Dando un repaso a la tercera vertiente de estos antecedentes, nos ocuparemos, a continuación, de la **microflora asociada a dípteros miasígenos**, asi como también de todos aquellos aspectos que provocan toda una serie de patologías predisponentes a las miasis cuticulares.

SEDDON, en 1931, y posteriormente en 1937, estudia las condiciones del animal hospedador que favorecen el ataque miasígeno por parte de *Lucilia cuprina*, y entre todas ellas destaca por un lado las dermatitis y descomposición microbiológica de la lana como fundamentales en la producción de miasis, y por otro todo un complejo número de patologías que afectan al ano, extremidades y genitalia. La población bacteriana de la lana de ovejas merinas australiana, en determinadas circunstancias se dispara produciendo la mencionada descomposición de la lana que actuaría como factor atractivo primordial para las hembras de *L. cuprina*. Estas circunstancias las denominó «causas predisponentes» a la parasitación. En este mismo año, BELSCHNER (1937) estudia la descomposición de la lana en ovejas ante el grave problema económico que suponen las miasis producidas en ovejas de Australia. De acuerdo con Seddon (1937), este autor opina que se trata de uno de los principales factores predisponentes a la parasitación y su origen se encuentra en la proliferación bacteriana que atrae a las moscas para que ejerzan la ovoposición. Observa, además, que el folículo piloso se ulcera y produce sustancias de descomposición, proceso asociado a la aparición de bandas de degeneración en la lana, producidas todas ellas por *Pseudomonas* sp.

Dos décadas más tarde, MICHALASKA (1957), estudia el papel ejercido por hongos y bacterias en la degradación de la lana. El proceso de humectación de la lana, una vez que ésta ha sido atacada por bacterias del género *Pseudomonas* y *Proteus*, desvirtúa las propiedades biológicas de la misma, y hace que sea un material fácilmente atacable por hongos que la degradan y descomponen aún más. Las observaciones de este autor apuntan a un proceso combinado donde las bacterias suponen un primer grado de ataque y los hongos el segundo. Como resultado se produce una alteración del folículo piloso y capa grasa, de fibrilación y aparición de una coloración bacteriana en 'bandas' en las capas más profundas de la lana. BROWNE y ROGOFF, en 1959, estudian lo que estos autores denominaron «sheep factor» en la parasitación por *Lucilia cuprina*. Este 'factor oveja' lo integran aquellas causas predisponentes a la parasitación por parte de este díptero. Pero aún más, estos autores suponen que debe existir un factor atractivo de la oveja para las hembras grávidas de *L. cuprina* y que puede resumirse en representar un 'foco oloroso' para esta mosca. Este foco oloroso lo componen sustancias de excreción de las bacterias que se hallan albergadas en la genitalia, cola y diver-

sas partes del cuerpo, a las que se suman las excretadas por el propio hospedador.

McQUADE (1964) y MULCOCK (1966) determinan las bacterias más comunes, y, a la vez, responsables, que intervienen directamente en el proceso de la degradación de la lana. Entre las más comunes encuentran *Pseudomonas*, *Bacillus* y *Enterobacter*, bacterias todas ellas con gran capacidad proteolítica y necrosante, que alteran la lana que rodea al ano, cola, ingles, dorso y genitalia, produciendo supuraciones y pequeñas ulceraciones que son aprovechadas por la mosca miasígena para la puesta. El primer intento de aislar la flora bacteriana asociada a un díptero miasígeno en fase larvaria lo llevan a cabo GOMOJUNOVA y KAL'VIS, en 1969, en estudios sobre las larvas de *Hypoderma bovis*. Estos autores observan que no existen cambios significativos en la microflora asociada al estadios II y III larvarios, aislando *Salmonella* en el canal formado por las larvas y *Bacillus* y *Proteus* en el cuerpo de *Hypoderma*, no llegando a una determinación específica de las bacterias aisladas.

En 1972, WATTS y MURRAY comienzan lo que ha de ser una larga etapa investigadora en el problema de las miasis por *Lucilia cuprina* en oveja merina australiana. En los años 1972 y 1974 estos autores estudian aquellas causas predisponentes a la parasitación más importantes cuantitativamente. Comienzan sus trabajos con capturas masivas de moscas a las que se les examina su estado de madurez en relación con la climatología y meses de mayor abundancia, correlacionando los datos anteriores con aquellos factores atractivos existentes en la oveja para *L. cuprina*, tras lo cual determinan que la degeneración bacteriana de la lana es uno de los más importantes en este parasitismo. Un año más tarde WATTS y col. (1975) realizan una experiencia consistente en someter a un grupo de ovejas a una lluvia artificial continua durante un periodo de 30 dias, observando el desarrollo de la dermatitis y degeneración de la lana. El 80% de los animales estudiados presentaban lesiones, las cuales al ser expuestas a hembras grávidas fueron parasitadas en su totalidad. Según estos autores el exudado seroso producto de estas lesiones es un factor atractivo de gran importancia para estas hembras grávidas. WATTS y col. (1976) deducen de sus estudios el que los procesos de queratinización se relentizan en la degeneración de la lana, que la membrana del folículo piloso se hipertrofia y que se producen secreciones anormales por el folículo piloso. Todas estas alteraciones están relacionadas con una bacteria muy móvil, gram-negativa e inhibidora del desarrollo de otras bacterias, que estos autores determinan como *Pseudomonas* sp. En esta relación *Pseudomonas-Lucilia cuprina* radica uno de los principales factores predisponentes a la parasitación en ovejas.

Un año más tarde, WATTS y col. (1977) estudian el proceso de selección que ejerce *L. cuprina* para la ovoposición, Para ello sometieron a 100 hembras, obtenidas en laboratorio, a realizar la puesta ante diferentes placas con cultivos puros de estas bacterias (*Pseudomonas* y *Bacillus*). Se observó que las hembras seleccionaban los cultivos de *Pseudomonas* cinco veces más que los de *B. subtilis*. En este mismo año, WATTS (1977) realiza un compendio de todas las investigaciones llevadas a cabo hasta ese año demostrando la relación entre incidencia parasitaria por *L. cuprina* en ovejas de australia y las patologías ocasionadas por *Pseudomonas* y *Bacillus* en la degradación de la lana y dermatitis relacionadas.

Posteriormente, WATTS, MURRAY y GRAHAM, en 1979, analizan la misma relación sobre grupos de ovejas resistentes a estas patologías, comparando el ataque miasígeno que sufren con un grupo de ovejas no resistentes. Observan que proporcionalmente se incrementa de 4 a 6 veces la frecuencia de ataque miasígeno en las no resistentes. Estos autores, también realizan observaciones microscópicas sobre la degeneración normal del tejido adiposo, folículo piloso y fibras de lana en un proceso normal y en proceso agravado por ataque de mosca miasígena. Por último, WATTS y CHIN, en 1987, determinan el principal agente productor de la degeneración de la lana y principal elemento atractivo paras las hembras grávidas de *L. cuprina*, identificándolo como *Pseudomonas aeruginosa*. Proponen una reducción del nivel de este microorganísmo en la lana de oveja a base de inyecciones de ácido tánico que reduce dráticamente sus poblaciones, al bajar el pH a niveles en los cuales no puede sobrevivir este microorganismo.

En 1974, WETZEL estudia la transmisión de bacterias a cargo de *Musca autumnalis*, observando que es muy frecuente en esta especie aislar *Moraxella bovis*, agente causal de la queratoconjutivitis bovina, además de *Branhamella catarrhalis* y *Corynebacterium pyognes*. A partir de los primeros estudios sobre los factores olorosos atractivos para la puesta de dípteros miasígenos (Browne y Rogoff, 1959), se suceden otros trabajos que intentan determinar la composición concreta del denominado «sheep factor», con vistas al control de estas parasitosis. Fruto de ello son los estudios de EDDY y col. (1975) en los que diseñan diversos tests de ovoposición para *Cochiliomia hominivorax* en base a cultivos inoculados con bacterias tales como *Bacillus stearothermophilus*. Utilizan un olfatómetro para valorar concentraciones de sustancias sulfuradas emitidas por las bacterias y determinan la influencia de la concentración de las mismas en la ovoposición. Los autores consideran que estos resultados tienen una especial trascendencia, ya que

sirven de datos orientativos para que los propietarios de ganado eviten en lo posible lesiones cutáneas en los animales, mediante medidas de profilaxis rutinarias, y/o se aconseja el rápido tratamiento de heridas, úlceras y abcesos que puedan suponer un foco oloroso atractivo para las hembras grávidas. Este mismo año, IKESHOJI y col. (1975) determinan el poderoso efecto atrayente que para hembras de mosquitos tienen los compuestos a base de acidos grasos, tales como los ácidos cáprico y pelargónico. En este mismo sentido, MULLA y col., en 1977, estudian diferentes compuestos químicos atractivos para la mosca doméstica, como método eficaz de lucha y control, obteniendo buenos resultados con el ácido linoleico.

El CSIRO (Commonwhealt Scientific Investigations Research Organization), en 1978, determina en sus investigaciones que en tests de laboratorio, los cultivos más atractivos para hembras grávidas de *L. cuprina* son los correspondientes a *P. aeruginosa*, *B. subtilis*, *E. cloacae* y *P. mirabilis*. Estos estudios ponen de manifiesto que, aunque todos estos cultivos sean atractivos para la mosca adulta, en donde se realiza una mayor ovoposición es en cultivos de *P. aeruginosa*. Este mismo organismo, en 1980, concluye que el efecto atractivo ejercido por *P. aeruginosa* reside en compuestos de tipo ácido, resultantes de su metabolismo, mientras que por el contrario compuestos de tipo básico o neutros no actuan como atrayentes para las hembras grávidas.

