmintos, por lo que la viabilidad de las formas infestantes para el hospedador no se encuentran condicionadas por el medio externo. De hecho, los huevos del helminto rara vez llegan a abandonar el hospedador, permaneciendo en el pelo y en los pliegues perianales del mismo. Por tanto, la transmisión de la infestación se produce normalmente por el contacto directo entre los roedores, o incluso mediante autoinfestación, en lugar de ingerir estas formas infestantes del medio externo. Así, en un pequeño espacio compartido por un grupo de roedores, como una madriguera, cabe esperar que, de encontrarse un ejemplar parasitado por oxiúridos, el resto del grupo también lo esté, independientemente de la edad que tengan. Así mismo, de haber una hembra infestada, el parásito se transmitirá rápidamente entre todos los miembros de su camada, encontrando ejemplares juveniles con elevadas cargas parasitarias.

Tras recapitular lo anteriormente expuesto, puede afirmarse que la comunidad helmintiana del ratón de campo en el Parc Natural de la Serra Calderona presenta una elevada riqueza biológica, que debe ser interpretada como una parte fundamental de la ecología del ratón de campo en lugar de un suceso deletéreo. Una relación interespecífica que se ha mantenido estable durante un período de

estudio tan prolongado y comparable al observado en otros ecosistemas similares es reflejo de que ambos componentes, parásito y hospedador, han sido capaces de adaptarse de forma paralela al medio, enfrentándose y superando con éxito los cambios del mismo.

4.3.2. ANÁLISIS COMPARATIVO DE LAS ÁREAS POSTINCENDIO Y TESTIMONIO

Tras haber analizado en su conjunto el sistema ratón de campo/helminto en el Parc Natural de la Serra Calderona, a continuación se analizan los sistemas característicos de las zonas postincendio y control, con el fin de encontrar posibles diferencias debidas a los efectos de la perturbación. En el último período de estudio los resultados obtenidos siguen la tendencia observada en los trabajos previos realizados en la Serra Calderona, de cuyas conclusiones es posible extraer claros indicadores biológicos de regeneración postincendio (Cerezuela, 2000; Ridaura, 2003; Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). Así pues, para el estudio comparativo cuantitativo y cualitativo de ambas áreas se han utilizado los datos anuales reportados en estos trabajos aunados a los obtenidos en el último período de cuatro años, con el fin de ofrecer una perspectiva global del proceso de regeneración.

En términos de riqueza biológica, en base a los resultados de los índices biológicos calculados para cada área, así como en los parámetros epidemiológicos de prevalencia y abundancia de parasitación, se concluye que el área postincendio presenta, tras el período completo de estudio, un nivel superior de biodiversidad que la zona control. Este nivel de parasitación de la zona incendiada se debe a la supremacía del grupo de los nematodos de la comunidad helmintiana del ratón de campo, cuya prevalencia global es significativamente más elevada. Así mismo, al analizar la comunidad desde una perspectiva bioecológica, la prevalencia de

helminthos FES, así como la de las especies de ciclo directo, cuyo desarrollo depende en mayor o menor grado del medio externo, son el grupo claramente predominante, no sólo dentro del área perturbada, sino también al compararla con los datos registrados en el área testimonio. En este sentido, las diferencias existentes entre ambos ecosistemas podrían atribuirse a los cambios derivados del proceso de regeneración, cuyos efectos más evidentes se ven reflejados sobre el suelo y el estrato vegetal. El ratón de campo, micromamífero colonizador de áreas quemadas, ve incrementada su población durante la primera etapa de la sucesión ecológica secundaria, debida, por un lado, a la abundante biomasa vegetal acumulada tras el incendio, que hace disminuir el riesgo de depredación, y por otro lado, a la menor presión ejercida por los depredadores, los cuales tardan varios años en regresar a su antiguo hábitat (Torre & Díaz, 2004). El crecimiento poblacional y el mayor grado de agregación de los hospedadores se traduce en un incremento en la transmisión de parásitos de ciclo directo (Arneberg et al., 1998; Arneberg, 2001), lo que hará elevar la prevalencia global de parasitación de estos roedores.

El nivel de multiparasitismo, un hecho considerado la norma y no la excepción en la naturaleza (Bordes & Morand, 2011), también presenta ciertas diferencias al comparar ambas zonas, observándose con mayor frecuencia infracomunidades constituidas por tres o más helmintos en el área postincendio así como una mayor tendencia a la no parasitación en el área control. En general, las infestaciones múltiples se asocian a hospedadores más susceptibles, cuya causa en esta susceptibilidad podría estar en la incapacidad de hacer frente a los cambios del ecosistema. Holmes (1996) propuso en su momento que los casos más severos de multiparasitismo, las infestaciones masivas y los casos de parasitismo errático se producen con mayor frecuencia en ecosistemas perturbados. En el presente estudio se han podido testificar todas estas situaciones, hallándose no sólo una mayor frecuencia en el nivel de multiparasitismo en el área postincendio, sino también

infestaciones diseminadas y migraciones erráticas. Estas observaciones permiten corroborar la ligazón entre parasitismos inusuales y ambientes perturbados, cuya menor estabilidad y resistencia a las perturbaciones externas afectan a todos los niveles del ecosistema, incluyendo el nicho ecológico de los parásitos.

Retomando de nuevo los valores calculados en los diferentes índices biológicos, destaca, al comparlo con los resultados reportados por Cerezuela (2000), Ridaura (2003), Sainz-Elípe (2009) y Sáez-Durán (2015), la disminución gradual que han experimentado a lo largo de los años, encontrándose cada vez más próximos a los resultados obtenidos en la zona control. La presencia de especies foráneas en los primeros años del estudio en el área perturbada serían las causantes de esos desajustados índices de biodiversidad, mientras que el paulatino proceso de regeneración ha provocado la estabilización de especies parásitas que han conseguido adaptarse favorablemente, dando como resultado una prevalencia y abundancia que garantice su permanencia en el ecosistema sin comprometer la vida de su hospedador, así como la desaparición de las especies que no sean adecuadas al hospedador o al ecosistema.

Así pues, las diferencias en la riqueza de especies de la comunidad helmintiana del ratón de campo pueden atribuirse a las diferencias en las características del hábitat, tal y como propusieron Poulin & Morand (2004). Como explican estos autores, los ecosistemas terrestres se ven fuertemente afectados por factores medioambientales que pueden ser causa de las variaciones en la riqueza de especies entre las poblaciones de la misma especie hospedadora. Esta aseveración explicaría que algunas de las especies helmintianas identificadas sólo aparecieran en una de las áreas estudiadas, las cuales deben ser visualizadas como hábitats aislados, constituidos por un marco biótico y abiótico claramente distinto. El nivel de resiliencia de un ecosistema define la capacidad del mismo para recuperarse de las

perturbaciones, por lo que dicho nivel condicionará el reestablecimiento de los parásitos en su microhábitat original. El temprano regreso de los micromamíferos a las áreas perturbadas garantizará este microhábitat, pero son necesarios los restantes eslabones que cierren el ciclo del parásito. Los hábitats aislados, como sería el caso de las áreas prospectadas, pueden limitar la exposición del hospedador a nuevos parásitos y prevenir la adquisición de especies pioneras de hospedadores de ecosistemas próximos o bien de parásitos naturales de otras especies hospedadores pero con un amplio espectro de especificidad parasitaria. En este sentido, debe mencionarse el caso aquí observado del cestodo *H. straminea*, hallado únicamente en ratones de campo del área posincendio en los años segundo y tercero postincendio (Cerezuela, 2000). Si bien su hallazgo puede parecer anecdótico, no debe pasar inadvertido. Su presencia en los años inmediatos al incendio se debería al mantenimiento de esta especie en los ratones recolonizadores de la zona quemada, ya fueran supervivientes del incendio o bien roedores oportunistas llegados de ecosistemas próximos. En cualquier caso, quedaría descartada la posibilidad de transmisión mediante otras especies de micromamíferos, ya que este himenolepídido parece asociarse con gran especificidad al género *Apodemus* (Walkey et al., 1980; Casanova et al., 2001). No obstante, para el posterior mantenimiento del ciclo sería necesaria la participación de un escarabajo que actuase como hospedador intermediario. La mayoría de las poblaciones de coleópteros decrecen a consecuencia de los incendios forestales (Chandler et al., 1983), por lo que su ausencia en estos primeros años postincendio conduciría a la inevitable desaparición de *H. straminea* de la comunidad helmintiana. El hecho de no haber sido hallado en la zona testimonio podría deberse a, sencillamente, la no presencia de esta especie en la zona, lo que sumado a la rápida desaparición observada en la zona afectada, conduce a pensar en que el Parc Natural de la Serra Calderona no suponga un ecosistema idóneo para la misma. Los

escarabajos del género *Tribolium* son los principales vehiculadores de la infestación, y aunque son numerosas las especies de coleópteros que han recolonizado el ecosistema, este género no ha sido reportado en la Serra Calderona (Bernués et al., 2012), y es posible que los coleópteros presentes no sean ecológicamente adecuados para mantener grandes poblaciones del parásito. Por otro lado, también debe resaltarse el caso del cestodo *G. arfaai*, cuya presencia en la zona control ha pasado prácticamente desapercibida, hallándose un único ejemplar en el año vigésimo postincendio y muy probablemente porque el hospedador que lo albergaba fuera originario de otro enclave. Por el contrario, en las zonas quemadas, su detección a partir del sexto año postincendio, y su posterior hallazgo con el paso de los años, con ciertas fluctuaciones anuales, es indicio de su rápida adaptación al hospedador y al medio. Esta especie es considerada de relativa frecuencia en *A. sylvaticus* (Torres et al., 2004), y si bien en el presente trabajo no se han registrado elevadas tasas de infestación, sí se observa cómo su prevalencia y abundancia se han visto incrementadas considerablemente con el paso del tiempo. Los anoplocefalinos como *G. arfaai* cierran su ciclo biológico gracias a la participación de un ácaro oribátido que actúa como hospedador intermediario, un invertebrado que ha sido propuesto como adecuado bioindicador de la calidad del suelo (Iturrondobeitia et al., 2004). Tras el impacto de un incendio forestal, la actividad de éstos no parece verse mermada en absoluto, llegando incluso a incrementarse en algunas especies concretas (Gil-Martín, 1997; Jiménez, 1998). Ello explicaría que, a pesar de su tardía llegada, su presencia se mantuviera en los años siguientes al incendio. El mismo caso es aplicable a los catenoténidos, cuya presencia es detectada desde el primer año de estudio y segundo postincendio. Es posible que *S. lobata* y *P. matovi* fueran capaces de adaptarse adecuadamente a los ácaros presentes en el medio tras el incendio, o bien que los roedores pioneros del área quemada trajeran consigo esos mismos ácaros, infiltrados en su pelaje como

ectoparásitos. El hallazgo de catenoténidos en la zona testimonio certificaría a las especies de esta familia como frecuentes parásitos de este género de roedores.

Otros parásitos capaces de informar de la reestructuración del ecosistema en base a los integrantes de su ciclo vital son los nematodos heteroxenos *A. annulosa* y *M. muris*. En el caso del capilarino, presente tanto en la zona control como en la zona quemada desde el inicio del estudio, el desarrollo larvario parece producirse en el interior de una lombriz de tierra. El efecto inmediato de las llamas puede ocasionar la destrucción de las lombrices que se encuentren en la cubierta más superficial, si bien el incremento en la alcalinidad del suelo producido a consecuencia del incendio podría conducir a un incremento en su abundancia (Kozlowski & Ahlgren, 1974). De hecho, en los primeros años posteriores al incendio la abundancia de parasitación de este helminto alcanza cifras realmente elevadas, rondando y superando en muchos hospedadores cargas parasitarias de 200 helmintos, si bien la abundancia en el área testimonio se mantiene más discreta. La elevada actividad de las lombrices en estos primeros años favorecerían este elevado nivel de transmisión, alcanzado niveles más estables con el paso de los años. El otro capilarino identificado, *E. bacillatus*, cuyo ciclo ha sido propuesto como directo con la posible participación de lombrices como hospedadores paraténicos, también podría ver intensificada su presencia ante el incremento en la población de lombrices, como efectivamente ocurre en los primeros años aunque de forma menos acusada que *A. annulosa*, dado que el principal mecanismo de transmisión es la ingesta de los huevos embrionados del medio, viendo condicionado parte de su éxito por factores medioambientales dada su naturaleza de pseudogeohelminto.

Con respecto a *M. muris*, el desarrollo de las larvas infestantes para el ratón de campo también se produce dentro de un invertebrado, cuyo papel es ejercido por un amplio espectro de artrópodos, incluyendo blatodeos, dípteros o

sifonápteros, entre muchos otros. La mayoría de estos invertebrados son capaces de recuperarse rápidamente tras una perturbación ambiental, lo que explicaría el mantenimiento de la especie desde los primeros períodos postincendio.

Por su parte, los nematodos monoxenos verían limitada su llegada y perpetuación en función de su naturaleza bioecológica, ya que algunas especies resultan muy exigentes en lo que al desarrollo de las formas infestantes se refiere. En el caso de los oxiúridos del género *Syphacia*, ageohelminthos y por tanto exentos de requerir unas condiciones ambientales particulares, enseguida verían incrementada su población, fomentada por el contacto entre los hospedadores, de forma equivalente a lo que ocurre en el área control. En el caso de los pseudogeohelminthos *T. muris* y *A. tetraptera*, el embrionamiento de los huevos debe completarse en el medio externo, si bien pueden llevarlo a cabo en un amplio rango de temperatura y humedad y mantener estas formas viables durante prolongados períodos de tiempo. El comportamiento de estas especies probablemente irá en consonancia con el comportamiento de la población hospedadora, aunque en el caso de *A. tetraptera* las bajas prevalencias detectadas en una y otra zona siguen corroborando lo explicado anteriormente acerca de la relativa especificidad de este helminto por el género *Apodemus*. Mención aparte merece el geohelminto *H. polygyrus*, cuyas formas infestantes son larvas de vida libre que presentan un cierto grado de vulnerabilidad ante las condiciones ambientales adversas y por tanto son más sensibles a las perturbaciones. Las elevadas cargas parasitarias registradas en los primeros años de estudio podrían ser debidas a los roedores parasitados procedentes de ecosistemas más estables para recolonizar el área quemada, ya que presentaban intensidades de parasitación semejantes a las registradas en el área control. Sin embargo, la población rápidamente fue descendiendo, llegando a desaparecer incluso en numerosos muestreos, dando como resultado esa prevalencia global significativamente menor

en el área quemada con respecto al área testimonio tras el período completo de estudio. Por su condición de geohelminto, *H. polygyrus* es altamente dependiente de las condiciones ambientales, por lo que los efectos nocivos de la perturbación sumado a la vulnerabilidad del ecosistema ante los cambios externos habrían hecho descender las condiciones de supervivencia de la población. Una larga trayectoria de estudios de inmunomodulación revelan que este helminto podría desempeñar un rol fundamental en la regulación poblacional del ratón de campo (Scott, 1990; Maizels et al., 2012). Alcanzar ese grado de interacción requiere un largo proceso de coevolución parásito-hospedador que sólo podrá mantenerse en ecosistemas estables, explicando su frecuente hallazgo en el área control. En las áreas quemadas, su menor prevalencia y abundancia son reflejo de la menor estabilidad del medio y la dificultad para el parásito para resistir los cambios medioambientales, y su paulatino incremento con el paso de los años, un signo de recuperación.

En lo referente a los cestodos, se han identificado tres estadios larvarios que utilizan al roedor de estudio como hospedador intermediario. Ya sea para *Mesocestoides* spp. larvae, *T. parva* larvae o *T. martis* larvae, el hospedador definitivo es un mamífero carnívoro, por lo que su detección es indicativo de la presencia de depredadores en el ecosistema, y el hecho de identificarlo en años sucesivos reflejará el buen funcionamiento de la cadena trófica. Ambos ténidos presentan una mayor prevalencia en el área control, lo que podría ser indicativo de su mayor grado de estabilidad. En el caso de *Mesocestoides* spp. larvae, la baja prevalencia detectada conduce a pensar en una parasitación ocasional, no suponiendo el ratón de campo su hospedador de elección. Asimismo, ha de tenerse en cuenta que el primer hospedador intermediario de las especies de *Mesocestoides* es, con gran probabilidad, un artrópodo, por lo que el ciclo también se vería condicionado por la presencia del mismo. En cualquier caso, el incremento y mantenimiento de las poblaciones de *Taenia* spp. larvae, y en particular de *T. parva*

larvae, considerada como componente de la comunidad helmintiana, debe ser interpretada en términos de recuperación de la Serra Calderona por el regreso de depredadores carnívoros al ecosistema.

Continuando con el filo Trematoda, resalta la escasa presencia de *Brachylaima* spp. en ambas áreas. En la zona control este porcentaje resulta especialmente bajo, pudiendo considerar esta parasitación prácticamente anecdótica. Ya se comentó anteriormente que la falta de cursos de agua permanentes en la Serra Calderona dificultaría el éxito de ciclos biológicos adecuados a la mayoría de los trematodos digénidos, además de no resultar los gasterópodos uno de los alimentos predilectos del ratón de campo. Es posible que la escasez de alimento y la vulnerabilidad del medio hayan forzado a los roedores de las áreas incendiadas a alimentarse con mayor frecuencia de estos invertebrados, ya que debido a su alto nivel de resiliencia ante los impactos del fuego (Kiss & Magnin, 2006), los caracoles terrestres, hospedadores intermediarios del género *Brachylaima*, han podido incrementar rápidamente su población en los años siguientes al incendio consituyendo una presa fácil para los roedores.

En cuanto al análisis de agregación de la comunidad helmintiana, y centrando la atención particularmente en las especies componentes, apenas existen diferencias entre ambas zonas, encontrando una tendencia claramente agregada en todas las especies consideradas. Al indagar en los valores del índice de Lefkovitch obtenidos en los primeros años de estudio, se detectan, al menos en algunas de las especies de las áreas afectada, valores relativamente bajos que se han ido incrementando paulatinamente a lo largo del proceso de regeneración. Teniendo en cuenta que una distribución agregada es la principal responsable de la persistencia de un parásito en la población de hospedadores (Rosà et al., 2006), la cada vez mayor tendencia a la agregación de las especies que se han comportado hasta ahora

como desestabilizadoras de la comunidad, es reflejo del mayor grado de recuperación del ecosistema. De acuerdo a lo establecido por Sainz-Elipe (2009), los cambios en la distribución de frecuencias de las especies codominantes de la comunidad helmintiana son los que marcan este nivel de recuperación, ya que las especies dominantes apenas ven modificados tales valores tras el efecto de las llamas.

Al igual que se observó al analizar la población de *A. sylvaticus* en su conjunto, no se han detectado diferencias destacables en la comunidad helmintiana de cada área al tener en cuenta el sexo del hospedador. Ciertamente, tanto la prevalencia como la carga parasitaria de machos y hembras son significativamente mayores en el área postincendio que en el área testimonio, lo cual es lógico si se tiene en cuenta que tales valores ya son superiores al considerar la población conjunta de los roedores. Los resultados registrados hasta el presente en el Parc Natural de la Serra Calderona no revelan diferencias a nivel de sexo en ninguna de las dos áreas, una conclusión también obtenida en otros muchos estudios helmintofaunísticos (Gregory, 1991, 1992; Gregory et al., 1992; Abu-Madi et al., 1998; Di Bella & Geraci, 2006). Sin embargo, Weil et al. (2006) sentencian que los micromamíferos machos son más susceptibles a las infecciones parasitarias que las hembras, proponiendo la causa de esta susceptibilidad en un origen hormonal. El estradiol, principal estrógeno producido por las hembras, mejora la función inmunitaria (Klein, 2000), mientras que altos niveles de testosterona, principal hormona sexual de los machos, podría llegar a inhibir las respuestas de hipersensibilidad generadas por el sistema inmunológico para hacer frente a la infestación (Mendenhall et al., 1990). Corroborando esta teoría, es posible encontrar algunos estudios realizados en *A. sylvaticus* que reportan claras diferencias teniendo en cuenta el sexo del hospedador. Este efecto del sexo ha sido detectado, no obstante, sólo en algunas especies, concretamente en el cestodo *T. parva* larvae (Eira et al., 2006;

Debenedetti et al., 2015) y los nematodos *H. polygyrus* (Gregory et al., 1990) y *S. stroma* (Behnke et al., 1999; Eira et al., 2006; Debenedetti et al., 2015). En el presente estudio sólo se aprecian diferencias significativas en la parasitación de los capilarinos *E. bacillatus* y *A. annulosa* en el área postincendio, observándose una mayor prevalencia en las hembras. No se ha encontrado en la literatura referencia alguna con respecto al efecto del sexo sobre estas especies, por lo que no es posible afirmar si la causa pueda ser de tipo hormonal o incluso debida, como se ha postulado anteriormente, a la dieta del hospedador.

En cualquier caso, y teniendo en cuenta los resultados globales, se concluye que no existen diferencias en la parasitación de machos y hembras derivados del proceso de regeneración, dada la similitud entre ambas zonas. Tal observación puede ser comparada a los resultados obtenidos por Torre et al. (2013) en el Parc Natural de Montseny, un ecosistema mediterráneo afectado por el fuego donde también se realiza el seguimiento de la población de ratón de campo en paralelo a sus helmintos parásitos, y donde tampoco se ha identificado efecto alguno por parte del sexo del hospedador.

En lo que a la edad del hospedador se refiere, sí se detectan claras diferencias en el grado de parasitación de las tres clases de edad, si bien esta tendencia es idéntica en los dos ecosistemas. Adultos y subadultos presentan valores de prevalencia muy similares, siempre superiores en el área postincendio a consecuencia de la mayor prevalencia global existente en esta zona. Por su parte, la prevalencia en los juveniles del área control cae significativamente por debajo de los roedores del área perturbada, si bien en ambos casos son el grupo de edad menos parasitado. Por tanto, puede concluirse que, en general, la prevalencia y la abundancia media aumentan con la edad del hospedador en ambas áreas. Tal y como se mencionó al analizar el conjunto de hospedadores de la Serra Calderona, el

efecto de la edad se relaciona con el efecto acumulativo de las formas parásitas en los individuos de mayor edad, dado el mayor número de exposiciones a las infecciones parasitarias (Gregory, 1992). Este hecho también es reflejo de los cambios en la dieta del hospedador, ya que al aumentar la edad se amplía también el espectro alimentario. Así, los adultos ejercen de principales hospedadores de especies No-FES, ya que con mayor frecuencia introducen en su dieta invertebrados, hospedadores intermediarios de estas especies. Por otro lado, las diferencias a nivel de helmintos FES son apenas perceptibles entre adultos y subadultos, y aunque se alejan un poco del porcentaje observado en los juveniles estas diferencias no son tan acusadas, por lo que las especies cuyas formas de transmisión permanecen en el medio se verán sólo parcialmente condicionadas por la edad del hospedador. Un posible condicionante también asociado a la edad es la mayor actividad y movilidad de los ejemplares adultos, ya que al tener una mayor área de campeo también aumentan las probabilidades de contacto entre hospedador y parásito. En la mayoría de especies componentes de una u otra zona se han detectado diferencias significativas al comparar las prevalencias y abundancias entre los tres grupos de edad, destacando, por el contrario, la parasitación por las especies del género *Syphacia*, en cuyo caso no existen apenas diferencias entre los grados de parasitación de adultos, subadultos y juveniles tanto en la zona postincendio como en la testimonio. Resulta interesante remontarse a los resultados obtenidos en los primeros años del estudio, cuando en la zona perturbada no se detectaban diferencias estadísticamente significativas en la parasitación de las tres clases de edad, si bien en el área control la tendencia era la misma que la anteriormente explicada (Cerezuela, 2000). Sin embargo, con el paso del tiempo comenzó a registrarse un incremento en la parasitación de los ejemplares juveniles de las áreas postincendio, promovido quizá por una mayor susceptibilidad de estos individuos a la adquisición de infecciones (Klein, 2004). El resultado de una temprana

parasitación fue el efecto acumulativo de las formas parásitas en los ejemplares adultos, por lo que posteriormente, y a medida que avanzaba el proceso de regeneración, los niveles de parasitación de los juveniles comenzaron a descender, viéndose significativamente aumentados los de los adultos y subadultos. En el cómputo global, y teniendo en consideración el período de veintidós años posteriores al incendio, se ha comprobado que ya no existen diferencias en este aspecto entre el área quemada y el área control, siguiendo la misma tendencia en el grado de parasitación de los hospedadores. Esta similitud induce a pensar, por tanto, en el restablecimiento del equilibrio en la zona perturbada.

Los resultados de Sainz-Elipe (2009) permitieron la propuesta y validación de una serie de bioindicadores helmintianos capaces de detectar el grado de recuperación del Parc Natural de la Serra Calderona tras el impacto del gran incendio forestal. Dado que uno de los principales objetivos del presente trabajo es la extrapolable aplicación de estos bioindicadores a otros ecosistemas de tipo mediterráneo, el análisis de los resultados recogidos desde entonces permite reforzar la potencia y fiabilidad de los mismos. Por consiguiente, y para dar por finalizado este capítulo, a continuación se enumeran los indicadores biológicos que pueden ser extraídos tras veintidós años de estudio postincendio de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* en las áreas quemadas y testimonio del Parc Natural de la Serra Calderona:

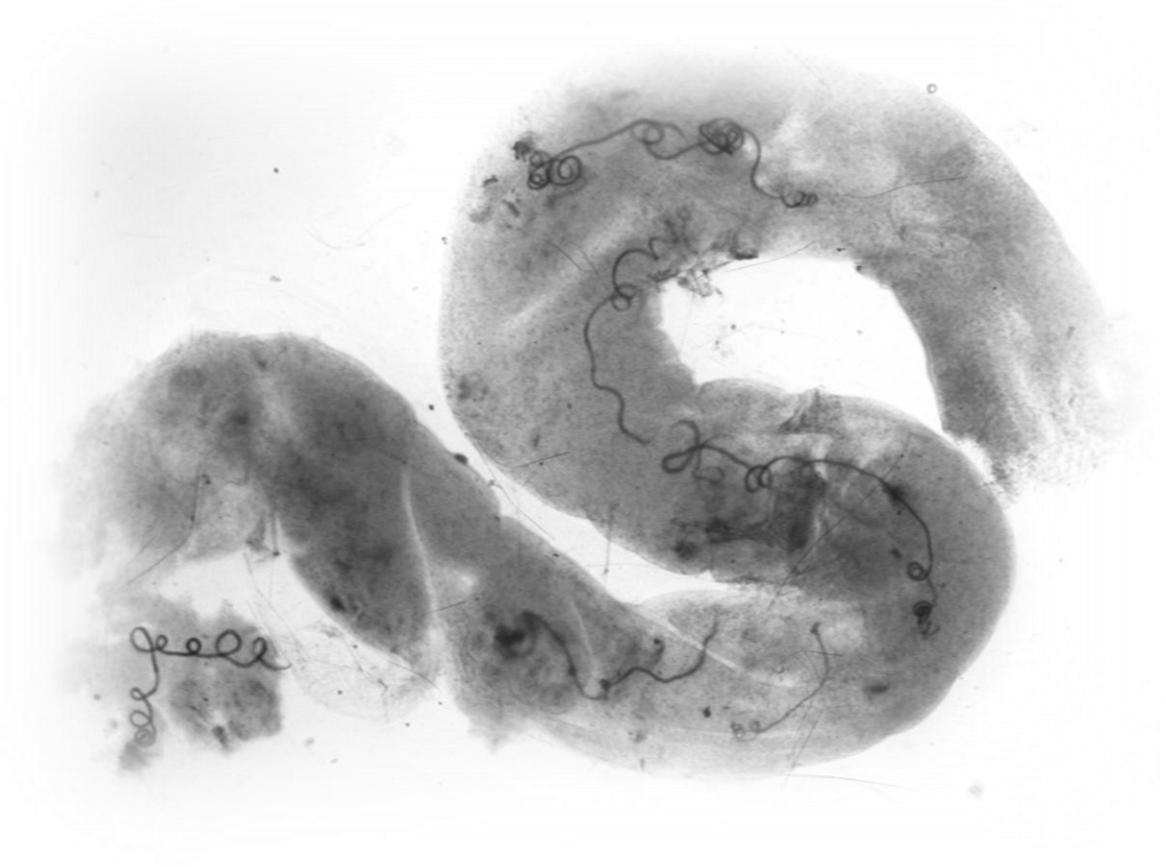
- ❖ La mayor prevalencia y abundancia media de parasitación en las áreas quemadas, ya que la población hospedadora aún presenta una mayor susceptibilidad a adquirir nuevas infestaciones;

- ❖ La mayor biodiversidad helmintiana de las áreas perturbadas, en base a la riqueza de especies, así como a los índices de biodiversidad calculados, reflejo de una mayor inestabilidad como consecuencia del proceso de regeneración;
- ❖ La mayor prevalencia de las especies de geohelminetos en las áreas quemadas, cuya transmisión se ve incrementada en consonancia al aumento poblacional de hospedadores;
- ❖ Las mayores fluctuaciones de las especies de geohelminetos en las áreas quemadas, ya que el ecosistema no siempre ofrece unas condiciones adecuadas para el desarrollo de las formas parasitarias de vida libre;
- ❖ Los cambios en la distribución de frecuencias de las especies codominantes en las áreas quemadas, detectándose una mayor tendencia a la agregación, y por tanto un menor efecto desestabilizador sobre la población hospedadora, como consecuencia de la cada vez mayor similitud entre ambas áreas.

Capítulo V



El binomio *Apodemus sylvaticus*/helminto en la Serra Calderona



5.1. EVOLUCIÓN POSTINCENDIO DEL BINOMIO *Apodemus sylvaticus*/HELMINTO EN EL PARC NATURAL DE LA SERRA CALDERONA

Una vez conocida y analizada la composición y caracterización de las especies que forman la comunidad helmintiana del ratón de campo en el Parc Natural de la Serra Calderona, el siguiente objetivo es conocer cómo ha evolucionado el conjunto hospedador/parásito con el transcurso de los años. Dado que el objetivo principal del presente trabajo es el análisis global del proceso de regeneración del Parc Natural de la Serra Calderona, no se realizará un estudio anual exhaustivo, sino que únicamente se ilustrarán los valores observados en el último período, desde el año decimonoveno al vigesimosegundo postincendio, analizando posteriormente si su tendencia sigue la descrita en los trabajos de Cerezuela (2000), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015), quienes sí estudiaron con detalle la evolución anual de la comunidad helmintiana del ratón de campo en los primeros y posteriores años de regeneración del Parc Natural. Este análisis se realizará, en primer lugar, a nivel de comunidad helmintiana, tanto en su conjunto así como en función de su naturaleza bioecológica, en las áreas postincendio (PI) y testimonio (T); y, en segundo lugar, se presentará su análisis a nivel de especies componentes de la comunidad helmintiana de cada área, estudiando los cambios en su prevalencia y abundancia en estos últimos cuatro años de estudio. Con ello se persigue observar la evolución y grado de recuperación del binomio *A. sylvaticus*/helminto en las áreas afectadas y definir los indicadores biológicos que puedan ser aplicados como potenciales marcadores de la regeneración postincendio.

5.1.1. EVOLUCIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA

5.1.1.1. Según la comunidad helmintiana en su conjunto

El estudio de la evolución de la comunidad helmintiana se ha basado, por un lado, en el seguimiento de los principales descriptores cuantitativos, en concreto prevalencia y abundancia media globales, y, por otro lado, en los valores del índice de Brillouin y la riqueza media de especies, ambos reflejo teórico de la biodiversidad helmintiana. En la **Figura 5.1.** se exponen estos resultados, que permiten visualizar la tendencia seguida por la comunidad en el período comprendido entre el decimonoveno y vigesimosegundo año postincendio. La significancia estadística de los resultados obtenidos se analiza mediante el test de χ^2 y el test de Mann-Whitney para el análisis comparativo de, respectivamente, las prevalencias y las abundancias medias.

Si bien en términos generales se observa un mayor nivel de parasitación en las áreas PI tras el período completo de estudio, durante los últimos años se produce una relativa estabilización en los niveles de prevalencia, que en ocasiones llegan a estar por debajo de la zona T, donde se llega a registrar, ocasionalmente, un 100% de parasitación (**Figura 5.1.A.**). No obstante, las diferencias entre áreas son escasas, no detectándose significancia estadística entre ellas. Dentro de cada área, las fluctuaciones anuales son muy sutiles, sin diferencias significativas en ninguna de ellas.

Con respecto a la abundancia media, en la zona perturbada se detecta una tendencia estable, viéndose ligeramente incrementada en el año vigesimosegundo. En el área control se detecta una mayor fluctuación anual en la carga parasitaria, si bien estas diferencias carecen de significancia estadística. Comparando entre sí ambas áreas, destacan las elevadas cargas parasitarias detectadas en el área PI en

los cuatro años, superando siempre al área T, aunque sólo se detectan diferencias estadísticamente significativas en el año vigesimosegundo ($U = 47,500$; $p = 0,036$; g.l. = 1).

Al estudiar la biodiversidad helmintiana en base al índice de Brillouin (**Figura 5.1.B**), la zona PI se caracteriza por un mayor nivel de diversidad biológica, existiendo sólo algunos momentos concretos, como el año vigesimosegundo, en el que este índice cae por debajo del control. El número medio de especies helmintianas detectadas también es, en general, inferior en el área T, aunque cabe destacar el progresivo descenso de la riqueza de especies de los enclaves afectados por el incendio, siguiendo una tendencia que recuerda cada vez más a la de la zona control.

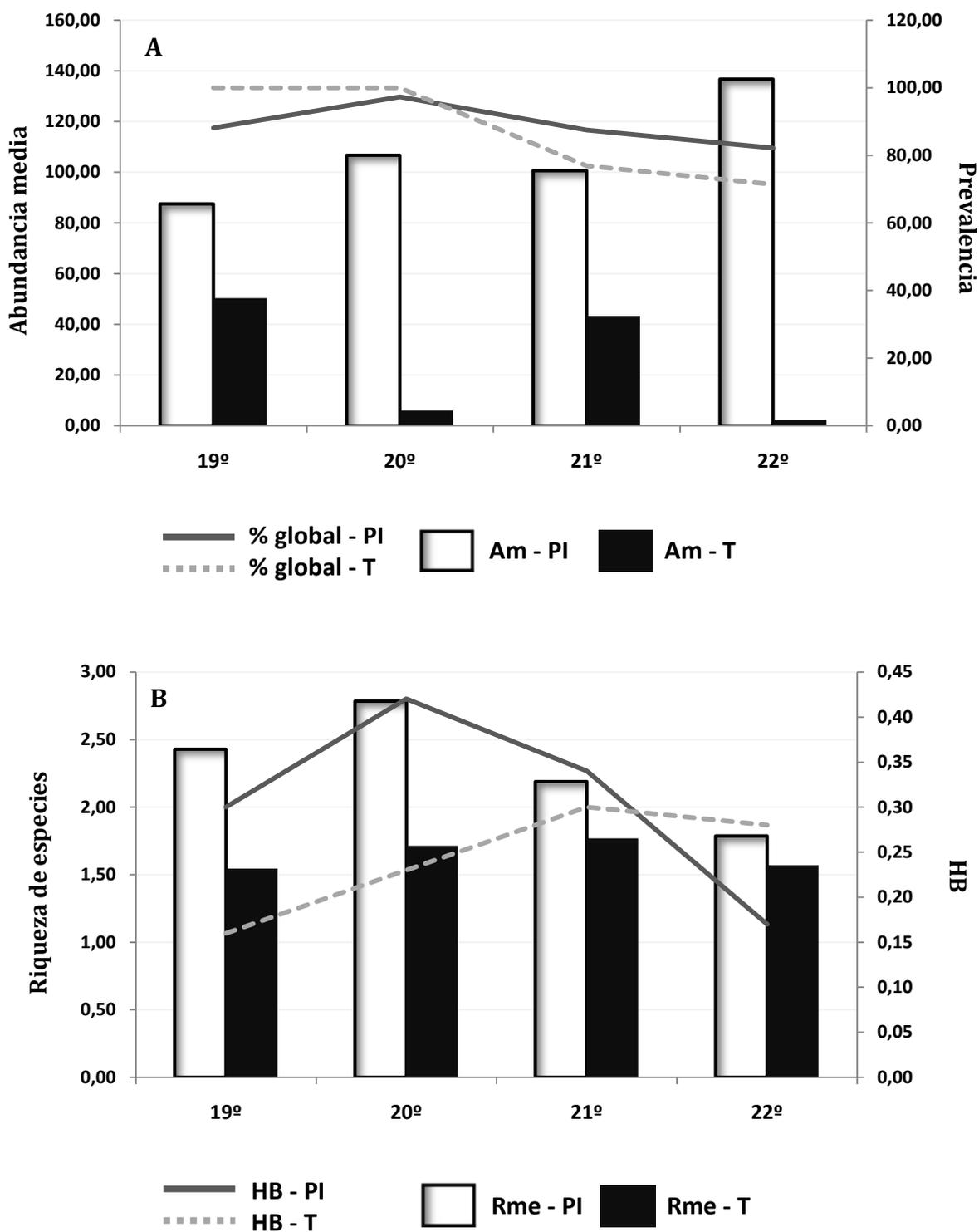


Figura 5.1. Evolución anual de la comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T): A) evolución de la prevalencia (%) y abundancia media (Am) globales; B) evolución de la riqueza media de especies (Rme) y el índice de Brillouin (HB).