MERRITT, en 1979, estudia el papel de ciertas bacterias en el desarrollo de la putrefacción de la lana y su relación con las miasis cuticulares producidas por *L. cuprina*. Encuentra que en las áreas donde la lana se ha degenerado se produce un fuerte incremento de proteínas solubles y albúminas. Las secreciones plasmáticas y las alteraciones del folículo piloso favorecen las lesiones en la epidermis donde *P. aeruginosa* se hace resistente a los tratamientos y supone un 'foco oloroso' atractivo para las hembras de mosca. Un año más tarde, este autor (1980), determina el hecho de que las bacterias más influyentes en la degradación microbiológica de la lana son *P. aeruginosa* y *B. subtilis* en areas generalizadas, mientras que en áreas más concretas se produce una proliferación de *Enterobacter cloacae*.

SCOTT y cols. (1980) y MURRAY y WILKINSON (1980) estudiando las dermatitis como importante causa predisponente en la miasis, observan que son debidas principalmente a una proliferación bacteriana a cargo de *Staphylococcus aureus* y *S. epidermidis* y secundariamente a un incremento de *Dermatophilus congolensis*, asociando estos factores de incremento a posibles infestaciones parasitarias posteriores, entre las que destacan las miasis. DU PREEZ y

col.s., en 1981, aislan de mastitis bovinas las bacterias *Bacteroides fragilis*, *Peptococcus indolicus*, *Eubacterium lentum*, *E. aerofaciens* y *Streptococcus sp.*, bacterias en su mayoría anaeróbicas con un metabolismo productor de sustancias volátiles, sustancias que podrían suponer un elemento oloroso atractivo para moscas miasígenas.

EMMENS y MURRAY, en 1982, observando el desarrollo de *P. aeruginosa*, *B. subtilis*, *P. mirabilis* y *E. cloacae* en cultivos de lana putrefacta incorporada a agar enriquecido, estudian los olores responsables de la atracción para *L. cuprina* y su ovoposición. Estos autores determinan que tanto la descomposición de la lana como los residuos de urea en la genitalia y de heces en la zona anal son elementos de proliferación bacteriana y por tanto atractivos para la ovoposición. No obstante establecen una gradación de estos factores atractivos ya que los elementos altamente volátiles como los compuestos sulfurados emitidos por *B. subtilis* son los más atractivos, mientras que *E. cloacae* y *P. mirabilis* ejercen un relativo papel atractivo. Estos autores en 1983 (a) observan el efecto sobre la ovoposición al cultivar varias bacterias simultáneamente, como puedan ser *B. subtilis* y *P. aeruginosa*, efecto que incrementa considerablemente el número de huevos puestos por parte de *L. cuprina*. En este mismo año, (1983-b), estudian la influencia del pH sobre la ovoposición, ya que en medios alcalinos la puesta es significativamente más elevada que en medios ácidos. Estos autores fijan que el pH idóneo para la ovoposición por parte de *L. cuprina* es alrededor de 10,5. Los estudios de estos autores son culminados por GERRINI y col. (1987) a través de los cuales observan que dado que el crecimiento de las larvas de *L. cuprina* se produce en medio básico, un incremento del pH de la piel donde está albergada la miasis reduce significativamente la supervivencia de las larvas, calculando ésta en 4 veces menor.

HILLERTON y BRAMLEY (1985) analizan el papel vectorial ejercido por *Hydrotaea irritans* y *Musca atumnalis* en el transporte de *Corynebacterium pyogenes*, agente causal de las mastitis, una patología predisponente a la miasis. De sus observaciones concluyen que sólo *H. irritans* puede actuar como transmisor, ya que *C. pyogenes* es expulsado inalterado del intestino a los 4 días de haber sido ingerido. Sin embargo en *M. autumnalis* se produce la destrucción de este microorganísmo patógeno en su intestino. DE LA FUENTE y col. (1985) estudian la microflora aislada de la enfermedad de abcesos ovinos en España, determinando la bacteria responsable como *Streptococcus aureus* catalasa negativo.

JANSEN y HAYES, en 1987, aislan las bacterias asociadas a la

piel de ovejas de raza merina en Sudáfrica, observando la presencia de *E. cloacae*, *S. aureus*, *Acinetobacter sp.*, *P. aeruginosa*, *Corynebacterium sp.*, *E. agglomerans* y *Chromobacterium* sp. Estos autores llegan a la conclusión de que los únicos responsables de la degradación microbiológica de la lana son *P. aeruginosa* y *S. aureus*. Un año más tarde, LEHRER y col.(1988), ponen de manifiesto que la mayoría de las miasis observadas en Europa son miasis genitales y cómo con el desarrollo de la parasitosis se suceden múltiples procesos bacterianos que provocan infecciones secundarias importantes, complicándose así el proceso clínico de la miasis genital. Por último, en este año, COGLEY (1989), estudiando los efectos patológicos producidos por la migración de *Gasterophillus intestinalis* en la nariz de los caballos, observa cómo las galerías que excava en su migración este díptero, son aprovechadas por multitud de bacterias para instalarse, aunque no precisa qué tipo de bacterias son.

Aunque sólo sea de una forma muy sintética, las últimas tendencias dentro de este campo de investigación apuntan al aislamiento de sustancias bactericidas a partir de larvas de dípteros.

DUNCAN, en 1926, ya postula la idea de la existencia de una sustancia «bactericida» dentro del intestino de insectos y arácnidos. Posteriormente, SCHOENTAL (1941) intenta identificar la naturaleza y composición de sustancias antibacterianas presentes en cultivos de *Pseudomonas pyocyanea*, y que, según este autor, pudieran tratarse de sustancias inhibidoras que impedirían la proliferación de cualquier otra bacteria.

Estos antecedentes, más los estudios de Ledingham (1911), Stewart (1934) y Greemberg (1959) llevan a HULTMARK y cols., en 1982, a purificar y aislar la primera proteína antibacteriana del díptero *Cecropia*, denominada 'cecropina I'. Desde entonces, diversos intentos se han sucedido, hasta que en 1985, OKADA y NATORI aislan y purifican la 'sarcotoxina I' a partir de *Sarcophaga peregrina*. En 1986, KEPPI y col. aislan varios péptidos antibacterianos procedentes de *Phormia terranovae* y, en 1987, se aisla la ' lipoforina' de *Musca domestica* a cargo de DE BIANCHI y col. Posteriormente han sido aisladas las 'sarcotoxinas II y III' a partir de *Sarcophaga peregrina* BABA y col. (1987).

DIRECTORIO

Microflora en las miasis por Wohlfahrtia magnifica

TRABAJOS GENERALES Y PRECURSORES	CONFERENCIA PACHUCANA	MICROFLORA ASOCIADA Y SUS RELACIONES EN DIPTEROS	ULTIMAS TENDENCIAS
Faichne, 1909	Hawley y col. 1951	Seddon, 1931	Duncan, 1926
Ledingham, 1911	Gerberich, 1952	Seddon, 1937	Schental, 1944
Graham-Smith, 1912	Greenberg, 1959-a	Belschner, 1937	Hultmark y col., 1962
Tebbutt, 1912	Greenberg, 1959-b	Michalska, 1957	Okada y Natori, 1965
Baer, 1931	Greenberg, 1959-c	Browne y Rogoff, 1959	Keppi y col., 1966
Livingston y Prince, 1932	Radvan, 1960	McQuade, 1964	De Bianchi y col., 1967
Stewart, 1934	Greenberg y Miggiano, 1963	Mulcock, 1966	Buba y col., 1967
Balzam, 1937	Greenberg, 1966	Gunojunova y Kal'vis, 1969	
Ostroienk y Welch, 1942	Takeuchi y col., 1966	Watts y Murray, 1972	
Steinhauss, 1947	Greenberg y col., 1970	Watts y Murray, 1974	
Steinhauss, 1949	Greenberg y Klowden, 1972	Watts y col., 1975	
Wigglesworth, 1950		Eddy y col., 1975	
Barry y col., 1972		Ikeshoji y col., 1975	
Dowell, 1975		Watts y col., 1976	
Prios y col., 1975		Watts y col., 1977	
Courreau y Kaiser, 1979		Watts, 1977	
Poreyt y Abimanti, 1980		Mulla y col., 1977	
Andrés y cols., 1985		CSIRO, 1978	
Krieg, 1984		Watts y col., 1979	
Lennette, 1986		Merritt, 1979	
Krieg y Holt, 1987		CSIRO, 1980	
Sonnenwirth, 1987		Murray y Wilkinson, 1980	
		Scott y col., 1980	
		Merritt, 1981	
		Du Preez y col., 1981	
		Ramens y Murray, 1982	
		Ramens y Murray, 1983-a	
		Ramens y Murray, 1983-b	
		Hillerton y Bramley, 1985	
		De la Fuente y col., 1985	
		Jansen y Hayes, 1987	
		Watts y Chin, 1987	
		Guerrini y col., 1988	
		Lehrer y col., 1988	
		Cogley, 1989	

Metodología

Microflora Asociada

METODOLOGIA

La toma de muestras para el estudio de la microflora asociada a las miasis producidas por *Wohlfahrtia magnifica* ha sido realizado durante los meses de Septiembre, Octubre y Noviembre de 1987 y Junio, Julio y Agosto de 1988.