5.1.1.2. Según la naturaleza bioecológica de los helmintos

Una vez analizada la comunidad helmintiana desde un punto de vista global, se estudia la evolución de los helmintos agrupados en función de su naturaleza bioecológica, bien por su mecanismo de transmisión (helmintos FES y No-FES), por su tipo de ciclo biológico (monoxenos y heteroxenos) y, dentro del grupo de los helmintos monoxenos, en función de su dependencia del medio externo (geohelmintos, ageohelmintos y pseudogeohelmintos). Los resultados correspondientes al período de estudio comprendido entre el año decimonoveno y el vigesimosegundo se muestran en las **Figuras 5.2. y 5.3.**

Al estudiar a las especies helmintianas según la forma infestante para el ratón de campo (**Figura 5.2.A.**), los helmintos FES son el grupo dominante durante todos los años de estudio. Comparando ambas áreas, se observa que estos helmintos presentan, en general, una mayor prevalencia en la zona afectada, siendo superada en la zona control en el año decimonoveno, si bien no existen diferencias estadísticamente significativas entre estos valores.

Los helmintos No-FES destacan, sin embargo, por presentar un mayor grado de fluctuaciones anuales tanto en la zona PI como en la zona T, aunque no existen diferencias significativas entre estas fluctuaciones. En general, la prevalencia es superior en el área quemada, con la excepción del año vigesimosegundo, si bien estas diferencias carecen de significancia estadística, observándose un comportamiento cada vez más similar entre ambas áreas.

Al agrupar a los helmintos en monoxenos y heteroxenos (**Figura 5.2.B.**), la tendencia es similar a la anteriormente descrita. El grupo de los monoxenos es dominante en ambas áreas, con una prevalencia en general muy superior a la de los heteroxenos. Los porcentajes de parasitación de los helmintos de ciclo directo se

muestran superiores en la zona en regeneración, aunque estas diferencias no presentan significancia estadística. En el caso de los helmintos heteroxenos, cuya prevalencia es superior en el área PI en los tres primeros años, se observa un incremento del valor del área T en el año vigesimosegundo, detectándose diferencias estadísticamente significativas entre ambas zonas ($\chi^2 = 5,358$; $p = 0,033$; g.l. = 1). La fluctuación anual de los helmintos heteroxenos es más evidente, y, de hecho, entre la prevalencia de los años decimonoveno y vigésimo del área PI existen diferencias significativas ($\chi^2 = 4,558$; $p = 0,028$; g.l. = 1).

Finalmente, y centrando la atención en los helmintos monoxenos, se analiza la evolución seguida por los geohelminintos, ageohelminintos y pseudogeohelminintos (**Figura 5.3.**). La especie geohelmintiana detectada destaca por su protagonismo en la zona control, donde se mantiene como especie dominante durante los cuatro años de estudio, aunque con diferencias estadísticamente significativas sólo en el año decimonoveno ($\chi^2 = 20,071$; $p < 0,0001$; g.l. = 1). Destacan las fuertes fluctuaciones anuales de este helminto en ambas áreas, llegando a no ser detectado en el año vigesimosegundo en el área PI. Siguiendo con los ageohelminintos, su prevalencia es mucho mayor en la zona quemada en los cuatro años, aunque sólo se detectan diferencias significativas en el año decimonoveno ($\chi^2 = 7,234$; $p = 0,010$; g.l. = 1). En cuanto a los pseudogeohelminintos, cuya prevalencia es superior en la zona perturbada pero de forma menos acusada, mantienen una dinámica relativamente estable, siendo cada vez más similares a los valores del área control en la última etapa y sin detectarse, en ningún caso, diferencias estadísticamente significativas.

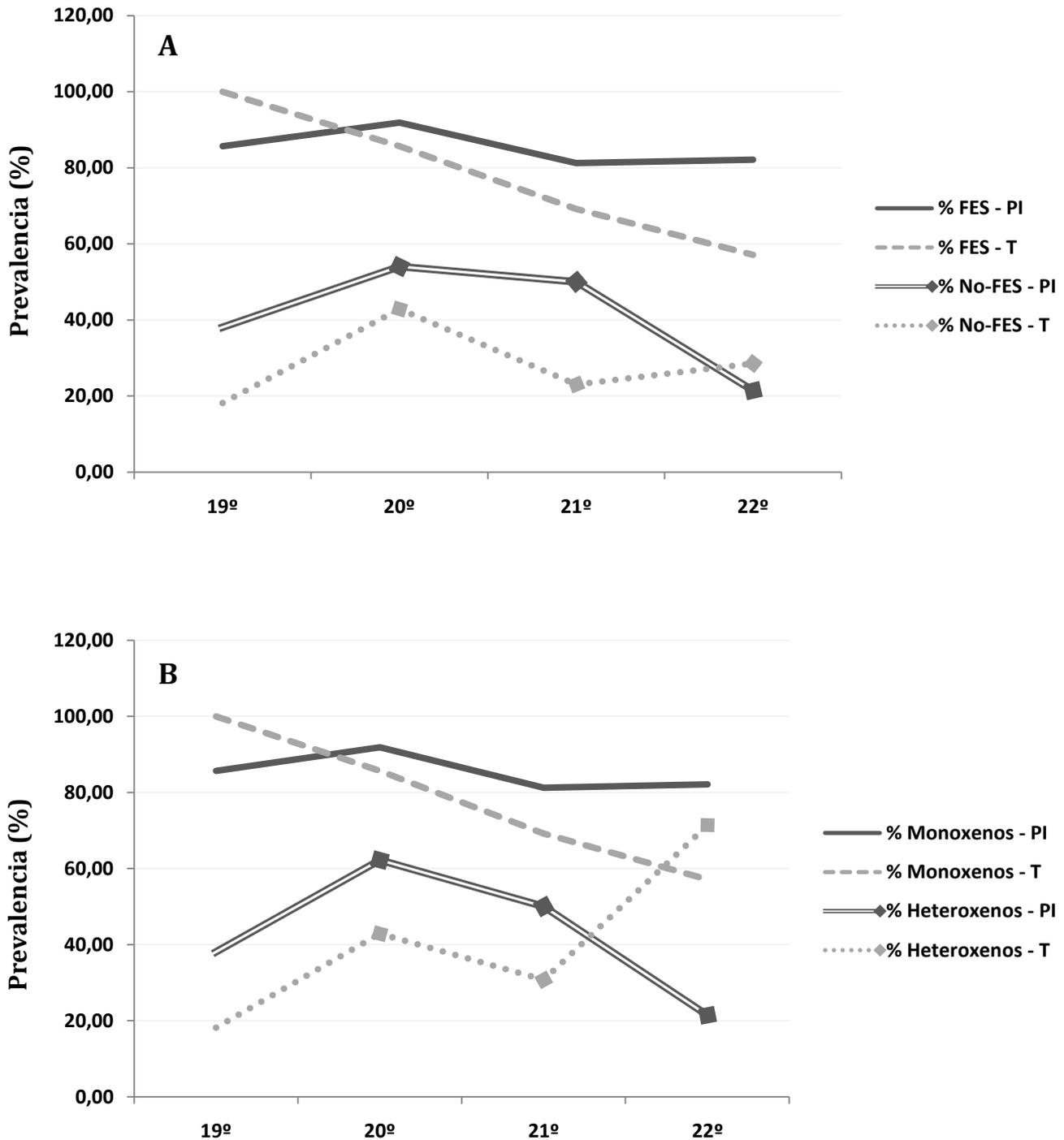


Figura 5.2. Evolución anual desde el 19º al 22º año postincendio de las prevalencias (%) de los helmintos según su naturaleza biológica en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T): A) evolución de FES y No-FES; B) evolución de monoxenos y heteroxenos.

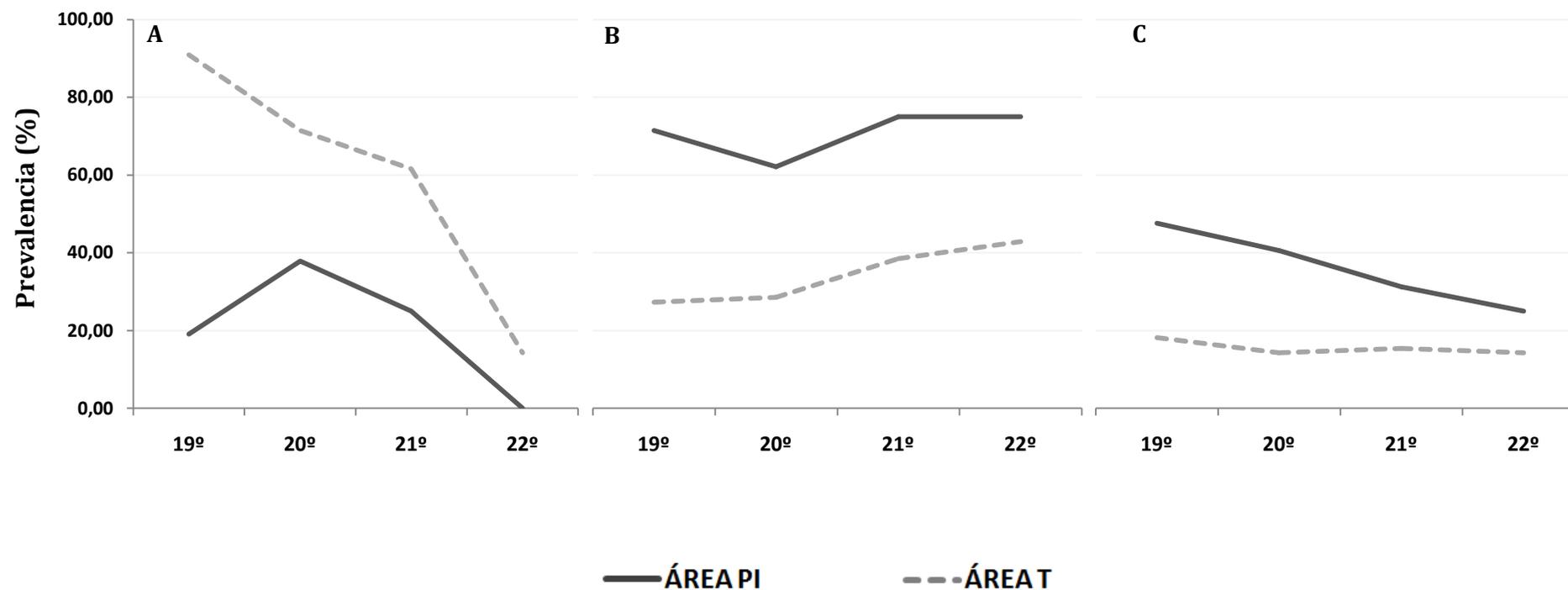


Figura 5.3. Evolución anual desde el 19º al 22º año postincendio de las prevalencias (%) de los helmintos monoxenos en las áreas postincendio (PI) y testimonio (T): A) evolución de los geohelminths; B) evolución de los ageohelminths; C) evolución de los pseudogeohelminths.

5.1.2. EVOLUCIÓN DE LAS ESPECIES COMPONENTES

Taenia parva larvae

El cestodo *T. parva* larvae sufre, como se observa en la **Figura 5.4.**, importantes fluctuaciones anuales. Las oscilaciones en el área quemada, tanto en términos de prevalencia como de abundancia media, que semejan evolucionar en paralelo, son considerables aunque no significativas, no siendo detectado en el año veintiuno postincendio. En el área control también existen ciertas fluctuaciones anuales, pero de un modo menos acusado, si bien en este caso no es detectado en el año decimonoveno. Al comparar ambas áreas, se observa una tendencia similar en su evolución, no detectándose diferencias significativas entre ellas.

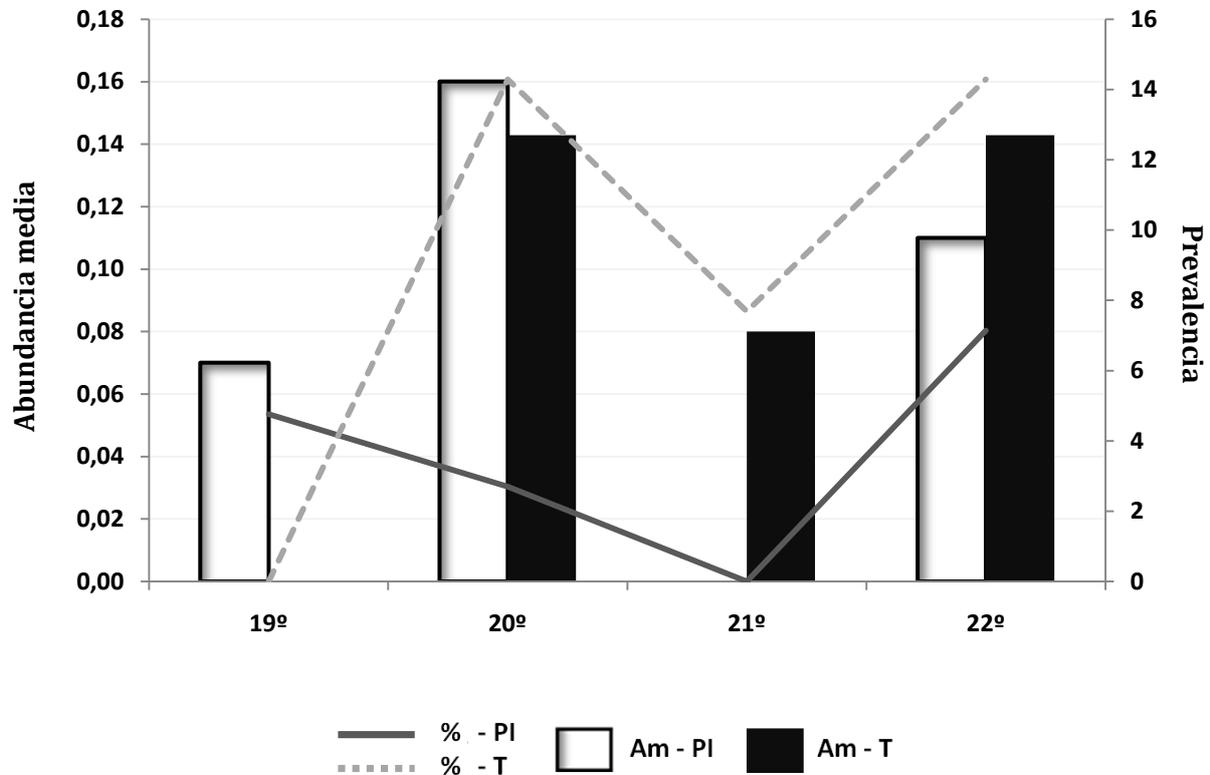


Figura 5.4. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Taenia parva* larvae desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Pseudocatenotaenia matovi

El catenoténido *P. matovi* experimenta fluctuaciones importantes a lo largo de los cuatro años estudiados, no siendo hallado en el área PI en el año vigesimosegundo, si bien las diferencias entre la abundancia y la prevalencia de los años restantes no son significativas. En el área T su presencia es mucho más inestable, y de hecho sólo es identificado en el año decimonoveno. En la **Figura 5.5.** se presenta la tendencia de este helminto durante dicho período.

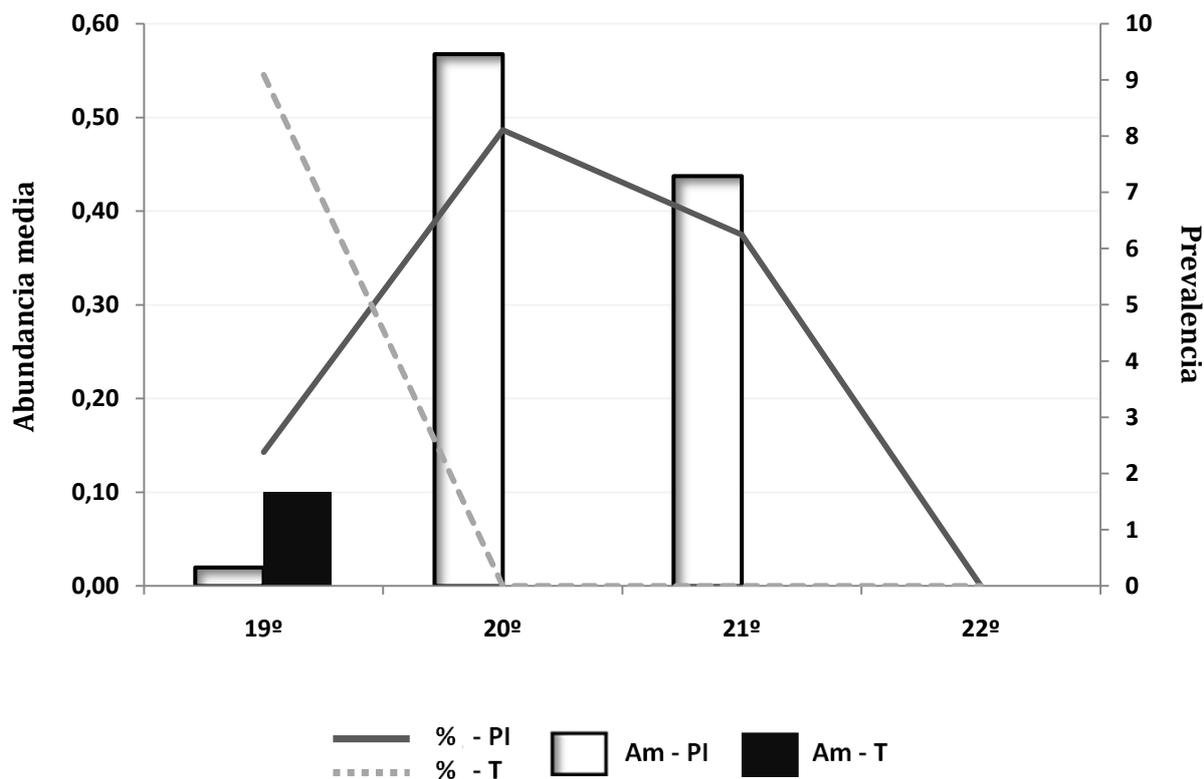


Figura 5.5. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Pseudocatenotaenia matovi* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Skrjabinotaenia lobata

La otra especie de catenoténido identificada, *S. lobata*, presenta, en general, valores de prevalencia y abundancia similares a los de *P. matovi*, aunque en este caso la dinámica seguida por ambas áreas es más similar en algunos años (**Figura 5.6.**). Si bien en la zona T sólo es detectado en los años vigésimo y vigesimosegundo, los valores registrados en esta zona son superiores a los de la zona PI, aunque estas diferencias no son significativas. En el área quemada es identificado en todos los años de estudio, detectándose ciertas fluctuaciones anuales que, no obstante, carecen de significancia estadística.

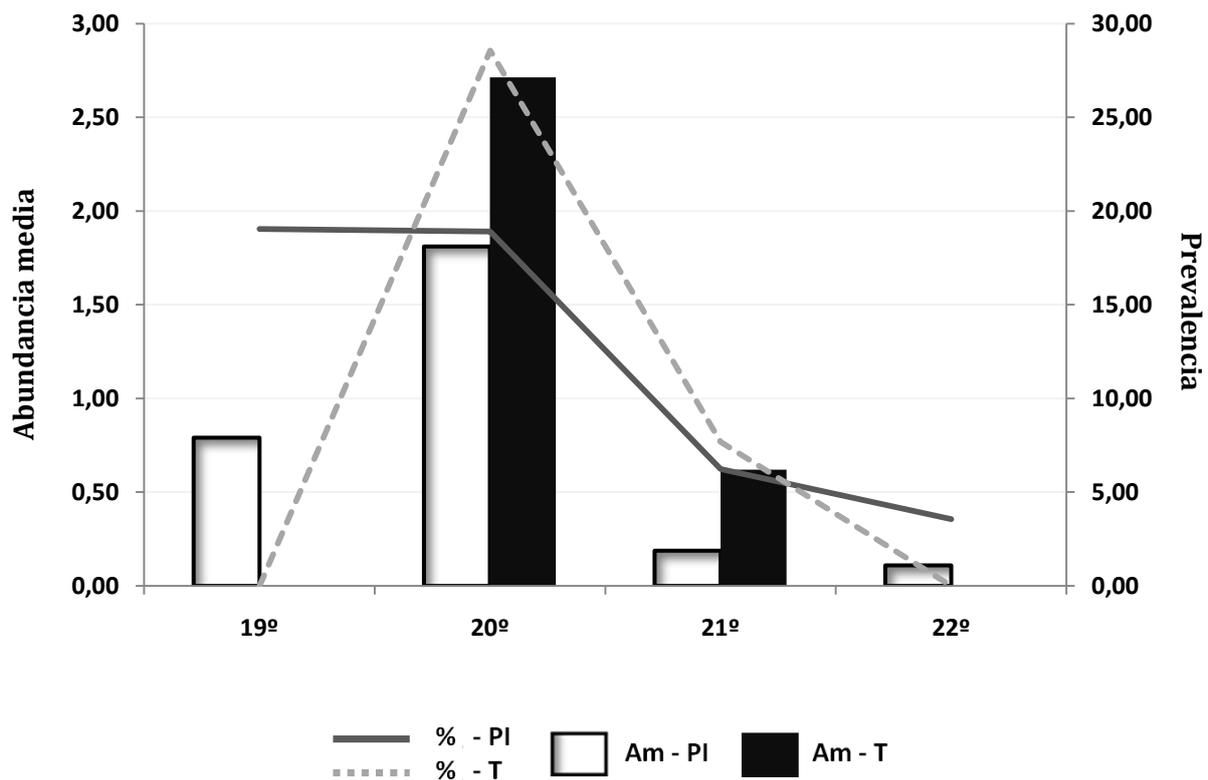


Figura 5.6. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Skrjabinotaenia lobata* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Trichuris muris

El nematodo *T. muris*, cuya evolución se ve reflejada en la **Figura 5.7.**, presenta, en general, elevados valores de prevalencia y abundancia en la zona PI, destacando el pico observado en el año vigésimo y con escasas fluctuaciones que en ningún caso presentan significancia estadística. En el área T, sin embargo, la prevalencia y, sobre todo, la abundancia presentan valores muy inferiores, no siendo hallado en el año vigesimoprimerero, si bien al comparar los valores registrados en una u otra área no se detectan diferencias estadísticamente significativas.

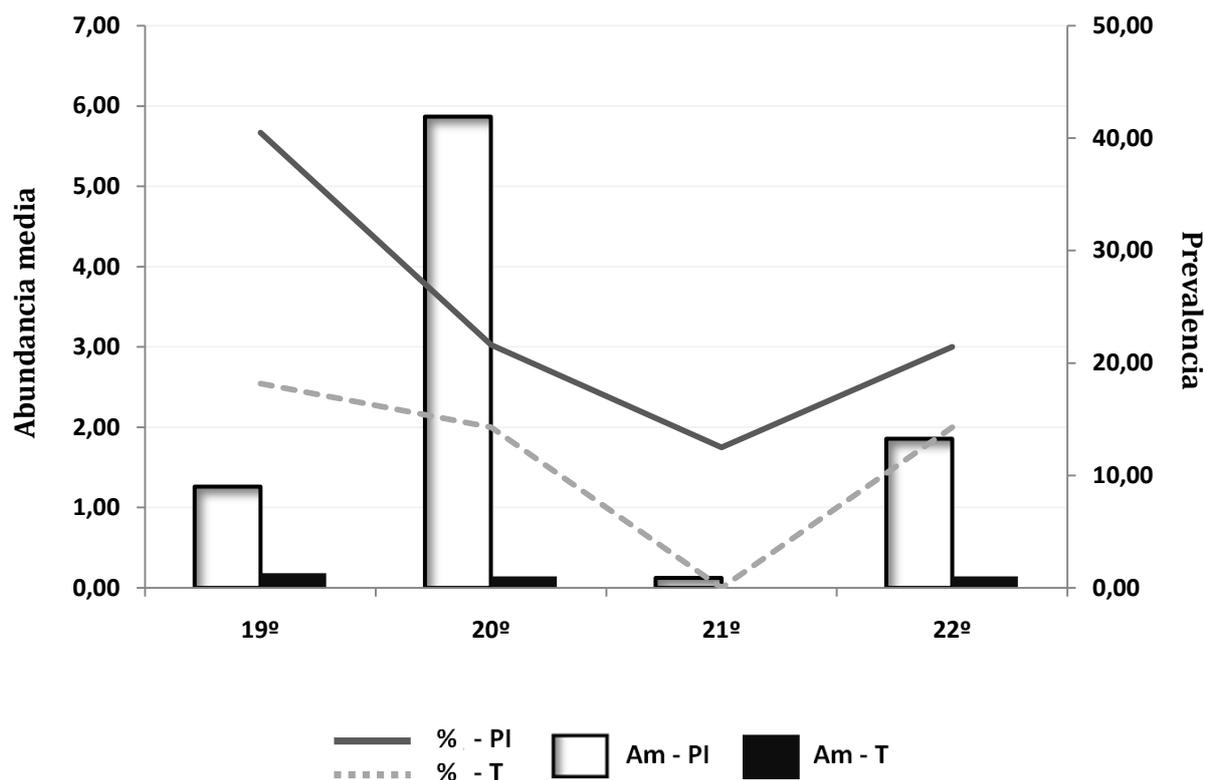


Figura 5.7. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Trichuris muris* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Eucoleus bacillatus

Como se observa en la **Figura 5.8.**, la presencia del capilarino *E. bacillatus* en el área quemada es elevada, aunque se observa una caída importante en su prevalencia y carga parasitaria en el año vigesimosegundo, y de hecho a nivel de abundancia media se detectan diferencias estadísticamente significativas en este año con respecto al anterior ($U = 175,000$; $p = 0,030$; g.l. = 1). En la zona control este capilarino tiene una presencia más discreta, siendo solamente detectado en el año vigesimoprimerero con una prevalencia similar a la de la zona perturbada y un valor de abundancia que incluso supera, aunque no de forma significativa, al de dicha zona.

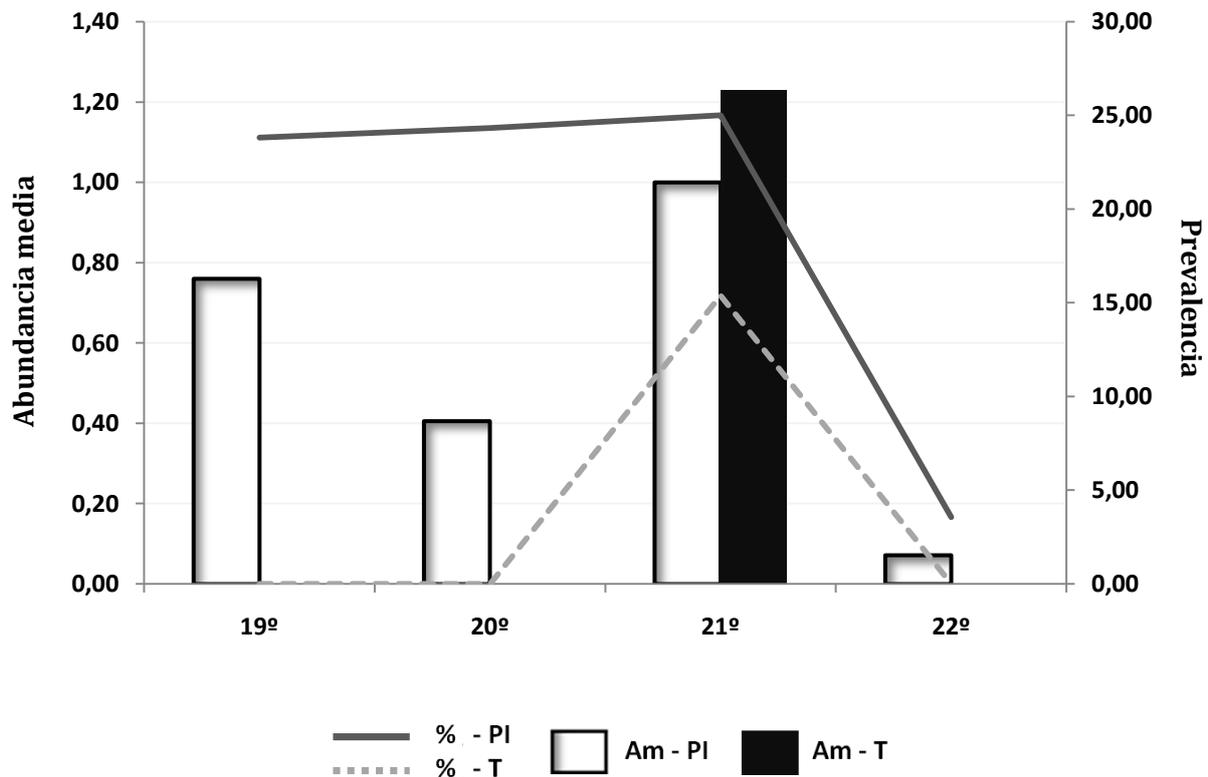


Figura 5.8. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Eucoleus bacillatus* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Aonchotheca annulosa

La otra especie de capilarino presenta, como muestra la **Figura 5.10.**, una elevada prevalencia y abundancia en la zona PI, aunque en el año vigesimosegundo se observa un descenso importante en su presencia, observándose diferencias estadísticamente significativas a nivel de abundancia entre los años veintiuno y veintidós postincendio (U = 172,000; p = 0,046; g.l. = 1). Por su parte, en la zona T su presencia es mucho más inestable, siendo identificado solamente en el año decimonoveno y en el vigesimosegundo. Destaca, no obstante, que en el año vigesimoprimer la carga parasitaria sea superior en la zona control con respecto a la de la zona perturbada, aunque las diferencias carecen de significancia estadística.

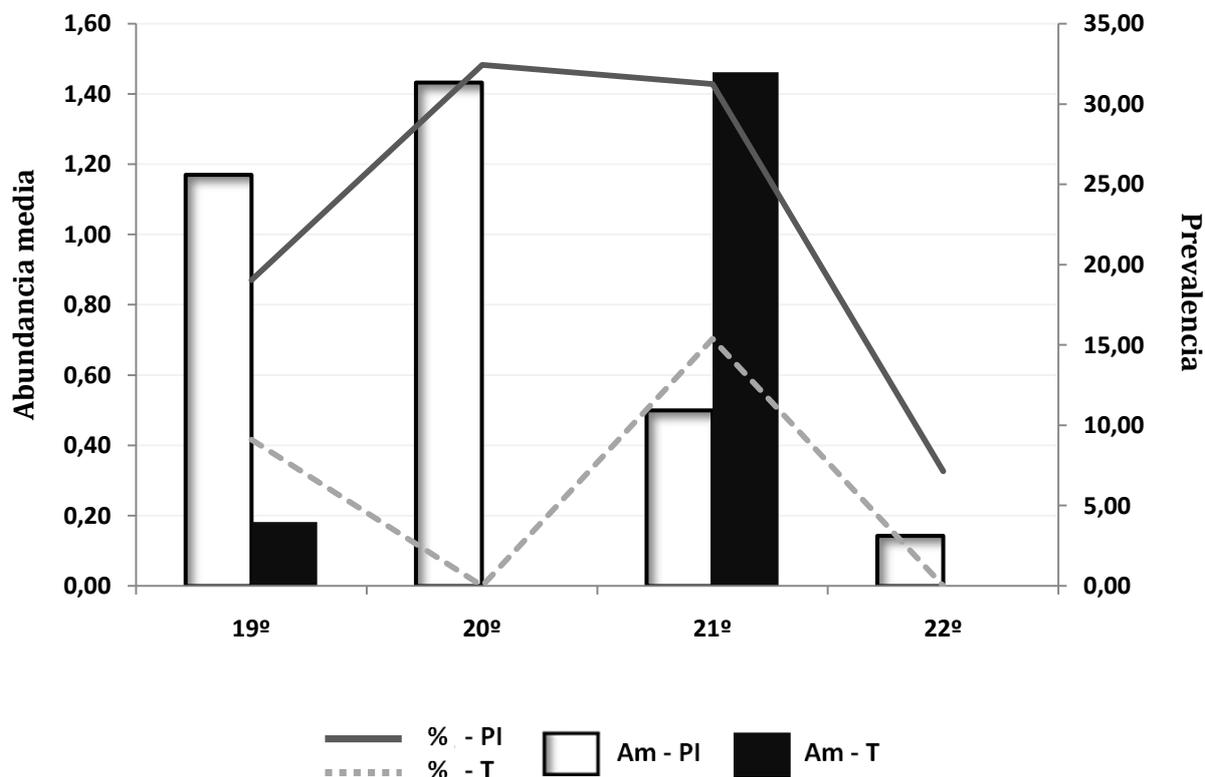


Figura 5.10. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Aonchotheca annulosa* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Heligmosomoides polygyrus

La presencia de este nematodo (**Figura 5.11.**) resulta destacable en el área control, donde la población mantiene una prevalencia y abundancia superiores a las observadas en la zona quemada en todos los años estudiados, con diferencias estadísticamente significativas a nivel de prevalencia en el año decimonoveno ($\chi^2 = 20,071$; $p < 0,0001$; g.l. = 1), y a nivel de carga parasitaria en los años decimonoveno ($U = 35,000$; $p < 0,0001$; g.l. = 1) y vigesimoprimer ($U = 61,500$; $p = 0,037$; g.l. = 1). Al analizar su evolución, resalta la ausencia del nematodo en el área PI en el último año, mientras que en el área T se produce una caída drástica tanto en la prevalencia como en la abundancia, si bien sólo se detectan diferencias significativas a nivel de abundancia entre los años decimonoveno y vigésimo ($U = 11,500$; $p = 0,014$; g.l. = 1).

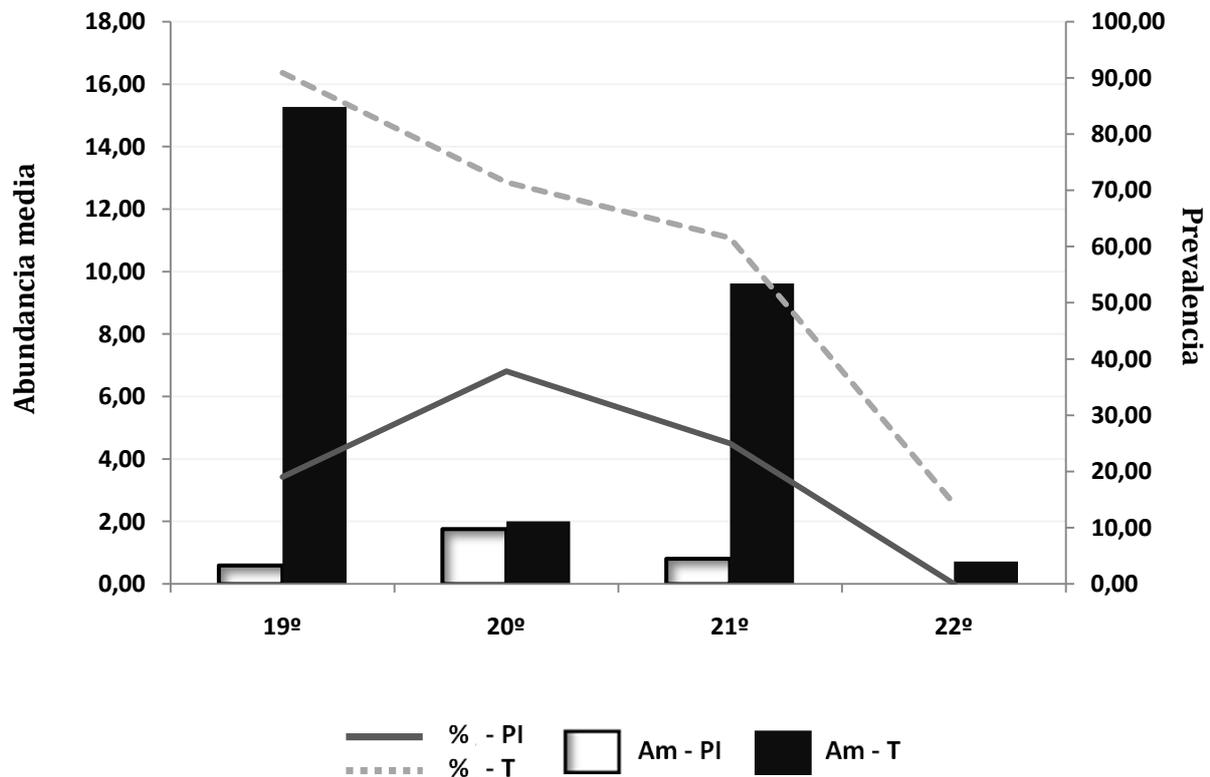


Figura 5.11. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Heligmosomoides polygyrus* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Syphacia stroma

El oxiúrido *S. stroma* (Figura 5.12.) presenta unos valores muy elevados de prevalencia y abundancia en el área quemada en todos los años estudiados, mientras que en el área control sólo es detectado, y con valores muy inferiores a los registrados en la zona PI, en el año vigesimoprimerero. Al analizar su evolución en el área afectada, se observa una tendencia en general estable en el período estudiado, destacando el gran incremento detectado a nivel de abundancia en el último año, si bien esta diferencia carece de significancia estadística.

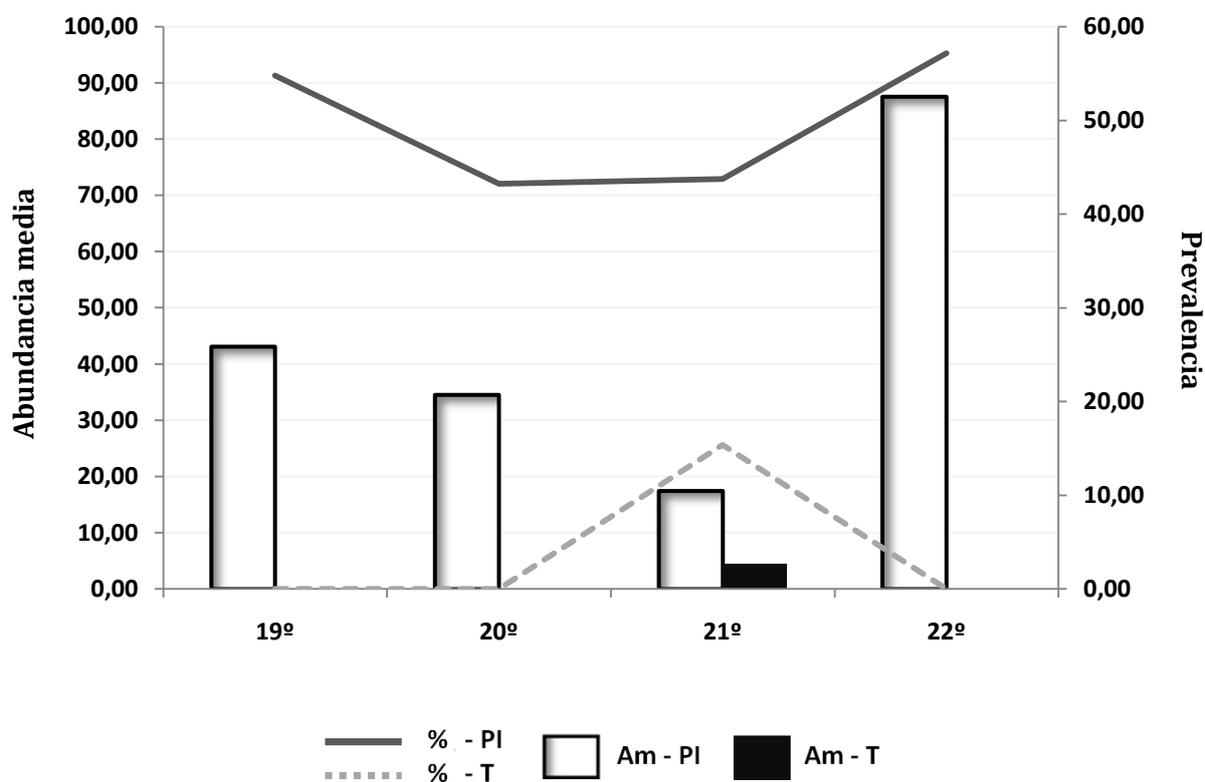


Figura 5.12. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Syphacia stroma* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Syphacia frederici

De forma similar a la tendencia de su congénere, *S. frederici* (Figura 5.13.) mantiene una prevalencia y abundancia elevadas en el área PI en todos los años, descendiendo ligeramente en el vigesimosegundo. En el área T su prevalencia también resulta elevada, estando muy cercana de la detectada en la zona PI e incluso superándola en el año vigesimosegundo. De hecho, las diferencias entre ambas áreas no presentan significancia estadística. En cuanto a su evolución, en general mantiene una tendencia relativamente estable en ambas zonas, destacando la escasa abundancia observada en los años vigésimo y vigesimosegundo en la zona control, aunque no se detecta significancia estadística al respecto.

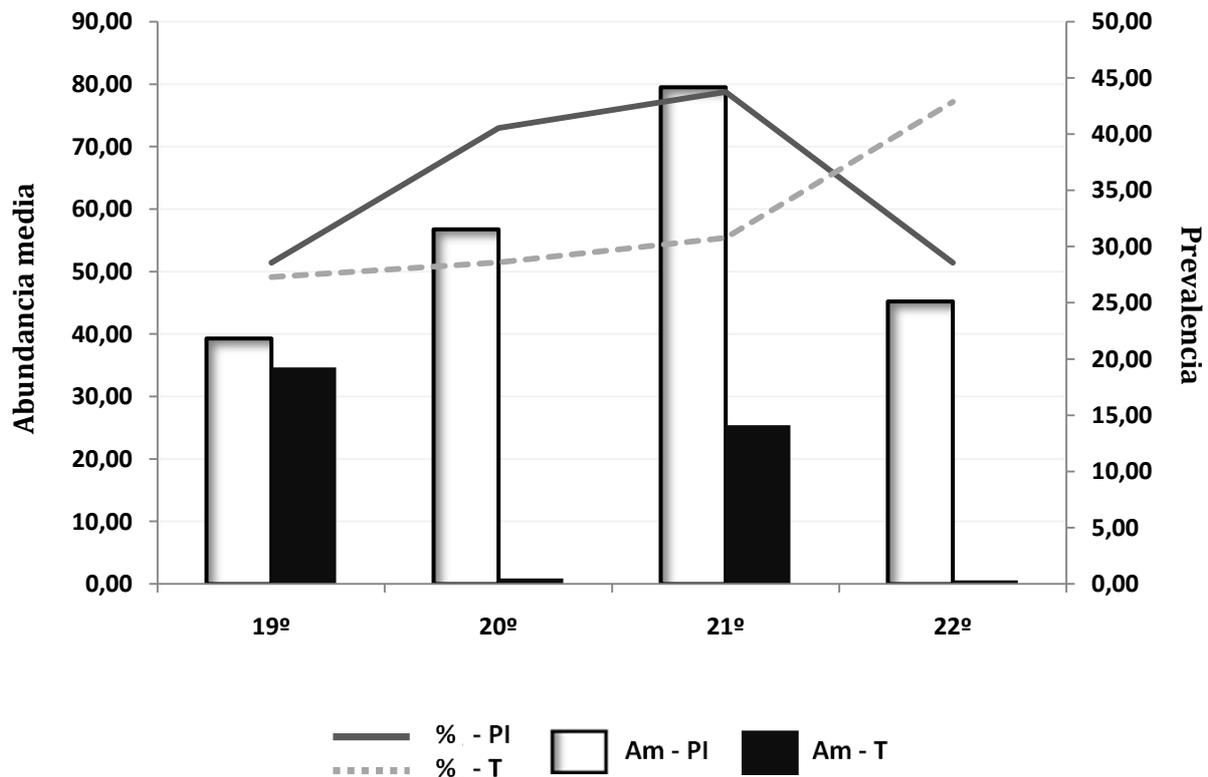


Figura 5.13. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Syphacia frederici* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

Mastophorus muris

Como se observa en la **Figura 5.14.**, el nematodo *M. muris* presenta algunas fluctuaciones relevantes en el último período muestreado, aunque los cambios anuales a nivel de prevalencia y abundancia no son significativos en ninguna de las dos áreas. Comparando entre sí la zona PI y la T, se observa, en general, una mayor presencia de este helminto en la zona afectada, aunque sin diferencias significativas al respecto, si bien ha de destacarse que en la zona control no es detectado en los años decimonoveno y vigésimo.

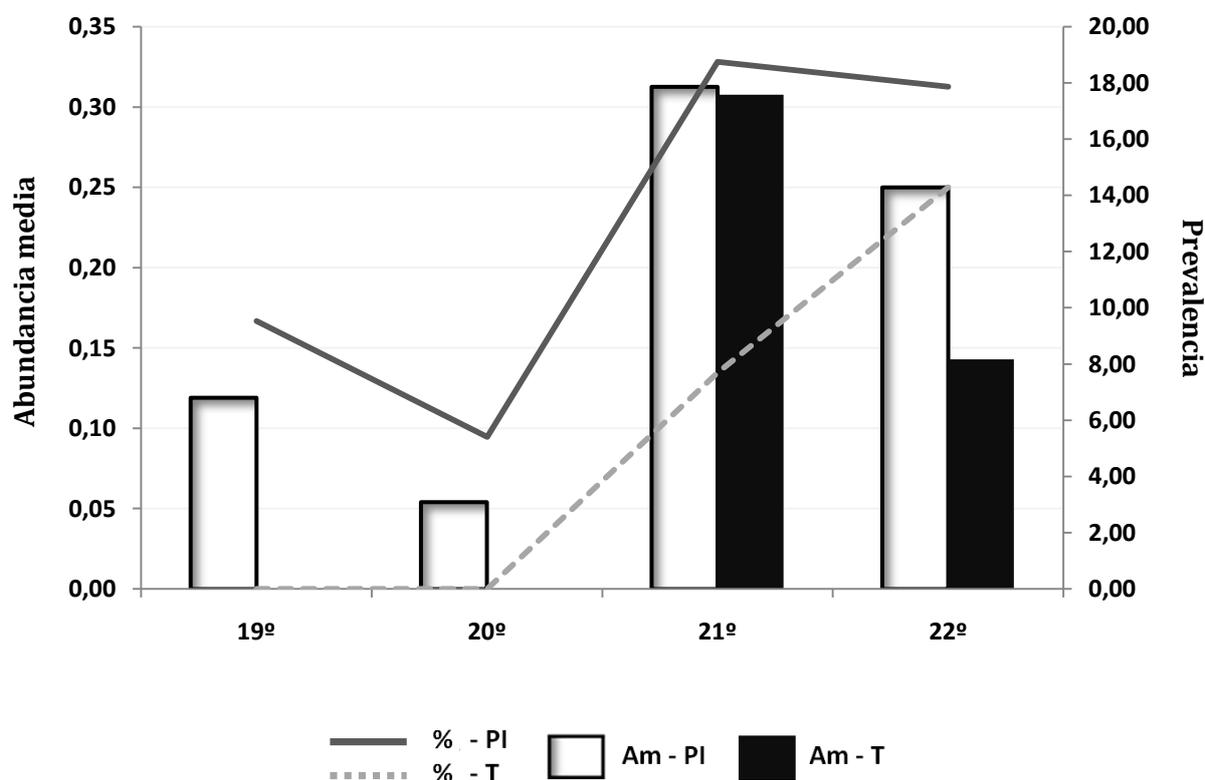


Figura 5.14. Prevalencias (%) y abundancias medias (Am) de *Mastophorus muris* desde el 19º al 22º año postincendio en las zonas postincendio (PI) y testimonio (T).

5.2. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE EL BINOMIO *Apodemus sylvaticus*/HELMINTO EN LA SERRA CALDERONA

El seguimiento anual del binomio *A. sylvaticus*/helminto en el Parc Natural de la Serra Calderona permite evidenciar las claras diferencias existentes en la dinámica seguida por la comunidad helmintiana entre ambas zonas de estudio, ya sea considerando a la comunidad en su conjunto, como a las especies helmintianas de forma independiente. Las diferencias existentes entre estas zonas deben proceder de los cambios derivados del proceso de regeneración y de la capacidad del área perturbada de adaptarse a dichos cambios. A continuación se analiza en qué medida la comunidad helmintiana del ratón de campo se ha visto condicionada por diferentes factores de naturaleza intrínseca y/o extrínseca, con el fin de determinar la influencia de dichos factores en su evolución a lo largo del proceso completo de regeneración, desde el segundo hasta el vigesimosegundo año postincendio.

En el primer apartado de este subcapítulo se presentan los resultados obtenidos en el análisis de la influencia de estos factores sobre la comunidad helmintiana en su conjunto, distinguiendo para ello la comunidad de helmintos del área quemada y la del área control. A continuación, en el siguiente apartado, se analiza la influencia de las mismas variables sobre las poblaciones helmintianas componentes de las áreas estudiadas, con la finalidad de dilucidar si existen diferencias en su comportamiento ligadas al proceso de regeneración.

En cada uno de estos apartados se analiza, en primer lugar, la posible correlación entre el porcentaje de captura anual de *A. sylvaticus* y los resultados anuales de prevalencia globales de parasitación y de prevalencia de los diferentes helmintos agrupados en función de su naturazaleza bioecológica (helmintos FES y

No-FES; helmintos monoxenos y heteroxenos; geohelminths, ageohelminths y pseudogeohelminths). Asimismo, se estudia su posible correlación con los valores de abundancia media, riqueza media de especies y biodiversidad helmintiana. Para llevar a cabo dicho análisis, se aplica el cálculo del Coeficiente de Correlación de Pearson.

Tras el estudio de las correlaciones se analizan las posibles interacciones del año, la estación de captura, el período postincendio, la edad y el sexo del hospedador sobre la bioecología y la biodiversidad de la comunidad helmintiana del ratón de campo. Por un lado, se presentan los resultados del test de regresión logística binaria (RLB) que permiten determinar la influencia de los factores considerados sobre la prevalencia, tanto a nivel global como a nivel de las especies helmintianas agrupadas por su naturaleza bioecológica. Por otro lado, se presentan los resultados del test de análisis de varianza (ANOVA) con el fin de dilucidar la influencia sobre la abundancia media, la riqueza de especies y la biodiversidad helmintiana. Una vez realizado el estudio sobre el conjunto de la comunidad helmintiana de las áreas PI y T, se presentan los resultados obtenidos en los test de RLB y ANOVA para el estudio de la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre, respectivamente, la prevalencia global y la abundancia media de las poblaciones helmintianas componentes procedentes de cada área.

5.2.1. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus*

5.2.1.1. Influencia del porcentaje de captura sobre la comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus*

El Coeficiente de Correlación de Pearson muestra claras diferencias en la influencia del porcentaje de captura de los hospedadores procedentes de cada zona. En la **Tabla 5.1.** se presentan los resultados significativos obtenidos en el test para cada área. En la zona perturbada solamente se ha detectado una correlación negativa entre el éxito de captura y la prevalencia de geohelmintos. En el área control, sin embargo, se identifican hasta seis variables correlacionadas positivamente con este porcentaje de captura, en concreto la prevalencia global de parasitación, la abundancia media, la riqueza media de especies y, considerando a los helmintos agrupados por su ciclo biológico, con la prevalencia del grupo de los FES, la prevalencia de monoxenos y la prevalencia de heteroxenos.

Variable independiente	Variables dependientes	Área postincendio		Área testimonio	
		r	p	r	p
Porcentaje anual de captura	Prevalencia global	-	-	0,755	< 0,001
	Abundancia media	-	-	0,457	0,037
	Prevalencia FES	-	-	0,574	0,007
	Prevalencia Heteroxenos	-	-	0,532	0,013
	Prevalencia Monoxenos	-	-	0,539	0,012
	Prevalencia Geohelminetos	-0,669	0,003	-	-
	Riqueza media de especies	-	-	0,79	< 0,001

Tabla 5.1. Correlaciones entre el porcentaje anual de captura, según el Coeficiente de Correlación de Pearson, con la prevalencia global y de las especies helmintianas agrupadas según su naturaleza bioecológica, así como con la abundancia media, en áreas postincendio y testimonio. Coeficiente de correlación (r) y p-valor (p) asociado para cada test de correlación. Se muestran solamente los resultados estadísticamente significativos.

5.2.1.2. Influencia del tipo de enclave, el año, el período de captura, la edad y el sexo del hospedador sobre la comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus*

❖ INFLUENCIA SOBRE LA PREVALENCIA GLOBAL Y LA PREVALENCIA DE LAS ESPECIES SEGÚN SU NATURALEZA BIOECOLÓGICA

El análisis de la RLB, cuyos resultados para las áreas PI y T se presentan en la **Tabla 5.2.**, muestra un mayor número de fuentes de variación en la zona perturbada que en la control, indicio de una mayor influencia por parte de los factores intrínsecos y extrínsecos considerados. En la zona quemada se detectan un total de diecinueve fuentes de variación, siendo el período postincendio, es decir, la combinación del año y la estación de captura, la única fuente de variación común a todas las variables dependientes consideradas. El año como único factor también se muestra como uno de los más influyentes, incidiendo sobre la prevalencia global de parasitación, la prevalencia de monoxenos y heteroxenos y sobre la prevalencia de geohelminfos y pseudogeohelminfos. Asimismo, la edad del hospedador actúa como un factor importante, afectando a la parasitación global y a la presencia del grupo de los No-FES, los heteroxenos, los geohelminfos y los pseudogeohelminfos. La estación de captura, estudiada como un factor independiente, sólo parece afectar a la prevalencia de monoxenos. Con respecto al sexo del hospedador, su influencia no ha resultado significativa en ningún caso.

En el caso de la zona control, el número de fuentes de variación es menor, sumando un total de catorce. El año de estudio se muestra como la fuente de variación más frecuente, influyendo en la prevalencia global de parasitación y la del grupo de los helmintos FES, los monoxenos, los geohelminfos y los ageohelminfos. La edad actúa nuevamente como una variable importante, incidiendo en la

prevalencia global, el porcentaje de No-FES, de heteroxenos, de geohelminos y de pseudogeohelminos. También la estación de captura se muestra como un factor influyente sobre la prevalencia de geohelminos y la de ageohelminos. El período postincendio afecta solamente a los No-FES y a los heteroxenos. Nuevamente, el sexo no se muestra como un factor influyente en ninguna de las variables estudiadas.

Al determinar un modelo estadístico que explique la influencia de estos factores, en el área PI el modelo que mejor explica la evolución de la prevalencia global de parasitación incluye las variables edad, año y período postincendio. En la zona control, sin embargo, este modelo incluye solamente las variables año y edad del hospedador.

Al considerar a los helmintos por la forma infestante para el hospedador, la prevalencia de helmintos FES se muestra influenciada por el período postincendio en el área PI, mientras que en el área T dicha influencia es ejercida por el año de captura. Por su parte, los helmintos No-FES se ven condicionados por la edad del hospedador y el período postincendio, un modelo que explica la evolución de estos helmintos en ambas áreas. Teniendo en cuenta el tipo de ciclo biológico, el grupo de los monoxenos del área quemada se observa determinado por un modelo estadístico que incluye el año, la estación y el período postincendio, si bien en la zona T sólo se detectan resultados significativos con respecto al año. La situación de los helmintos heteroxenos es ligeramente distinta, observándose en el área PI un modelo configurado por la edad del hospedador, el año de captura y el período postincendio. En la zona T el modelo incluye las variables edad y período postincendio.

Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia global	Año	22	72,616	< 0,001	22	63,181	< 0,001
	Edad	2	20,241	< 0,001	2	16,793	< 0,001
	Período PI	60	148,57	< 0,001	-	-	-
Prevalencia FES	Año	-	-	-	20	68,981	< 0,001
	Período PI	42	115,088	< 0,001	-	-	-
Prevalencia No-FES	Edad	2	78,349	< 0,001	2	23,518	< 0,001
	Período PI	44	203,219	< 0,001	43	101,319	< 0,001
Prevalencia Monoxenos	Año	20	63,682	< 0,001	20	46,017	0,001
	Estación	23	91,656	< 0,001	-	-	-
	Período PI	59	150,635	< 0,001	-	-	-
Prevalencia Heteroxenos	Edad	2	96,92	< 0,001	2	29,202	< 0,001
	Año	22	191,172	< 0,001	-	-	-
	Período PI	60	274,988	< 0,001	43	103,849	< 0,001
Prevalencia Geohelminthos	Año	20	111,308	< 0,001	20	119,939	< 0,001
	Edad	22	123,183	< 0,001	22	142,374	< 0,001
	Estación	-	-	-	25	154,249	< 0,001
	Período PI	60	182,026	< 0,001	-	-	-
Prevalencia Ageohelminthos	Año	-	-	-	23	66,691	< 0,001
	Estación	-	-	-	3	19,672	< 0,001
	Período PI	42	135,056	< 0,001	-	-	-
Prevalencia Pseudogeohelminthos	Edad	2	96,252	< 0,001	2	20,588	< 0,001
	Año	60	272,019	< 0,001	-	-	-
	Período PI	44	233,887	< 0,001	-	-	-

Tabla 5.2. Modelos obtenidos a través de la RLB para la prevalencia global y de las especies helmintianas agrupadas según su naturaleza bioecológica en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

En los geohelminos, el año de captura se muestra por sí solo como una importante fuente de variación tanto en la zona en regeneración como en la zona control, si bien el modelo matemático que mejor explica la evolución de este grupo se encuentra constituido por el efecto combinado del año, la edad y el período postincendio en la primera, y por el año, la edad y la estación en la segunda. La prevalencia del grupo de los ageohelminos de la zona PI se ve influenciada únicamente por el efecto del período postincendio, mientras que en la zona T se observa la influencia del año y la estación de captura. Finalmente, a nivel de prevalencia de pseudogeohelminos, el modelo más adecuado a la hora de explicar los cambios en su prevalencia incluye las variables año, edad y período postincendio. Se observa una situación diferente en el área control, en la cual la edad del hospedador constituye la única fuente de variación.

❖ INFLUENCIA SOBRE LA ABUNDANCIA MEDIA GLOBAL, LA DIVERSIDAD HELMINTIANA Y LA RIQUEZA DE ESPECIES

Los resultados obtenidos a través del test ANOVA para cada una de las áreas de estudio se presentan en la **Tabla 5.3**. Tal y como sucede con la prevalencia de parasitación y en general con los distintos grupos de helmintos, se detecta un mayor número de fuentes de variación en la zona quemada, sumando un total de quince. En la zona control, sin embargo, este número se reduce a once.

La abundancia media global de los hospedadores del área PI viene determinada por la edad del hospedador, la estación y el año de captura, así como por el período postincendio. En el área T solamente se observa la influencia del año y de la estación.

Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	3,972	< 0,001	20	2,107	0,007
	Estación	3	7,015	< 0,001	3	3,935	0,01
	Edad	2	4,593	0,011	-	-	-
	Período PI	36	2,159	< 0,001	-	-	-
	Período PI*Sexo	28	1,660	0,019	-	-	-
Riqueza de especies	Año	20	4,122	< 0,001	20	2,447	0,001
	Estación	3	5,459	0,001	-	-	-
	Edad	2	30,468	< 0,001	2	3,856	0,024
	Período PI	36	2,469	< 0,001	30	1,609	0,036
	Período PI*Sexo	28	1,814	0,007	-	-	-
	Período PI*Edad	40	1,528	0,022	-	-	-
	Año*Sexo*Edad	-	-	-	4	2,538	0,043
Biodiversidad	Año	20	1,913	0,010	20	2,122	0,006
	Edad	2	18,828	< 0,001	2	7,272	0,001
	Período PI	36	1,974	0,001	30	1,723	0,020
	Año*Edad	38	1,552	0,021	-	-	-
	Sexo*Edad	-	-	-	2	3,606	0,030
	Período PI*Edad	-	-	-	2	3,941	0,022

Tabla 5.3. Modelos obtenidos a través de los test ANOVA para la abundancia media global, la riqueza de especies y la biodiversidad según el índice de Brillouin en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de F y el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Con respecto a la riqueza media de especies de la comunidad helmintiana, son muy numerosas las variables influyentes en los enclaves en regeneración, concretamente el año, la edad, la estación y el período postincendio. Asimismo, destaca el efecto ejercido por el sexo del hospedador, pero solamente cuando actúa en combinación con otros factores; por lo que por sí sola esta variable no parece suponer una importante fuente de variación. En el área T existen variaciones estadísticamente significativas por parte de la edad, el año y el período

postincendio. De nuevo se observa el efecto del sexo, aunque sólo en combinación con las variables año y edad.

Finalmente, los factores que influyen sobre la biodiversidad de la zona quemada son, principalmente, el período postincendio, el año y la edad, así como la combinación de éstos dos últimos. En el área control, el año y la edad suponen de nuevo las fuentes de variación más representativas, aunque también se observa la influencia de la estación y el sexo del hospedador cuando éstos actúan combinados con las restantes variables.

5.2.2. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE LAS ESPECIES COMPONENTES DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus*

5.2.2.1. Influencia del porcentaje de captura sobre las especies componentes de la comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus*

El análisis de correlación revela que en el área en regeneración postincendio sólo dos especies de helmintos se correlacionan con el porcentaje de captura anual de los hospedadores. Estas especies son los nematodos *H. polygyrus*, cuya prevalencia se correlaciona negativamente con el éxito de captura ($r = -0,669$; $p = 0,003$), y *S. stroma*, que se correlaciona positivamente con dicho valor ($r = 0,622$; $p = 0,003$). Por el contrario, en el área testimonio no se detecta ninguna correlación.

5.2.2.2. Influencia del tipo de enclave, el año, el período de captura, la edad y el sexo del hospedador sobre las especies componentes de la comunidad helmintiana de *Apodemus sylvaticus*

Taenia parva larvae

Tal y como ilustran los resultados de la **Tabla 5.4.**, la prevalencia del cestodo *T. parva* larvae se ve influenciada por la edad del hospedador y el período postincendio, una situación que es idéntica tanto en la zona quemada como en la zona control.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	x ²	p	g.l.	x ²	p
Prevalencia	Edad	2	20,658	< 0,001	2	27,976	< 0,001
	Período PI	44	97,179	< 0,001	43	85,592	< 0,001
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	2,102	0,004	20	1,823	0,024
	Edad	2	7,298	0,001	-	-	-
	Período PI	36	1,698	0,008	30	2,272	0,001
	Año*Edad	38	1,899	0,001	29	3,304	< 0,001
	Estación*Sexo	-	-	-	3	4,694	0,004
	Estación*Edad	-	-	-	4	6,851	< 0,001
	Año*Sexo*Edad	-	-	-	4	3,123	0,017
	Período PI*Edad	40	1,644	0,009	2	3,474	0,034

Tabla 5.4. Modelos de la RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Taenia parva* larvae en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

En términos de abundancia media se observan algunas pequeñas diferencias dependiendo de la zona, detectándose un mayor número de fuentes de variación en la zona control. En la zona PI, el año, la edad, el período postincendio y el efecto combinado del año con edad se muestran como las variables más influyentes, mientras que en el caso de la zona T, en la cual también es significativo el efecto del año y el período postincendio, el efecto de la edad sólo resulta significativo cuando actúa asociado a otras variables. Asimismo, en esta área también se observa la influencia del sexo cuando su efecto se combina con los factores anteriores.

Pseudocatenotaenia matovi

Como muestran los resultados referentes al catenoténido *P. matovi* (**Tabla 5.5.**), tanto en el área PI como en el área T, la edad del hospedador es la única variable que influye sobre la prevalencia de parasitación.

La abundancia media, sin embargo, se encuentra determinada por un mayor número de factores. En el área quemada el sexo y la edad suponen las principales fuentes de variación, así como el efecto combinado de período postincendio y sexo. En el caso del área no quemada son más numerosas las fuentes de variación, incluyendo el período postincendio, la edad y el sexo, si bien el efecto de estas últimas sólo es significativo al actuar combinadas entre ellas y nunca de forma independiente.

Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Edad	2	17,665	< 0,001	2	13,223	0,001

		Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Sexo	1	5,027	0,025	-	-	-
	Edad	2	4,388	0,013	-	-	-
	Período PI	-	-	-	30	2,272	0,001
	Año*Sexo	-	-	-	18	2,581	0,001
	Estación*Sexo	-	-	-	3	3,188	0,026
	Año*Sexo*Edad	-	-	-	4	2,573	0,041
	Período PI*Sexo	28	1,764	0,01	-	-	-
	Período PI*Edad	-	-	-	2	3,724	0,027

Tabla 5.5. Modelos de la RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Pseudocatenotaenia matovi* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Skrjabinotaenia lobata

La otra especie de catenoténido analizada, *S. lobata*, presenta claras diferencias entre ambas áreas de estudio, tal y como se observa en la **Tabla 5.6**. En la zona quemada, el modelo que mejor explica los cambios en su prevalencia incluye las variables año, edad y estación. Por el contrario, en la zona control no se ha detectado ningún factor estadísticamente significativo.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Año	20	59,856	< 0,001	-	-	-
	Edad	22	76,764	< 0,001	-	-	-
	Estación	25	86,568	< 0,001	-	-	-
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Edad	2	4,422	0,012	-	-	-
	Año	-	-	-	20	1,986	0,012
	Año*Sexo	-	-	-	18	5,237	< 0,001
	Período PI*Edad	40	1,689	0,006	-	-	-

Tabla 5.6. Modelos de la RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Skrjabinotaenia lobata* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Con respecto a la abundancia media, son dos las variables que afectan a la población helmintiana del área en regeneración, en concreto la edad y el efecto combinado del período postincendio con la edad. Por su parte, en la zona no perturbada son el año y el año en combinación con el sexo las variables que tienen algún tipo de influencia significativa.

Trichuris muris

La prevalencia del nematodo *T. muris* del área quemada se ve condicionada por la edad del hospedador y por el período postincendio, al contrario de lo que ocurre en el área control, en la cual no se detecta ninguna fuente de variación significativa.

Se observa una situación muy diferente al analizar la abundancia media, ya que en la zona T el número de fuentes de variación es superior a la zona PI, si bien no existen factores que actúen de forma independiente y sólo se detectan efectos significativos cuando el año, la estación, el período postincendio, la edad y el sexo actúan combinados entre ellos. En la zona PI, el año y la edad constituyen por sí solas importantes fuentes de variación, además del efecto combinado del período postincendio y la edad. Los resultados se presentan en la **Tabla 5.7**.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Edad	2	85,334	< 0,001	-	-	-
	Período PI	44	202,194	< 0,001	-	-	-
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	1,963	0,008	-	-	-
	Edad	2	18,492	< 0,001	-	-	-
	Período PI	-	-	-	30	1,959	0,005
	Estación*Edad	-	-	-	4	4,836	0,001
	Estación*Sexo	-	-	-	3	4,792	0,003
	Período PI*Edad	40	1,451	0,039	2	4,02	0,02

Tabla 5.7. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Trichuris muris* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Eucoleus bacillatus

En la **Tabla 5.8.** se presentan los resultados obtenidos en las pruebas estadísticas realizadas para el capilarino *E. bacillatus*. La prevalencia de esta especie se ve influenciada solamente por el efecto del período postincendio en la zona quemada, mientras que en el área no afectada el año y la edad actúan como variables estadísticamente significativas.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Año	-	-	-	22	59,341	< 0,001
	Edad	-	-	-	2	23,943	< 0,001
	Período PI	42	111,878	< 0,001	-	-	-
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	2,379	0,001	-	-	-
	Edad	2	5,910	0,003	2	10,279	< 0,001
	Período PI	36	2,183	< 0,001	30	2,748	< 0,001
	Año*Edad	38	2,139	< 0,001	29	2,106	0,002
	Estación*Edad	-	-	-	4	5,871	< 0,001
	Período PI*Sexo	28	1,992	0,002	-	-	-
	Período PI*Edad	40	1,620	0,011	-	-	-
	Año*Sexo*Edad	31	1,582	0,025	-	-	-
Estación*Sexo*Edad	5	2,297	0,044	-	-	-	

Tabla 5.8. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Eucoleus bacillatus* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Por su parte, la abundancia media se ve influenciada por un elevado número de fuentes de variación, hasta ocho en la zona quemada y cuatro en la zona control. En la primera resalta el efecto del año, la edad y el período postincendio como variables que influyen de forma independiente, así como el efecto de la estación y el sexo cuando actúan combinadas con las variables anteriores. En la zona control la edad y el período postincendio son los factores más representativos, junto con el efecto combinado de la edad y el año o la estación.

Aonchotheca annulosa

Con respecto a la otra especie de capilarino analizada, *A. annulosa*, cuyos resultados estadísticos se presentan en la **Tabla 5.9.**, la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre la prevalencia en la zona quemada presenta importantes diferencias al compararla con la zona control, en la cual solamente se observa la influencia de la edad del hospedador. En la zona PI se observan diferentes modelos que pueden explicar la prevalencia de este nematodo: el primero incluye las variables año, sexo y el período postincendio; el siguiente modelo se encuentra constituido por el efecto del sexo, la estación y el período postincendio; también la combinación de la edad con el período postincendio, e incluso esta última variable actuando por sí sola, influyen de forma significativa sobre la población.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Año	22	105,504	< 0,001	-	-	-
	Sexo	23	120,836	< 0,001	-	-	-
	Edad	2	37,762	< 0,001	2	15,489	< 0,001
	Estación	3	139,741	< 0,001	-	-	-
	Período PI	62	200,453	< 0,001	-	-	-

		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	4,432	< 0,001	-	-	-
	Estación	3	2,789	0,04	-	-	-
	Edad	2	10,841	< 0,001	2	6,126	0,003
	Período PI	36	2,115	< 0,001	-	-	-
	Año*Edad	38	3,239	< 0,001	29	1,573	0,045
	Período PI*Sexo	28	1,549	0,037	3	3,624	0,015

Tabla 5.9. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Aonchotheca annulosa* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

También se detectan diferencias al observar cómo estos factores inciden sobre la abundancia media, siendo el año, la estación, el período postincendio, la edad y el efecto sumado de estas variables (incluyendo su combinación con el sexo) las fuentes de variación características del área perturbada. Por su parte, en la zona control sólo se observa la influencia de la edad y la combinación del año con la edad, así como el efecto combinado del período postincendio con el sexo.