Se han elegido las miasis por *Wohlfahrtia magnifica* localizadas en la genitalia, ya que según los datos disponibles, esta localización supone un elevado porcentaje respecto a la parasitación registrada por áreas corporales (alrededor del 80%)(Ruíz-Martínez y cols., 1987; Lehrer y col., 1988), y porque, a nuestro juicio, la genitalia supone un orificio natural de invasión por parte del parásito sin que existan necesariamente causas accidentales que provoquen la parasitación. Además, hemos considerado que centrar nuestro estudio en un sólo tipo de miasis facilitaría la comprensión y análisis de los resultados. En todos los casos se trataron de miasis genitales en las que no existieron traumatismos anteriores a la parasitación.

Se han examinado un total de 35 hospedadores, seleccionados en base a las siguientes pautas: 2 individuos sin miasis, 25 individuos sometidos a examen durante el desarrollo de la miasis (15 machos y 10 hembras) y 4 individuos examinados 24 horas después de haber sufrido la miasis, 4 más después de 48 horas (en estos casos las larvas se desprendieron de la miasis una vez terminado su desarrollo larvario). Todas las miasis fueron producidas en condiciones naturales.

Procedentes de estas 25 miasis examinadas, se ha analizado la microflora de 1.775 larvas de *W. magnifica*. El total de larvas se reparte como sigue:

Foto 74: Miasis genital en *Capra hircus* (Macho). En la fotografía se puede apreciar los lugares de toma de muestra que fueron denominados "Periferia miasígena" (A) y "Foco larvario" (B). Trás extirpar las larvas al completo se tomaron muestras de la tercera localización considerada en nuestro estudio "Fondo miasígeno".

Figura 95: Representación esquemática de los puntos de toma de muestras para el análisis de la microflora asociada de las miasis por *Wohlfahrtia magnifica*. P: Periferia de la miasis; F: Foco larvario; B: Fondo de la miasis; L: Larvas.

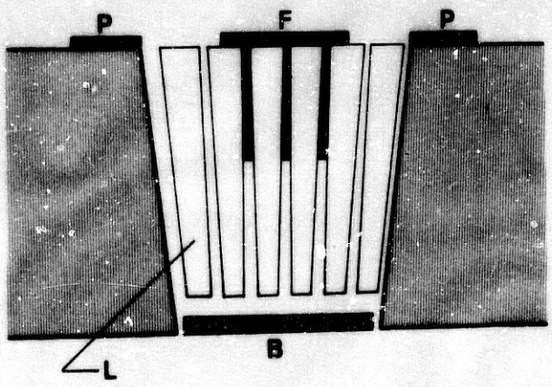


FIG. 95

ESTADIO	Nº de MIASIS	TOTAL LARVAS
Estadio I	8	200
Interestadio I-II	10	250
Estadio II	20	500
Interestadio II-III	12	300
Estadio III	21	525

Dichas larvas eran extraídas con pinzas estériles, introducidas en Esteriline^{R}, y clasificadas por estadios e interestadios de desarrollo, de tal modo que de cada fase de desarrollo se realizaron 5 réplicas con un total de 5 larvas por cada réplica/miasis.

La metodología en el estudio de la microflora asociada se ha dividido en 4 etapas claramente diferenciadas: 1-Toma de muestras de la lesión y de las larvas albergadas en ella, 2-Transporte de las muestras, 3-Determinación e identificación de la microflora asociada a las miasis y 4-Determinación de la microflora asociada a las larvas.

1. Toma de muestras:

Las muestras fueron recogidas de 3 sublocalizaciones consideradas dentro de la miasis: márgenes miasígenos, foco miasígeno (conjunto de larvas) y fondo miasígeno (Foto 74; Fig. 95).

PERIFERIA MIASIGENA: Representan aquellas zonas dentro del 'área general' de la miasis que suponen los bordes externos de la misma, donde no existen larvas alimentándose (ni las ha habido) y donde no llegan los líquidos seroso-sanguíneos que rodean al conjunto de larvas. Aún constituyendo el borde de la miasis no suponen zonas de invasión por parte del parásito, aunque sí son susceptibles de ser invadidas por otras nuevas generaciones de parásitos. Según Isimbekov y Zhumabekov (1983) estas zonas se presentan inflamadas, tumefactas, hemorrágicas y con pequeñas áreas necróticas.

FOCO MIASIGENICO: Es aquella zona de la miasis donde se encuentra el conjunto de larvas (todas en posición vertical o un poco oblícua)

alimentándose del hospedador, además de un líquido constituído por sustancias de excreción y respiración larvaria, serosidad, sangre y tejidos del hospedador.

Puede resultar erróneo pensar en la sola existencia de un foco larvario por miasis, cuando lo normal es que existan varios, en función del tiempo de invasión y del número de generaciones que han pasado por la miasis. Por ello cuando se observó más de un foco miasígeno se procedió a dar 2 toques con el escobillón por foco existente.

FONDO MIASIGENO: Es aquella zona de la miasis correspondiente al punto donde se hallan alimentándose las larvas sobre el hospedador, suponiendo por tanto la parte más alejada del exterior de la miasis. Por ello, una vez extirpadas todas las larvas de la miasis, se procedió a la toma de muestra en esta zona, cuidando no tocar los márgenes o el borde.

En general, se trata de zonas muy erosionadas, multiperforadas y hemorrágicas y con tejidos necrosados. Las heridas sangrantes que se producen tras la extirpación de las larvas facilita por arrastre la toma de muestra de la microflora asociada a esta zona.

Estas sublocalizaciones fueron pre-establecidas para la genitalia ovina parasitada por *W. magnifica*, pero se contemplaron igualmente en la GENITALIA OVINA NORMAL y en la GENITALIA OVINA POST-MIASIGENICA. La sublocalización Periferia atañe a los bordes externos de la genitalia, parte externa de la vaina prepucial en el macho y vulva en la hembra, y la sublocalización Fondo está referida a zonas internas de la genitalia no expuestas al exterior. En cuanto a la sublocalización Foco, ha sido considerada como las paredes laterales internas de la genitalia a nivel medio, sin llegar a contactar con el glande en el caso de los machos ni con la vagina en el caso de las hembras.

Una vez inmovilizado el animal objeto de estudio, se procedió a la toma de muestras mediante la introducción de escobillones estériles en cada sublocalización (periferia, foco, fondo), realizándose 2 réplicas por cada una. Cada escobillón era introducido en viales con un medio de conservación adecuado para anaerobios Portagerm^{R} (4 199 6 de bioMérieux ^{R}), consistente en un medio reductor sólido tamponado. Esta gelosa contiene un indicador de oxido-reducción (resazurina) que actúa como 'chivato' informando del grado de oxigenación de la muestra (virando desde un color lavánda a violeta)(Barry y col., 1972; Dolwell, 1975; Yrios y col., 1975).

Las larvas eran extraídas mediante pinzas estériles de fuerte contextura y diferente longitud según la profundidad a la que se albergasen en la miasis, no utilizando para nuestro análisis aquellas que se deterioraran en el proceso de extracción. Tras ser clasificadas por estadíos e interestadíos de desarrollo, eran introducidas en tubos Esteriline ^{R} de fondo cónico en lotes de 5 larvas, realizándose 5 réplicas por cada estadío larvario y por miasis.

2. Transporte:

Los viales de mantenimiento Portagerm ^{R} (bioMérieux ^{R}) con el escobillón introducido en su interior, a 1 cm del fondo, y cerrados herméticamente, fueron transportados hasta el laboratorio para proceder a su posterior análisis (en un periodo que osciló entre 48 y 72 horas) cuidando el que no existiesen cambios bruscos de Tª. Para ello estos viales fueron introducidos en posición vertical en bolsas térmicas, manteniendo una Tª entre 20 y 25ºC, una humedad relativa del 30% y en permanente oscuridad.

3. Determinación e identificación de la microflora aislada de las distintas sublocalizaciones

Las muestras fueron procesadas siguiendo las técnicas de aislamiento, medios de cultivo, atmósferas y tiempos de incubación en cultivos primarios recomendadas por el 'Manual of Clinical Microbiology' (Sonnenwirth, 1987). Las condiciones de incubación de las diferentes placas fueron de 35ºC durante 48 horas en atmósfera de CO_2, dependiendo que se trate de aeróbios o anaeróbios.

Las pruebas bioquímicas para la determinación de los bacilos Gram-negativos han sido los correspondientes al sistema PASCO MIC/ID^{R} (DIFCO Laboratories of Detroit) que cuentan con 30 pruebas-sustrato y 19 antibióticos de contraste en soluciones seriadas y no-seriadas. Los sustratos que utiliza este sistema son:

Adonitol	Indol	Penicilina 4 ug/ml	Arabinosa
Kanamicina 4ug/ml	Rafinosa	Arginina	Lisina
Rhamnosa	Celobiosa	Malonato	Sorbitol
Cefalotin 8ug/ml	Manitol	Sucrosa	Citrato
Cetrimida	Melobiosa	Tobramicina 4ug/ml	Nitrato
Trehalosa	OF/Glucosa	Colistin 4ug/ml	Triptofano
Esculina	ONPG	Urea	Glucosa
Ornitina	VP		

Los resultados se facilitan en combinación con un sistema de numeros octales de la casa DIFCO^{R} cuantificándose por ordenador (Hitachi ^{R}).