Heligmosomoides polygyrus

En lo referente a la evolución del geohelminto *H. polygyrus*, cuyos resultados de los test estadísticos se muestran en la **Tabla 5.10.**, se observan algunas diferencias entre ambas áreas de estudio. En el área PI, el modelo que mejor explica la variación anual de la prevalencia contiene las variables año, edad y período postincendio, si bien el año *per se* también demuestra ser influyente con significancia estadística. Por su parte, en la zona no perturbada este modelo está constituido por las variables año, edad y estación, aunque el año por sí solo, tal y como ocurre en la zona quemada, también tiene un efecto significativo.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Año	20	111,308	< 0,001	20	119,939	< 0,001
	Edad	22	123,183	< 0,001	22	142,374	< 0,001
	Estación	-	-	-	25	154,249	< 0,001
	Período PI	60	182,026	< 0,001	-	-	-
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	7,954	< 0,001	20	6,926	< 0,001
	Edad	2	13,93	< 0,001	2	8,946	< 0,001
	Estación	3	3,055	0,028	3	3,854	0,011
	Período PI	36	3,235	< 0,001	30	2,489	< 0,001
	Año*Sexo	20	2,225	0,002	-	-	-
	Año*Edad	38	1,997	< 0,001	29	1,864	0,01
	Estación*Edad	6	4,166	< 0,001	4	5,297	0,001
	Período PI*Sexo	28	2,423	< 0,001	-	-	-
	Período PI*Edad	40	3,116	< 0,001	-	-	-

Tabla 5.10. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Heligmosomoides polygyrus* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Destaca el gran número de fuentes de variación que influyen sobre la abundancia media, sumando hasta nueve en el área perturbada y un total de seis en la zona control. En la zona afectada se observa el efecto de, principalmente, el año, la estación, el período postincendio y la edad, así como las diferentes combinaciones entre éstas o el efecto del sexo cuando va ligado al año y la estación. La situación es muy similar en la zona control, si bien en ningún caso se incluye el efecto combinado del sexo del hospedador.

Syphacia stroma

Los resultados correspondientes al estudio del oxiúrido *S. stroma* se reflejan en la **Tabla 5.11**. La prevalencia de este ageohelminto viene determinada por el año y el período postincendio en el área quemada, y solamente por el año en la zona control.

Respecto a la abundancia media, son escasas las fuentes de variación detectadas, en concreto el año, la estación y el período postincendio en el área PI, mientras que en el área no quemada resultan significativas la estación y la combinación del período postincendio con la edad del hospedador.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Año	58	181,212	< 0,001	20	58,735	< 0,001
	Período PI	42	154,559	< 0,001	-	-	-
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	2,638	< 0,001	-	-	-
	Estación	3	4,543	0,004	3	2,779	0,044
	Período PI	36	1,629	0,013	-	-	-
	Período PI*Edad	-	-	-	2	3,342	0,038

Tabla 5.11. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Syphacia stroma* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Syphacia frederici

Los resultados del oxiúrido *S. frederici*, reflejados en la **Tabla 5.12.**, recuerdan en parte a los de *S. stroma*, si bien en el caso de la prevalencia desaparece la influencia del año y para ambas áreas el único modelo que explica su evolución incluye la variable período postincendio.

En el caso de la abundancia media, en el área quemada se observa nuevamente la influencia del año, la estación y el período postincendio, aunque en la zona control sólo se observa la influencia conjunta de las variables año, sexo y edad.

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Período PI	42	133,033	< 0,001	41	83,221	< 0,001

		Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Año	20	2,371	0,001	-	-	-
	Estación	3	2,969	0,031	-	-	-
	Período PI	36	1,736	0,006	-	-	-
	Año*Sexo*Edad	-	-	-	4	3,652	0,007

Tabla 5.12. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Syphacia frederici* en áreas postincendio y testimonio, según según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

Mastophorus muris

Los resultados obtenidos en las diferentes pruebas estadísticas realizadas para el nematodo *M. muris* se presentan en la **Tabla 5.13**. En la zona en regeneración el modelo que mejor determina los cambios en su prevalencia está constituido por los factores edad, estación y período postincendio. En la zona control, sin embargo, la única influencia significativa la ejerce el período postincendio.

En lo referente a la abundancia media, destaca la escasa influencia que tienen sobre ella las fuentes de variación estudiadas, observándose como único modelo significativo la combinación de la estación con la edad del hospedador. Por su parte, en la zona control no se observa ningún factor significativo que influya sobre la abundancia de la población.

Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos

Variable dependiente	Fuente de variación	Área postincendio			Área testimonio		
		g.l.	χ^2	p	g.l.	χ^2	p
Prevalencia	Edad	2	21,67	< 0,001	-	-	-
	Estación	5	46,279	< 0,001	-	-	-
	Período PI	46	98,636	< 0,001	41	73,265	0,001
		g.l.	F	p	g.l.	F	p
Abundancia media	Estación*Edad	6	2,203	0,041	-	-	-

Tabla 5.13. Modelos de RLB para la prevalencia y del test ANOVA para la abundancia media de *Mastophorus muris* en áreas postincendio y testimonio, según el año y la estación de captura, el período postincendio (PI), la edad y el sexo del hospedador. Valores de χ^2 y F con el p-valor (p) asociado para cada modelo creado especificándose en cada caso las fuentes de variación. g.l. = grados de libertad. Se muestran solamente los modelos estadísticamente significativos.

5.3. DISCUSIÓN: EVOLUCIÓN POSTINCENDIO E INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE EL BINOMIO *Apodemus sylvaticus*/HELMINTO EN LA SERRA CALDERONA

5.3.1. EVOLUCIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA

Los cambios experimentados por la comunidad helmintiana de un hospedador son, por un lado, el resultado de las interacciones que se producen entre los miembros que la integran, y por otro, un reflejo de las alteraciones que afectan a su hábitat, esto es, su hospedador. Los cambios ecológicos que sufra un ecosistema, sirviendo como ejemplo un desastre natural, inciden de forma directa sobre la integridad de los hospedadores, lo cual transcurre a sus individuos parásitos. Asimismo, las especies cuyas formas infestantes precisen de un tiempo de desarrollo en el medio externo, verán su supervivencia condicionada por los cambios del medio abiótico.

La comunidad helmintiana del ratón de campo del Parc Natural de la Serra Calderona ha sufrido numerosos cambios desde 1992, tras el deterioro ocasionado por las llamas del gran incendio que aquel verano arrasó cerca de una quinta parte del territorio. Estos cambios deben ser consecuencia de los procesos de adaptación y supervivencia a los que han tenido que verse sometidas las poblaciones helmintianas, un reflejo, al mismo tiempo, de la dinámica seguida por sus hospedadores. Así pues, aunando los resultados presentados en el presente estudio a los obtenidos por Cerezuela (2000), Ridaura (2003), Fuentes et al. (2007a, 2009, 2010), Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015) en los estudios previos en el Parc Natural de la la Serra Calderona, es posible analizar con detalle la evolución de la comunidad helmintiana y los factores que hayan podido condicionarla. Ello

permitirá, finalmente, analizar los cambios derivados del proceso natural de regeneración y evaluar el nivel de recuperación de las áreas afectadas por las llamas transcurridos veintidós años.

Desde un punto de vista global, las áreas postincendio de la Serra Calderona presentan un mayor nivel de prevalencia y abundancia media, cuyos valores son prácticamente superiores a los detectados en el control durante la mayoría de años de estudio. Sin embargo, en los últimos años, y particularmente a partir del año decimoquinto (Sáez-Durán, 2015), se registra un paulatino descenso de estas variables en la zona afectada, registrando en algunos años puntuales el efecto contrario en el área control. Puede deducirse, por tanto, una mayor similitud entre ambas zonas, que con gran probabilidad se seguirá incrementando en los años futuros. Esta situación resulta aún más evidente al estudiar los índices de biodiversidad y la riqueza media de especies, que efectivamente son superiores en la zona quemada en muchos de los años analizados, pero que en el último período adoptan una tendencia casi idéntica a la de la zona control, la cual presenta aún valores ligeramente inferiores.

La densidad de población de una especie hospedadora es considerada uno de los factores determinantes en la expansión y distribución de los parásitos (Anderson & May, 1978). Un elevado porcentaje de parasitación junto con una carga parasitaria elevada no es sólo el resultado de una mayor susceptibilidad por parte del hospedador, sino que son numerosos los factores que pueden promover la adquisición de la infestación. Uno de estos factores se relaciona directamente con el tamaño de la población hospedadora. Numerosos estudios establecen una correlación positiva entre la densidad poblacional de un hospedador y la abundancia media de sus helmintos (Haukisalmi, 1989; Arneberg et al., 1998; Abu-Madi et al., 2000; Arneberg, 2001; Behnke et al., 2008), ya que un mayor número de individuos

implica mayor contacto entre los mismos y por tanto un incremento en la posibilidad de infestación o reinfestación. Asimismo, se ha propuesto un patrón semejante en lo que al grado de biodiversidad helmintiana se refiere, habiendo sido reportada la correlación positiva entre la densidad poblacional de un hospedador y su riqueza de especies parásitas (Poulin & Mouillot, 2004). Según las aportaciones de Morand & Poulin (1998), la tasa de adquisición de especies helmintianas de un hospedador se ve condicionada por el número de individuos parásitos disponibles, por lo que un incremento del tamaño poblacional irá unido a un mayor número de especies parásitas. Algunos autores determinan que los efectos de los parásitos sobre la población hospedadora provienen, no obstante, de otras fuentes de variación. Holmes (1995) argumentó que las infestaciones inciden sobre las poblaciones naturales por los efectos que éstas producen sobre el estado nutricional y la mayor susceptibilidad a ser depredados. En este sentido, y como otros estudios similares han propuesto (Murray et al., 1998; Møller & Nielsen, 2007; Tompkins et al., 2011), los parásitos podrían ejercer su efecto regulador sobre la dinámica poblacional de un modo indirecto. En cualquier caso, ya sea de modo directo o indirecto, los resultados obtenidos en el presente trabajo permiten corroborar las afirmaciones realizadas por estos autores, ya que se ha detectado una mayor parasitación, tanto a nivel de prevalencia como de abundancia media, así como un valor de biodiversidad y riqueza de especies superior, en la zona postincendio en consonancia con el aumento poblacional del ratón de campo. Sin embargo, otros autores defienden el fenómeno contrario. Así, Torre et al. (2013), quienes también realizaron un estudio de evolución postincendio de la helmintofauna de *A. sylvaticus* en un área mediterránea recientemente afectada por un incendio forestal, proponen que en los períodos inmediatos al paso de las llamas la comunidad helmintiana del ratón de campo podría verse reducida a nivel de porcentaje de parasitación y de riqueza de especies helmintianas, produciéndose, eso sí, un

incremento de la abundancia media como respuesta de los hospedadores a las condiciones estresantes derivadas del proceso de recolonización.

Al distinguir a los helmintos en base a la forma infestante para su hospedador, se observa que el grupo de los FES actúa como el claro dominante durante todo el período de estudio, observándose, y solamente en el área control, dos años puntuales en los que este porcentaje cae por debajo de los registrados por los No-FES (Sainz-Elipe, 2009). En los últimos años esta prevalencia disminuye ligeramente, si bien el hecho más remarcable es el paralelismo existente entre el área quemada y el área testimonio. La evolución de este grupo sigue una tendencia muy similar y sus valores son cada vez más cercanos, indicio, por tanto, de la progresiva recuperación. No obstante, no debe obviarse el hecho de que la prevalencia en el área postincendio sigue siendo más elevada, siendo superada en la zona control en sólo cinco años de estudio, lo cual se relaciona con lo explicado anteriormente. Los altos valores de prevalencia de los helmintos FES permiten explicar los cambios en la prevalencia global de parasitación, observándose un incremento de la misma de acuerdo al aumento de los FES. Por tanto, no sería desacertado afirmar que la tasa de infestación de FES fuera ligada a los cambios poblacionales del hospedador, registrando un incremento simultáneo en este grupo de parásitos en consonancia con el tamaño poblacional. Tal y como propuso Arneberg (2001), la densidad poblacional del hospedador se correlaciona de forma positiva con la prevalencia de parasitación sólo en el caso de parásitos de ciclo directo. Cabe recordar que la mayoría de helmintos clasificados como FES en el presente estudio son especies de ciclo directo cuya transmisión es mucho más rápida y sencilla, y de hecho también se ha comprobado que el grupo de los monoxenos son el grupo mayoritario en comparación con los heteroxenos. Por tanto, los resultados obtenidos estarían de acuerdo con la anterior aseveración.

Con respecto a los No-FES, en general, la prevalencia también es superior en el área postincendio, pero en este caso los cambios observados en estos valores no van unidos a la dinámica poblacional de sus hospedadores. Al observar su evolución a lo largo del proceso de regeneración se observa una dinámica marcada por fuertes fluctuaciones, no siendo extraño encontrar años de estudio en los cuales su presencia es superior en el área control o que no sean siquiera detectados (Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). La explicación reside, probablemente, en la naturaleza de los helmintos de este grupo, entre los que se encuentran algunas especies de cestodos que utilizan al ratón de campo como hospedador definitivo. Según Montgomery & Montgomery (1988), los cestodos presentan una menor capacidad de respuesta a los cambios que otras clases de parásitos, haciendo que no sean capaces de recuperarse rápidamente tras un período de baja densidad poblacional de hospedadores. Este hecho explicaría la falta de un patrón regular en su dinámica anual en ambas áreas, así como la ausencia de paralelismo con la evolución del porcentaje de captura del ratón de campo. Por otro lado, la naturaleza heteroxena de estos helmintos les hace presentar ciclos de vida muy complejos, cuyo éxito depende de la asociación ecológica de un hospedador definitivo, el ratón de campo en este caso, y un hospedador intermediario que forme parte de su dieta, concretamente un invertebrado en el que pueda desarrollarse la forma infestante para el roedor. Para garantizar el éxito del parásito, ambos hospedadores deben estar asociados ecológicamente, hallándose el intermediario en los hábitats en los que el hospedador definitivo se mueve libremente, donde se alimenta y donde defeca (Georgiev et al., 2006). En este sentido, la permanencia de los cestodos en el ecosistema dependerá directamente del comportamiento y de la dinámica poblacional de las poblaciones de invertebrados que ejerzan la función de hospedadores intermediarios. Cabe decir, no obstante, que algunos autores no comparten estas limitaciones en el éxito de los cestodos, al menos en aquellos que

utilizan un ácaro oribátido como hospedador intermediario (Winternitz et al., 2012). Estos artrópodos son uno de los grupos más abundantes de la mesofauna (Accatoli & Salazar-Martínez, 2012), e incluso su actividad podría verse incrementada tras el efecto perturbador de un incendio forestal (Camann et al., 2008). Otros artrópodos, por el contrario, no presentan esta peculiaridad, pudiendo requerir de varios años para recuperarse de una perturbación ambiental (Prodon et al., 1987; Broza & Izhaki, 1997). Por lo tanto, en este caso los hospedadores intermediarios sí actuarían como un claro limitante. Torre et al. (2013) defienden, de hecho, que la baja riqueza de especies de la helmintofauna del ratón de campo que detectan en áreas durante los dos primeros años postincendio vendría causada por la ausencia de especies helmintianas de ciclo complejo que requieren de la intervención de un hospedador intermediario. En otras especies cestodias existe un hándicap añadido, como es la participación de un tercer hospedador para el cierre del ciclo. Éste es el caso de *Mesocestoides* spp. larvae, uno de los estadios larvarios de cestodo detectados en el Parc Natural de la Serra Calderona. Este helminto presenta un ciclo de vida triheteroxeno, en el que el ratón de campo actúa como un segundo hospedador intermediario y un mamífero carnívoro como hospedador definitivo. Estos carnívoros se caracterizan por su actividad nocturna y su preferencia por áreas con una cubierta arbórea bien desarrollada, por lo que la fragmentación y desaparición de la masa forestal ocasionada por un incendio forestal provocaría su desaparición del ecosistema, pudiendo necesitar varios años para que la población comience a regresar a su antiguo hábitat (Torre & Díaz, 2004). Esta situación resulta beneficiosa para el ratón de campo por la menor presión depredadora, fomentando un incremento en su tamaño poblacional, tal y como evidencian los resultados registrados del porcentaje de captura del área postincendio. Sin embargo, este hecho también impide el desarrollo de las especies parásitas que precisen de la participación de estos hospedadores carnívoros. De hecho, durante los primeros

años de estudio postincendio en la Serra Calderona la detección de este tipo de helmintos en la zona perturbada es menor que en la zona control, si bien a partir del sexto año esta situación se invierte y comienza a incrementar su presencia en el área afectada, lo que iría en concordancia al incremento de la población de depredadores en el ecosistema. No obstante, su dinámica sigue estando marcada por fuertes fluctuaciones anuales durante los años posteriores, una tendencia que también se repite en la zona control.

En lo referente a la evolución de los grupos de nematodos monoxenos, los resultados del último período muestran una tendencia similar a la seguida durante el período completo de estudio, siendo los ageohelmintos y pseudogeohelmintos más prevalentes en el área postincendio y los geohelmintos claramente dominantes en la zona control. La dinámica de estos grupos mantiene una relativa estabilidad durante el transcurso de su evolución, encontrando solamente algunas fluctuaciones puntuales. Los cambios en la prevalencia de los ageohelmintos es un hecho ligado al tamaño poblacional de los hospedadores, dado que su transmisión se produce por contacto directo entre los mismos e independiente de las condiciones ambientales. Por tanto, un incremento de la población hospedadora posibilita una mayor transmisión de la infestación, y de ello es reflejo la situación de la zona perturbada, donde se observa durante todo el período de estudio una elevada prevalencia por parte de este grupo de nematodos, en consonancia al elevado porcentaje de captura característico de esta área. Por su parte, los pseudogeohelmintos requieren de un período de desarrollo en el medio externo en forma de huevo, por lo que las condiciones ambientales marcan claramente tanto el período de embrionamiento como la supervivencia de los mismos. No obstante, los huevos infestantes presentan, en general, una gran capacidad de resistencia, lo que explicaría que su transmisión no se haya visto frenada a pesar de encontrarse en un área perturbada, aumentando también su presencia en consonancia al incremento

de la población hospedadora. El hecho de que la prevalencia de este tipo de helmintos se mantenga por debajo de la de los geohelmintos se debe, probablemente, a ese tiempo de desarrollo de los huevos en el medio externo, además de la probabilidad de ser ingerido de forma accidental por un hospedador susceptible. Mención aparte merece la situación de los geohelmintos, cuya forma infestante para el ratón de campo es una larva de vida libre cuyo desarrollo se encuentra fuertemente condicionado por las condiciones ambientales. Cerezuela (2000) observó que la prevalencia de este tipo de helmintos era superior en la zona quemada en el primer año de estudio, cayendo drásticamente a partir de los siguientes muestreos, siendo muy inferior a la de la zona testimonio e incluso llegando a no ser detectado en varios de los años analizados. Este hecho probablemente se debe a las dificultades que encontrarían estas larvas de vida libre al desarrollarse en un ambiente hostil y sensible a los cambios climáticos, estados fruto de la perturbación. En la zona control, por el contrario, la población de geohelmintos se muestra, aunque con fluctuaciones puntuales, en general, más elevada y estable que en la zona postincendio.

Teniendo en cuenta la evolución anual que ha seguido la comunidad helmintiana del ratón de campo en ambos ecosistemas es posible extraer una serie de marcadores indicativos de su grado de recuperación. Estos marcadores, definidos con detalle por Sainz-Elipe (2009) y Sáez-Durán (2015), son de nuevo corroborados por los resultados presentados en este trabajo. El paralelismo que paulatinamente están experimentando las áreas postincendio y testimonio reflejan la continua recuperación del área afectada, si bien aún pueden encontrarse indicadores biológicos de la perturbación ocasionada por el incendio. Dichos bioindicadores son, por un lado, la elevada prevalencia y abundancia media globales de parasitación, así como la riqueza media de especies y su biodiversidad helmintiana, valores que, en algunas especies helmintianas concretas, parecen estar asociados al aumento de la

población de *A. sylvaticus* producido tras el paso de las llamas. También la prevalencia de helmintos FES se encuentra relacionada con estos cambios poblacionales, mientras que los No-FES resultan más informativos con respecto a la estabilidad de las poblaciones de invertebrados. Finalmente, las prevalencias elevadas de nematodos ageohelminos son signo de hospedadores con elevada densidad poblacional, típico de un ecosistema perturbado, mientras que los geohelminos, altamente dependientes del medio externo, serán más inestables y escasos en este tipo de ecosistemas.

5.3.2. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE LA EVOLUCIÓN DE LA COMUNIDAD HELMINTIANA DE *Apodemus sylvaticus*

Una vez expuesto el plano global de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus*, a continuación se analiza el efecto de diferentes variables, de origen intrínseco y extrínseco, que pudieran afectar a la helmintofauna de cada área de estudio. Como observación general, resalta el hallazgo de un mayor número de fuentes de variación sobre la comunidad helmintiana de las áreas en regeneración postincendio, indicio de su menor grado de estabilidad y capacidad de respuesta a los cambios. No obstante, al comparar los resultados más recientes con los obtenidos en estudios previos en la Serra Calderona, este número de fuentes de variación del área perturbada ha ido decreciendo paulatinamente, registrándose una similitud cada vez mayor entre ambas áreas con el transcurso de los años.

En base a los datos recogidos acerca del éxito de captura de *A. sylvaticus* puede afirmarse que existe un mayor tamaño poblacional del ratón de campo en el área postincendio, en la cual la prevalencia y la carga parasitaria, así como la

biodiversidad helmintiana, son claramente superiores. Observando los resultados obtenidos en el análisis de correlación entre el porcentaje de captura de *A. sylvaticus* y los diferentes parámetros epidemiológicos de la comunidad helmintiana, se observa una situación muy diferente en función del área estudiada. En la zona postincendio sólo se detecta su correlación negativa con el porcentaje de geohelminetos, mientras que en el área control dicha correlación se muestra positiva con los parámetros prevalencia global, abundancia media, riqueza media de especies y prevalencia de FES, de monoxenos y heteroxenos. La explicación a estos resultados se encuentra, probablemente, en el grado de estabilidad de la población hospedadora. Debe tenerse en cuenta que la población del ratón de campo se muestra, en general, más numerosa en la zona postincendio desde el principio del estudio, a consecuencia de la ya reconocida capacidad recolonizadora del roedor tras un desastre natural. Ello ha conducido a que en los años sucesivos esta densidad poblacional se mantuviera siempre elevada, no detectándose ningún tipo de correlación con los parámetros estudiados. En la zona control, en la cual el ratón de campo presenta un comportamiento más estable, con una tendencia paralela a la registrada en la zona quemada pero con una densidad poblacional menor, sí se ha detectado la correlación directa entre la densidad poblacional y el grado de parasitación, hallándose un incremento de la prevalencia global, la abundancia media, la riqueza de especies y la prevalencia de algunos de los grupos de helmintos al producirse un incremento de la población de ratones. Regresando a la población de hospedadores del área perturbada, ya se ha mencionado la existencia de una correlación, concretamente negativa, con el grupo de los geohelminetos. El único helminto clasificado como geohelminto en el presente estudio es el nematodo *H. polygyrus*, cuyo papel como regulador poblacional es un hecho evidenciado experimentalmente (Scott, 1987). Esta especie se caracteriza por una sofisticada capacidad inmunomoduladora que le confiere una gran capacidad de adaptación al

tracto intestinal de su hospedador (Reynolds et al., 2012). De ahí que su presencia se asocie a poblaciones hospedadoras de carácter estable, en cuya regulación poblacional se ve incluido el propio efecto de esta población parásita. La elevada prevalencia detectada de este grupo de nematodos durante todo el período de estudio en la zona control avala este grado de estabilidad, a pesar de no haber hallado un valor correlativo. El caso opuesto sucede en la zona quemada, donde el porcentaje de captura de hospedadores sí se encuentra correlacionado con la prevalencia de estos geohelminfos. El desarrollo de las larvas de vida libre que actúan como formas infestantes se ve condicionado de forma estricta por las condiciones ambientales y por los cambios producidos por el proceso de regeneración postincendio, por lo que la mayor susceptibilidad característica de un ecosistema perturbado podría suponer un hándicap para el mantenimiento de la especie.

En cuanto al efecto potencial de factores intrínsecos, se observa que a nivel de comunidad helmintiana el sexo del hospedador no supone un factor condicionante en la adquisición de la infestación o en la carga parasitaria, ya que su influencia sólo resulta significativa cuando es combinada con la de otros factores. En este sentido, destaca el efecto combinado del sexo con el período postincendio sobre la abundancia media detectado solamente en el área quemada, un hecho que podría estar relacionado con la época reproductora y los cambios fisiológicos que sufren las hembras en dicha época, las cuales podrían volverse más susceptibles a las infestaciones. Existen numerosos trabajos realizados en pequeños mamíferos que aportan unos resultados similares a los aquí obtenidos, nombrando, entre otros, los de Gregory (1991, 1992), Gregory et al. (1992), Abu-Madi et al. (2000), Di Bella & Geraci (2006) o Fuentes et al. (2010), quienes no reportan un efecto significativo por parte del sexo como un único factor condicionante.

El caso contrario ocurre con el factor edad, una variable que definitivamente marca de forma significativa la adquisición de las infestaciones parasitarias. A nivel de prevalencia, dicho factor resulta significativo sobre la prevalencia global, la prevalencia de los No-FES, de los heteroxenos, de los geohelminos y los pseudogeohelminos, tanto en el área postincendio como en el testimonio. Con respecto a las demás variables dependientes, su efecto también es significativo y común a ambas zonas en el caso de la riqueza de especies y la biodiversidad, si bien el efecto sobre la abundancia sólo es remarcable en el área perturbada. El hecho de no encontrar una influencia por parte de la edad sobre la prevalencia de los helmintos FES o de los monoxenos se debe, probablemente, a los ageohelminos, sobre los que tampoco se detecta la influencia de la edad, y cuya elevada prevalencia hace aumentar enormemente el porcentaje global de helmintos FES y monoxenos. La falta de influencia por parte de la edad se explica por la rápida transmisión de este tipo de helmintos, siendo más dependiente del número de hospedadores disponibles (mayor tamaño poblacional) que de la edad de éstos. Así, la adquisición de estos helmintos se ve promovida, en gran medida, por el contacto íntimo entre los hospedadores, independientemente de su edad.

Son muchas las referencias en la literatura que respaldan la importancia de la variable edad en la helmintofauna de *A. sylvaticus*, pudiendo citar, entre otros, los trabajos de Montgomery & Montgomery (1989), Behnke et al. (1999), Abu-Madi et al. (2000), Milazzo et al. (2005), Eira et al. (2006), Fuentes et al. (2007a; 2010) o Debenedetti et al. (2015). De acuerdo a las conclusiones extraídas por diferentes autores (Gregory, 1992; Behnke et al., 1999), la existencia de estas diferencias en el grado de parasitación del hospedador se deben, por un lado, al mayor tiempo de exposición a los parásitos y por tanto mayor número de probabilidades de infestarse por parte de los individuos adultos, explicando la mayor prevalencia de parasitación; y, por otro lado, la progresiva acumulación de las formas parasitarias en el tiempo

por las continuas reinfestaciones, que darían lugar a abundancias elevadas. Cabe añadir, asimismo, que existe una importante componente inmunológica que determina los patrones de infestación en los diferentes grupos de edad de los hospedadores (Rosà et al., 2006). Los procesos inmunológicos adquiridos como respuesta a una infestación (Wilson et al., 2002) o el mayor grado de susceptibilidad inmunológica propia de algunos grupos de edad (Klein, 2004) explican estas diferencias en el grado de parasitación de juveniles, subadultos y adultos. Finalmente, existen otras razones ecológicas que no deben obviarse, como son los cambios en los hábitos alimenticios del ratón de campo o el hecho de aumentar su área de campeo al hacerse adulto, lo que fomenta la adquisición de nuevas especies de parásitos a las que no tiene alcance en el estado de juvenil. Estas afirmaciones apoyan la influencia de este factor sobre la prevalencia de los helmintos No-FES y los heteroxenos, ya que los juveniles raramente se alimentan de invertebrados y ello dificulta, en consecuencia, la posibilidad de infestación de estos helmintos. Además, los juveniles suelen permanecer cerca de su madriguera y apenas extiende su área de campeo, por lo que el acceso a las formas infestantes de los pseudogeoelmintos o los geoelmintos podría verse limitado.

En relación a los factores extrínsecos, se detecta una fuerte influencia por parte del factor año en ambas áreas a nivel de la prevalencia global, abundancia media, biodiversidad y riqueza media de especies, la prevalencia de monoxenos, la de pseudogeoelmintos y la de geoelmintos. Asimismo, en la zona postincendio dicha influencia también es significativa en el grupo de los heteroxenos, mientras que en la zona control dicha significancia se encuentra en el grupo de los FES y los ageoelmintos. Resulta evidente, por tanto, que el año de estudio supone en general una fuente de variación de gran importancia para la adquisición de las infestaciones parasitarias, tanto en el área perturbada como en la zona testimonio. Debe destacarse, ante todo, el hecho de que la situación actual de ambas zonas

difiere considerablemente a la de hace unos años, cuando dicho efecto por parte del año sólo era significativo en el área quemada. Esta mayor similitud entre ambas zonas debería ser interpretada, por tanto, como un signo de progresiva recuperación, ya que las poblaciones parásitas se están viendo afectadas de forma equivalente por dicha variable.

Con respecto a la estación como fuente única de variación, el efecto resulta significativo en la zona quemada sólo a nivel de la prevalencia de monoxenos, mientras que en la zona control dicho efecto se observa con respecto a la prevalencia de geohelminos y de ageohelminos. Respecto a la abundancia media, en ambas áreas también se observa la influencia de este factor, mientras que su influencia sobre la riqueza de especies sólo es significativa en la zona postincendio. Estos resultados podrían estar relacionados con los patrones estacionales de algunas de las especies helmintianas pertenecientes a los grupos de estudio, que en casos concretos pueden estar fuertemente marcadas generando estos cambios en los valores globales. Los cambios estacionales en los niveles de infestación parasitaria son un hecho reportado en la mayoría de estudios helmintofaunísticos realizados en roedores (Haukisalmi et al., 1988; Montgomery & Montgomery, 1988, 1989; Behnke et al., 1999; Abu-Madi et al., 2000; Eira et al., 2006; Fuentes et al., 2007a; Kataranovski et al., 2008; Debenedetti et al., 2015), y de hecho las fluctuaciones climáticas propias de cada estación son, tal y como Cattadori et al. (2006) anotan, importantes determinantes de la dinámica de los parásitos y la composición de las comunidades. Cabe matizar que en el presente estudio el efecto de la estacionalidad resulta especialmente significativo cuando se encuentra asociado al año de captura, es decir, variable aquí denominada período postincendio. En el área postincendio dicha combinación de factores influye sobre todas las variables de estudio, si bien en la zona testimonio esta influencia sólo se observa sobre la riqueza de especies, la biodiversidad helmintiana, la prevalencia de helmintos No-FES y la de helmintos

heteroxenos. Esta diferencia en el grado de influencia en ambos ecosistemas por parte del período postincendio sugiere una mayor sensibilidad a los cambios de origen extrínseco en la zona perturbada, una observación ya realizada en los trabajos anteriores de la Serra Calderona (Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015).

En definitiva, el análisis de la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos ha permitido determinar cuáles son las fuentes de variación que han condicionado la evolución de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus*. El factor edad junto con el efecto del período postincendio se muestran como las fuentes de variación más relevantes sobre dicha evolución tanto en el área postincendio como en el testimonio, por lo que dichas variables deben ser claves en la dinámica de los parásitos, independientemente de su pertenencia a un ambiente perturbado. El número de fuentes de variación detectado resulta superior en la zona postincendio, un indicio de menor estabilidad a consecuencia de la perturbación ocasionada por el incendio, pudiéndolo considerar como un bioindicador de perturbación. Dicha consideración como bioindicador está respaldada por el hecho de que en el área postincendio este número de fuentes de variación ha ido decayendo progresivamente en el transcurso de la regeneración, y que la comunidad helmintiana está recuperando la estabilidad y la capacidad de resistencia a los cambios externos que la caracterizaban antes de la perturbación.

5.3.3. EVOLUCIÓN DE LAS POBLACIONES HELMINTIANAS

El término *comunidad componente* incluye las infrapoblaciones de parásitos asociadas a una especie hospedadora (Bush et al., 2001), la cual conforma el hábitat natural de las mismas. Este conjunto de infrapoblaciones actúa como una pieza clave en la ecología de sus hospedadores, infiriendo en la regulación de la densidad

poblacional a consecuencia del efecto sinérgico que ejercen entre ellas (Krebs, 2013), además de informar acerca de los hábitos alimenticios y etológicos de los mismos. Dentro del concepto de comunidad, Caswell (1978) propuso que debía haber un núcleo de especies dominantes que interactúan fuertemente entre sí hasta alcanzar un equilibrio, alrededor de las cuales existe otro grupo de especies que no contribuyen con este equilibrio, desempeñando otros roles dentro de la comunidad. Por su parte, Hanski (1982) sugirió el término de *especies centrales* para referirse a los miembros dominantes, describiéndolos como especies localmente abundantes y regionalmente comunes, considerando a las restantes como *especies satélite* y refiriéndose a ellas como local y regionalmente raras. Si bien la trascendencia ecológica de estos grupos ha sido un tema ampliamente discutido en la comunidad científica (Hanski, 1991; Nee et al., 1991), ambos términos son considerados correctos para distinguir el peso que unas u otras especies representan dentro de la comunidad. Cuando estos conceptos son aplicados al estudio de las interacciones parasitarias (Bush & Holmes, 1986), se entiende que las especies centrales son comunes localmente, encontrándose en la mayoría de las infracomunidades, y numerosas, es decir, abundantes dentro de la infracomunidad. Los parásitos satélite, sin embargo, son poco comunes en el plano regional y su hallazgo inusual, colonizando un bajo número de hospedadores con bajas abundancias de parasitación. Si bien las especies centrales ejercen un papel importante como especies componentes de la comunidad de parásitos, el rol de las especies satélite no debe ser obviado en ningún caso, ya que permiten extraer valiosa información acerca de otros sistemas hospedador/parásito que compartan el mismo ecosistema.

Una vez matizados estos conceptos y tras analizar la comunidad helmintiana en su conjunto, incluyendo tanto a las especies componentes como a las satélite, resulta necesario examinar el comportamiento de las poblaciones helmintianas, con

el fin de detectar el peso que éstas ejercen dentro de la comunidad helmintiana, o indagar acerca del grado de interacción que mantienen entre ellas. A continuación se analiza la evolución, a lo largo del período completo de estudio, de las especies componentes, sin dejar de mencionar a algunas de las especies satélite cuya presencia permite refozar las conclusiones extraídas acerca del proceso de regeneración postincendio del Parc Natural de la Serra Calderona.

En lo referente a las especies heteroxenas que utilizan al ratón de campo como hospedador intermediario, hasta el presente se han identificado tres estadios larvarios de cestodos que requieren de un mamífero carnívoro como hospedador definitivo, si bien su comportamiento ha sido particularmente inestable a lo largo del período estudiado. Según reflejan los resultados de Cerezuela (2000), Ridaura (2003) y Sainz-Elipe (2009), durante los años posteriores al incendio su presencia pasa desapercibida en muchas ocasiones, no comenzando a notar un incremento de su prevalencia hasta pasados cuatro años, para el caso de *T. parva* larvae, o incluso seis años, respecto a *T. martis* larvae y *Mesocestoides* spp. larvae. Esta tardía recuperación es debida al efecto del incendio sobre las poblaciones de depredadores, cuyo regreso a un ecosistema afectado podría demorarse, según Torre & Díaz (2004), hasta seis o siete años. Por tanto, el hallazgo de estas larvas en los primeros muestreos es debido, probablemente, a los *A. sylvaticus* procedentes de otros ecosistemas y pioneros del área perturbada, que si bien se encontraban parasitados por estos estadios larvarios del cestodo carecían de la intervención de un hospedador definitivo que cerrase el ciclo, impidiendo la liberación de huevos al medio externo por parte de éste y, por consiguiente, la infestación de nuevos hospedadores. El paulatino regreso de los depredadores al área perturbada conduciría al repunte de estas especies cestodias a partir del primer lustro, aunque ello no suponga su absoluta recuperación. Durante los años posteriores, estas especies siguen una dinámica marcada por las fluctuaciones, estando de nuevo

ausentes en algunos de los años siguientes. Ello sería debido, según Montgomery & Montgomery (1988), a la baja capacidad de respuesta de estas especies tras períodos de baja densidad de hospedadores, que impediría una rápida recuperación de la población a pesar del aumento de hospedadores en el medio. No obstante, centrando la atención en su comportamiento de los últimos años, estas especies han ido incrementando su prevalencia, siendo actualmente detectadas con mayor frecuencia. Por tanto, puede concluirse una progresiva, aunque lenta, recuperación de estas especies helmintianas, un hecho que, del mismo modo, informa de la progresiva reestructuración de las cadenas tróficas.

Otra cuestión importante a tener en cuenta es que no todas estas especies ejercen el mismo peso sobre la comunidad helmintiana del ratón de campo, un hecho que puede deducirse al analizar la dinámica y la prevalencia que estos estadios larvarios de cestodos presentan en la zona control. Las especies *T. martis* y *Mesocestoides* spp. utilizan roedores como sus hospedadores intermediarios, aunque no parece existir una especial predilección hacia el ratón de campo. En realidad existe un amplio rango de roedores, o incluso otros pequeños animales en el caso de *Mesocestoides* spp., que pueden ejercer de hospedador intermediario (Wahl, 1967; Shimalov, 2010; Zaleśny & Hildebrand, 2012; De Liberato et al., 2014), por lo que *A. sylvaticus* no actuaría como su hospedador principal, infestándose de forma puntual al ingerir accidentalmente los huevos infestantes, en el caso de *T. martis*, o el ácaro oribátido (primer hospedador intermediario) en el caso de *Mesocestoides* spp. El caso totalmente opuesto aparece en la especie *T. parva*, una especie considerada propia de *A. sylvaticus* (Feliu et al., 1997) y cuyo ciclo biológico en la Península Ibérica se cierra exclusivamente con la gineta (Ribas et al., 2009). La presencia continuada de este estadio larvario de cestodo en la zona testimonio demuestra su clara consideración como especie componente del ratón de campo,

explicando la elevada prevalencia detectada de este cestodo con respecto a las anteriores en el área postincendio.

En cuanto a las especies cestodias que utilizan al ratón de campo como hospedador definitivo, su hallazgo desde el principio del estudio en la zona perturbada permiten confirmar la permanencia y rápida recuperación de ácaros oribátidos tras un incendio forestal, una capacidad ya evidenciada por otros expertos en la materia (Camann et al., 2008). Las dos especies de catenoténidos identificadas, *P. matovi* y *S. lobata*, deben ser consideradas especies componentes de la comunidad helmintiana ya que, en general, siguen una trayectoria de elevada prevalencia y abundancias de relativa importancia, aunque resultan llamativas las fluctuaciones que estas especies han sufrido en algunos momentos puntuales del estudio, llegando incluso a no ser detectadas (Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). Si bien esta situación probablemente esté relacionada con las propias fluctuaciones poblacionales de los hospedadores intermediarios a consecuencia de los efectos del fuego, podrían existir otros factores derivados de la infestación parasitaria que también podrían explicar los cambios en las poblaciones helmintianas. No debe olvidarse que la mayoría de especies que constituyen la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* colonizan la región intestinal, por lo que es posible que se produzcan fenómenos de competencia por el espacio que acaben resultando en el desplazamiento de algunas de ellas (Holmes, 1973). Así, el antagonismo con otros helmintos intestinales podría haber conducido a la exclusión de los catenoténidos en algunos momentos puntuales, que a pesar de ser especies componentes tendrían un papel codominante dentro de la comunidad, tal y como evidencia el análisis del índice abundancia expuesto en el Capítulo Cuarto de la presente memoria. Por tanto, ante un incremento de las infrapoblaciones de helmintos dominantes, su presencia podría verse desplazada requiriendo de un tiempo prudencial hasta la recuperación de su nicho ecológico, cuya recuperación podría ser todavía más lenta

al encontrarse en un ecosistema perturbado. No obstante, para obtener conclusiones más certeras al respecto sería necesario realizar un estudio más exhaustivo acerca de las interacciones interespecíficas de las especies de la comunidad helmintiana.

En lo referente a los nematodos No-FES, *A. annulosa* demuestra ser una especie claramente dominante de la comunidad helmintiana, debido a su continua presencia a lo largo del proceso de regeneración, así como a su elevada abundancia (Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). La identificación de este capilarino desde el primer año de estudio ratifica su consideración como una especie natural del ratón de campo, y su permanencia y estabilidad en los años posteriores confirma la presencia de un hospedador intermediario adecuado para albergar a la forma infestante para el ratón de campo. Si bien no existen evidencias experimentales, se atribuye a las lombrices de tierra el papel de hospedadores intermediarios de este ciclo diheteroxeno (Anderson, 2000), las cuales habrían tenido que resistir las consecuencias del incendio para continuar con la transmisión del nematodo. Bhadauria et al. (2000) observaron que la abundancia de la población de lombrices de tierra se ve gravemente reducida tras un incendio forestal, si bien son necesarios sólo unos pocos meses para que la población recupere los niveles de abundancia anteriores al paso del fuego como resultado de la migración de estos anélidos de áreas vecinas no quemadas. Los mismos autores sugieren que las condiciones postincendio de un área quemada incluso favorecen la densidad poblacional de anélidos que las condiciones propias de un área no afectada. En base a esta afirmación, es posible que en los períodos posteriores al incendio la población de lombrices de las áreas quemadas de la Serra Calderona se viera incrementada promoviendo la continua y creciente transmisión de *A. annulosa*, explicando la mayor prevalencia y abundancia detectada en la zona postincendio en comparación

a los valores detectados en la zona testimonio, en la cual, en general, la presencia del nematodo es más discreta.

En lo que respecta al nematodo *M. muris*, su capacidad de utilizar un amplio rango de artrópodos como vehiculadores de infección (Anderson, 2000) habría facilitado su permanencia en las zonas afectadas desde los primeros años postincendio, la cual, según Sainz-Elípe (2009), sigue una tendencia de relativa estabilidad tanto en términos de prevalencia como de abundancia, que se continúa en los últimos años estudiados.

Por otro lado, los nematodos de naturaleza monoxena no han visto, en general, frenada su transmisión durante el proceso de regeneración, encontrando prevalencias significativamente superiores en la zona perturbada con respecto a la control. La rapidez de la transmisión en consonancia con el mayor tamaño poblacional de los hospedadores de esta área son las razones que explican esta situación. No obstante, no todas las especies monoxenas han mantenido siempre su éxito de infestación, presentando algunas fluctuaciones anuales de especial importancia.

El pseudogeoelminto *T. muris* ha seguido una trayectoria relativamente estable durante el proceso completo de estudio, detectándose elevadas prevalencias desde el inicio del mismo (Sainz-Elípe, 2009). Las puntuales caídas en su prevalencia y abundancia podrían deberse a causas ajenas que condicionaran el desarrollo de las formas infestantes, ya que, a pesar de no necesitar unas condiciones ambientales estrictas, el huevo ha de culminar su desarrollo en el medio externo. Por tanto, el motivo de estas fluctuaciones podría estar en alteraciones del sustrato, bien de origen antrópico o incluso derivadas del propio proceso de regeneración. Con respecto a los últimos años, se detecta un progresivo descenso en

su presencia, siguiendo una dinámica acorde a la densidad poblacional de su hospedador.

El también considerado pseudogeohelminto *E. bacillatus* destaca por su notable presencia durante los primeros años posteriores al incendio, continuando con una fuerte caída en su prevalencia en consonancia al descenso en la población de *A. sylvaticus* (Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). Los años siguientes se caracterizan por un incremento gradual de la infrapoblación, que se mantiene estable hasta los últimos años. Si bien los elevados valores detectados en los inicios del estudio podrían ir ligados al incremento de la densidad de hospedadores, es posible que su transmisión también se viera favorecida por el incremento en la abundancia de lombrices de tierra producido tras el paso del fuego, una situación ya mencionada al hablar de *A. annulosa*. Aunque no está experimentalmente demostrado, se ha especulado la posibilidad de que *E. bacillatus* utilice estos anélidos como hospedadores paraténicos, por lo que durante el primer período postincendio podría haber visto aumentada su transmisión a consecuencia de la mayor abundancia de lombrices.

En lo que concierne a los oxiúridos *S. stroma* y *S. frederici*, su naturaleza ageohelminthiana explica las elevadas prevalencias y abundancias detectadas, en general, a lo largo de todo el proceso (Sainz-Elipe, 2009; Sáez-Durán, 2015). Los períodos de mayor densidad poblacional de *A. sylvaticus* promovería una mayor transmisión de la infestación, viéndose frenada en las épocas en que la población hospedadora se viera disminuida.

Finalmente, los cambios anuales sufridos por la población del geohelminto *H. polygyrus* permiten especular acerca de las duras condiciones a las que se ha visto sometido el ecosistema durante más de veinte años postincendio. Las fuertes fluctuaciones detectadas así como su absoluta desaparición durante varios años

consecutivos pueden deberse al efecto regulador de este helminto sobre los hospedadores, cualidad ya mencionada en su momento. Por otro lado, no debe pasarse por alto que la forma infestante en este caso es una larva de vida libre que se vería gravemente limitada por las condiciones ambientales, por lo que no han de descartarse otros posibles cambios externos, como alteraciones del suelo o una mayor dureza de las condiciones climáticas que pudieran impedir el adecuado desarrollo de estas larvas. Esta teoría corrobora las caídas en la prevalencia que anteriormente se mencionaron para los pseudogeohelmintos *T. muris* y *E. bacillatus*, que al depender sólo parcialmente del medio externo habrían sufrido un decrecimiento de la población sin llegar a desaparecer. En el último período estudiado *H. polygyrus* continúa manteniendo una discreta presencia en la zona postincendio, muy por debajo de la zona control, y mostrando una decreciente trayectoria. Dicha tendencia podría interpretarse como una secuela tardía de la perturbación y la todavía ineficiente adaptación del helminto al ecosistema, que al no tener éxito en su desarrollo en el medio externo conduciría a una baja tasa de infestación en el ratón de campo.

El seguimiento anual de cada uno de estos helmintos permite entender los cambios producidos en las áreas quemadas del Parc Natural de la Serra Calderona acorde al proceso de regeneración postincendio, ya que dependiendo de su naturaleza bioecológica y su grado de dominancia en el conjunto de la comunidad helmintiana estas especies han mostrado una dinámica muy diferente. El análisis continuado de los parámetros prevalencia, abundancia y distribución permiten definir un comportamiento epidemiológico característico de las poblaciones helmintianas presentes en el área quemada. De hecho, Cerezuela (2000) propuso una clasificación de las especies helmintianas del ratón de campo en base a este comportamiento epidemiológico durante el proceso de regeneración postincendio. Dicha clasificación distingue los siguientes grupos de helmintos:

- 1) Especies con cambios en la prevalencia o abundancia, pero que mantienen un mismo patrón de agregación.
- 2) Especies sin oscilaciones a nivel de prevalencia o abundancia, pero con pérdida de agregación.
- 3) Especies con cambios en la prevalencia, abundancia y agregación.

De acuerdo a esta clasificación, y considerando el comportamiento de las especies integrantes de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* desde un punto de vista global tras el período completo de estudio, las especies identificadas se agruparían del siguiente modo en las áreas quemadas: los oxiúridos *S. stroma* y *S. frederici*, así como los capilarinos *E. bacillatus* y *A. annulosa*, han mantenido el mismo patrón de agregación durante el período estudiado, a pesar de las fluctuaciones en prevalencia y abundancia características de algunos años, por lo que pueden incluirse en el primer grupo. Estas especies actúan de un modo menos desestabilizador dentro de la población hospedadora, aun contribuyendo al aumento de la prevalencia de parasitación global.

Dentro del segundo grupo, referido a las especies que registran una pérdida de agregación sin ver comprometida su prevalencia o abundancia, deben incluirse los nematodos *T. muris* y *M. muris*. Si bien estas especies han experimentado un gradual incremento de su índice de distribución en el último periodo, el análisis anual muestra que ambas han sufrido importantes fluctuaciones de dicho índice en muchos de los años estudiados, como resultado de su potencial capacidad desestabilizadora. Junto con estos nematodos, los catenoténidos *S. lobata* y *P. matovi* también registran un patrón de agregación muy inestable con el transcurso

de los años, lo que también las convierte en especies potencialmente desestabilizadoras de la población hospedadora. Dentro de este grupo también podría incluirse el cestodo *T. parva* larvae, ya que, aunque muestra ciertas variaciones en sus valores de prevalencia y abundancia en algunos años puntuales, no sigue una distribución binomial negativa cercana al valor máximo, distribuyéndose, en general, al azar en prácticamente todos los años de estudio. Por tanto, esta especie también actuaría como desestabilizadora de la población hospedadora.

Finalmente, como único integrante del tercer grupo está el nematodo *H. polygyrus*, el cual, a pesar de su elevado índice de agregación observado en el estudio global, ha demostrado un comportamiento marcado por la inestabilidad a lo largo del proceso completo de regeneración, con fuertes variaciones no sólo en su patrón de distribución, sino también con continuas oscilaciones a nivel de prevalencia y abundancia. Por tanto, el papel ejercido por esta especie dentro de la población hospedadora del área postincendio es, claramente, desestabilizador.

Según Bush et al. (2001), una distribución de tendencia agregada es indicativo de interacciones sociales entre organismos, siendo el patrón más habitual encontrado en la naturaleza y particularmente en los parásitos. No obstante, todavía hoy no es posible definir con exactitud la importancia que tiene el nivel de agregación sobre la dinámica de las poblaciones parásitas, y de hecho es probable que factores como la dieta, el estrés, la edad, el estado inmunológico del hospedador o la interacción con otros parásitos, entre otros, influyan sobre dicho nivel de agregación. En cualquier caso, los resultados obtenidos permiten visualizar los efectos de una perturbación ambiental sobre los miembros de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus* del Parc Natural de la Serra Calderona. La evolución en sus niveles de agregación es reflejo de su función estabilizadora dentro de la

población de hospedadores, constituyendo uno de los principales factores de regulación de la misma (Anderson & May, 1978). El análisis global realizado sobre las especies componentes de la comunidad helmintiana del ratón de campo de las áreas quemadas de la Serra Calderona revela una proporción de especies con función estabilizadora superior a la detectada en los primeros períodos del estudio. Este hecho, sumado a que la mayoría de estos helmintos presentan un comportamiento, en términos de prevalencia y abundancia, cada vez más semejante en ambas áreas podría interpretarse como un signo de creciente estabilización en la zona perturbada, y, por tanto, de avanzada regeneración postincendio.

5.3.4. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS SOBRE LAS POBLACIONES HELMINTIANAS DE *Apodemus sylvaticus*

Una vez expuesta la evolución postincendio de las especies componentes de la comunidad helmintiana de *A. sylvaticus*, a continuación se analizan las fuentes de variación que inciden sobre las poblaciones helmintianas de ambas áreas.

El análisis de correlación entre la prevalencia de parasitación de cada una de las especies estudiadas y el porcentaje de captura de *A. sylvaticus* muestra que únicamente existen resultados significativos en el área postincendio. Concretamente, las especies que se encuentran correlacionadas con este porcentaje son los nematodos *S. stroma* y *H. polygyrus*. En el caso del oxiúrido, aparece una correlación positiva entre ambas variables, lo que alude a la ya mencionada relación entre prevalencia y densidad poblacional hospedadora. Una elevada densidad poblacional facilita el proceso de infestación de pársitos de transmisión horizontal, consiguiendo, en definitiva, una mayor prevalencia de parasitación además de un incremento en la abundancia media. Dado que la transmisión de este ageohelminto

se produce principalmente por contacto directo, un aumento del tamaño poblacional del ratón de campo, así como un contacto íntimo entre ellos, favorecerían la expansión del nematodo.

Una situación completamente diferente se observa en el caso de *H. polygyrus*, cuya correlación con el éxito de captura de *A. sylvaticus* es negativa. La causa de esta relación inversa podría encontrarse en el efecto regulador de este parásito sobre la población de ratones del área postincendio, una capacidad confirmada experimentalmente por Scott (1987) y que ha convertido a este nematodo en uno de los modelos de laboratorio más estudiados. Esta correlación negativa ya había sido identificada en otras especies de roedores (Haukisalmi & Henttonen, 1990), y, según los estudios realizados por Scott (1990) y Gregory (1991) en ratones en cautividad y semilibertad, el descenso poblacional de los hospedadores sería debido a los daños mortales ocasionados por el parásito. Por consiguiente, la evolución de *H. polygyrus* en la zona postincendio del Parc Natural de la Serra Calderona podría considerarse como una evidencia de este efecto regulador de la población de ratones en la naturaleza. En el área testimonio, sin embargo, la población de *H. polygyrus* se ha comportado, en general, de un modo estable, observándose fluctuaciones en su presencia en sólo algunos años particulares. Según Bush et al. (2001), existen evidencias de que los parásitos podrían resultar menos patogénicos para una población hospedadora acostumbrada a su presencia que para una que no ha tenido contacto previo con ella, pudiendo ejercer mayores daños físicos sobre ésta y requiriendo un largo proceso de adaptación para conseguir una relación parásito-hospedador más o menos estable. Si a ello se le suma que los efectos del estrés y el grado de hostilidad del ecosistema contribuyen a una menor resistencia inmunológica contra las infestaciones, las nuevas generaciones de ratones del área postincendio lo habrían tenido más difícil para resistir los daños del helminto, debido no sólo al amplio despliegue de respuestas inmunitarias que es capaz de

ejercer (Reynolds et al., 2012), sino también a las interacciones antagónicas que podría mantener con otros helmintos de la comunidad helmintiana (Behnke et al., 2005). Asimismo, los resultados experimentales de Su & Dobson (1997) sugieren que la adaptación de *H. polygyrus* a la inmunidad del hospedador se asocia a una reducción en su capacidad inmunogénica, lo que implicaría una pérdida gradual de la virulencia y la inmunogenicidad del mismo hacia los ratones, una hipótesis ya expuesta anteriormente por Hepler & Leuker (1974). En base a esto, los roedores del área testimonio estarían aparentemente bien adaptados al geohelminto, explicando esa trayectoria estable a lo largo del tiempo y, por tanto, la ausencia de correlación con el porcentaje de captura del ratón de campo, ya que su acción reguladora no resultaría dramática para la población hospedadora.

En referencia al efecto potencial de otros factores intrínsecos sobre las especies helmintianas, de nuevo se observan algunas diferencias importantes al comparar ambas áreas de estudio, si bien el grado de estas diferencias ha ido decreciendo con el paso del tiempo.

La edad del hospedador, como fuente única de variación, ha resultado ser significativa a nivel de la prevalencia para la mayoría de las poblaciones helmintianas del área postincendio, excepto en *E. bacillatus* y las especies del género *Syphacia*. Respecto a la abundancia media, la significancia también se evidencia en la mayoría de las especies, con la salvedad de *Syphacia* spp. y *M. muris*. Como observación general, resulta evidente la influencia de la edad sobre el establecimiento y expansión de la infestación parasitaria, un hecho ya discutido en apartados anteriores y que también se demuestra al estudiar las especies de forma independiente. En el caso de los oxiúridos, esta falta de significancia se debe a su mecanismo de transmisión, fomentado por el contacto íntimo entre hospedadores y que hace que entre las camadas más jóvenes se extienda rápidamente. Con

respecto a los otros dos nematodos, su efecto combinado con otros factores, al menos en el caso de *M. muris*, sí resulta significativo, por lo que también debe considerarse su grado de influencia. Por otro lado, en el área control el efecto de la edad no parece resultar tan fuerte, siendo detectado solamente para *T. parva* larvae, *P. matovi*, *E. bacillatus*, *A. annulosa* y *H. polygyrus*, a nivel de prevalencia, y en *E. bacillatus*, *A. annulosa* y *H. polygyrus* a nivel de abundancia media. Los efectos de la edad se deben básicamente al cambio en el comportamiento ecológico de los hospedadores así como al efecto acumulativo de los parásitos a lo largo del tiempo, si bien en las áreas estables este efecto es menos acusado en algunas especies. Es posible que este menor efecto sea una consecuencia de la menor prevalencia de parasitación alcanzada por estas especies en esta área.

El sexo, por otro lado, resulta en general poco significativo, observándose su efecto como fuente única de variación para la prevalencia de *P. matovi* y *A. annulosa* del área perturbada. No obstante, su influencia sí aparece ocasionalmente combinada con otros factores de origen extrínseco como el año y la estación, por lo que tales variaciones podrían deberse a los cambios en la proporción de sexos del ratón de campo que se producen en algunos períodos estacionales (Torre et al., 2002). Otra posible causa está en la mayor susceptibilidad ante las infestaciones que presentan las hembras en las épocas de cría, a consecuencia de los cambios hormonales y a la inmunosupresión que sufren cuando se encuentran en estadio de gestación o durante la lactancia.

Con respecto a las variables de origen extrínseco, su influencia es mucho mayor en comparación a los factores derivados del propio hospedador. El efecto significativo del año en la prevalencia o abundancia es compartido por la casi totalidad de estas especies en el área postincendio, exceptuando a los catenoténidos y a *M. muris*, en cuyo caso su efecto aparece combinado con otras

variables. Por el contrario, en la zona testimonio esta influencia sólo resulta clara en el caso de *H. polygyrus*, *T. parva* larvae y *P. matovi*. El hecho de que el año suponga una fuente de variación más evidente en la zona perturbada podría deberse a los procesos derivados de la regeneración postincendio, ya que las poblaciones helmintianas han tenido que adaptarse a los cambios anuales a nivel de sustrato y a la reestructuración de los otros componentes del ecosistema. Considerando la estación de captura, su efecto es relevante pero no tan fuerte, si bien cuando aparece combinado con el año (período postincendio) sí actúa como una fuente de variabilidad significativa para la mayoría de integrantes de la comunidad helmintiana. Tal efecto corrobora la mayor inestabilidad y susceptibilidad del área quemada, cuya menor capacidad de hacer frente a los cambios subyacentes a la climatología de cada estación daría lugar a los cambios registrados en la prevalencia y la abundancia de los parásitos. No debe olvidarse que estos cambios estacionales afectarían, a su vez, a los hospedadores intermediarios necesarios para el desarrollo de los helmintos de ciclo heteroxeno, explicando que estos helmintos presenten un mayor número de fuentes de variación, resultado de las combinaciones entre las diferentes variables de estudio que incidirían en el grado de infestación.

Desde una perspectiva global, y considerando los datos recogidos en el Parc Natural de la Serra Calderona transcurridos veintidós años desde el incendio, siguen existiendo evidentes diferencias entre las poblaciones helmintianas pertenecientes a cada área. La perturbación que genera un incendio forestal implica un cambio tan drástico a nivel de sustrato, de la población hospedadora y del patrón ecológico de los invertebrados y depredadores que constituyen el ecosistema, que los parásitos se ven afectados de forma irremediable. Una de las condicionantes más importantes de los niveles de infestación parasitaria de una población hospedadora se asocia a las respuestas inmunológicas y la regulación neuroendocrina del propio hospedador,

siendo la edad, el sexo o el comportamiento algunas de las variables más estudiadas (Weil et al., 2006). No obstante, en base a los resultados obtenidos en el presente trabajo, los cambios sujetos a una perturbación ambiental tienen graves efectos sobre las poblaciones helmintianas, explicando que el comportamiento epidemiológico de las especies del área postincendio se halle principalmente determinado por las variaciones del ecosistema. Por un lado, los cambios asociados al marco abiótico, como los cambios en la cubierta vegetal o la menor resistencia ante los cambios medioambientales propios del clima, así como las interacciones bióticas con los invertebrados y depredadores que ejercen de, respectivamente, hospedadores intermediarios y definitivos de los helmintos heteroxenos, serán claros condicionantes del éxito en el cierre del ciclo biológico. Por otro lado, los efectos derivados del estrés que supone para un hospedador el fenómeno perturbador, así como la inestabilidad ocasionada por los movimientos poblacionales de ratones tras el incendio, también tendrían consecuencias sobre las respuestas inmunitarias del hospedador (Khansari et al., 1990), aumentando la susceptibilidad del mismo a adquirir nuevas infestaciones.

En definitiva, el mayor número de fuentes de variación de origen extrínseco detectado en el área postincendio puede ser interpretado como un bioindicador de inestabilidad, dada la todavía ineficiente capacidad del ecosistema a hacer frente a los cambios externos. Ahora bien, la paulatina reducción en el número y efecto de estas variables con el paso de los años es un signo de un gran y continuo avance en el proceso de regeneración postincendio de las áreas quemadas del Parc Natural de la Serra Calderona.

Capítulo VI



Resumen y Conclusiones



6. RESUMEN Y CONCLUSIONES

6.1. RESUMEN

Los indicadores biológicos han demostrado ser herramientas de gran utilidad a la hora de evaluar y monitorizar el medio ambiente. Los helmintos parásitos son, al igual que sus hospedadores, componentes fundamentales de los ecosistemas, por lo que su presencia o comportamiento dentro de la comunidad animal es reflejo, por un lado, de los cambios de sus hospedadores y, por otro, de cualquier perturbación de origen externo. Ello explica que este tipo de organismos sean unos excelentes candidatos a marcadores biológicos del estado del ecosistema.

El presente trabajo ha tenido como objetivo evidenciar la eficacia del binomio ratón de campo/helminto como un potencial bioindicador de perturbación ambiental, en concreto del nivel de regeneración de un ecosistema afectado por un incendio forestal. Este tipo de perturbaciones es considerado un fenómeno recurrente y altamente destructivo en los bosques mediterráneos, calcinándose miles de hectáreas cada año y por tanto siendo necesario el desarrollo de estrategias que permitan el adecuado control de estos ecosistemas.

El área que ha servido de estudio, el Parc Natural de la Serra Calderona, se describe como un paraje natural de gran valor ecológico en la Comunitat Valenciana, cuya integridad se vio fuertemente afectada en el verano de 1992, cuando un incendio de origen natural arrasó cerca del 18% del territorio. El grupo de investigación Parasites and Fire, de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de València, inició una línea de investigación con el fin de determinar indicadores biológicos válidos que permitiesen valorar su evolución. Desde 1994 se ha llevado a cabo el muestreo anual y estacional de áreas quemadas y áreas no quemadas que

servieran como control de este incendio de la Serra Calderona, englobando un período total de veintinueve años de estudio, desde el segundo año postincendio (1994) hasta el vigesimosegundo (2014). Este proyecto ha pretendido, por una parte, estudiar la comunidad de micromamíferos y su capacidad de recolonización después del fuego; y, por otra, y con especial interés, analizar el comportamiento epidemiológico de la comunidad helmintiana del ratón de campo, *A. sylvaticus*, considerado un pionero en áreas afectadas por una perturbación ambiental.

Tras el período completo de estudio se colocaron un total de 32.275 trampas, habiéndose capturado 3.328 micromamíferos pertenecientes a cinco especies: 2.800 ejemplares de ratón de campo (*A. sylvaticus*), 250 de ratón moruno (*M. spretus*), 243 de musaraña gris (*C. russula*), 24 de rata negra (*R. rattus*) y 11 de lirón careto (*E. quercinus*). El ratón de campo se ha mostrado en la mayoría de los muestreos realizados como el micromamífero más abundante, observándose un porcentaje de captura superior en el área quemada a partir del cuarto año postincendio, cuya superioridad se ha mantenido durante prácticamente todos los años posteriores. Este incremento en el porcentaje de captura coincide con el período inicial de la sucesión ecológica secundaria y el rebrote de la cubierta arbustiva, sumado a la ausencia de mamíferos carnívoros y la menor presión por depredación característica de la etapa inmediata a un incendio forestal.

De los *A. sylvaticus* capturados, un total de 1.078 hospedadores fueron destinados al análisis parasitológico, 798 procedentes de áreas quemadas y 280 del área control. Los resultados obtenidos permitieron llevar a cabo la caracterización cualitativa y cuantitativa de la comunidad helmintiana del ratón de campo, tanto a nivel global como de forma individual en ambas áreas. El 80,61% de los roedores analizados se encontraban parasitados por al menos una especie helmintiana, recuperándose un total de 80.849 helmintos. Tras su adecuado procesado y

montaje, fue posible identificar un total de dieciocho taxones, clasificando adecuadamente hasta dieciséis identidades parásitas: un Trematoda (*Brachylaima* spp.), siete Cestoda (*T. parva* larvae, *T. martis* larvae, *Mesocestoides* spp. larvae, *P. matovi*, *S. lobata*, *H. diminuta*, *G. arfaai*) y ocho Nematoda (*A. annulosa*, *E. bacillatus*, *T. muris*, *H. polygyrus*, *S. stroma*, *S. frederici*, *A. tetraptera*, *M. muris*).

Los helmintos hallados se clasificaron según su naturaleza bioecológica, distinguiéndolos en función de su ciclo biológico (monoxenos y heteroxenos) y de la forma infestante para el ratón de campo (FES y No-FES). Para el posterior estudio ecológico se calcularon diferentes parámetros epidemiológicos: prevalencia, intensidad media y abundancia media de las helmintofaunas en el total de la población hospedadora y de las poblaciones de las áreas postincendio y testimonio, así como de los subgrupos determinados por el sexo y la edad del hospedador; frecuencia de distribución del número de especies helmintianas; distribución de frecuencias de las especies consideradas como componentes de la helmintofauna; biodiversidad y riqueza de especies de la comunidad helmintiana.

Tras la caracterización de la comunidad helmintiana, se estudió la evolución anual del último período de estudio (desde el año decimonoveno al vigesimosegundo postincendio), tanto a nivel de la comunidad como de forma individual en el caso de las especies componentes. Asimismo, se analizó la potencial influencia de factores intrínsecos (porcentaje de captura, sexo y edad del hospedador) y extrínsecos (año, estación y período de captura) sobre la evolución de la comunidad helmintiana, tanto a nivel de la prevalencia (global y de los helmintos agrupados según su naturaleza bioecológica), como de la abundancia, así como sobre la riqueza de especies y el grado de biodiversidad. El análisis fue realizado en cada área de forma independiente, con el fin de identificar qué variables y en qué medida afectan a los helmintos procedentes de cada una.

Desde un punto de vista general, la comunidad helmintiana del ratón de campo en el Parc Natural de la Serra Calderona se caracteriza por una elevada riqueza biológica, destacando la dominancia de helmintos de ciclo directo y que se transmiten mediante una forma parasitaria de vida libre. Considerando los resultados por separado en cada ecosistema, se observa que los roedores procedentes del área postincendio presentan un grado de parasitación significativamente mayor, tanto a nivel de prevalencia como de abundancia. Asimismo, la biodiversidad helmintiana y la riqueza de especies también son superiores en dicha área. Este hecho se patentó tanto desde un punto global como al estudiar su evolución anual, observándose solamente algunos años puntuales en los que el grado de parasitación se incrementa en la zona control sobre el área perturbada. En referencia a las especies detectadas en cada área, destaca la mayor presencia del nematodo *H. polygyrus* en la zona testimonio, posiblemente relacionada, entre otros factores, con la capacidad de regulación poblacional atribuida a dicho helminto. Su menor prevalencia, junto con el mayor grado de parasitación global, la mayor tendencia a las parasitaciones múltiples, el hallazgo de casos inusuales de parasitismo o la menor presencia de estadios larvarios de cestodos en el área postincendio, son algunas de las evidencias del proceso de regeneración.

El seguimiento anual del área quemada muestra que los valores de prevalencia, abundancia, biodiversidad y riqueza de especies superan a los del control en prácticamente todos los años de estudio, si bien tales valores siguen, en general, una tendencia decreciente que de forma paulatina se va acercando a los resultados observados en el área testimonio.

El análisis de la influencia de los factores intrínsecos y extrínsecos revela que la zona quemada se encuentra afectada por un mayor número de fuentes de

variación en comparación al área testimonio. En general, la edad del hospedador actúa como un factor claramente influyente en ambos ecosistemas, viéndose incrementado el grado de parasitación a nivel de prevalencia y abundancia en consonancia con la edad. Sólo en el caso de los oxiúridos del género *Syphacia* no se detecta dicha influencia, debido a su naturaleza ageohelminthiana y por tanto a su rápida capacidad de transmisión entre todos los grupos de edad. Por su parte, el sexo del hospedador no parece ejercer un claro efecto sobre la parasitación, habiéndose hallado solamente su efecto significativo sobre la parasitación de los capilarinos *E. bacillatus* y *A. annulosa*. En lo referente a los factores extrínsecos, el efecto del período postincendio parece suponer la fuente de variación más relevante, debido probablemente a las variaciones climáticas u otros cambios en la cubierta vegetal derivados de la estacionalidad así como del propio paso del tiempo. No obstante, la progresiva reducción en el número y efecto de estos factores en la zona perturbada es indicio del continuo avance en el proceso de regeneración.

Los efectos que produce el fuego sobre la integridad del biotopo y el comportamiento de los hospedadores supone un cambio drástico en el patrón epidemiológico de los parásitos. La evolución del binomio *A. sylvaticus*/helminto en el Parc Natural de la Serra Calderona ha demostrado ser un excelente bioindicador de regeneración postincendio, evidenciando el mayor grado de inestabilidad de las áreas todavía afectadas por el paso del fuego. Su seguimiento ha permitido, además, confirmar la existencia de un positivo avance en el grado de regeneración, dada su cada vez mayor similitud con el área testimonio. Los estudios previos realizados sobre este ecosistema permitieron la enumeración de una serie de marcadores biológicos indicativos del grado de recuperación postincendio, los cuales podrían extrapolarse a otros ecosistemas de bosque mediterráneo. En la **Tabla 6.1.** se presentan los bioindicadores detectados transcurridos veintidós años desde el gran incendio, así como su interpretación en términos de regeneración.

BIOINDICADOR	INTERPRETACIÓN
Menor densidad poblacional de <i>Apodemus sylvaticus</i>	Tendencia cada vez más estable en la dinámica poblacional de los hospedadores
Mayor prevalencia y abundancia de parasitación	La mayor susceptibilidad a la parasitación de la población hospedadora, como consecuencia del proceso de regeneración, sigue aún patente en las zonas quemadas
Mayor biodiversidad helmintiana	Mayor inestabilidad como consecuencia del proceso de regeneración
Mayor prevalencia de especies de geohelmintos	Rápida transmisión asociada al incremento de la población hospedadora durante el proceso de regeneración
Fluctuaciones poblacionales de los geohelmintos	La inestabilidad del ecosistema no siempre permite ofrecer las condiciones adecuadas para el desarrollo de las formas parasitarias de vida libre
Tendencia a la agregación de los helmintos codominantes	Comportamiento epidemiológico más estable de los helmintos codominantes dando lugar a un menor efecto desestabilizador sobre la población hospedadora
Mayor número de fuentes de variación extrínseca que influyen sobre la comunidad helmintiana	Mayor susceptibilidad del ecosistema perturbado a las variaciones externas

Tabla 6.1. Indicadores biológicos del grado de regeneración postincendio identificados en las áreas quemadas del Parc Natural de la Serra Calderona tras veintidós años.

6.2. CONCLUSIONES

La presente tesis doctoral ha tenido como objetivo principal la validación del binomio *A. sylvaticus*/helminto como un bioindicador de regeneración postincendio de un bosque mediterráneo. El seguimiento del patrón epidemiológico de las especies que integran la comunidad helmintiana del ratón de campo de áreas afectadas por el fuego y de áreas control no quemadas permite establecer las repercusiones que es capaz de generar el fuego sobre la comunidad de helmintos, así como evaluar su capacidad de recuperación en el transcurso del proceso de regeneración. Teniendo en consideración los resultados obtenidos, a continuación se enuncian las principales conclusiones que han podido extraerse:

- ❖ Los micromamíferos presentan una gran capacidad de recuperación postincendio, incrementando su población de acuerdo a los cambios que se producen en la cubierta vegetal como resultado de la sucesión ecológica secundaria. El ratón de campo, *A. sylvaticus*, es el pionero en el proceso de recolonización postincendio en ecosistemas de bosque mediterráneo.
- ❖ Los cambios producidos en la dinámica poblacional de los roedores tienen serias repercusiones sobre el nicho ecológico de sus parásitos, al tiempo que los hospedadores deben adaptarse a la propia población parásita y a los cambios fisiológicos provocados por la infestación. Esta fuerte interacción convierte al binomio hospedador/parásito en un excelente bioindicador de la evolución y proceso de regeneración postincendio de un ecosistema.