Para el caso de los bacilos Gram-positivos y anaerobios las pruebas bioquímicas utilizadas son las recomendadas por el 'Manual of Clinical Microbiology' (Lennette y col., 1986) y pertenecen a las casas DIFCO ^{R} (DIFCO Laboratories of Detroit), bioMérieux ^{R} y OXOID Ltd ^{R}. Las pruebas bioquímicas son:

Urea	+ Citratos	TSA	Almidón (+/-)
Citratos	Indol	Endosporas	Voges-Proskauer
Glucosa-O	Lactosa	Gelatina	Arginina-dihidrolasa

La taxonomía empleada en la identificación de los morfotipos coloniales sigue los criterios del 'Bergey's Manual of Systematic Bacteriology' (Krieg, 1984; Krieg y Holt, 1987).

4. Determinación de la microflora asociada a las larvas de *W. magnifica*:

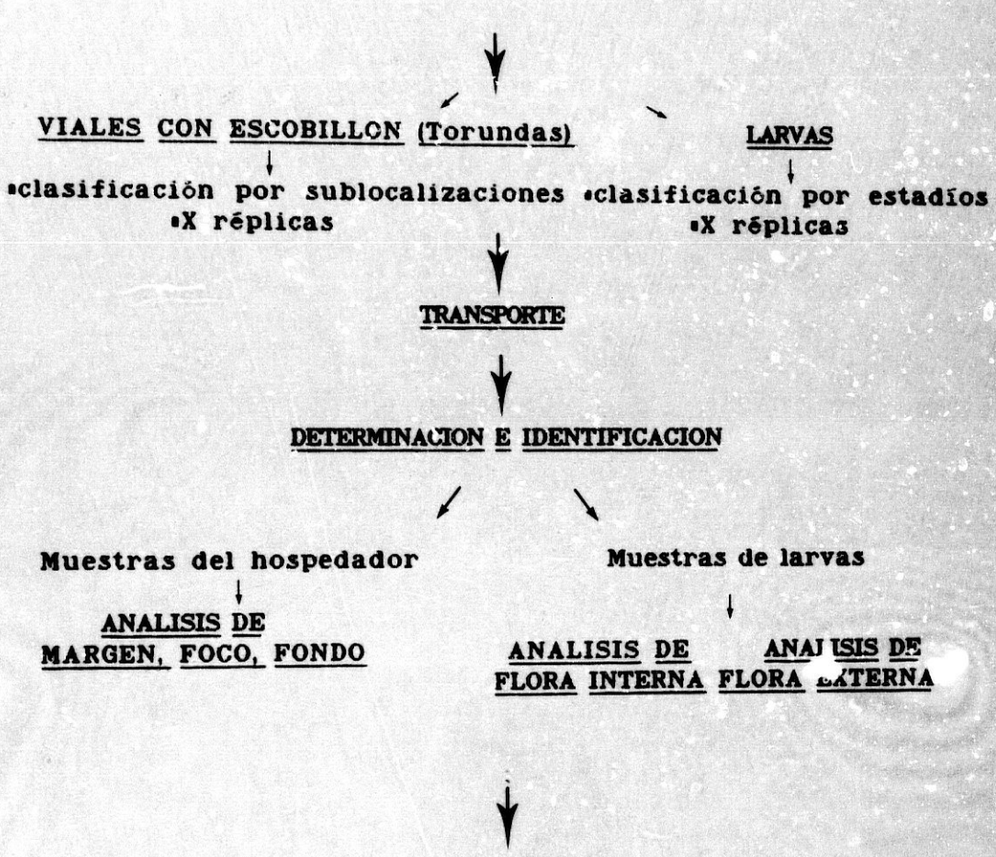
Cada réplica fué introducida en tubos estériles y resuspendidas en 5 ml de solución salina estéril para ser agitada en Mixo-tub ^{R} durante 5 minutos. Posteriormente se decantó el líquido resultante y se analizó para identificar y cuantificar la microflora asociada al exterior de la larva.

Más tarde, las larvas fueron nuevamente resuspendidas en solución salina estéril y se trituraron en un Potter ^{R} de 10 ml, obteniendose un macerado que se centrifuga recogiéndose el sobrenadante para el análisis de la microflora asociada al interior larvario.

El resultado obtenido de ambos métodos es procesado siguiendo los protocolos expuestos en el apartado anterior.

Por último, el ANALISIS ESTADISTICO de los datos se ha realizado mediante el Programa Microstad^{R}.

ESQUEMA METODOLOGICO



Resultados

Microflora Asociada

RESULTADOS

En este estudio se ha procedido a analizar cuantitativa y cualitativamente la microflora aislada de la genitalia ovina sin el concurso de cualquier otra alteración y que puede ser considerada como GENITALIA OVINA NORMAL, aislándose 8 especies bacterianas en este caso. Los resultados obtenidos se muestran en las Tablas 12 y 17, y en la Figura 96.

Del mismo modo se ha estudiado la microflora presente en la GENITALIA OVINA MIASIGENIA, obteniendose un total de 27 especies bacterianas aisladas. Los resultados obtenidos se hallan reflejados en las Tablas 13 y 17, así como en la Figura 97.

El análisis de la microflora, tanto en el interior como en el exterior larvario, de los estadios larvarios de *W. magnifica* que se hallan en la genitalia miasigena, al que denominaremos MICROFLORA DE LARVAS, ha arrojado un total de 16 especies, con un mínimo de 2 especies en el caso del interestadio I-II y un máximo de 14 especies bacterianas aisladas para el caso del estadio III. Los resultados obtenidos en estas experiencias se muestran en las Tablas 14 y 15, y en las Figuras 98 y 99.

Después de desprenderse las larvas de la genitalia miasígena, tras 24 horas se ha observado la microflora asociada a la GENITALIA OVINA POSTMIASIGENA, aislándose 9 especies bacterianas. Los resultados se exponen en las Tablas 16 y 17, así como en la Figura 100.

Tras 48 horas, se examinó de nuevo esta GENITALIA OVINA POSTMIASIGENA, aislándose, en este caso, un total de 7 especies bacterianas, cuyas frecuencias y análisis se muestran en las Tablas 16 y 17 y en la Figura 101.

Se ha analizado la composición de flora aeróbica y anaeróbica de las tres sublocalizaciones consideradas en la genitalia miasígena: periferia, fondo y foco, para la GENITALIA OVINA

MIASIGENA, y para la MICROFLORA DE LARVAS que se alimentan sobre ella, de cara a evaluar el predominio de una u otra flora en el momento de la parasitación por *W. magnifica*, resultando un total de 18 especies aisladas de la periferia, 21 del foco y 20 del foco miasígeno, 16 en el interior y 6 del exterior larvario. Los resultados de esta experiencia se muestran en las Tablas 18 y 19.

La Tabla 20 refleja los diferentes índices de similitud de Jaccard para estadíos larvarios (tanto para el exterior como para el interior larvario), así como para las sublocalizaciones dentro de la miasis y su evolución respecto al proceso parasitario de *W. magnifica*. La Figura 102 contempla la oscilación de la diversidad en las muestras consideradas en nuestro estudio.

En el estudio de la microflora asociada a la genitalia ovina antes, durante y después de sufrir miasis producidas por *Wohlfahrtia magnifica* se han aislado un total de 31 especies bacterianas, encuadradas en 17 géneros pertenecientes a 4 familias, todas ellas quedan esbozadas, según sus características más importantes y clasificación,de acuerdo con el Bergey's (Krieg y Holt, 1967), en la Tabla 21.

TABLA 12: Análisis de la microflora aislada en la Genitalia Ovina Normal.

sp. aisladas	% Importancia por Sublocalización 1	2	3	Presencia por muestra	% Medio Total
E. coli	35	77,5	20	12	44,2
S. epidermidis	-	6,3	-	4	2,1
S.D. enterococcus	41,3	-	-	4	14,6
S. canis	-	-	5	2	1,7
S.D no enterococcus	-	-	47,5	4	15,8
F. necrophorum	-	7,5	18,8	8	8,8
F. nucleatum	13,8	-	-	3	4,6
B. fragilis	7,5	8,8	8,8	11	9,2
sp. aisladas / sublocalización	4	4	5		
TOTAL			8	12	

1 = equivalente a periferia (P); Machos: vaina prepucial, Hembras: vulva.
2 = equivalente a foco (F); Machos: glande, Hembras: pliegues.
3 = equivalente a fondo (B); Machos: senos cavernosos, Hembras: vagina.

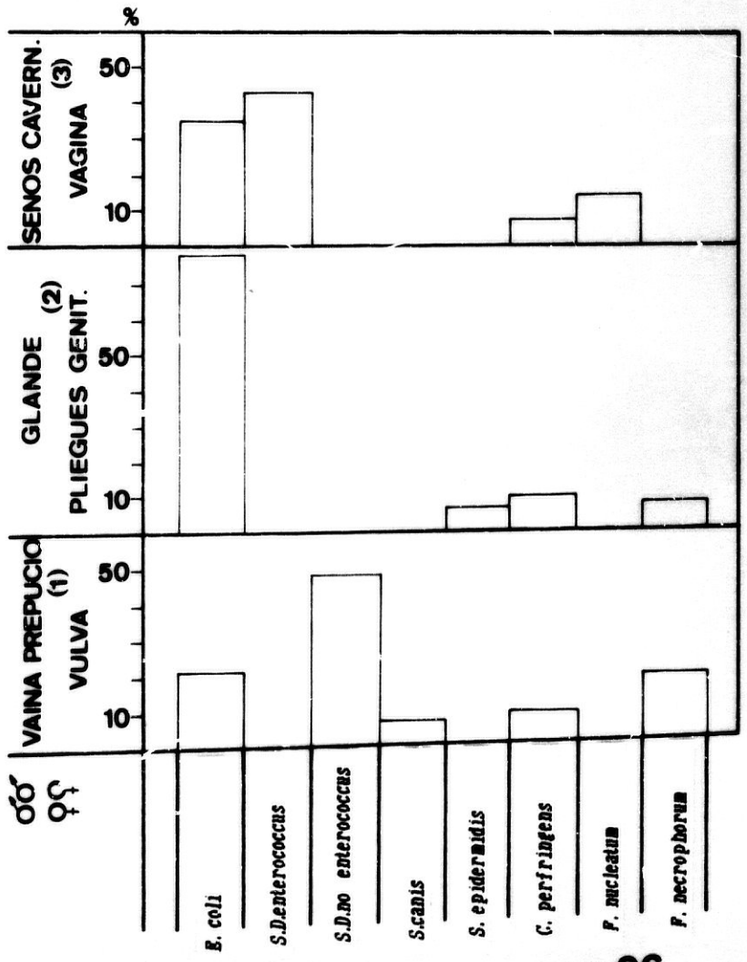


FIG. 96

TABLA 13: Análisis de la microflora aislada en la Genitalia Ovina Miasígena.

sp. aisladas	% Importancia por Sublocalización			Presencia por muestra	% Medio Total
	Periferia (P)	Foco (F)	Fondo (B)		
E. coli	36,2	42,4	45,4	130	41,3
S.D.enterococcus	18,8	15	20	114	18
S.D.no enterococcus	-	2,4	0,8	10	1,1
S.G-D.no enterococcus	0,8	2	2,8	10	1,9
S.β-hemolítico-C	8,4	2	-	14	3,5
S. canis	3,4	0,6	2,4	18	2,1
S. faecalis	1,8	0,7	-	7	0,8
S. viridans	6,6	3,8	-	16	3,5
S. epidermidis	3,4	1	1,4	24	1,9
S. aureus	2,2	-	-	4	0,7
M. phenylpyruvica	-	1,6	-	6	0,5
C. paraputrificans	1,2	1,6	1	16	1,3
S. enteridis	-	1,2	0,4	4	0,5
P. vulgaris	-	4,1	2,2	18	2,1
P. mirabilis	2	2,4	1,4	22	2,1
B. fragilis	4,6	5,2	6,8	102	5,5
B. melaninogenicus	1,2	5,4	3,2	32	3,3
Bacillus sp.	0,2	-	-		0,1
B. subtilis	0,4	0,2	-	4	0,2
F. nucleatum	2,6	1	2,2	28	1,9
F necrophorum	3,2	5,8	5,8	70	4,9
F. mortipherum	-	1,4	1	8	0,8
E. cloacae	-	0,4	0,6	4	0,3
E. agglomerans	-	-	0,8	2	0,3
K. pneumoniae	-	-	0,4	2	0,1
Peptococcus sp.	-	-	0,6	4	0,2
C. freundii	0,8	-	-	2	0,3
sp. aisladas / sublocalización	18	21	19		
TOTAL			27	130	

Figura 97: Frecuencias de la microflora asociada a la Genitalia Ovina Hiasígena. Distribución espacial desde el exterior hacia el interior de la genitalia.

TABLA 14: análisis de la microflora aislada en los estadios larvarios de *M. magnifica*. Evolución de la microflora asociada durante el desarrollo postembrionario.

			S.D.e	*S.v.*	*S.c.*	*S.e.*	*E.c.*	*M.p.*	*P.v.*	*B.spp.*	*B.s.*	*C.p.*	*B.f.*	*B.m.*	*F.n.*	*P.n.*	*P.s.*	*P.mg.*
		1	-	1	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	EXTERIOR	2	-	20	-	60	-	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		3	-	2,5	-	7,5	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1	1	1	1	4	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
ESTADIO	INTERIOR	2	40	20	60	75	-	60	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-
I		3	5	2,5	7,5	37,5	-	15	-	-	7,5	-	-	-	-	-	-	-
	% MEDIO(n= 6)	TOTAL	2,5	2,5	3,8	22,5	-	15	-	-	3,8	-	-	-	-	-	-	-
		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	EXTERIOR	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1	-	-	-	3	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
INTERESTADIO	INTERIOR	2	-	-	-	53	-	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-
I-II		3	-	-	-	16	-	-	-	-	24	-	-	-	-	-	-	-
	% MEDIO(n= 2)	TOTAL	-	-	-	8	-	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-
		1	3	-	-	2	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-
	EXTERIOR	2	100	-	-	100	-	82	-	-	-	-	-	-	-	-	30	-
		3	15	-	-	10	-	21	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-
		1	6	-	2	4	2	6	3	-	-	-	-	-	3	1	3	-
ESTADIO	INTERIOR	2	63	-	50	75	25	72	24	-	-	-	-	-	10	50	30	-
II		3	19	-	15	15	2,5	21,5	3,5	-	-	-	-	-	1,5	2,5	4,5	-
	% MEDIO(n= 9)	TOTAL	17	-	2,5	12,5	1,3	21	1,8	-	-	-	-	-	0,8	1,3	4,5	-
		1	-	3	-	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	EXTERIOR	2	-	67	-	100	-	67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		3	-	17	-	8	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1	4	3	3	-	-	3	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
INTERESTADIO	INTERIOR	2	53	50	63	-	-	64	-	-	-	-	-	-	10	50	-	-
II-III		3	17	12,5	15,8	-	-	16	-	-	-	-	-	-	0,8	4,2	-	-
	% MEDIO(n= 7)	TOTAL	8,8	14,6	7,9	4,2	-	16,3	-	-	-	-	-	-	0,4	2,1	-	-
		1	-	-	-	2	-	12	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	EXTERIOR	2	-	-	-	100	-	93	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		3	-	-	-	10	-	54	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		1	3	2	3	6	-	12	2	1	4	1	1	1	2	1	-	2
ESTADIO	INTERIOR	2	44	30	33,4	57	-	83	20	20	55	10	30	40	12	60	-	13
III		3	6	2,9	4,8	16,2	-	48	1,9	1,0	10,5	0,5	1,4	1,9	1,2	2,9	-	1,2
	% MEDIO(n=14)	TOTAL	3,1	1,4	2,4	8,1	-	50,5	2,9	0,5	5,2	0,2	0,7	1,0	0,6	1,4	-	0,6
	EXTERIOR		3	3,9	0	3,6	0	21,2	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0,9	0
	INTERIOR		9,5	3,6	6,6	16,9	0,5	20	1,1	0,2	8,4	0,1	0,3	0,4	0,7	1,9	0,9	0,2
% MEDIO	TOTAL (Larvas)		6,3	3,7	3,3	10,3	0,3	20,6	0,9	0,1	4,2	0,1	0,1	0,2	0,4	1,0	0,9	0,1

S.D.e= *S. D. enter.*; ***S.v.***= *S. Viridans*; ***S.c.***= *S. canis*; ***S.e.***= *S. epiderm*; ***E.c.***= *E. coli*; ***M.p.***= *M. phenylpyr*; ***P.v.***= *P. vulgaris*; ***B.spp.***= *Bacilus spp.*; ***B.s.***= *B. subtilis*; ***C.p.***= *C. perfring.*; ***B.f.***= *B. fragilis*; ***B.m.***= *B. melaninog.*; ***F.n.***= *F. necrophor.*; ***P.n.***= *P.maltoph.*; ***P.s.***= *P. stuartii*; ***P.mg.***= *P. magnus*

TABLA 15: Análisis cualitativo de la microflora asociada en los estadios larvarios de *W. magnifica*.

	L. I	L. I-II	L. II	L. II-III	L. III
S. D. enterococo	+	-	+	+	+
S. viridans	+	-	-	+	+
S. canis	+	-	+	+	+
S. epidermidis	+	+	+	+	+
E. coli	-	-	+	-	-
M. phenylpyruvica	+	-	+	+	+
P. vulgaris	-	-	+	-	+
Bacillus spp.	-	-	-	-	+
B. subtilis	+	+	-	-	+
C. perfringens	-	-	-	-	+
B. fragilis	-	-	-	-	+
B. melaninogenicus	-	-	-	-	+
F. necrophorum	-	-	+	+	+
P. maltophila	-	-	+	+	+
P. stuartii	-	-	+	-	-
P. magnus	-	-	-	-	+
nº de especies = 16	6	2	9	7	14

TABLA 16: Análisis de la microflora aislada en la Genitalia Ovina, una vez ha cesado la parasitación. Microflora aislada sobre Genitalia Ovina Postmiasígena de 24 y 48 horas.