- ❖ El patrón epidemiológico de los helmintos parece estar relacionado con la presencia de los mismos en el ecosistema antes de la perturbación, con el mecanismo de transmisión y el tipo de ciclo biológico, así como con las variaciones abióticas que ofrezca el medio externo como efecto de la perturbación.
- ❖ Transcurridos veintidós años desde el incendio, tanto la prevalencia como la abundancia de parasitación continúan siendo superiores en la población de roedores del área afectada por el fuego. Asimismo, las áreas afectadas por la perturbación siguen manteniendo un mayor nivel de biodiversidad y riqueza de especies.
- ❖ Las especies helmintianas dominantes de la comunidad apenas han visto alterado su nivel de agregación, manteniendo una distribución de frecuencias similar antes y después de la catástrofe. Por otro lado, las poblaciones helmintianas codominantes presentan un comportamiento más inestable, mostrando una tendencia inicial a la pérdida de agregación y recuperándose esta a lo largo del proceso de regeneración.
- ❖ El mayor tamaño poblacional del ratón de campo en las zonas en regeneración postincendio favorece la transmisión de las especies de geohelmintos, debido a la facilidad de su mecanismo de transmisión directa.
- ❖ Los helmintos heteroxenos han visto frenada su transmisión en las zonas en regeneración como consecuencia de los cambios poblacionales de los hospedadores intermediarios o definitivos necesarios para el desarrollo del ciclo vital.

- ❖ El ineficiente grado de inmunocompetencia asociado a los hospedadores procedentes de ambientes inestables podría explicar el incremento en la prevalencia, la abundancia y los cambios en la agregación de los parásitos.
- ❖ Los efectos del fuego provocan un cambio drástico en la capacidad de resistencia del ecosistema, haciéndolo más susceptible a los cambios ambientales, viéndose su comunidad helmintiana mayormente afectada por variables de origen extrínseco que la de un área estable.
- ❖ Las especies de geohelminchos presentan fuertes oscilaciones poblacionales en un área afectada por el fuego, la cual no siempre ofrece unas condiciones ambientales óptimas para que se culmine el desarrollo de las formas parasitarias de vida libre.
- ❖ El seguimiento anual de las áreas quemadas y testimonio del Parc Natural de la Serra Calderona muestra un acercamiento cada vez mayor en el comportamiento epidemiológico de la comunidad helmintiana del ratón de campo entre ambas áreas. La continuidad de esta tendencia es un reflejo del avance en el proceso de regeneración del ecosistema, convirtiendo al binomio *A. sylvaticus*/helminto en un adecuado bioindicador de regeneración postincendio de un bosque mediterráneo, cuya aplicación podría extrapolarse a otros ecosistemas de equivalente naturaleza.

Bibliografía



- Abu-Madi (M.A.), Behnke (J.M.), Lewis (J.W.) & Gilbert, (F.S), 1998.** Descriptive epidemiology of *Heligmosomoides polygyrus* in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. *Journal of Helminthology*, 72: 93-100.
- Abu-Madi (M.A.), Behnke (J.M.), Lewis (J.W.) & Gilbert (F.S), 2000.** Seasonal and site specific variation in the component community structure of intestinal helminths in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. *Journal of Helminthology*, 74: 7-15.
- Accattoli (C.) & Salazar-Martínez (A.), 2012.** Oribátidos (Acari: Oribatida): Indicadores de impacto antrópico en parques urbanos de la Plata (Argentina). *Acta Zoológica Mexicana*, 28: 550-565.
- Al-Bassel (D.A.), Stietieh (F.M.) & Farrag (A.M.), 2000.** On the morphology of *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda-Trichostrongylidae) from the field mouse *Apodemus sylvaticus*. *Journal of the Egyptian Society of Parasitology*, 30: 443-449.
- Anderson (R.M.), 1991.** The eighth tansley lecture. Populations and infectious diseases: ecology or epidemiology? *Journal of Animal Ecology*, 60: 1-50.
- Anderson (R.M.), 2000.** Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. CABI Publishing. Wallingford. 650 pp.
- Anderson (R.M.) & May (R.M.), 1978.** Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, 47: 219-247.
- Arneberg (P.), 2001.** An ecological law and its macroecological consequences as revealed by studies of relationships between host densities and parasite prevalence. *Ecography*, 24: 352-358.

Arneberg (P.), Skorping (A.), Grenfell (B.) & Read (A.F.), 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of The Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 265: 1283-1289.

Arrizabalaga (A.), Montagud (E.) & Fons (R.), 1993. Post-fire succession in small mammal communities in the Montserrat Massif (Catalonia, Spain). In: Trabaud (L.) & Prodon (R.) (Eds.) *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Commission of the European Communities. Brussels. pp: 281-291.

Arrizabalaga (A.), Flaquer (C.), Ribas (A.) & Torre (I.), 2002. Noves dades sobre la dieta del gat mesquer (*Genetta genetta*) al Montseny. *Monografies*, 33: 85-88.

Athias-Binche (F.), Briard (J.), Fons (R.) & Sommer (F.), 1987. Study of ecological influence of fire on fauna in Mediterranean ecosystems (soil and above-ground layer). Pattern of post-fire recovery. *Ecologia Mediterranea*, 13: 135-154.

Avenant (N.), 2011. The potential utility of rodents and other small mammals as indicators of ecosystem 'integrity' of South African grasslands. *Wildlife Research*, 38: 626-639.

Aznar (F.J.), Fernández (M.), Raduán (M.A.) & Barona (J.), 2012. Els mamífers. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) *La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona*. Universitat de València. València. pp: 240-243.

Baer (J.G.) & Tenora (F.), 1970. Some species of *Hymenolepis* (Cestoidea) from Rodents and from Primates. *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemicae Brno*, 4: 1-32.

- Bauduin (S.), Cassaing (J.), Issam (M.) & Martin (C.), 2013.** Interactions between the short-tailed mouse (*Mus spretus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*): diet overlap revealed by stable isotopes. *Canadian Journal of Zoology*, 91: 102-109.
- Baylis (H.A.), 1926.** On a trichostrongylid nematode from a wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Annals and Magazine of Natural History*, 18: 661-665.
- Behnke (J.) & Harris (P.), 2009.** *Heligmosomoides bakeri* or *Heligmosomoides polygyrus*? *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 80: 684-685.
- Behnke (J.M.), Keymer (A.E.) & Lewis (J.W.), 1991.** *Heligmosomoides polygyrus* or *Nematospiroides dubius*? *Parasitology Today*, 7: 177-179.
- Behnke (J.M.), Barnard (C.J.) & Wakelin (D.), 1992.** Understanding chronic nematode infections: evolutionary considerations, current hypotheses and way forward. *International Journal for Parasitology*, 22: 861-907.
- Behnke (J.M.), Barnard (C.), Hurst (J.L.), McGregor (P.K.), Gilbert (F.) & Lewis (J.W.), 1993.** The prevalence and intensity of infection with helminth parasites in *Mus spretus* from the Setubal Peninsula of Portugal. *Journal of Helminthology*, 67: 115-122.
- Behnke (J.M.), Lewis (J.W.), Mohd Zain (S.N.) & Gilbert (F.S.), 1999.** Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host-age, sex and year on prevalence and abundance of infections. *Journal of Helminthology*, 73: 31-44.
- Behnke (J.M.), Gilbert (F.S.), Abu-Madi (M.A.) & Lewis (J.W.), 2005.** Do the helminth parasites of wood mice interact? *Journal of Animal Ecology*, 74: 982-993.

Behnke (J.M.), Bajer (A.), Harris (P.D.), Newington (L.), Pidgeon (E.), Rowlands (G.), Sheriff (C.), Kulis-Malkowska (K.), Sinski (E.), Gilbert (F.S.) & Barnard (C.J.), 2008. Temporal and between-site variation in helminth communities of bank voles (*Myodes glareolus*) from N.E. Poland. I. Regional fauna and component community levels. *Parasitology*, 135: 985-997.

Behnke (J.M.), Eira (C.), Rogan (M.), Gilbert (F.S.), Torres (J.), Miquel (J.) & Lewis (J.W.), 2009a. Helminth species richness in wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*, is enhanced by the presence of the intestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology*, 136: 793-804.

Behnke (J.M.), Menge (D.M.) & Noyes (H.), 2009b. *Heligmosomoides bakeri*: a model for exploring the biology and genetics of resistance to chronic gastrointestinal nematode infections. *Parasitology*, 136: 1565-1580.

Bernard (J.), 1961. Quelques espèces d'helminthes de micromammifères récoltés en France et en Espagne. *Vie et Milieu*, 2: 125-149.

Bernard (J.), 1963. Etudes sur la faune parasitaire de Tunisie. I. Nématodes parasites des Muridae. *Archives de l'Institut Pasteur de Tunis*, 40: 65-74.

Bernués (A.), Peris (F.J.), Bueno (R.), Falcó (J.V.), Oltra (M.T.) & Jiménez (R.), 2012. Els invertebrats. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 224-227.

Bhadoria, (T.), Ramakrishnan (P.S.) & Srivastava (K.N.), 2000. Diversity and distribution of endemic and exotic earthworms in natural and regenerating ecosystems in the central Himalayas, India. *Soil Biology & Biochemistry*, 32: 2045-2054.

- Blanco (J.C.), 1998.** Mamíferos de España. Volumen II. Geo Planeta. Barcelona. 383 pp.
- Bodí (M.D.), Cerdà (A.), Mataix-Solera (J.) & Doerr (S.H.), 2012.** Efectos de los incendios forestales en la vegetación y el suelo en la cuenca mediterránea: Revisión bibliográfica. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 58: 33-55.
- Bombí (A.), Castell (C.), Guinart (D.), Llacuna (S.) & Miño (A.), 2002.** Los planes de seguimiento en los parques naturales gestionados por la Diputación de Barcelona. *Ecosistemas* 2002/2 (URL:<http://www.aeet.org/ecosistemas/022/informe4.htm>).
- Bordes (F.) & Morand (S.), 2011.** The impact of multiple infections on wild animal hosts: a review. *Infection Ecology and Epidemiology*, 1: 7346.
- Briani (D.C.), Palma (A.R.T), Vieira (E.M.) & Henriques (R.P.B.), 2004.** Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1023-1037.
- Broza (M.) & Izhaki (I.), 1997.** Post-fire arthropod assemblages in Mediterranean forest soils in Israel. *International Journal of Wildland Fire*, 7: 317-325.
- Brunet (J.), Pesson (B.), Chermette (R.), Regnard (P.), Grimm (F.), Deplazes (P.), Ferreira (X.), Sabou (M.), Pfaff (A.W.), Abou-Bacar (A.) & Candolfi (E.), 2014.** First case of peritoneal cysticercosis in a non-human primate host (*Macaca tonkeana*) due to *Taenia martis*. *Parasites and Vectors*, 7: 422.
- Bush (A.O.), 1973.** An ecological analysis of the helminth parasites of the White Ibis in Florida. M.S. Thesis, University of Florida, Gainesville, 115 pp.
- Bush (A.O.) & Holmes (J.C.), 1986.** Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 142-152.

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

Bush (A.O.), Fernández (J.C.), Esch (G.W.) & Seed (J.R.), 2001. Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press. Cambridge. 566 pp.

Cable (J.), Harris (P.D.), Lewis (J.W.) & Behnke (J.M.), 2006. Molecular evidence that *Heligmosomoides polygyrus* from laboratory mice and wood mice are separate species. *Parasitology*, 133: 111-122.

Camann (M.A.), Gillette (N.E), Lamoncha (K.L.) & Morib (S.R.), 2008. Response of forest soil Acari to prescribed fire following stand structure manipulation in the southern Cascade Range. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 956-968.

Camarasa (A.), 2012. Hidrologia superficial: Producció d'escolament i generació de crescudes. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 212-215.

Caswell (H.), 1978. Predator-mediated coexistence: a non-equilibrium model. *American Naturalist*, 112: 127-154.

Casanova (J.C.), Feliu (C.), Miquel (J.), Torres (J.) & Špakulová (M.), 2000. Faunistic and ecological trends on the helminth community of *Genetta genetta* Linnaeus, 1758 (Carnivora: Viverridae) in the Iberian Peninsula. *Helminthologia*, 37: 223-228.

Casanova (J.C.), Santalla (F.), Durand (P.), Vaucher (C.), Feliu (C.) & Renaud (F.), 2001. Morphological and genetic differentiation of *Rodentolepis straminea* (Goeze, 1752) and *Rodentolepis microstoma* (Dujardin, 1845) (Hymenolepididae). *Parasitology Research*, 87: 439-444.

Cattadori (I.M.), Haukisalmi (V.), Henttonen (H.) & Hudson (P.J.), 2006. Transmission ecology and the structure of parasite communities in small mammals. In: Morand (S.), Krasnov (B.R.) & Poulin (R.) (Eds.) *Micromammals and Macroparasites*. Springer. Tokyo. pp: 349-369.

Cerezuela (A.M.), 2000. Los helmintos de insectívoros y roedores de la Serra Calderona (Comunidad Valenciana) y su papel como bioindicadores de la perturbación ocasionada por un incendio forestal. Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 496 pp.

Chandler (C.), Cheney (P.), Thomas (P.), Trabaud (L.) & Williams (D.), 1983. Fire in forestry. Vol. 1. Fire behavior and effects. John Wiley & Sons, Inc. New York. 450 pp.

Chervy (L.), 2002. The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology*, 52: 1-33.

Chowdhury (N.) & Aguirre (A.), 2001. Helminths of Wildlife. Science Pub Inc. Michigan. 514 pp.

Churchfield (S.), 1997. Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology*, 242: 519-530.

Combes (C.), 1987. ABC de Parasitologie, probabilite et statistique. U.A. CNRS 698. París. 160 pp.

Combes (C.), 1996. Parasites, biodiversity and ecosystem stability. *Biodiversity and Conservation*, 5: 953-962.

Combes (C.), 2001. Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions. The University of Chicago Press. Chicago. 728 pp.

Combes (C.) & Morand (S.), 1999. Do parasites live in extreme environments? Constructing hostile niches and living in them. *Parasitology*, 119: 107-110.

Conn (D.B.), Galán-Puchades (M.T.) & Fuentes (M.V.), 2010. Interactions between anomalous excretory and tegumental epithelia in aberrant *Mesocestoides* tetrathyridia from *Apodemus sylvaticus* in Spain. *Parasitology Research*, 106: 1109-1115.

De las Heras-Ibáñez (J.), Martínez-Sánchez (J.J.) & Herranz-Sanz (J.M.), 1991. Impacto ecológico de los incendios forestales. *Revista de Estudios Albacetenses*, 29: 105-117.

De Liberato (C.), Berrilli (F.), Meoli (R.), Friedrich (K.G.), Di Cerbo (P.), Cocumelli (C.) & Eleni (C.), 2014. Fatal infection with *Taenia martis* metacestodes in a ring-tailed lemur (*Lemur catta*) living in an Italian zoological garden. *Parasitology International*, 63: 695-697.

Debenedetti (A.L.), Sáez-Durán (S.), Sainz-Elipse (S.), Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), 2014. Hepatic parasitosis in two wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), due to *Aonchotheca annulosa* (Nematoda: Trichuridae) and *Eucoleus bacillatus* (Nematoda: Trichuridae). Erratic parasitism or post-mortem migration? *Acta Parasitologica*, 59: 610-614.

- Debenedetti (A.L.), Sainz-Elipe (S.), Sáez-Durán (S.), Galicia (D.), Imaz (A.), Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), 2015.** The helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* from the Erro River valley, Navarre, Spain. *Journal of Helminthology*, in press.
- Desdevises (Y.), Morand (S.), Jousson (O.) & Legendre (P.), 2002.** Coevolution between *Lamellodiscus* (Monogenea: Diplectanidae) and Sparidae (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. *Evolution*, 56: 2459-2471.
- Di Bella (C.) & Geraci (F.), 2006.** The ecology of the parasite population in micromammals in the Italian peninsula and islands. *Parassitologia*, 48: 41-42.
- Díaz-Delgado (R.), Lloret (F.), Pons (X.) & Terradas (J.), 2002.** Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology*, 83: 2293-2303.
- Dinesh (D.S.), Kumar (V.) & Das (P.), 2013.** Infestation of nematodes in *Phlebotomus argentipes* Annandale and Brunetti (Diptera: Psychodidae), Bihar, India. *Global Journal of Medical Research*, 13: 1-4.
- Domenech (J.M.), 1996.** Métodos estadísticos en Ciencias de la Salud. Editorial Signo. Barcelona. 185 pp.
- Dzika (E.) & Wyzlic (I.), 2009.** Fish parasites as quality indicators of aquatic environment. *Zoologica Poloniae*, 54: 59-65.
- Eberwein (P.), Haeupler (A.), Kuepper (F.), Wagner (D.), Kern (W.V.), Muntau (B.), Racz (P.), Agostini (H.) & Poppert (S.), 2013.** Human infection with marten tapeworm. *Emerging Infectious Diseases*, 19: 1152-1154.

- Eckert (J.), Brand (T.V.) & Voge (M.), 1969.** Asexual multiplication of *Mesocestoides corti* (Cestoda) in the intestine of dogs and skunks. *Journal of Parasitology*, 55: 241-249.
- Eira (C.), Torres (J.), Vingada (J.) & Miquel (J.), 2006.** Ecological aspects influencing the helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Dunas de Mira, Portugal. *Acta Parasitologica*, 51: 300-308.
- Esteban (J.G.), 1983.** Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos (Insectívoros y Roedores) de las Islas Gimnésicas y Pitiusas (Archipiélago Balear, España). Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 656 pp.
- FAO, 2010.** Global Forest Resources Assessment 2010. FAO Forestry Paper 163. Rome. 378 pp.
- Feliu (C.), 1980.** Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. Helmintos de Gliridae y Muridae (Rodentia). Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de Barcelona, 556 pp.
- Feliu (C.), 1988.** Fire and regeneration of Mediterranean ecosystems dynamics of micromammals repopulation. *Vie et Milieu*, 4: 259-280.
- Feliu (C.), Gracenea (M.) & Torregrosa (M.), 1987.** Consideraciones ecológicas sobre la helmintofauna de *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: Muridae) en el Pirineo Oriental español. In: Sans-Coma (V.), Mas-Coma (S.) & Gosálbez (J) (Eds.) Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario. Editorial Ketres. Barcelona. pp: 175-181.

Feliu (C.), Fons (R.), Mas-Coma (S.), Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.), Blasco (S.) & Grabulosa (I.), 1992. Fire and regeneration of mediterranean ecosystems. The helminth parasites markers on the dynamics of micromammals repopulation. Atelier International sur l'action du feu dans les écosystèmes méditerranéennes, (Banyuls-sur-Mer, Francia, 21-25 Septiembre, 1992), Resumés, Banyuls-sur-Mer (France), s/n.

Feliu (C.), Fons (R.), Mas-Coma (S.), Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), Blasco (S.) & Grabulosa (I.), 1993. The helminth parasites as markers on the dynamics of micromammals recolonisation after fire. In: Trabaud (L.) & Prodon (R.) (Eds.) Fire in Mediterranean ecosystems. Commission of the European Communities. Bruselas. pp: 271-279.

Feliu (C.), Renaud (F.), Catzefflis (F.), Hugot (J.P.), Durand (P.) & Morand (S.), 1997. A comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitology*, 115: 453-466.

Feliu (C.), Spakulova (M.), Casanova (J.C.), Renaud (F.), Morand (S.), Hugot (J.P.), Santalla (F.) & Durand (P.), 2000. Genetic and morphological heterogeneity in small rodent whipworms in southwestern Europe: characterization of *Trichuris muris* and description of *Trichuris arvicolae* n. sp. (Nematoda: Trichuridae). *Journal of Parasitology*, 86: 442-449.

Fons (R.), 1984. Impact écologique du feu sur les micromammifères. Dynamiques du repeuplement. In: Modalités de la cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après l'incendie. Evolution de la macro et microfaune en fonction de la régénération de la végétation. Rapport Ministère de l'Environnement. Convention de Recherche n° 81376, Offset, Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer: 115-153.

Fons (R.), 1986. Modalités de cicatrization des écosystèmes méditerranéens après l'incendie: evolution et dynamique du repeuplement des micromammifères. In: Impact des feux de forêts en région méditerranéenne: modalités de cicatrization de la faune et des écosystèmes. Proposition pour une gestion scientifique de paysages et de la faune. Contrat CEE/CNRS n° ENV-B04-F (RS), Offset, Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer. 29 pp.

Fons (R.), Grabulosa (I.), Saint Girons (M.C.), Galán-Puchades (M.T.) & Feliu (C.), 1988. Fire and regeneration of Mediterranean ecosystems. Dynamics of micromammals repopulation. *Vie et Milieu*, 38: 259-280.

Fons (R.), Grabulosa (I.), Feliu (C.), Mas-Coma (S.), Galán-Puchades (M.T.) & Comes (A.M.), 1993. Postfire dynamics of a small mammal community in a Mediterranean forest (*Quercus suber*). In: Trabaud (L.T.) & Prodon (R.) (Eds.) Fire in Mediterranean ecosystems. Commission of the European Communities. Bruselas. pp: 259-270.

Fons (R.), Grabulosa (I.), Marchand (B.), Miquel (J.), Feliu (C.) & Mas-Coma (S.), 1996. Mammifères et incendie en milieu méditerranéen. Responses de l'insectivore *Crocidura russula* (Soricidae) et du rongeur *Eliomys quercinus* (Gliridae) en forêt de chênes-lièges brûlée. *Vie et Milieu*, 46: 313-318.

Fox (B.J.), 1982. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. *Ecology*, 63: 1332-1341.

Fox (B.J.), 1990. Changes in the structure of mammal communities over successional time scales. *Oikos*, 59: 321-329.

Fox (B.J.) & Fox (M.D.), 1986. Resilience of animal and plant communities to human disturbance. In: Dell (B.), Hopkins (A.J.M.) & Lamont (B.B.) (Eds.). Resilience in Mediterranean type ecosystems. Dr. W. Junk Publishers. Dodrecht. pp: 65-83.

Fuentes (M.V.), 1992. Ecología de los Helminthos Parásitos de Roedores en las Islas Pitiusas de Ibiza y Formentera (Archipiélago Balear, España). Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 393 pp.

Fuentes (M.V.), 2012. *Apodemus sylvaticus*. In: Jiménez (J.), Monsalve (M.A.) & Raga (J.A.) (Eds.) Mamíferos de la Comunitat Valenciana. Colección Biodiversidad. Conselleria d'Infraestructures, Territori i Medi Ambient. Generalitat Valenciana. València. pp: 264-267.

Fuentes (M.V.) & Catalá (J.A.), 2012. El Parc Natural de la Serra Calderona. In: Catalá (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i els seus entorns naturals. Universitat de València. València. pp 196-279.

Fuentes (M.V.) & Galán-Puchades (M.T.), 1994. La recolonización dels petits mamífers en àrees cremades i llur paper com a bioindicadors de la regeneració postincendi. El cas de la serra Calderona: primeres dades i aportacions. In: Segon Congrés d'Estudis Comarcals. Institut d'Estudis Comarcals del Camp de Túria, Ideco Camp de Túria, Benaguasil, València. pp: 104-113.

Fuentes (M.V.) & Galán-Puchades (M.T.), 1995. Regeneració dels boscs i recolonització dels petits mamífers, dos processos postincendi d'evolució paral·lela: el cas de la serra Calderona. In: Congrés Jaume I de Medi Ambient al País Valencià. Acció Ecologista-Agró I Fundació Ausiàs March, València, ined.

Fuentes (M.V.), Galán-Puchades (M.T.) & Cerezuela (A.M.), 1998. Insectívoros y roedores de la Serra Calderona (Comunitat Valenciana). Dinámicas de recolonización y estudio helmintológico post-incendio. *Galemys*, 10: 37-58.

Fuentes (M.V.), Cerezuela (A.M.) & Galán-Puchades (M.T.), 2000. A helminthological survey of small mammals (insectivores and rodents) in the Serra Calderona mountains (Valencian Community, Spain). *Research and Reviews in Parasitology*, 60: 25-35.

Fuentes (M.V.), Sáez (S.), Trelis (M.), Cruz (J.), Sarmiento (P.E), Casanova (J.C.), Torres (J.), Feliu (C.) & Esteban (J.G.), 2003. Helminthfauna of small mammals (Insectivora, Rodentia) collected in the Serra da Malcata (Portugal). *Research and Reviews in Parasitology*, 63: 89-92.

Fuentes (M.V.), Sáez (S.), Trelis (M.), Galán-Puchades (M.T.) & Esteban (J.G.), 2004a. The helminth community of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*, in the Sierra Espuña, Murcia, Spain. *Journal of Helminthology*, 78: 219-223.

Fuentes (M.V.), Sáez (S.), Trelis (M.), Muñoz-Antolí (C.) & Esteban (J.G.), 2004b. The helminth community of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae) in the Sierra de Gredos (Spain). *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 2: 1-6.

Fuentes (M.V.), Sainz-Elife (S.) & Galán-Puchades (M.T.), 2005a. Comparative analysis of the helminth community of the common shrew, *Crocidura russula*, of three western Mediterranean enclaves and the inland of the Iberian Peninsula. *Research and Reviews in Parasitology*, 65: 37-42.

Fuentes (M.V.), Sainz-Elife (S.) & Galán-Puchades (M.T.), 2005b. The helminth community of the common shrew in a post-fire regenerated Mediterranean ecosystem. *Helminthologia*, 42: 31-34.

Fuentes (M.V.), Sainz-Elife (S.) & Galán-Puchades (M.T.), 2007a. Ecological study of the wood mouse helminth community in a burned Mediterranean ecosystem in regeneration five years after a wildfire. *Acta Parasitologica*, 52: 403-413.

- Fuentes (M.V.), Sainz-Elipe (S.) & Galán-Puchades (M.T.), 2007b.** Geographic information systems as a new tool and methodology proposed for modelling mammal/helminth postfire regeneration. The example of Parc Natural de la Serra Calderona (Comunitat Valenciana, Spain). *Revista Ibérica de Parasitología*, 67: 9-14.
- Fuentes (M.V.), Sainz-Elipe (S.), Sáez-Durán (S.) & Galán-Puchades (M.T.), 2009.** Helminth parasites of small mammals as biological indicators of the post-fire regeneration process in Mediterranean ecosystems and preliminary small mammal/helminth GIS models. *Revista Ibero-latinoamericana de Parasitología*, 1: 46-55.
- Fuentes (M.V.), Sainz-Elipe (S.), Sáez-Durán (S.) & Galán-Puchades (M.T.), 2010.** The helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in a Mediterranean ecosystem in regeneration ten years after a wildfire. *Journal of Helminthology*, 84: 39-48.
- Galán-Puchades (M.T.), 1986.** Contribución al conocimiento de la fauna de Plathelminthos parásitos de Crocidurinae (Insectivora: Soricidae) en el marco europeo continental e insular del Mediterráneo Occidental. Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 729 pp.
- Galán-Puchades (M.T.) & Fuentes (M.V.), 1996.** Parasites and fire. *Parasitology Today*, 12: 327.
- Galán-Puchades (M.T.), Fons (R.), Feliu (C.), Torregrosa (M.), Jimenez (A.M.) & Fuentes (M.V.), 1990.** Etude bioécologique de l'helminthofaune d'*Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) dans les écosystèmes perturbés par l'incendie. *Vie et Milieu*, 40: 263-264.

Galán-Puchades (M.T.), Mas-Coma (S.), Fuentes (M.V.), Jiménez (A.M.) & Fons (R.), 1992. Dinámica de la comunidad helmintiana parásita de poblaciones del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: Muridae) en ecosistemas perturbados por el fuego. In: Hernández (S.) (Ed.) "In Memoriam" al Profesor Doctor D. F. de P. Martínez Gómez. Servicio de Publicaciones Universidad de Córdoba. Córdoba. pp: 467-480.

Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), Mas-Coma (S.), Feliu (C.) & Fons (R.), 1993. Estudio de la recuperación de dos áreas mediterráneas quemadas mediante el análisis de las helmintofaunas del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: Muridae). *Acta Parasitológica Portuguesa*, 1: 191.

Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), Cerezuela (A. M.) & Mas-Coma (S.), 1996. Dynamique de la recolonisation et étude helminthoécologique post incendie de mammifères (Insectivores et Rongeurs) de la Chaîne Calderona (Comunidad Valenciana, Espagne). *Vie et Milieu*, 46: 35-43.

Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), Cerezuela (A.M.), Fons (R.) & Mas-Coma (S.), 1998. Host/parasite postfire responses: the helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae) as bioindicators of its movements after fire. *Miscel·lània Zoològica*, 21: 35-43.

Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), Cerezuela (A.), Fons (R.) & Mas-Coma (S.), 1999. A proposed methodology for the use of helminth parasites as biological tags in the study of postfire ecosystem regeneration processes. *Vie et Milieu*, 49: 45-50.

Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.) & Conn (D.B.), 2002a. A new type of endogenous asexual proliferation in cyclophyllidean metacestodes. *Acta Parasitologica*, 47: 288-293.

- Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.) & Conn (D.B.), 2002b.** Multigerminotetrathyridium: a new proliferative metacestode of *Mesocestoides* sp. (Cyclophyllidea) of insectivores and rodents. Abstracts of the 10th International Congress of Parasitology. World Federation of Parasitologists, Vancouver, pp. 211-212.
- Garay (P.) & Bastida (J.), 2012.** Un aula de Geologia. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 204-207.
- García-Fayos (P.), 1991.** La vegetación sirícola de la Sierra Calderona (Comunidad Valenciana). *Lazaroa*, 12: 317-332.
- Georgiev (B.B.), Bray (R.A.) & Littlewood (D.T.J.), 2006.** Cestodes of small mammals: Taxonomy and life cycles. In: Morand (S.), Krasnov (B.R.) & Poulin (R.) (Eds.) *Micromammals and Macroparasites*. Springer. Tokyo. pp: 28-62.
- Gerhardt (A.), 2002.** Indicator species in biomonitoring. In: UNESCO (Ed.) *Encyclopedia of Life Support systems*. EOLSS Publishers. Oxford. pp: 1-10.
- Gibbons (L.M.), 2010.** Keys to the nematode parasites of vertebrates. CABI Publishing. London. 416 pp.
- Gibson (D.I.), Jones (A.) & Bray (R.A.), 2002.** Keys to the trematoda. Volumen 1. CABI Publishing. London. 544 pp.
- Gibson (D.I.), Jones (A.) & Bray (R.A.), 2005.** Keys to the trematoda. Volumen 2. CABI Publishing. London. 745 pp.

Gil-Martín (J.), 1997. Estudio de los ácaros oribátidos de Pinares incendiados de un sector de la cara sur de la Sierra de Gredos (Ávila). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 433 pp.

Golley (F.B.), Petruszewicz (K.) & Ryszkowski (L.), 1975. Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press. Cambridge. 480 pp.

Golvan (Y.J.) & Chabaud (A.G.), 1963. Infestation spontanée de phlébotomes par le spiruride *Mastophorus muris* (Gmelin). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 38: 934.

Goodman (B.A.) & Johnson (P.T.J.), 2011. Disease and the extended phenotype: parasites control host performance and survival through induced changes in body plan. *PLoS ONE*, 6: e20193.

Gosálbez (J.), 1987. Insectívors i rosegadors de Catalunya. Metodologia d'estudi i catalog faunístic. Ketres Editora, S.A. Barcelona. 241 pp.

Gracenea (M.) & González-Moreno (O.), 2002. Life cycle of *Brachylaima mascomai* n. sp. (Trematoda: Brachylaimidae), a parasite of rats in the Llobregat Delta (Spain). *Journal of Parasitology*, 88: 124-133.

Granged (A.J.P.), Zavala (L.M.), Jordán (A.) & Bárcenas-Moreno (G.), 2011. Post-fire evolution of soil properties and vegetation cover in a Mediterranean heathland after experimental burning: a 3-year study. *Geoderma*, 164: 85-94.

Gregory (R.D.), 1991. Parasite epidemiology and host population growth: *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in enclosed wood mouse populations. *Journal of Animal Ecology*, 60: 805-821.

- Gregory (R.D.), 1992.** On the interpretation of host-parasite ecology: *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in wild wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations. *Journal of Zoology*, 226: 109-121.
- Gregory (R.D.), Keymer (A.E.) & Clarke (J.R.), 1990.** Genetics, sex and exposure. The ecology of *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in the wood mouse. *Journal of Animal Ecology*, 59: 363-378.
- Gregory (R.D.), Montgomery (S.S.J.), Montgomery (W.I.), 1992.** Population biology of *Heligmosomoides polygyrus* in the wood mouse. *Journal of Animal Ecology*, 61: 749-757.
- Grzybek (M.), Bajer (A.), Behnke-Borowczyk (J.), Al-Sarraf (M.) & Behnke (J.M.), 2015.** Female host sex-biased parasitism with the rodent stomach nematode *Mastophorus muris* in wild bank voles (*Myodes glareolus*). *Parasitology Research*, 114: 523-533.
- Haim (A.) & Izhaki (I.), 1994.** Changes in rodent community during recovery from fire: relevance to conservation. *Biodiversity and Conservation*, 3: 573-585.
- Haim (A.) & Izhaki (I.), 2000.** The effect of different treatments on the community composition of small mammals in a post-fire pine forest. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1: 249-257.
- Hall (M.C.), 1961.** Nematode parasites of mammals of the Orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. *Proceedings U.S. National Museum*, 50: 1-258.
- Halle (S.), 1993.** Wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.) as pioneers of recolonization in a reclaimed area. *Oecologia*, 94: 120-127.

Hanski (I), 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.

Hanski (I.), 1991. Reply to Nee, Gregory, and May. *Oikos*, 62: 88-89.

Harich (N.) & Benazzou (T.), 1990. Contribution à l'étude de la biologie du Mulot (*Apodemus sylvaticus*, Rongeurs, Muridés) de la plaine côtière du Maroc. *Mammalia*, 54: 47-59.

Hasegawa (H.), Shiraishi (S.) & Rochman (D.), 1992. *Tikusnema javaensen* n. gen., g. sp. (Nematoda: Acuarioidea) and other nematodes from *Rattus argentiventer* collected in west Java, Indonesia. *Journal of Parasitology*, 78: 800-804.

Haukisalmi (V.), 1986. Frequency distributions of helminths in microtine rodents in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici*, 23: 141-50.

Haukisalmi (V.), 1989. Intestinal helminth communities of *Sorex* shrews in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 23: 141-150.

Haukisalmi (V.) & Henttonen (H.), 1990. The impact of climatic factors and host density on the long-term population dynamics of vole helminths. *Oecologia*, 83: 309-315.

Haukisalmi (V.), Henttonen (H.) & Tenora (F.), 1988. Population dynamics of common and rare helminths in cyclic vole populations. *Journal of Animal Ecology*, 57: 807-825.

Havlicek (J.), Gasova (Z.), Smith (A.P.), Zvara (K.) & Flegr (J.), 2001. Decrease of psychomotor performance in subjects with latent 'asymptomatic' toxoplasmosis. *Parasitology*, 122: 515-520.

Hepler (D.I.) & Leuker (D.C.), 1974. Enhancement of virulence and immunogenicity of *Nematospiroides dubius*. *Journal of Parasitology*, 60: 1057-1058.

Holmes (J.C.), 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Canadian Journal of Zoology*, 51: 333-347.

Holmes (J.C.), 1995. Population regulation: a dynamic complex of interactions. *Wildlife Research*, 22: 11-19.

Holmes (J.C.), 1996. Parasites as threats to biodiversity in shrinking ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 5: 975-983.

Holt (E.A.) & Miller (S.W.), 2011. Bioindicators: Using organisms to measure environmental impacts. *Nature Education Knowledge*, 3: 8.

Hsü (K.C.), 1951. Experimental studies on egg development, hatching and retrofection in *Aspicularis tetraptera*. *Journal of Helminthology*, 25: 131-160.

Hubálek (Z.) & Rudolf (I.), 2011. Microbial Zoonoses and Saprozooses. Vol. 1. Springer. London. 457 pp.

Hudson (P.), Rizzoli (A.), Grenfell (B.T.), Heesterbeek (H.) & Dobson (A.P.), 2002. The Ecology of Wildlife Diseases. Oxford University Press. New York. 197 pp.

Hugot (J.P.), 1980. Sur le genre *Aspicularis* Schulz, 1924 (Nematoda, Heteroxynematidae), oxyures parasites de Rongeurs Muroidea. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 3: 723-735.

Hunkeler (P.), 1974. Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte d'Ivoire et de Haute-Volta. *Revue Suisse de Zoologie*, 80: 809-930.

Ieradi (L.A.), Cristaldi (M.), Amaddeo (D.), Lillini (E.) & Nuti (M.), 1992. Wild rodents of Pontine Islands as bioindicators of environmental quality. *Hystrix*, 4: 41-49.