	GENITALIA OVINA POSTMIASIGENA (24 h.)					GENITALIA OVINA POSTMIASIGENA (48 h.)				
	% Importancia por Sublocalización			Presencia por	% Medio	% Importancia por Sublocalización			Presencia por	% Medio
sp. aisladas	Periferia (P)	Foco (F)	Fondo (B)	muestra	Total	Periféria (P)	Foco (F)	Fondo (B)	muestra	Total
E. coli	24,4	16,9	7,5	14	16,25	37,5	28,80	26,25	24	38,8
S. epidermidis	3,8	-	-	2	1,25	-	-	-	-	-
S.D. enterococcus	33,1	17,5	18,8	19	25,20	22,5	31,25	-	16	17,9
S. canis	3,8	3,8	11,9	13	6,50	-	-	-	-	-
S. viridans	-	0,6	2,5	3	1,04	-	-	-	-	-
S.D. no enterococcus	-	12,5	30,6	10	14,40	-	-	-	-	-
F. necrophorum	13,8	17,5	13,1	16	14,80	20,0	-	40,00	16	20,0
F. nucleotum	5,0	13,8	4,4	15	7,70	-	15,00	-	8	5,0
B. fragilis	16,2	11,2	11,2	22	12,90	10,0	15,00	20,00	24	15,0
C. freundii	-	-	-	-	-	-	-	13,80	8	4,6
P. mirabilis	-	-	-	-	-	10,0	10,0	-	16	6,7
TOTAL		9		24			7		24	

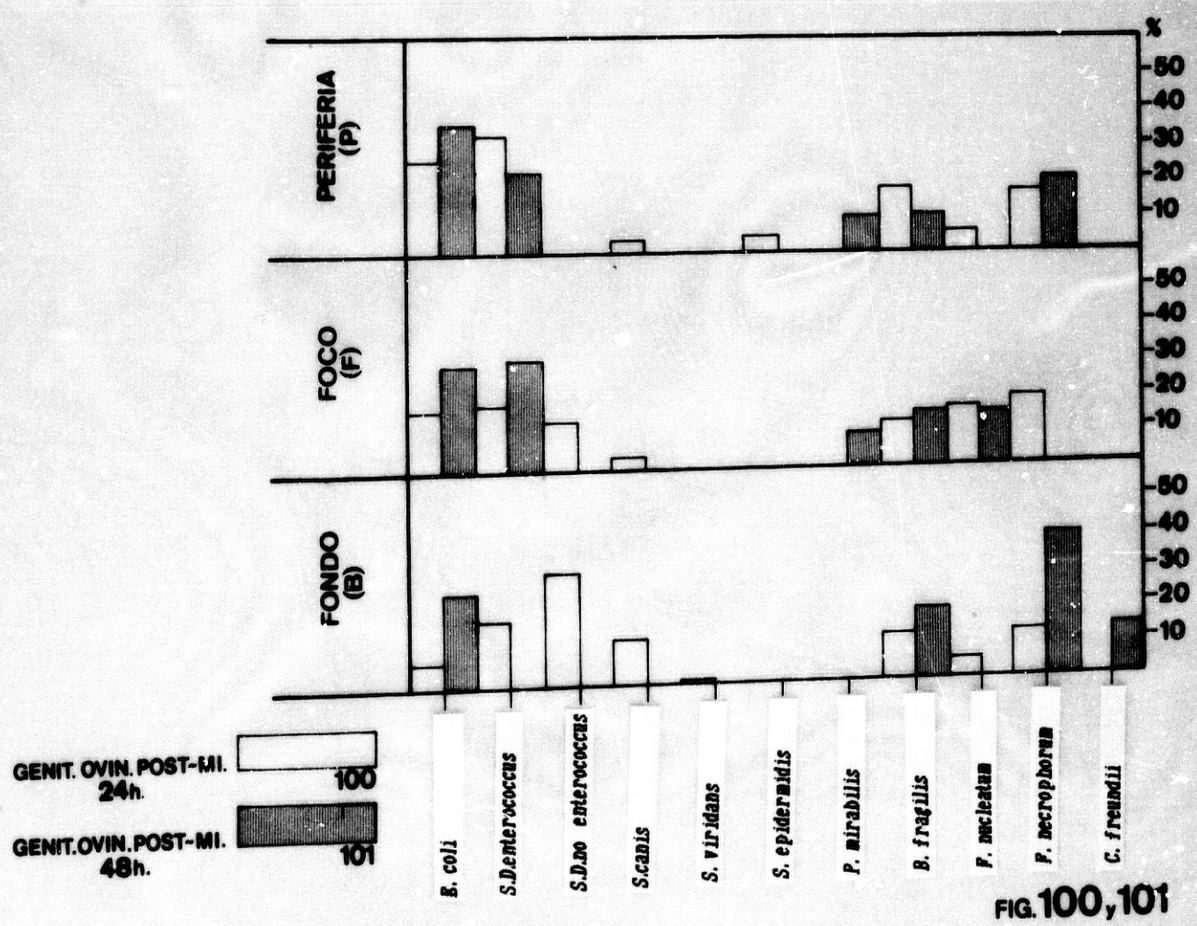


FIG. 100, 101

TABLA 17: ANALISIS CUALITATIVO DE LA EVOLUCION DE LA MICROFLORA ASOCIADA A LA GENITALIA ANTES, DURANTE y DESPUES DEL PROCESO PARASITARIO POR *WOHLFAHRTIA MAGNIFICA*

	GENITALIA OVINA NORMAL	GENITALIA MIASIGENA	GENITALIA 24 h	GENITALIA 48 h
E. coli	+	+	+	+
S.D. enterococo	+	+	+	+
S.D. no enterococo	+	+	+	-
S.G-D no enterococo	-	+	-	-
S.B-hemolítico-C	-	+	-	-
S. canis	+	+	+	-
S. faecalis	-	+	-	-
S. viridans	-	+	+	-
S. epidermidis	+	+	+	-
S. aureus	-	+	-	-
M. phenylpyruvica	-	+	-	-
C. paraputrificum	-	+	-	-
C. perfringens	-	-	-	-
S. enteridis	-	+	-	-
P. vulgaris	-	+	-	-
P. mirabilis	-	+	-	+
B. fragilis	+	+	+	+
B. melaninogenicus	-	+	-	-
Bacillus spp.	-	+	-	-
B. subtilis	-	+	-	-
F. nucleatum	+	+	+	+
F. necrophorum	+	+	+	+
F. mortipherum	-	+	-	-
E. cloacae	-	+	-	-
E. agglomerans	-	+	-	-
K. pneumoniae	-	+	-	-
Peptococcus spp.	-	+	-	-
F. magnus	-	-	-	-
P. maltophila	-	-	-	-
P. stuartii	-	-	-	-
C. freundii	-	+	-	+
nº de especies = 27	8	27	9	7

TABLA 16: Análisis de la flora aeróbica y anaeróbica aislada sobre la periferia, foco y fondo de la genitalia ovina.

LOCALIZACION	BACTERIAS AEROBIAS	FRECUENCIA DE AISLAMIENTO	PORCENTAJE $\bar{X}$ TOTAL	BACTERIAS ANAEROBIAS	FRECUENCIA DE AISLAMIENTO	PORCENTAJE $\bar{X}$ TOTAL	Nº TOTAL ESPECIES
MARGEN (M)	*S.D-enterococo*	60	28,9	*E. coli*	49	33,7	18
	S.G-D-no enterococo	4	0,2	*C. parapurificum*	6	0,3	
	S.B-hemolitico-C	8	2,1	*P. mirabilis*	14	3,0	
	S. canis	13	1,8	*B. fragilis*	52	9,6	
	S. faecalis	5	0,5	*B. melaninogenicus*	4	0,3	
	S. viridans	14	1,6	*F. nucleatum*	18	5,4	
	S. epidermidis	12	1,8	*F. necroforum*	30	9,3	
	S. aureus	4	0,6	*B. subtilis*	2	0,1	
	Bacillus sp.	2	0,1				
	C. freundii	2	0,2				
FOCO (F)	*S.D-enterococo*	46	15,9	*E. coli*	67	41,4	21
	S.D-no enterococo	10	3,7	*C. paraputrificum*	6	0,4	
	S.G-D-no enterococo	4	0,5	*S. enteridis*	2	0,3	
	S.B-hemolitico-C	6	0,5	*P. vulgaris*	10	1,0	
	S. canis	4	1,1	*P. mirabilis*	18	3,1	
	S. faecalis	2	0,2	*B. fragilis*	47	10,0	
	S. viridans	3	1,1	*B. melaninogenicus*	16	1,4	
	S. epidermidis	10	1,8	*F. nucleatum*	22	7,5	
	M. phenylpyruvica	6	0,4	*F. necrophorum*	36	7,7	
	E. cloacae	2	0,1	*F. mortiferum*	6	0,4	
				B. subtilis	2	0,1	
FONDO (3)	*S.D-enterococo*	49	9,8	*E. coli*	64	24,8	20
	S.D-no enterococo	14	19,7	*C. paraputrificum*	4	0,3	
	S.G-D-no enterococo	2	0,7	*S. enteridis*	2	0,1	
	S. canis	16	4,8	*P. vulgaris*	8	0,6	
	S. viridans	2	0,6	*P. mirabilis*	6	0,4	
	S. epidermidis	8	0,4	*B. fragilis*	48	11,7	
	E. cloacae	2	0,2	*B. melaninogenicus*	12	0,8	
	E. agglomerans	2	0,2	*F. nucleotum*	24	1,7	
	K. pneumoniae	2	0,1	*F. necrophorum*	44	19,4	
	C. freundii	8	3,5	*F. mortiferum*	2	0,3	
				Peptococus sp.	4	0,2	

Nº total de muestras examinadas = 70

TABLA 19: Análisis de la flora aeróbica y anaeróbica aislada sobre los estadios larvarios de *N. magnifica*.