Ieradi (L.A.), Moreno (S.), Bolívar (J.P.), Cappai (A.), Di Benedetto (A.) & Cristaldi (M.), 1998. Free-living rodents as bioindicators of genetic risk in natural protected areas. *Environmental Pollution*, 102: 265-268.

Iturrondobeitia (J.C.), Caballero (A.I.) & Arroyo (J.), 2004. Avances en la utilización de los ácaros oribátidos como indicadores de las condiciones edáficas. *Munibe (Suplemento/Gehigarria)*, 21: 70-91.

Jankovská (I.), Langrová (I.), Bejček (V.) & Vadlejch (J.) & Borovský (M.), 2005. Comparision of helminth fauna of shrew (*Sorex araneus* and *Sorex minutus*) in ecosystems affected and non-affected by industrial immissions. *Helminthologia*, 42: 77-81.

Jiménez (A.), 1998. Alteración, evolución temporal y recuperación, tras los incendios forestales, de la Comunidad Acarológica en un medio forestal. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, 390 pp.

Jiménez (J.), 2012a. *Mus spretus*. In: Jiménez (J.), Monsalve (M.A.), Raga (J.A.) (Eds.) Mamíferos de la Comunitat Valenciana. Colección Biodiversidad. Conselleria d'Infraestructures, Territori i Medi Ambient. Generalitat Valenciana. València. pp: 274-275.

Jiménez (J.), 2012b. *Crocidura russula*. In: Jiménez (J.), Monsalve (M.A.), Raga (J.A.) (Eds.) Mamíferos de la Comunitat Valenciana. Colección Biodiversidad. Conselleria d'Infraestructures, Territori i Medi Ambient. Generalitat Valenciana. València. pp: 156-157.

Jittapalapong (S.), Herbreteau (V.), Hugot (J.P.), Arreesrisom (P.), Karnchanabanthoeng (A.), Rerkamnuaychoke (W.) & Morand (S.), 2009. Relationship of parasites and pathogens diversity to rodents in Thailand. *Kasetsart Journal Natural Sciences*, 43: 106-117.

Jones (C.G.), Lawton (J.H.) & Shachak (M.), 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.

Jones (C.G.), Lawton (J.H.) & Shachak (M.), 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1757.

Joyeux (C.) & Baer (J.G.), 1945. Morphologie, évolution et position systématique de *Catenotaenia pussilla* (Goeze, 1782), cestode parasite de Rongeurs. *Revue Suisse de Zoologie*, 52: 13-51.

Jubete (F.), 2007. *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). In: Palomo (L.J.), Gisbert (J.) & Blanco (J.C.) (Eds.) Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad- SECEM-SECEMU. Madrid. pp: 449-451.

Kataranovski (D.S.), Vukićević-Radić (O.D.), Kataranovski (M.V.), Radović (D.L.) & Mirkov (I.I.), 2008. Helminth fauna of *Mus musculus* Linnaeus, 1758 from the suburban area of Belgrade, Serbia. *Archives of Biological Science*, 60: 609-617.

Keeley (J.E.), 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18: 116-126.

Kennedy (P.L.) & Fontaine (J.B.), 2009. Synthesis of knowledge on the effects of fire and fire surrogates on wildlife in U.S. dry forests. Agricultural Experimental Station, Oregon State University. Oregon. 134 pp.

Khalil (L.F.), Jones (A.) & Bray (R.A.), 1994. Keys to the Cestode Parasite of Vertebrates. CABI Publishing and The Natural History Museum of London. London. 768 pp.

Khammes (N.) & Aulagnier (S.), 2007. Diet of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria). *Folia Zoologica*, 56: 243-252.

Khansari (D.N.), Murgo (A.J.) & Faith (R.E.), 1990. Effect of stress on the immune system. *Immunology Today*, 11: 170-175.

Kim (Hs), Nishimura (Y.) & Kim (C.S.), 2006. Potencial of dark-striped field mice, *Apodemus agrarius coreae*, for use as a biological radiation dosimeter for human environments. *Integrated Environmental Assessment and Management*, 2: 286-292.

Kiss (L.) & Magnin (F.), 2006. High resilience of Mediterranean land snail communities to wildfires. *Biodiversity and Conservation*, 15: 2925-2944.

Klein (S.L.), 2000. The effects of hormones on sex differences in infections: From genes to behaviour. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 24: 627-638.

Klein (S.L.), 2004. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite Immunology*, 26: 247-264.

Klementowicz (J.E.), Travis (M.A.) & Grecis (R.K.), 2012. *Trichuris muris*: a model of gastrointestinal parasite infection. *Seminars in Immunopathology*, 34: 815-828.

Kontrimavichus (V. L.), 1968. Taxonomy of species of *Taenia* from Mustelidae in the Holarctic region. *Moscow: Izdat Akademii Nauk SSSR*, 1: 205-211.

Kozlowski (T.T.) & Ahlgren (C.E.), 1974. Fire and Ecosystems. Academic Press. New York. 556 pp.

Krebs (C.J.), 2013. Population Fluctuations in Rodents. University of Chicago Press. London. 306 pp.

Lafferty (K.D.) & Kuris (A.M.), 2005. Parasitism and environmental disturbances. In: Thomas (F.), Renaud (F.) & Guegan (J.F.) (Eds.) Parasitism and Ecosystems. Oxford University Press. USA. pp 113-123.

Lafferty (K.D.), Allesina (S.), Arim (M.), Briggs (C.J.), De Leo (G.), Dobson (A.P.), Dunne (J.A.), Johnson (P.T.J.), Kuris (A.M.), Marcogliese (D.J.), Martinez (N.D.), Memmott (J.), Marquet (P.A.), Mclaughlin (J.P.), Mordecai (E.A.), Pascual (M.), Poulin (R.) & Thieltges (D.W.), 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology letters*, 11: 533-546.

Lafferty (K.D.), Hathaway (S.A.), Wegmann (A.S.), Shipley (F.S.), Backlin(A.R.), Helm (J.) & Fisher (R.N.), 2010. Stomach nematodes (*Mastophorus muris*) in rats (*Rattus rattus*) are associated with coconut (*Cocos nucifera*) habitat at palmyra atoll. *Journal of Parasitology*, 96: 16-20.

Langeron (M.), 1949. Précis de Microscopie. Tomes I et II. Masson et Cie. París. 1430 pp.

Ledesma (J.), Fedele (C.G.), Carro (F.), Lledó (L.), Sánchez-Seco (M.P.), Tenorio (A.), Soriguer (R.C.), Saz (J.V.), Domínguez (G.), Rosas (M.F.), Barandika (J.F.) & Gegúndez (M.I.), 2009. Independent lineage of lymphocytic choriomeningitis virus in wood mice (*Apodemus sylvaticus*), Spain. *Emerging Infectious Diseases*, 15: 1677-1680.

Letnic (M.), Dickman (C.R.), Tischler (M.K.), Tamayo (B.) & Beh (C.L.), 2004. The responses of small mammals and lizards to post-fire succession and rainfall in arid Australia. *Journal of Arid Environments*, 59: 85-114.

Levri (E.P.), 1999. Parasite-induced change in host behavior of a freshwater snail: parasitic manipulation or byproduct of infection. *Behavioral Ecology*, 10: 234-241.

Lewis (J.W.), 1968. Studies on the helminth parasites of the long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus sylvaticus* from Wales. *Journal of Zoology*, 154: 287-312.

Loos-Frank (B.), 2000. An up-date of Verster's (1969) "Taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus" (Cestoda) in table format. *Systematic Parasitology*, 45: 155-183.

López-Fuster (M.J.), 2007. *Crocidura russula* (Herman, 1780). In: Palomo (L.J.), Gisbert (J.) & Blanco (J.C.) (Eds.) Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad- SECEM-SECEMU, Madrid. pp: 128-130.

Loreau (M.), Roy (J.) & Tilman (D.), 2005. Linking ecosystem and parasite ecology. In: Thomas (F.), Renaud (F.) & Guegan (J.F.) (Eds.) Parasitism and Ecosystems. Oxford University Press. USA. pp: 13-21.

Lucientes (J.), Castillo (J.A.), Tang (Y.), Benito de Martín (M.E.), Ferrer-Dufol (M.), Gracia-Salinas (M.J.), Peribáñez (M.A.) & Guargua-Penella (J.L.), 1995. Sobre el hallazgo de *Phlebotomus perniciosus* Newstead, 1911 (Diptera: Psychodidae) parasitado por *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790) (Nematoda: Spirurina). *Zapateri: Revista Aragonesa de Entomología*, 5: 183-184.

Lluch (J.) & Navarro (P.), 2012. L'herpetofauna: amfibis i rèptils. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 228-232.

- MacMahon (J.A.), 1981.** Successional processes: comparison among biomes with special references to probable roles of and influences on animals. In: West (D.C.), Shugart (H.H.) & Botkin (D.B.) (Eds.) *Forest Succession. Concepts and Applications.* Springer-Verlag. Berlin. pp: 277-304.
- Magurran (A.E.), 1988.** Ecological diversity and its measurement. Croom Helm. London. 129 pp.
- Maizels (R.M.), Hewitson (J.P.), Murray (J.), Harcus (Y.M.), Dayer (B.), Filbey (K.J.), Grainger (J.R.), McSorley (H.J.), Reynolds (L.A.) & Smith (K.A.), 2012.** Immune modulation and modulators in *Heligmosomoides polygyrus* infection. *Experimental Parasitology*, 132: 76-89.
- Marcogliese (D.J.), 2001.** Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1331-1352.
- Marcogliese (D.J.), 2008.** The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals. *Revue Scientifique et Technique*, 27: 467-484.
- Martínez (J.) & Merino (S.), 2011.** Host-parasite interactions under extreme climatic conditions. *Current Zoology*, 57: 390-405.
- Marzano (R.), Lingua (E.) & Garbarino (M.), 2012.** Post-fire effects and short-term regeneration dynamics following high-severity crown fires in Mediterranean forest. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 5: 93-100.
- Mas-Coma (S.), 1976.** Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos de España. Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de Barcelona, Tomos I y II, 527 pp.

Mas-Coma (S.) & Esteban (J.G.), 1983. Nuevos datos sobre las helmintofaunas parásitas de micromamíferos en las Islas Pitiusas. II. Platelminetos. III. Estado actual de conocimientos. *Bolletí de la Societat d'História Natural*, 27: 181-194.

Mas-Coma (S.), Feliu (C.) & Beaucornu (J.C.), 1984. Parasitofauna de micromamífers de les Illes Medes. In: E. Casassas i Simó (Eds.) Els Sistemes Naturals de les Illes Medes. Institut d'Estudis Catalans. Barcelona. pp: 259-272.

Mataix-Solera (J.), Cerdà (A.), Arcenegui (V.), Jordán (A.) & Zavala (L.M.), 2011. Fire effects on soil aggregation: A review. *Earth-Science Reviews*, 109: 44-60.

Mateo (G.), 2012. La vegetació. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 216-220.

May (R.M.) & Anderson (R.M.), 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. *Journal of Animal Ecology*, 47: 245-267.

Melvin (D.M.), 1952. Studies on the life cycle and biology of *Monoecocestus sigmodontis* (Cestoda: Anoplocephalidae) from the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Journal of Parasitology*, 38: 346-355.

Melvin (D.M.) & Brooke (M.M.), 1971. Métodos de laboratorio para diagnóstico de parasitosis intestinales. Nueva Editorial Interamericana. México. 198 pp.

Mendenhall (C.L.), Grossman (C.J.), Roselle (G.A.), Hertelendy (Z.), Ghosn (S.J.), Lamping (K.) & Martin (K.), 1990. Anabolic steroid effects on immune function: differences between analogues. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 37: 71-76.

- Milazzo (C.), Aloise (G.), Cagnin (M.), Di Bella (C.), Geraci (F.), Feliu (C.), Casanova (J.C.), 2005.** Helminths of *Apodemus sylvaticus* (muridae) distributed on the southern European border (Italian Peninsula). *Vie et Milieu*, 55: 45-51.
- Molnár (P.K.), Kutz (S.J.), Hoar (B.M.) & Dobson (A.P.), 2013.** Metabolic approaches to understanding climate change impacts on seasonal host-macroparasite dynamics. *Ecology Letters*, 16: 9-21.
- Møller (A.P.) & Nielsen (J.T.), 2007.** Malaria and risk of predation: a comparative study of birds. *Ecology*, 88: 871-881.
- Monrós (J.S.), Vera (P.), Arnal (G.) & Piculo (R.), 2012.** Diversitat d'hàbitats i avifauna. In: Catalá-Sanz (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 232-235.
- Monroy (F.G.) & Enriquez (F.J.), 1992.** *Heligmosomoides polygyrus*: a model for chronic intestinal helminthiasis. *Parasitology Today*, 8: 49-54.
- Montgomery (S.S.J.) & Montgomery (W.I.), 1988.** Cyclic and non cyclic dynamics in populations of the helminth parasites of wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Journal of Helminthology*, 62: 78-90.
- Montgomery (S.S.J.) & Montgomery (W.I.), 1989.** Spatial and temporal variation in the infracommunity structure of helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae). *Parasitology*, 98: 145-150.
- Moore (J.), 2013.** An overview of parasite-induced behavioral alterations – and some lessons from bats. *Journal of Experimental Biology*, 216: 11-17.

Morand (S.) & Poulin (R.), 1998. Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology*, 12: 717-727.

Morand (S.), Krasnov (B.R.) & Poulin (R.), 2006. Micromammals and Macroparasites. From evolutionary ecology to management. Springer. Tokyo. 647 pp.

Moravec (F.), 1982. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica*, 29: 119-132.

Moravec (F.), 2000. Review of capillariid and trichosomoidid nematodes from mammals in the Czech Republic and the Slovak Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 64: 271-304.

Moravec (F.) & Baruš (V.), 1991. Systematic status of *Thominx platyrrhinorum* Baruš, 1961 (Nematoda: Capillariidae). *Folia Parasitologica*, 38: 155-162.

Moravec (F.), Prokopič (J.) & Shlikas (A.V.), 1987. The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. *Folia Parasitologica*, 34: 39-56.

Moreira (F.) & Russo (D.), 2007. Modelling the impact of agricultural abandonment and wildfires on vertebrate diversity in Mediterranean Europe. *Landscape Ecology*, 22: 1461-1476.

Moreno (J.M.) & Oechel (W.C.), 1994. The role of fire in Mediterranean-type ecosystems. Springer-Verlag. New York. 201 pp.

Mostefai (N.), Sellami (M.) & Grenot (C.), 2003. Contribution à la connaissance du régime alimentaire de la genette commune (*Genetta genetta*) dans la réserve cynégétique de Moutas, Tlemcen (Algerie). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 128: 227-237.

- Müller-Graf (C.D.), Durand (P.), Feliu (C.), Hugot (J.P.), O'Callaghan (C.J.), Renaud (F.), Santalla (F.) & Morand (S.), 1999.** Epidemiology and genetic variability of two species of nematodes (*Heligmosomoides polygyrus* and *Syphacia stroma*) of *Apodemus* spp. *Parasitology*, 118: 425-432.
- Murai (E.), 1974.** Review of tapeworms in Microtinae from Hungary. *Parasitologia Hungarica*, 7: 111-141.
- Murai (E.) & Tenora (F.), 1973.** Some taeniid species (Cestoidea) parasitizing vertebrates (Rodentia, Carnivora, Strigiformes) in Hungary. *Acta Zoologica Scientiatum Hungaricae*, 19: 125-132.
- Murray (D.L.), Keith (L.B.) & Cary (J.R.), 1998.** Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares? *Ecology*, 79: 1209-1222.
- Naveh (Z.), 1975.** The evolutionary significance of fire in the Mediterranean Region. *Vegetation*, 29: 199-208.
- Nee (S.R.), Gregory (R.D.) & May (R.M.), 1991.** Core and satellite species: theory and artifact. *Oikos*, 62: 83-87.
- Nesemeri (L.) & Hollo (F.), 1961.** Diagnóstico parasitológico veterinario. Editorial Acribia. Zaragoza. 303 pp.
- Okamoto (M.), Urushima (H.) & Hasegawa (H.), 2009.** Phylogenetic relationships of rodent pinworms (genus *Syphacia*) in Japan inferred from 28S rDNA sequences. *Parasitology International*, 58: 330-333.
- Padgett (K.A.) & Boyce (W.M.), 2005.** Ants as first intermediate hosts of *Mesocestoides* on San Miguel Island, USA. *Journal of Helminthology*, 79: 67-73.

Palomo (L.J.), 2007. *Mus spretus* Lataste, 1883. Palomo (L.J.), Gisbert (J.) & Blanco (J.C.) (Eds.) *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad - SECEM-SECEMU. Madrid. pp: 464-466.

Parker (R.E.), 1981. Estadística para biólogos. Ediciones Omega. Barcelona. 136 pp.

Pascual (M.) & Moreno (V.), 2001. Estudio de la regeneración post-incendio del ecosistema forestal mediterráneo mediante imágenes Landsat. In: Martínez (J.A.) & Ignasi (J.) (Eds.) *Teledetección, medio ambiente y cambio global*. Universitat de Lleida, Departament de Medi Ambient i Ciències del Sòl. Lleida. pp: 137-300.

Pausas (J.G.), 2004. La recurrencia de incendios en el monte mediterráneo. In: Vallejo (V.R.), Alloza (J.A.) (Eds.) *Avances en el estudio de la gestión del monte Mediterráneo*. Fundación CEAM. València. pp: 47-64.

Pedersen (Å.Ø.), Yoccoz (N.G.), Ims (R.A.) & Sigurdson (T.), 2010. Effects of non-native spruce plantations on small mammal communities in subarctic birch forest ecology. *Forest Ecology and Management*, 260: 331-333.

Pence (D.B.) & Eason (S.), 1980. Comparison of the helminth faunas of two sympatric top carnivores from the Rolling Plains of Texas. *Journal of Parasitology*, 66: 115-120.

Pfaller (K.) & Tenora (F.), 1972. Über cestoden-larvenstadien aus Muriden und Microtiden (Rodentia) in Tirol (Österreich). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Verein Innsbruck*, 59: 25-28.

Pickett (S.T.A.) & White (P.S.), 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. Orlando. 492 pp.

Poinar (G.O.), 1975. Entomogenous nematodes: a manual and host list of insect-nematode associations. E.J. Brill Leiden. Netherlands. 317 pp.

Ponge (J.F.), Gillet (S.), Dubs (F.), Fedoroff (E.), Haese (L.), Sousa (J.P.) & Lavelle (P.), 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology & Biochemistry*, 35: 813-826.

Pons (P.), 2007. Consecuencias de los incendios forestales sobre los vertebrados y aspectos de su gestión en regiones mediterráneas. In: Camprodon (J.) & Plana (E.) (Eds.) Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal. 2ª Edición. Edicions Universitat de Barcelona. Barcelona. pp. 229-245.

Portolés (E.), Granel (P.) & Esteban (J.G.), 2000. Helminthofaunistic analysis of *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: Muridae) from the Albufera Natural Park (València, Spain). *Research and Reviews in Parasitology*, 60: 17-23.

Poulin (R.), 2007. Evolutionary Ecology of Parasites. 2ª Edición. Princeton University Press. Princeton. 332 pp.

Poulin (R.), 2013. Parasite manipulation of host personality and behavioural syndromes. *Journal of Experimental Biology*, 216: 18-26.

Poulin (R.) & Morand (S.), 2000. The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology*, 75: 277-293.

Poulin (R.) & Morand, 2004. Parasite Biodiversity. Smithsonian Books. Washington. 216 pp.

Poulin (R.) & Mouillot (D.), 2004. The evolution of taxonomic diversity in helminth assemblages of mammalian hosts. *Evolutionary Ecology*, 18: 231-247.

Poulin (R.), Krasnov (B.R.) & Morand (S.), 2006. Patterns of host specificity in parasites exploiting small mammals. In: Morand (S.), Krasnov (B.R.) & Poulin (R.) (Eds.) *Micromammals and Macroparasites*. Springer. Tokyo. pp: 233-256.

Prodon (R.), Fons (R.) & Peter (A.M.), 1985. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micromammifères dans les formations méditerranéennes des Pyrénées Orientales: Premiers resultats. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)*, 39: 129-158.

Prodon (R.), Fons (R.) & Athias-Binche (F.), 1986. Effects of fire on animal communities in the Mediterranean area. IV International Congress of Ecology, Syracuse, New York, Abstract of Papers.

Prodon (R.), Fons (R.) & Athias-Binche (F.), 1987. The impact of fire on animal communities in mediterranean area. In: Trabaud (L.) (Ed.) *The role of fire in ecological systems*. SPB Academic Publishing. The Hague. pp: 121-157.

Quentin (J.C.), 1970. Morphogénèse larvaire du Spiruride *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 45: 839-855.

Quentin (J.C.), 1994. Family Catenotaeniidae Spassakii, 1950. In: Khalil (L.F.), Jones (A.) & Bray (R.A.) (Eds.) *Keys To the Cestode Parasite of Vertebrates*. CAB International, University Press. Cambridge. pp: 367-374.

Quinn (R.), 1994. Animals, fire, and vertebrate herbivory in Californian chaparral and other Mediterranean-type ecosystems. In: Moreno (J.M.) & Oechel (W.C.) (Eds.) *The Role of Fire in Mediterranean-type Ecosystems*. Springer-Verlag. New York. pp: 46-78.

Rausch (R.L.), 1994. Family Mesocestoididae Fuhrmann, 1907. In: Khalil (L.F.), Jones (A.) & Bray (R.A.) (Eds.) *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. CAB International, University Press. Cambridge. pp: 309-314.

Reperant (L.A), Hegglin (D.), Tanner (I.), Fischer (C.) & Deplazes (P.), 2009. Rodents as shared indicators for zoonotic parasites of carnivores in urban environments. *Parasitology*, 136: 329-337.

Reutter (B.A.), Helfer (V.), Hirzel (A.H.) & Vogel (P.), 2003. Modelling habitat-suitability using museum collections: an example with three sympatric *Apodemus* species from the Alps. *Journal of Biogeography*, 30: 581-590.

Reynolds (L.A), Filbey (K.J.) & Maizels (R.M.), 2012. Immunity to the model intestinal helminth parasite *Heligmosomoides polygyrus*. *Seminars in Immunopathology*, 34: 829-846.

Ribas (A.), Feliu (C.) & Casanova (J.C.), 2009. Distribution of the cestode *Taenia parva* (Taeniidae) along the digestive tract of the common genet (*Genetta genetta*). *Helminthologia*, 46.: 35-38.

Ridaura (A.), 2003. Epidemiología de las helmintiasis de pequeños mamíferos tras una catástrofe medioambiental: descripción de un modelo murino. Tesis de Licenciatura, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 145 pp.

Rohr (J.R.), Dobson (A.P.), Johnson (P.T.), Kilpatrick (A.M.), Paull (S.H.), Raffel (T.R.), Ruiz-Moreno (D.) & Thomas (M.B.), 2011. Frontiers in climate change-disease research. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 270-277.

Roman (E.), 1951. Etude écologique et morphologique sur les Acanthocéphales et les Nématodes parasites des rats de la Région Lyonnaise. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 2: 49-270.

Rosà (R.), Rizzoli (A.), Ferrari (N.) & Pugliese (A.), 2006. Models for host-macroparasite interactions in micromammals. In: Morand (S.), Krasnov (B.R.) & Poulin (R.) (Eds.) *Micromammals and macroparasites*. Springer. Tokyo. pp: 319-348.

Rothenburger (L.L.), Himsforth (C.G.) Lejeune (M.) Treuting (P.M.) & Leighton (F.A.), 2014. Lesions associated with *Eucoleus* sp. in the non-glandular stomach of wild urban rats (*Rattus norvegicus*). *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3: 95-101.

Rousseau (L.), Fonte (S.J.), Téllez (O.), Van der Hoek (R.) & Lavelle (P.), 2013. Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecological Indicators*, 27: 71-82.

Sáez-Durán (S.), 2015. Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre la evolución postincendio de la comunidad helmintiana del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus*, en el Parc Natural de la Serra Calderona (C. Valenciana). Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 330 pp.

Sainz-Elipe (S.), 2009. Helmintos parásitos del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758), como bioindicadores de la regeneración postincendio en el Parc Natural de la Serra Calderona (C. Valenciana). Tesis doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 274 pp.

Sainz-Elipe (S.), Galán-Puchades (M.T.), Fuentes (M.V.), 2007. The helminth community of the Mediterranean mouse, *Mus spretus*, in a post- fire regenerated Mediterranean ecosystem. *Helminthologia*, 44: 107-111.

Sainz-Elipe (S.), Sáez-Durán (S.), Galán-Puchades (M.T.) & Fuentes (M.V.), 2012. Small mammal (Soricomorpha and Rodentia) dynamics after a wildfire in a Mediterranean ecosystem. *Mammalia*, 76: 251-259.

Santos (T.) & Tellería (J.L.), 1998. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados de las mesetas ibéricas. Organismo Autónomo "Parques Nacionales". Madrid. 139 pp.

- Sasal (P.), Desdevises (Y.) & Morand (S.), 1998.** Host specialization and species diversity in fish parasites: phylogenetic conservatism? *Ecography*, 21: 639-645.
- Saulović (Đ.), Biočanin (R.) & Rodriguez (B.), 2007.** Bioindicators in human environment. *Zbornik radova Tehnološkog fakulteta, Leskovac*, 18: 140-147.
- Scott (M.E.), 1987.** Regulation of mouse colony abundance by *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology*, 95: 111-124.
- Scott (M.E.), 1990.** An experimental and theoretical study of the dynamics of a mouse-nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) interaction. *Parasitology*, 101: 75-92.
- Segade (P.), Crespo (C.), García (N.), García-Estévez (J.M.), Arias (C.) & Iglesias (R.), 2011.** *Brachylaima aspersae* n. sp. (Digenea: Brachylaimidae) infecting farmed snails in NW Spain: Morphology, life cycle, pathology, and implications for heliciculture. *Veterinary Parasitology*, 175: 273-286.
- Sgardelis (S.P.) & Margaris (N.S.), 1992.** Effects of fire on birds and rodents of phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *Israel Journal of Zoology*, 38: 1-8.
- Sgardelis (S.P.), Pantis (J.D.), Argyropoulou (M.D.) & Stamou (G.P.), 1995.** Effects of fire on soil macroinvertebrates in a Mediterranean Phryganic Ecosystem. *International Journal of Wildland Fire*, 5: 113-121.
- Shaw (D.J.) & Dobson (A.P.), 1995.** Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology*, 111: 111-133.
- Shaw (D.J.), Grenfell (B.T.) & Dobson (A.P.), 1998.** Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology*, 117: 597-610.

Shimalov (V.V.), 2010. *Taenia martis* (Cestoda, Taeniidae) from vertebrates in the Republic of Belarus. *Parazitologiya*, 44: 435-440.

Sigurdson (T.), Pedersen (Å.Ø.), Yoccoz (N.G.), Haukisalmi (V.) & Ims (R.A.), 2012. Are endoparasites of common shrews (*Sorex araneus*) sensitive to tree species conversion in sub-Arctic birch forests? *European Journal of Forest Research*, 131: 389-400.

Skrjabin (K.I.), Shikhobalova (N.P.) & Orlov (Y.V.), 1957. Trichocephalidae and Capillariidae of animals and man and the diseases caused by them. Essentials of Nematodology, Volume VI. Academy of Sciences of the URSS. Moscow (translated in 1971). 587 pp.

Skyrienė (G.), Ulevičius (A.) & Samas (A.), 2011. Levels of helminth infection of small rodents in two interspersed habitats – the forest and beaver sites. *Baltic Forestry*, 17: 1392-1355.

Smith (J.A.) & Kinsella (J.M.), 2011. Gastric spiruridiasis caused by *Mastophorus muris* in a captive population of striped possums (*Dactylopsila trivirgata*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 42: 357-359.

Sokal (R.R.) & Rohlf (F.J.), 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 2nd Edition. W.H. Freeman and Co. New York. 859 pp.

Solé (R.V.), Montoya (J.M.) & Erwin (D.H.), 2002. Recovery after mass extinction: evolutionary assembly in large-scale biosphere dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357: 697-707.

Specht (D.) & Vogt (M.), 1965. Asexual multiplication of *Mesocestoides* tetrathyridia in laboratory animals. *Journal of Parasitology*, 51: 268-272.

- Su (Z.) & Dobson (C.), 1997.** Genetic and immunological adaptation of *Heligmosomoides polygyrus* in mice. *International Journal for Parasitology*, 27: 653-663.
- Sueta (T.), Miyoshi (I.), Okamura (T.) & Kasai (N.), 2002.** Experimental eradication of pinworms (*Syphacia obvelata* and *Aspicularis tetraptera*) from mice colonies using Ivermectin. *Experimental Animals*, 51: 367-373.
- Sures (B.), Siddall (R.) & Taraschewski (H.), 1999.** Parasites as accumulation indicators of heavy metal pollution. *Parasitology Today*, 15: 16-21.
- Sures (B.), Scheible (T.), Bashtar (A.R.) & Taraschewski (H.), 2003.** Lead concentrations in *Hymenolepis diminuta* adults and *Taenia taeniaeformis* larvae compared to their rat hosts (*Rattus norvegicus*) sampled from the city of Cairo, Egypt. *Parasitology*, 127: 483-487.
- Świdorski (Z.), Miquel (J.), Młocicki (D.), Georgiev (B.B.), Eira (C.), Grytner-Zięcina (B.) & Feliu (C.), 2007.** Post-embryonic development and ultrastructural characteristics of the polycephalic larva of *Taenia parva* Baer, 1926 (Cyclophyllidea, Taeniidae). *Acta Parasitologica*, 52: 31-50.
- Tenora (F.) & Mas-Coma (S.), 1978.** Records of *Gallegoides arfaai* (Mobedi & Ghadirian, 1977) n. comb. (Cestoda: Anoplocephalidae) in *Apodemus sylvaticus* L. from Western Europe. Proposition of *Gallegoides* nov. gen. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 26: 222-226.
- Tenora (F.) & Stanek (M.), 1994.** Changes in the helminth fauna in several Muridae and Arvicolidae at Lednice in Moravia. I. Systematics and taxonomy. *Acta Universitatis Agriculturae, Facultas Agronomica*, 42: 237-247.

- Tenora (F.) & Zavadil (R.), 1967.** A contribution to the evaluation of Capillariid Nematodes found in rodents in Czechoslovakia. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 15: 357-368.
- Tenora (F.), Mas-Coma (S.), Murai (E.) & Feliu (C.), 1980.** The system of cestodes of the suborder Catenotaeniata Spassky, 1963. *Parasitologia Hungarica*, 13: 39-57.
- Thomas (F.), Renaud (F.), De Meeùs (T.) & Poulin (R.), 1998.** Manipulation of host behaviour by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, 265: 1091-1096.
- Tompkins (D.M.), Dunn (A.M.), Smith (M.J.) & Telfer (S.), 2011.** Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 80: 19-38.
- Torre (I.), 2003.** Dinàmica poblacional i selecció de l'hàbitat dels petits mamífers al Parc del Garraf. V Trobada d'Estudiosos del Garraf. Diputació de Barcelona. pp: 141-146.
- Torre (I.), 2004.** Distribución, dinámica poblacional y selección de hábitat de micromamíferos en ambientes mediterráneos: efectos del clima, la estructura de la vegetación y el riesgo de depredación. Tesis doctoral, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, 178 pp.
- Torre (I.) & Díaz (M.), 2004.** Small mammals abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica*, 25: 137-143.
- Torre (I.), Flaquer (C.) & Arrizabalaga (A.), 2001.** Distribution and abundance of small mammals in Montnegre i el Corredor Natural Park. In: III Trobada d'estudiosos del Montnegre i el corredor. Diputació de Barcelona. Barcelona. pp: 55-58.

- Torre (I.), Arrizabalaga (A.) & Díaz (M.), 2002.** Ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758). *Galemys*, 14: 1-26.
- Torre (I.), Arrizabalaga (A.), Feliu (C.) & Ribas (A.), 2013.** The helminth infracommunities of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) two years after the fire in Mediterranean forests. *Helminthologia*, 50: 27-38.
- Torres (J.), Blasco (S.), Feliu (C.), Arrizabalaga (A.) & Montagud (E.), 1992.** Las helmintofaunas de micromamíferos (insectívoros y roedores) como indicadores del grado de recuperación del macizo de Montserrat (Cataluña, España) después del incendio forestal. *Circular Farmacéutica*, 313: 77-88.
- Torres (J.), Feliu (C.), Miquel (J.), Casanova (J.C.), García-Perea (R.) & Gisbert (J.), 1996.** Helminthofauna de *Mustela putorius* Linnaeus, 1758 (Carnivora: Mustelidae) en la Península Ibérica. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 39: 155-165.
- Torres (J.), Miquel (J.) & Motjé (M.), 2001.** Helminth parasites of the eurasian badger (*Meles meles* L.) in Spain: a biogeographic approach. *Parasitology Research*, 87: 259-263.
- Torres (J.), Trelis (M.), Espert (A.), Ribas (A.), Toledo (R.), Casanova (J.C.), Roman (J.), Arrizabalaga (A.), Esteban (J.G.) & Feliu (C.), 2003.** Helminth fauna of small mammals (insectivores and rodents) in Doñana (southeastern Iberian Peninsula). *Research and Reviews in Parasitology*, 63: 23-29.
- Torres (J.), De Lapuente (J.), Eira (C.) & Nadal (J.), 2004.** Cadmium and lead concentrations in *Gallegoides arfaai* (Cestoda: Anoplocephalidae) and *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) from Spain. *Parasitology Research*, 94: 468-470.

Torres (J.), Peig (J.), Eira (C.) & Borrás (M.), 2006. Cadmium and lead concentrations in *Skrjabinotaenia lobata* (Cestoda: Catenotaeniidae) and in its host, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) in the urban dumping site of Garraf (Spain). *Environmental Pollution*, 143: 4-8.

Turchin (P.), 2003. Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis. University Press. Princeton. 472 pp.

Turón (J.V.), 2012. Huellas y rastros de los micromamíferos de la Península Ibérica. 2ª Ed. Ediciones Muskari. Zaragoza. 210 pp.

Usher (M.B.) & Williamson (M.H.), 1974. Ecological stability. Chapman and Hall. New York. 196 pp.

Vale (P.F.), Choisy (M.) & Little (T.J.), 2015. Host nutrition alters the variance in parasite transmission potential. *Biology Letters*, 9: 1-4.

Valero (M.A.), 1986. Revisión sistemática de la familia Brachylaimidae (Joyeux et Foley, 1930) (Trematoda: Digenea: Brachylaimoidea) con aportaciones al conocimiento de la viabilidad intraespecífica de los adultos de sus especies representantes. Tesis Doctoral, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, 908 pp.

Van der Oost (R.), Beyer (J.) & Vermeulen (N.P.), 2003. Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 13: 57-149.

Vera (P.) & Giménez (M.), 2012. Les aus rapinyaires. In: Catalá-Sanz (J.A.) (Ed.) La Universitat de València i el seus entorns naturals. Els Parcs Naturals de l'Albufera, el Túria i la Serra Calderona. Universitat de València. València. pp: 236-239.

- Vidal-Martínez (V.M.), 2007.** Helminths and protozoans of aquatic organisms as bioindicators of chemical pollution. *Parassitologia*, 49: 177-184.
- Vidal-Martínez (V.M.), Pech (D.), Sures (B.), Purucker (S.T.) & Poulin (R.), 2009.** Can parasites really reveal environmental impact? *Trends in Parasitology*, 26: 44-51.
- Wahl (E.), 1967.** Etude parasito-ecologique des petits Mammifères (Insectivores et Rongeurs) du val de l'Allondon (Genève). *Revue Suisse de Zoologie*, 74: 129-188.
- Wakelin (D.), 1986.** Genetic and other constraints on resistance to infection with gastrointestinal nematodes. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 80: 142-148.
- Walkey (M.), Simmons (D.J.C.) & Nasher (A.K.), 1980.** Observations on the host specificity of *Hymenolepis straminea* (Goeze). *Journal of Parasitology*, 66: 420-423.
- Watson (M.), 2013.** What drives population-level effects of parasites? Meta-analysis meets life-history. *International Journal for Parasitology*, 2: 190-196.
- Weil (Z.M.), Martin (L.B.) & Nelson (R.J.), 2006.** Interactions among immune, endocrine, and behavioural response to infection. In: Morand (S.), Krasnov (B.R.) & Poulin (R.) (Eds.) *Micromammals and Macroparasites*. Springer. Tokyo. pp: 443-473.
- Wertheim (G.), 1962.** A study of *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790) (Nematoda: Spiruridae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 81: 274-279.
- Wesołowska (W.) & Wesołowski (T.), 2014.** Do *Leucochloridium* sporocysts manipulate the behaviour of their snail hosts? *Journal of Zoology*, 292: 151-155.
- Wilson (D.E.) & Reeder (D.M.), 2005.** *Mammal Species of the World*. 3ª Edición. Johns Hopkins University Press. USA. 2142 pp.

Wilson (K.), Bjørnstad (O.N.), Dobson (A.P.), Merler (S.), Poglayen (G.), Randolph (S.E.), Read (A.F.) & Skorping (A.), 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: Hudson (P.J.), Rizzoli (A.), Grenfell (B.T.), Heesterbeek (H.) & Dobson (A.P.) (Eds.) *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press. Oxford. pp: 6-44.

Williams (B.K.), Nichols (J.D.) & Conroy (M.J.), 2002. Analysis and management of animal populations. Modeling, estimation and decision making. Academic Press, San Diego. California. 817 pp.

Winternitz (J.C.), Yabsley (M.J.) & Altizer (S.M.), 2012. Parasite infection and host dynamics in a naturally fluctuating rodent population. *Canadian Journal of Zoology*, 90: 1149-1160.

Zaleśny (G.) & Hildebrand (J.), 2012. Molecular identification of *Mesocestoides* spp. from intermediate hosts (rodents) in central Europe (Poland). *Parasitology Research*, 110: 1055-1061.

Zhao (J.) & Neher (D.A.), 2013. Soil nematode genera that predict specific types of disturbance. *Applied Soil Ecology*, 64: 135-141.

Zhao (J.), Shao (Y.), Wang (X.), Neher (D.A.), Xu (G.), Li (L.) & Fu (S.), 2013. Sentinel soil invertebrate taxa as bioindicators for forest management practices. *Ecological Indicators*, 24: 236-239.

Anexo I



Fecha	Año PI	Estación	Clima (T ^a)	Capturas totales	Capturas diferentes	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Mus spretus</i>	<i>Crocidura russula</i>	Recapturas estacionales	Recapturas anteriores
18/01/2011	19 ^o	❄	Seco (0-15)	-	-	-	-	-	-	-
04/05/2011	19 ^o	🌸	Seco (7-24)	9 (6 A.s.; 3 C.r.)	9	6 (3♂♂; 3♀♀)	-	3 indet.	-	-
08/08/2011	19 ^o	☀	Seco (15-31)	16 (14 A.s.; 1 M.s.; 1 C.r.)	15	13 (8♂♂; 5♀♀)	1♀	1 indet.	1 A.s.	-
09/01/2012	20 ^o	❄	Seco (-1-12)	7 (6 A.s.; 1 C.r.)	6	6 (4♂♂; 2♀♀)	-	1 indet.	-	-
23/04/2012	20 ^o	🌸	Seco (6-30)	10 (10 A.s.)	9	9 (5♂♂; 4♀♀)	-	-	1 A.s.	1 A.s.♂
20/08/2012	20 ^o	☀	Seco (11-39)	11 (9 A.s.; 2 M.s.)	11	9 (7♂♂; 2♀♀)	2 (1♂; 1♀)	-	-	-
08/01/2013	21 ^o	❄	Seco (-1-12)	17 (16 A.s.; 1 C.r.)	15	14 (5♂♂; 9♀♀)	-	1 indet.	2 A.s.	2 A.s. (1♂; 1♀)
27/05/2013	21 ^o	🌸	Lluvia (7-26)	14 (12 A.s.; 2 C.r.)	13	11 (4♂♂; 6♀♀; 1 indet.)	-	2 indet.	1 A.s.	-
14/01/2014	22 ^o	❄	Seco (7-15)	3 (2 A.s.; 1 C.r.)	3	2♀♀	-	1 indet.	-	-
13/05/2014	22 ^o	🌸	Seco (4-23)	10 (7 A.s.; 3 C.r.)	10	7 (2♂♂; 5♀♀)	-	3 indet.	-	-

Estación

- ❄ Invierno
- 🌸 Primavera
- ☀ Verano

Micromamíferos

- A.s. : *Apodemus sylvaticus*
- M.s.: *Mus spretus*
- C.r.: *Crocidura russula*

Año PI: Año postincendio**T^a: Temperatura (T_m-T_M) en °C****Tabla A.1.** Barranc de la Saladilla – Relación de micromamíferos capturados desde el 19^o al 22^o año postincendio.

Fecha	Año PI	Estación	Clima (T ^a)	Capturas totales	Capturas diferentes	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Mus spretus</i>	<i>Crocidura russula</i>	Recapturas estacionales	Recapturas anteriores
26/01/2011	19 ^o	❄	Lluvia (1-8)	21 A.s.	21	21 (13♂♂; 8♀♀)	-	-	-	-
09/05/2011	19 ^o	🌸	Seco (5-28)	40 (38 A.s.; 2 M.s.)	40	38 (26♂♂; 12♀♀)	2♂♂	-	-	-
22/08/2011	19 ^o	☀	Seco (12-32)	14 (13 A.s.; 1 M.s.)	13	12 (6♂♂; 6♀♀)	1♂	-	1 A.s.	2 A.s. ♂♂
23/01/2012	20 ^o	❄	Seco (-3-13)	28 A.s.	26	26 (14♂♂; 12♀♀)	-	-	2 A.s.	4 A.s. (2♂♂; 2♀♀)
02/05/2012	20 ^o	🌸	Seco (0-30)	27 A.s.	25	25 (16♂♂; 9♀♀)	-	-	2 A.s.	1 A.s. ♂
27/08/2012	20 ^o	☀	Seco (14-33)	12 A.s.	10	10 (4♂♂; 6♀♀)	-	-	2 A.s.	1 A.s. ♀
14/01/2013	21 ^o	❄	Seco (-1-11)	8 (7 A.s.; 1 C.r.)	7	6 (4♂♂; 2♀♀)	-	1♀	1 A.s.	-
10/06/2013	21 ^o	🌸	Seco (10-37)	3 A.s.	3	3♂♂	-	-	-	1 A.s. ♂
28/01/2014	22 ^o	❄	Seco (0,5-10)	18 A.s.	18	18 (13♂♂; 5♀♀)	-	-	-	1 A.s. ♀
20/05/2014	22 ^o	🌸	Seco (9-24)	12 A.s.	12	12 (9♂♂; 3♀♀)	-	-	-	1 A.s. ♂

Estación

- ❄ Invierno
- 🌸 Primavera
- ☀ Verano

Micromamíferos

- A.s. : *Apodemus sylvaticus*
- M.s.: *Mus spretus*
- C.r.: *Crocidura russula*

Año PI: Año postincendio

T^a: Temperatura (T_m-T_M) en °C

Tabla A.2. Rebalsadors – Relación de micromamíferos capturados desde el 19^o al 22^o año postincendio.

Fecha	Año PI	Estación	Clima (Tª)	Capturas totales	Capturas diferentes	<i>Apodemus sylvaticus</i>	<i>Mus spretus</i>	<i>Crocidura russula</i>	Recapturas estacionales	Recapturas anteriores
07/02/2011	19º	❄	Seco (1-12)	6 (5 A.s.; 1 C.r.)	6	5 (2♂♂; 3♀♀)	-	1 indet.	-	-
16/05/2011	19º	🌸	Seco (11-24)	20 (14 A.s.; 6 C.r.)	19	13 (9♂♂; 3♀♀; 1 indet.)	-	6 indet.	1 A.s.	-
17/08/2011	19º	☀	Seco (19-32)	13 (9 A.s.; 4 C.r.)	13	9 (6♂♂; 3♀♀)	-	4 indet.	-	6 A.s. (5♂♂; 1♀)
17/01/2012	20º	❄	Seco (4-10)	9 A.s.	8	8 (3♂♂; 5♀♀)	-	-	1 A.s.	2 A.s.♀♀
07/05/2012	20º	🌸	Seco (15-34)	9 (5 A.s.; 4 C.r.)	9	5 (4♂♂; 1♀)	-	4 (1♀; 3 indet.)	-	-
03/09/2012	20º	☀	Seco (16-29)	10 (8 A.s.; 2 C.r.)	10	8 (6♂♂; 2♀♀)	-	2 indet.	-	1 A.s.♂
22/01/2013	21º	❄	Seco (4-12)	20 (19 A.s.; 1 C.r.)	16	15 (11♂♂; 4♀♀)	-	1 ♂	4 A.s.	-
17/06/2013	21º	🌸	Lluvia (14-24)	11 A.s.	11	11 (5♂♂; 6♀♀)	-	-	-	-
11/02/2014	22º	❄	Seco (5-13)	5 A.s.	5	5 (3♂♂; 2♀♀)	-	-	-	-
02/06/2014	22º	🌸	Seco (14-30)	4 A.s.	4	4 (3♂♂; 1♀)	-	-	-	-

Estación

- ❄ Invierno
🌸 Primavera
☀ Verano

Micromamíferos

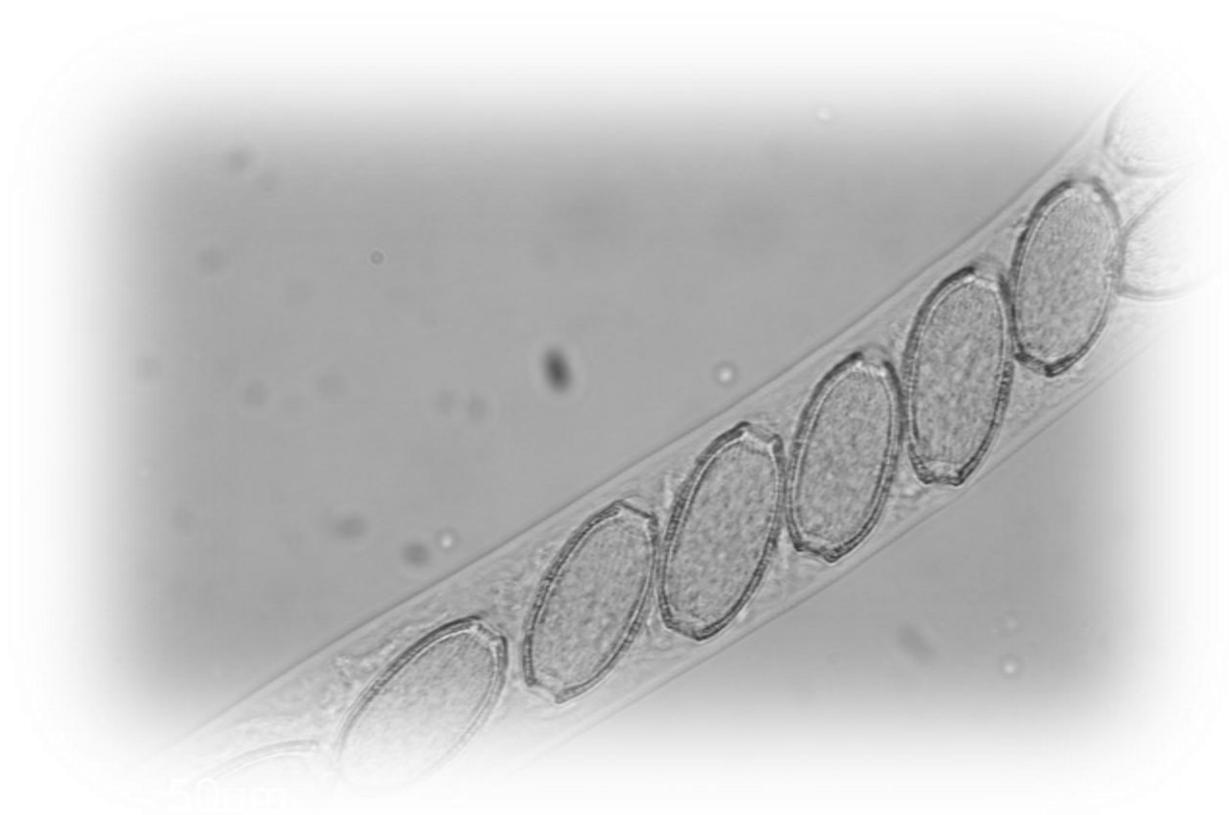
- A.s. : *Apodemus sylvaticus*
M.s.: *Mus spretus*
C.r.: *Crocidura russula*

Año PI: Año postincendio

Tª: Temperatura (T_m-T_M) en °C

Tabla A.3. Les Llomes – Relación de micromamíferos capturados desde el 19º al 22º año postincendio.

Anexo II



Hepatic parasitosis in two wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), due to *Aonchotheca annulosa* (Nematoda: Trichuridae), and *Eucoleus bacillatus* (Nematoda: Trichuridae). Erratic parasitism or *post mortem* migration?

Ángela L. Debenedetti, Sandra Sáez-Durán, Sandra Sainz-Elípe,
Maria Teresa Galán-Puchades and Màrius V. Fuentes*

Departament de Parasitologia, Facultat de Farmàcia, Universitat de València, Av. Vicent Andrés Estellés s/n, 46100 Burjassot-València, Spain

Abstract

Aonchotheca annulosa and *Eucoleus bacillatus* are two capillariin nematodes parasitizing the intestinal and stomach mucosa, respectively, of various rodent species, and two, among others, component species of the helminth fauna of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. A capillariin each was found in the liver parenchyma of two wood mice in a post-fire regeneration enclave in Serra Calderona Natural Park (Valencian Community, Spain). Due to their location, the preliminary identification of the helminths corresponded to *Calodium hepaticum*, a hepatic capillariin with rodents as its main host. So far, this species had never been found in Serra Calderona. To verify the preliminary identification, a comparative morphometric study between the specimens from Serra Calderona and a preserved individual of *C. hepaticum* from another enclave was carried out. Morphometric analysis revealed that the adult helminth as well as the eggs found in the liver of the first mouse belonged to *A. annulosa*, whereas the second one was identified as a male *E. bacillatus*. Moreover, the liver from both hosts showed a visible pathology, being the consequence of aberrant migration of the parasites. This is the first evidence that *A. annulosa* and *E. bacillatus* may migrate erratically and thus produce ectopic foci in other organs.

Keywords

Aonchotheca annulosa, *Eucoleus bacillatus*, *Calodium hepaticum*, *Apodemus sylvaticus*, erratic parasitism, *post mortem* migration

Introduction

The subfamily Capillariinae currently comprises a large group of nematodes including at least 16 genera and more than 300 species (Moravec *et al.* 1987; Gibbons 2010). Capillariins are nematodes parasitizing a great variety of organs of hosts belonging to all classes of vertebrates. Some of these species may cause diseases, which can produce serious and grave damage, even the death of their hosts.

The wood mouse, *Apodemus sylvaticus*, is a very common murid rodent in Europe, Asia and North Africa, being the most widespread sylvan small mammal in the Iberian Peninsula (Torre *et al.* 2002). This rodent is the normal host of numerous species of capillariin nematodes; two of which, namely

Aonchotheca annulosa and *Eucoleus bacillatus*, were found as component species of *A. sylvaticus* in Serra Calderona Natural Park, a Mediterranean ecosystem in post-fire regeneration where the helminth community of the wood mouse has been widely studied (Fuentes *et al.* 2000, 2007, 2010).

A. annulosa is a frequent intestinal capillariin in various species of rodents (Moravec and Baruš 1991; Feliu *et al.* 1997). Its life cycle, which has not been completely elucidated, seems to be diheteroxenous, involving a non-arthropod invertebrate, probably an earthworm, as intermediate host (Anderson 2000). The definitive host is infected when ingesting the intermediate host harbouring infective third-stage larvae. When larvae reach the rodent, they locate in the small intestine and develop into adults, starting fecundation and

*Corresponding author: mario.v.fuentes@uv.es

oviposition. Eggs, still unembryonated, are discharged in faeces to the external environment, reaching, after several days, their infective capacity for the intermediate host, which will be infected after ingesting embryonated eggs. Those will hatch in the digestive tract, releasing first-stage larvae.

E. bacillatus is also a common capillariin parasite of various rodent species (Behnke *et al.* 1993). The adults of this species locate intertwined deep in the stomach walls with only a small section of the female worm protruding through the mucosa to allow eggs to be shed into the gut lumen. Its life cycle is still unknown, and it is not clear whether an intermediate host is required or whether transmission of embryonated eggs can take place directly.

Moreover, the genus *Calodium* includes a smaller number of species parasitizing different kinds of mammalian tissues. The species *Calodium hepaticum* is a capillariin parasite of the liver parenchyma that uses diverse genera of rodents as its usual hosts, although carnivores and primates may also serve as hosts of this nematode (Moravec *et al.* 1987; Anderson 2000). As the adult worms live in the hepatic parenchyma, eggs produced cannot be released to the environment directly and have to follow some different ways: decomposition of the host body after death; cannibalism, often found among rodents; or predation by carnivores or scavengers. Unembryonated eggs pass the intestinal tract and are expelled in faeces to the environment, where they embryonate and become infective to the subsequent host within several weeks. Given the ecological characteristics of wild rodents and their role in the food chain, control of the parasite life cycle is nearly impossible, and species of the genera *Rattus* and *Mus* must be considered as reservoirs of human hepatic calodiosis (Meerburg *et al.* 2009). In the Iberian Peninsula, this parasitosis has been reported in certain peridomestic rodents and, more rarely, in *A. sylvaticus* (Feliu *et al.* 1997).

Herein, the detection of two capillariin specimens in the liver of two wood mice from Serra Calderona Natural Park is reported. The specific identification of the helminth will confirm one of the two proposed hypotheses: a) parasitism due to *C. hepaticum*; this being the first report of this capillariin in this ecosystem, thus supporting the role of the wood mouse as a reservoir of this zoonosis; b) parasitism due to a gastrointestinal capillariin, being the consequence of erratic parasitism or *post-mortem* migration.

Materials and Methods

The present study forms part of a multidisciplinary project of the PAF (Parasites and Fire) research team of the University of Valencia (Spain) who have been studying the role of helminths of small mammals as biological tags in post-fire regeneration in the Serra Calderona Natural Park, situated between the provinces of Castelló and València (Comunitat Valenciana, Spain), for the last two decades. This ecosystem suffered a devastating wildfire at the end of the summer of 1992 (Fuentes *et al.* 2007, 2010).

The study of small mammals has been carried out according to the methodology proposed by Galán-Puchades *et al.* (1999), using the capture-recapture method. So far, the helminth ecological study includes more than 900 individuals of the wood mouse. All helminths were collected, preserved and studied as previously described by Fuentes *et al.* (2000).

This study involves two adult *A. sylvaticus* specimens: a sexually inactive female of 32.9 g and a pregnant female of 27.8 g. They were found dead in capture traps placed in Rebalsadors, a surveyed site of the post-fire regeneration area. The first one was trapped in the winter of 2010 (18th post-fire year) and the second one in the spring of 2011 (19th post-fire year). Both mice were preserved at -20°C until helminthological analysis. Preliminary analysis, before complete dissection, revealed the remarkable appearance of inflamed livers, occupying a larger space than usual in the abdominal cavity, in both mice. The presence of a capillariin nematode embedded in each liver parenchyma was found during viscera examination, a gravid female worm in the first mouse and a male worm in the second case.

The worms were placed between slide and cover-slip using Amman's lactophenol as clearing reagent. To correctly identify the found capillariins at species level, and considering their hepatic location, a comparative morphometric study between these and another gravid female of the species *C. hepaticum* was carried out. The reference helminth was obtained from another wood mouse analysed in a similar study in the eastern Pyrenees (Galán-Puchades *et al.* 1998).

Results

Eggs of the *C. hepaticum* female from the eastern Pyrenees (Fig. 1) were characterized as: oval, barrel-shaped, having shallow polar plugs; a double-layer shell with radiated striation and a punctiform pattern on the surface, and unembryonated; $49.0\text{--}61.6$ (54.1 ± 3.1) μm long and $21.0\text{--}37.8$ (29.5 ± 4.3) μm wide. Recovered fragments of the female from the hepatic parenchyma did not allow its morphological characterization. Only the diameter could be measured, being 0.112 mm. This description is consistent with those of other authors concerning this species, such as Ash and Orihel (2007), Resendes *et al.* (2009) and Li *et al.* (2010), among others.

The first wood mouse was parasitized by a total of 4 helminth species: 30 individuals of *Syphacia stroma* in the small intestine; 9 *Trichuris muris* in the caecum; 2 metacystodes of *Taenia parva* in the abdominal cavity; and 1 gravid female capillariin nematode in the hepatic parenchyma. Eggs of this capillariin (Fig. 2) were characterised as: oval, rugbyball-shaped, with distinctly protruding polar plugs; two-layered egg shell with striation, and chorion with a pattern of fine longitudinal and oblique wrinkles, and unembryonated; $56.0\text{--}61.6$ (57.2 ± 1.8) μm long and $22.4\text{--}25.2$ (23.3 ± 1.3) μm wide. The female presented a diameter of 0.055 mm and an approximate length of 25 mm. The helminth description

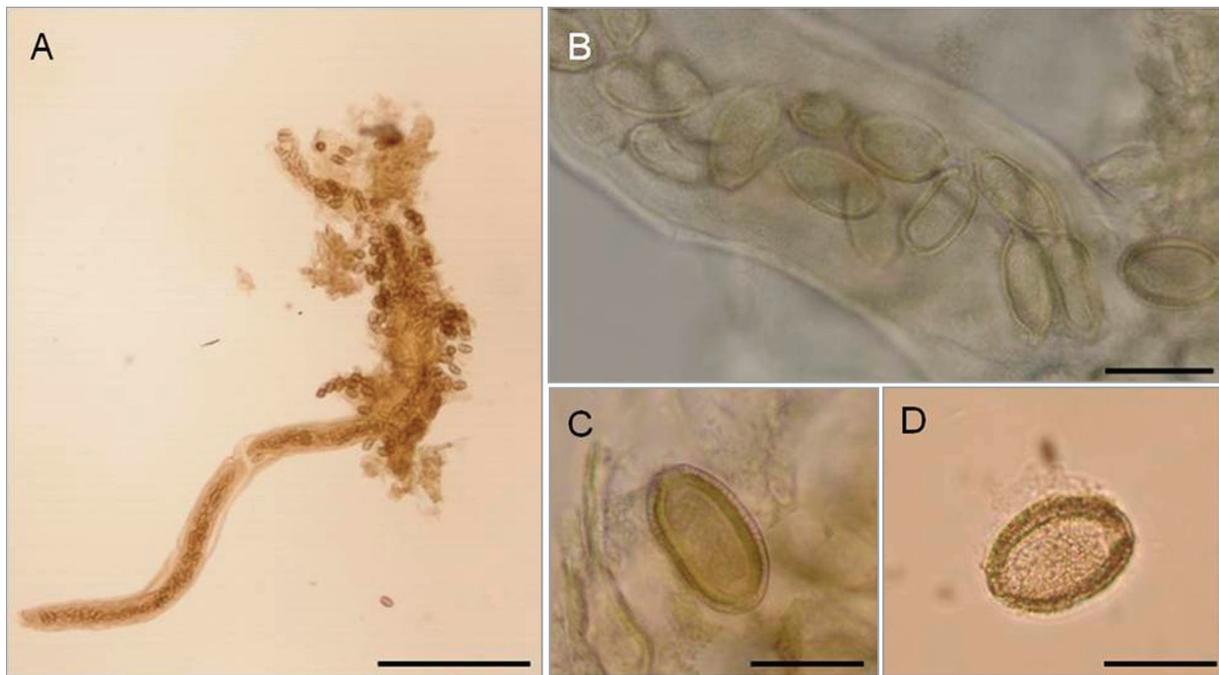


Fig. 1. *Calodium hepaticum* (Bancroft, 1893) Moravec, 1982 (Syn *Capillaria hepatica*), from the eastern Pyrenees. **A** and **B** – Fragments of the gravid female ; **C** and **D** – Eggs from the uterus. Scale bars: A = 0.5 mm; B – D = 50 μ m

agrees with that reported, among others, by Roman (1951), Moravec and Baruš (1991) and Moravec (2000) for the species *A. annulosa*.

The second mouse was also parasitized by 4 helminth species: 6 females of *E. bacillatus* in the stomach wall; 136 individuals of *S. stroma* in the small intestine; 8 *T. muris*



Fig. 2. *Aonchotheca annulosa* (Dujardin, 1845) from Serra Calderona. **A** – Fragment of the gravid female; **B** – **D** – Eggs inside the uterus. Scale bars: A = 0.5 mm; B – D = 50 μ m.

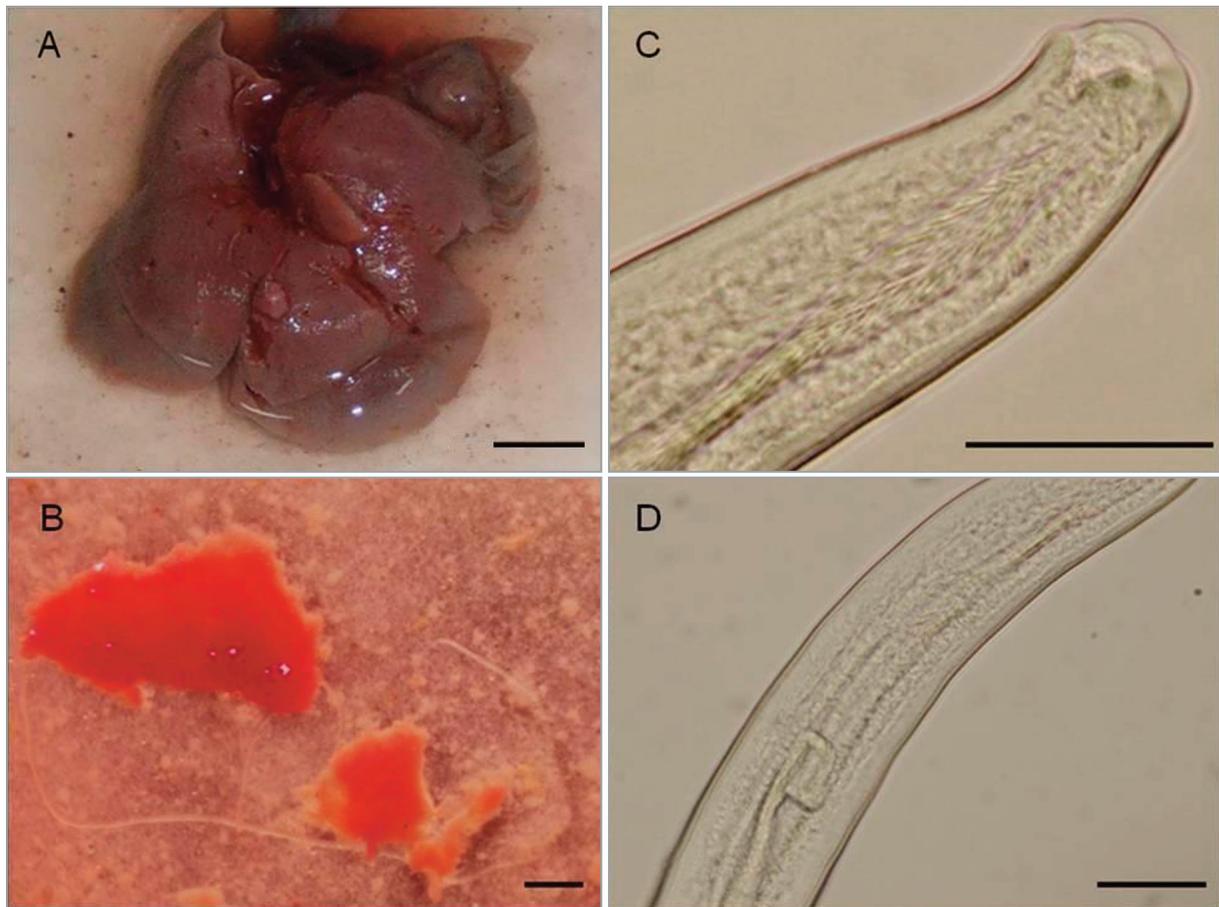


Fig. 3. *Eucoleus bacillatus* Eberth, 1863 from Serra Calderona. **A** – Gross pathology of the liver of the second mouse; **B** – Worm in the viscera; **C** – Distal end of the worm; **D** – Detail of the capillariin spicule. Scale bars: A = 10 mm; B = 1 mm; C and D = 50 µm.

in the caecum; and 1 male capillariin nematode in the hepatic parenchyma (Fig. 3). This worm presented a diameter of 0.067 mm and an approximate length of 23 mm, although the specific identification was based on the morphology of the distal end and the spicule. The distal end was characterised by two small, posteriorly directed rounded lobes, connected by a reduced membrane, and caudal alae were absent. The spicule, which was invaginated, was slightly sclerotized and covered with dense spines. According to the literature (Moravec 2000; Gibbons 2010), this description corresponds to the species *E. bacillatus*.

Discussion

The subfamily Capillariinae is one of the most complex systematic groups due to the large number of genera included. The taxonomic positions of many species of this subfamily have been the subject of a long ranging controversy, resulting in numerous reclassifications (Moravec 1982; Anderson 2000), mainly based on often confused morphological features, or occasionally only due to their location in the host.

However, this fact does not take into account the capacity of some parasites, particularly helminths, to stray from their usual microhabitat to ectopic locations.

Most endoparasites show a high site fidelity, which is defined as tropism. Microhabitat specificity often transcends host specificity, and although a parasite may not have reached its usual host, it will try to attach to the ontogenetic microhabitat, in the same organ or, in higher specific parasites, even at the same site within that organ (Bush *et al.* 2001). However, it is not atypical for a parasite to develop to maturity in an unusual organ under such abnormal circumstances (Sukhdeo 1997).

Even though there are no reports on erratic parasitism and consequently not on ectopic foci caused by gut capillariins in rodents, it is known that they are able to internally migrate after the death of the host. *A. annulosa* is an example of this phenomenon, since it is not unusual to find adult capillariins migrating to the stomach from the intestinal tract in individuals of *A. sylvaticus* having been dead for several hours before necropsy. In such cases accurate identification and distinction from other morphologically similar capillariins, such as *E. bacillatus*, are essential.

In the present case, the analysed wood mice presented evident hepatomegaly, with the liver occupying almost the entire abdominal cavity. This finding is completely unusual in the anatomy of these rodents and the remarkable inflammation suggested severe hepatic damage. Unfortunately, an exhaustive histopathological study to confirm the hepatic damage could not be carried out as the viscera were not preserved after liver dissection. The nematodes, however, were recovered after careful extraction from the liver fragments. Therefore, the swollen and pale aspect, as well as the little perforations left by the capillariins in the parenchyma and on the surface of the organ, were the only signs that allowed us to conclude the evident hepatic pathology. Despite the lack of histopathological data to support the diagnosis, the pathology was possibly due to the hepatic parasitization by a capillariin, as an inflammatory response after the death of the host should be ruled out, i.e. post mortem parasitic migration could not have been the cause of this hepatic pathology; and consequently, at the moment of the death of the rodents, *A. annulosa* had been parasitizing the liver parenchyma of one wood mouse, while *E. bacillatus* had been parasitizing the liver parenchyma of the other mouse.

As far as we are aware, this is the first report of hepatic parasitosis in wood mice due to each of these nematodes, *A. annulosa* and *E. bacillatus*, respectively, which, after erratic migration, generated ectopic foci in the livers of their hosts. This finding reaffirms the importance of carrying out a correct morphological and morphometric characterization of both the adult helminths and their eggs, which are, in the case of capillariins, the key to their definitive identification. Identification at species level based only on the microhabitat of the parasite could lead to erroneous classification.

Acknowledgments. This study has been supported by Project CGL2007-61173/BOS, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Madrid, Spain. We would also like to thank the Conselleria de Medi Ambient de la Generalitat Valenciana, València, Spain, for the permissions to carry out field studies.

References

- Anderson L.C. (Ed.). 2000. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. CABI Publishing, Wallingford, UK, 650 pp.
- Ash L.R., Orihel T.C. (Eds.). 2007. Atlas of Human Parasitology. American Society for Clinical Pathology Press, Chicago, USA, 540 pp.
- Behnke J.M., Barnard C., Hurst J.L., McGregor P.K., Gilbert F., Lewis J.W. 1993. The prevalence and intensity of infection with helminth parasites in *Mus spretus* from the Setubal Peninsula of Portugal. *Journal of Helminthology*, 67, 115–122.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W., Seed, J.R. (Eds.). 2001. Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 566 pp.
- Feliu C., Renaud F., Catzeflis F., Hugot J.P., Durand P., Morand S. 1997. A comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitology*, 115, 453–466.
- Fuentes M.V., Cerezuela A.M., Galán-Puchades M.T. 2000. A helminthological survey of small mammals (Insectivores and Rodents) in the Serra Calderona mountains (Valencian Community, Spain). *Research and Reviews in Parasitology*, 60, 25–35.
- Fuentes M.V., Sainz-Elipse S., Galán-Puchades M.T. 2007. Ecological study of the wood mouse helminth community in a burned Mediterranean ecosystem in regeneration five years after a wildfire. *Acta Parasitologica*, 52, 403–413. DOI: 10.2478/s11686-007-0056-6.
- Fuentes M.V., Sainz-Elipse S., Galán-Puchades M.T. 2010. The helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in a Mediterranean ecosystem in regeneration ten years after a wildfire. *Journal of Helminthology*, 84, 39–48. DOI: 10.1017/S0022149X09990277.
- Galán-Puchades M.T., Fuentes M.V., Cerezuela A.M., Fons R., Mas-Coma S. 1998. Host/parasite postfire responses: the helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae) as bioindicators of its movements after fire. *Miscel·lània Zoològica*, 21, 35–44.
- Galán-Puchades M.T. Fuentes M.V., Cerezuela A., Fons R., Mas-Coma S. 1999. A proposed methodology for the use of helminth parasites as biological tags in the study of postfire ecosystem regeneration processes. *Vie et Milieu*, 49, 45–50.
- Gibbons, L.M. (Ed.). 2010. Key to the nematode parasites of vertebrates. Supplementary Volume. CABI Publishing, Wallingford, UK, 416 pp.
- Li C.D., Yang H.L., Wang Y. 2010. *Capillaria hepatica* in China. *World Journal of Gastroenterology*, 14, 698–702. DOI: 10.3748/wjg.v16.i6.698.
- Meerburg B.G., Singleton G.R., Kijlstra A. 2009. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology*, 35, 221–270. DOI: 10.1080/10408410902989837.
- Moravec F. 1982. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica*, 29, 119–132.
- Moravec F., Prokovič J., Shlikas A.V. 1987. The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. *Folia Parasitologica*, 34, 39–56.
- Moravec F., Baruš V. 1991. Systematic status of *Thominx platyrrhinorum* Barus, 1961 (Nematoda: Capillariidae). *Folia Parasitologica*, 33, 155–162.
- Moravec F. 2000. Review of capillariid and trichosomoidid nematodes from mammals in the Czech Republic and the Slovak Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 64, 271–304.
- Resendes A.R., Amaral A.F.S., Rodrigues A., Almeria S. 2009. Prevalence of *Calodium hepaticum* (Syn. *Capillaria hepatica*) in house mice (*Mus musculus*) in the Azores archipelago. *Veterinary Parasitology*, 160, 340–343. DOI: 10.1016/j.vetpar.2008.11.001.
- Roman E. 1951. Étude écologique et morphologique sur les Acanthocéphales et les Nématodes parasites des rats de la Région Lyonnaise. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 2, 49–270.
- Sukhdeo M.V.K., 1997. Earth's third environment: The worm's eye view. *Bioscience*, 47, 141–149.
- Torre I., Arrizabalaga A., Díaz M. 2002. Ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*, 1758). *Galemys*, 14, 1–26.

Received: January 21, 2014

Revised: April 8, 2014

Accepted for publication: June 27, 2014