Nº MUESTRAS EXAMINADAS	LOCALIZACION	BACTERIAS AEROBIAS	FRECUENCIA DE AISLAMIENTO	PORCENTAJE X TOTAL	BACTERIAS ANAEROBIAS	FRECUENCIA DE AISLAMIENTO	PORCENTAJE X TOTAL	Nº TOTAL ESPECIES
80	L I	*S.D-enterococo*	5	2,5	*B. subtilis*	5	3,8	6
		S. viridans	10	2,5				
		S. canis	5	3,8				
		S. epidermidis	25	22,5				
		M. phenylpyruvica	20	15				
100	L I-II	*S. epidermidis*	15	8	*B. subtilis*	20	12	2
200	L II	*S.D-enterococo*	45	17	*E. coli*	10	1,3	9
		S. canis	10	2,5	*P. vulgaris*	15	1,8	
		S. epidermidis	30	12,5	*F. necrophorum*	15	0,8	
		M. phenylpyruvica	55	21	*P. stuartii*	30	4,5	
		P. maltophila	5	1,3				
120	L II-III	*S.D-enterococo*	20	8,8	*F. necrophorum*	5	0,4	7
		S. viridans	30	14,6				
		S. canis	15	7,9				
		S. epidermidis	5	4,2				
		M. phenylpyruvica	30	16,3				
		P. maltophila	5	2,1				
210	L III	*S.D-enterococo*	15	3,1	*P. vulgaris*	15	2,9	14
		S. viridans	10	1,4	*B. subtilis*	20	5,2	
		S. canis	15	2,1	*C. perfringens*	5	0,3	
		S. epidermidis	40	8,1	*B. fragilis*	1	0,7	
		M. phenylpyruvica	120	50,5	*B. melaninogenicus*	1	1	
		Bacillus sp.	5	0,5	*F. necrophorum*	2	0,6	
		P. maltophila	5	1,4	*P. magnus*	2	0,6	
355	INTER.	*S.D-enterococo*	65	9,5	*E. coli*	10	0,5	16
		S. viridans	30	3,6	*P. vulgaris*	25	1,1	
		S. canis	45	6,6	*B. subtilis*	45	8,4	
		S. epidermidis	85	16,9	*C. perfringens*	5	0,1	
		M. phenylpyruvica	115	20	*B. fragilis*	5	0,3	
		Bacillus sp.	5	0,2	*B. melaninogenicus*	5	0,1	
		P. maltophila	15	1,9	*F. necrophorum*	30	0,7	
					P. magnus	10	0,9	
					P. stuartii	15	0,2	
355	EXTER.	*S.D-enterococo*	15	3	*P. vulgaris*	5	0,8	6
		S. viridans	20	3,9	*P. stuartii*	15	0,9	
		S. epidermidis	30	3,6				
		M. phenylpyruvica	110	21,2				

TABLA 20: MATRICES DE SIMILITUD Y SOLAPAMIENTO DEL ANALISIS CUANTITATIVO EFECTUADO EN *WOHLFAHRTIA MAGNIFICA*.

A. MATRIZ DE SIMILITUD PARA LA GENITALIA OVINA ANTES, DURANTE Y DESPUES DE LA MIASIS

Genitalia ovina normal	Genitalia ovina miasígena	Genitalia ovina 24 h despues	Genitalia ovina 48 h después	
-	46	94	67	Genitalia ovina normal
	-	51	41	Genitalia ovina miasígena
		-	62	Genitalia ovina 24 h después
			-	Genitalia ovina 48 h después

B. MATRIZ DE SIMILITUD PARA LOS ESTADIOS LARVARIOS DE W. MAGNIFICA

L.I	L.I-II	L.II	L.II-III	L.III	Interior	Exterior	
-	50	53	77	60	54	67	L.I
	-	18	22	25	22	25	L.I-II
		-	75	61	72	67	L.II
			-	67	61	61	L.II-III
				-	93	50	L.III
					-	54	Interior
						-	Exterior

C. MATRIZ DE SIMILITUD PARA LAS DIFERENTES SUBLOCALIZACIONES CONSIDERADAS EN LA GENITALIA OVINA

Genitalia ovina normal			Genitalia ovina miasígena			Genitalia ovina 24 h después			Genitalia ovina 48 h después			
M	F	B	M	F	B	M	F	B	M	F	B	
-	50	44	36	32	35	73	67	67	67	89	50	M Genitalia
	-	67	36	32	35	73	50	50	67	44	75	F ovina
		-	35	38	42	67	77	77	60	40	67	B normal
			-	77	59	56	54	54	43	54	54	M Genitalia
				-	80	50	55	55	38	38	29	F ovina
					-	54	59	66	42	42	26	B miasígena
						-	80	80	67	67	54	M Genitalia
							-	100	61	61	50	F ovina
								-	61	61	50	B 24 h después
									-	61	67	M Genitalia
										-	44	F ovina
											-	B 48 h después

Valor Mínimo = 26%
Valor Máximo = 100%

TABLA 21: Ubicación sistemática y características más importantes de la microflora aislada en nuestro estudio.

Clasificación del Bergey's	FAMILIA	Características más importantes	Géneros	Especies
Cocos Grampositivos Aerobios o Anaerobios Facultativos	MICROCOCACEAE	Catalasa +	g. *Staphylococcus*	*S. aureus* *S. epidermidis*
	DEINOCOCACEAE	Catalasa 0	g. *Streptococcus*	*S.D-enterococo* *S.D-no enterococo* *S.G-D-no enterococo* *S.B-hemolitico-C* *S.canis* *S.viridans* *S.faecalis*
Anaerobios estrictos		Catalasa 0	g. *Peptococcus* g. *Peptostreptococcus*	*Peptococcus sp.* *P. magnus*
Bacilos Gramnegativos Aeróbios o Anaeróbios Facultativos	ENTEROBACTERIACEAE	Fermentación Glucosa Reducción Nitratos Oxidasa(-)	g. *Escherichia* *Salmonella* g. *Citrobacter* g. *Proteus* g. *Enterobacter* g. *Klebsiella* g. *Moraxella* g. *Pseudomonas* g. *Providencia*	*E.coli* *S.enteridis* *C.freundii* *P.vulgaris* *P.mirabilis* *E.cloacae* *E.agglomerans* *K.pneumoniae* *M.phenylpyruvica* *P.maltophila* *P.stuartii*
Bacilos Grampositivos esporulados		Aeróbios o Anaeróbios Facultativos	g. *Bacillus*	*Bacillus spp.* *B.subtilis*
Bacilos Grampositivos Anaerobios		Anaeróbios estrictos	g. *Clostridium*	*C.perfringens* *C.paraputrificum*
Bacilos Gramnegativos Anaerobios	BACTEROIDACEAE	Anaerobios estrictos	g. *Bacteroides* g. *Fusobacterium*	*B.fragilis* *B.melaninogenicus* *F.nucleatum* *F.mortiferum* *F.necrophorum*

Discusión

Microflora Asociada

DISCUSION

GENITALIA OVINA NORMAL

Si observamos detalladamente las características de la flora aislada en la **GENITALIA OVINA NORMAL** (sin proceso parasítico que la altere o haya alterado) (Tabla 12; Fig. 96), podemos ver que en su mayoría se tratan de organismos patógenos en heridas y úlceras (Krieg y Holt,1987):*E. coli*, *S.D. enterococcus*, *S.D. no enterococcus* y *B. fragilis*. Además, han sido aislados otros patógenos como *S. canis* (coco gram-positivo perteneciente al grupo de los B-hemolíticos), que es considerado como patógeno animal normal en mucosas, y otros (que, aunque son importantes dentro del cómputo general), como *S. epidermidis*, constituyen parte de la flora normal de piel y mucosas animales (Jansen y Hayes, 1987). También habría que añadir a *F. nucleatum* y *F. necrophorum*, que aún siendo flora saprofita intestinal, su notable capacidad proteolítica hace que puedan ser considerados como patógenos en la mucosa genital.

A la luz de estos resultados, parece claro que además de una contaminación ya habitual en la genitalia ovina normal, existen una serie de elementos extraños que actuan como patógenos y que provienen de los distintos medios de contaminación anteriormente señalados, por lo que, de acuerdo con Seddon (1937) y Belschner (1937), el aparato genital de los ovinos ya presenta lo que podemos denominar una 'contaminación normal'. Este punto de vista, siempre en sentido general, sin embargo se restringe mucho más al observar cuáles de las 8 especies aisladas en la genitalia normal han sido encontradas con una frecuencia significativa, limitándose este número a 5: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *S.D. no enterococcus*, *B. fragilis* y *F. necrophorum*, con porcentajes que oscilan entre el 8,8 y el 44,2% (Tabla 12; Fig. 96, 104). Es por lo que se puede pensar que estas 5 especies sean las constituyentes de esta 'contaminación normal' de la genitalia ovina.

Figura 103: Análisis comparativo de las frecuencias presentadas por las especies bacterianas aisladas en nuestro estudio. A: Genitalia Ovina normal; B: Genitalia Ovina miasígena; C: Larvas; D: Genitalia Ovina postmiasígena 24 h.; E: Genitalia Ovina postmiasígena 48 h..

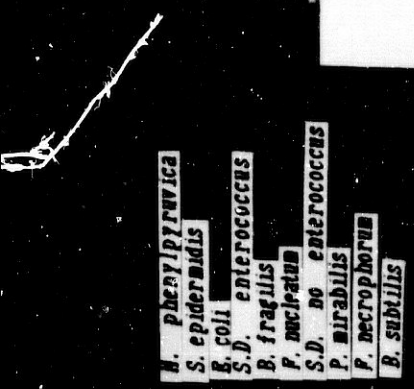
La invasión parasitaria por *W. magnifica* incrementa y acentúa esta contaminación inicial, haciendo que el valor de diversidad específica (H') de 1,64 para la Genitalia Ovina Normal pase a un valor de 2,18 en la GENITALIA OVINA MIASIGENA muy cerca del máximo teórico de diversidad específica aceptable en nuestro estudio (diversidad teórica máxima = 2,3)(Tabla 13; Fig. 97, 102).

Las 27 especies bacterianas que componen la microflora de la Genitalia Ovina Miasígena (Tabla 13) parecen indicar claramente, de acuerdo con otros autores, que la contaminación normal por microorganismos ambientales y fecales se incrementa con el desarrollo de la miasis (Seddon, 1937; Belschner, 1937; Merritt, 1979; Murray y Wilkinson, 1980; Hawley y col., 1985; Lehrer y col., 1988; Cogley, 1989). Entre estas especies cabe destacar, según nuestros datos, que en la genitalia se han aislado bacterias que intervienen en la degradación microbiológica de la lana (Michalaska, 1957; McQuade, 1964; Mulcock, 1966; Watts, 1977; CSIRO, 1980; Watts y Chin, 1987), en abcesos ovinos (De la Fuente y col., 1985), dematitis (Scott y col., 1980; Watts y Chin, 1987), mastitis (Du Preez y col., 1981) además de por bacterias aisladas normalmente en piel y lana de ovejas (Jansen y Hayes, 1987)(Tabla 22). Por tanto, en líneas generales, la flora aislada podría destacar por su ubicuidad.

En esta Genitalia Ovina Miasígena asímismo se han aislado (con una elevada frecuencia y porcentaje), *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *B. fragilis* y *F. necrophorum*, lo que pudiera indicar que se traten de especies normales en este tipo de proceso parasitario, algunas de ellas, además, muy competitivas (Greemberg, 1959-a, 1959-b 1959-c). Otras especies no aisladas en la genitalia ovina normal y que, en general, no sobrepasan el 2% respecto del total aislado son *S. aureus*, *C. paraputrificum*, *S. enteridis*, *P. vulgaris* y *P. mirabilis*, presentando la particularidad de haberse aislado en un porcentaje bajo respecto a las anteriores, pese a su destacada competitividad con otras poblaciones bacterianas demostrada por otros autores (Greemberg y Miggiano, 1963; Greemberg, 1966; Greemberg y col., 1970; Greemberg y Klowden, 1972; Emmens y Murray, 1982, 1983-a). Quizás éstas podrían ser las responsables de la disminución sufrida por *S D. no enterococcus* desde la Genitalia Ovina Normal a la Genitalia Ovina Miasígena (Tabla 17; Fig. 103, 104).

La patogenicidad en la genitalia miasígena no se ve incrementada tanto por la diversidad de la flora aislada como por la presen-

Figura 104: Comportamiento y oscilación de las bacterias más representativas en la microflora asociada a la Genitalia Ovina antes, durante y después del proceso parasitario.



cia de bacterias no habituales en este entorno natural y que por tanto pueden asumir el papel de patógeno. Tanto *S. canis* como *S. epidermidis* se mantienen en niveles similares respecto a la genitalia ovina normal, incorporándose otro coco típico de piel y mucosa animal como es *S. viridans*. Otras especies, como *S. aureus*, *B. subtilis*, *S. faecalis*, *S. enteridis*, *E. cloacae*, *E. agglomerans*, *C. paraputrificum* y *C. freundii*, pueden considerarse como flora entérica o proveniente de la degradación microbiológica de la lana que rodea a las zonas afectadas. Aparecen en un porcentaje bajo que las hace poco importantes a la hora de producir patologías en el hospedador (Tabla 13; Fig. 97) y que, según nuestras observaciones, con el cese del proceso parasitario tienden a desaparecer rápidamente (Tabla 17; Fig. 103).

Tras un análisis detenido observaremos que entre las 27 especies bacterianas aisladas en la genitalia ovina miasígena, sólo 7 alcanzan un porcentaje de aislamiento significativo: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *S.B-hemolítico-C*, *S. viridans*, *B. fragilis*, *B. melaninogenicus* y *F. necrophorum*. Haciendo válidas algunas observaciones anteriores, esta flora es típicamente fecal con organismos de gran capacidad proteolítica como *F. necrophorum*, otros que son típicos de mucosas animales como *S. viridans* y una especie indeterminada como es *S.B-hemolítico-C* que, a la luz de otros estudios comparativos (Scott y col., 1980; De la Fuente y col., 1985), pudiera corresponderse con *Streptococcus pyogenes*, común en heridas abiertas y abcesos en bóvidos y équidos (Merck, 1970; Krieg y Holt, 1987). La presencia de este conjunto de bacterias sí parece justificar la patogenicidad con que se complica el proceso parasitario de la miasis (Lehrer y col., 1988; Cogley, 1989). Por otra parte, *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *B. fragilis* y *F. necrophorum* siguen una clara evolución desde una Genitalia Ovina Normal hasta una Genitalia Ovina Post-miasígena (Fig. 103, 104).

Se podría pensar que gran parte de esta flora aislada en la genitalia ovina miasigena pueda deberse a un transporte ejercido por los adultos de *Wohlfahrtia magnifica*, ya que en moscas adultas ha sido suficientemente demostrado el transporte de numerosas bacterias adheridas a los tarsos y que pasan al hospedador en el proceso de larviposición (Ostrolenk y Welch, 1942; Steinhauss, 1947; Takeuchi y col., 1966; Foreyt y Abinanti, 1980). No obstante, el tiempo y frecuencia de estos contactos no parecen importantes si los comparamos con las ingentes cantidades de *Musca domestica* que son atraídas por la fetidez de la miasis, para alimentarse de los fluídos y exudados de ésta (Foto 75). Parece más razonable admitir que es esta última especie especie la responsable de un transporte cuantioso de microorganismos a la miasis, habida cuenta de la proclividad de

TABLA 22: ANALISIS COMPARATIVO ENTRE LA MICROFLORA AISLADA EN DIVERSOS PROCESOS PATOLOGICOS Y LA AISLADA EN MIASIS.

Degradación de la lana	Dermatitis Abcesos	Piel y Lana	Mastitis	Miasis
P. aeruginosa[1, 2, 3]	*S. epidermidis*[2]	*E. cloacae*[1, 6]	*E. aerofaciens*[7]	*E. cloacae*[8]
P. vulgaris[1, 2]	*S. viridans*[4]	*S. aureus*[1, 6]	*S. aureus*[7]	*P. aeruginosa*[8]
E. coli[2]	*S. aureus*[4]	*A. calcoacet.*[6]	*B. fragilis*[7]	*B. subtilis*[8]
Acinetobacter[2]	*P. aeruginosa*[4]	*M. luteus*[1, 6]	*C. pyogenes*[7]	*P. mirabilis*[8]
Bacillus sp.[2]	*B. subtilis*[4]	*P. aeruginosa*[1, 6]	*S. agalactiae*[7]	*S. aureus*[9]
E. cloacae[3]	*S. aureus*[5]	*C. bovis*[6]	*P. indolicus*[7]	*B. fragilis*[9]
E. agglomerans[3]	*C. p-tuberc.*[5]	*Arthrobacter*[6]	*E. lentum*[7]	*Peptococcus*[9]
B. subtilis[3]	*M. abscenden*[5]	*E. agglomerans*[6]	*Streptococcus*[7]	*S. D. enteroc.*[9]
S. epidermidis[3]	*M. pyogenes*[5]	*C. typhiflavum*[6]		*P. maltophila*[9]
		C. xerosis[6]		*E. agglomer.*[9]
				S. B-hemol.[9]
				S. epidermid.[9]
				S. viridans[9]
				P. vulgaris[9]
				E. coli[9]
				Bacillus sp.[9]

[1]Michalaska (1957); [2]McGuade (1964); [3] Mulcock (1966); [4]Scott y col. (1980)
[5]De la Fuente y col. (1985); [6]Jansen y Hayes (1987); [7]Du Preez y col. (1981)
[8]Emmens y Murray (1982); [9]GRANADA (1990).

Foto 75: Miasis genital en *Ovis aries* (Hembra). En la Periferia y Foco larvario pueden observarse numerosos adultos de *Musca domestica* alimentándose de los exudados que esta miasis produce. Este hecho es muy frecuente en miasis por *Wohlfahrtia magnifica* y nos ha hecho pensar en la posibilidad de un transporte bacteriano adiccional a cargo de esta especie.

esta especie a ser vectora de numerosas bacterias en razón a sus hábitos alimenticios (Ledingham, 1911; Graham-Smith, 1912; Tebbutt, 1912; Ostrolenk y Welch, 1942; Hawley y col., 1951; Gerberich,1952; Greemberg, 1959-b; Andrés y col., 1985; Hillerton y Bramley, 1985).

MICROFLORA ASOCIADA A LOS ESTADIOS LARVARIOS DE *W. MAGNIFICA*

Diversos autores han estudiado la MICROFLORA ASOCIADA A LAS LARVAS de especies miasígenas, tanto en *Hypoderma bovis* (Gomojunova y Kal'vis, 1969), como en *Lucilia cuprina* (Watts y col., 1977, 1979; Emmens y Murray, 1982, 1983-a, 1983-b; Guerrini y col. 1988), pero dado que no existen datos concretos a cerca de la microflora asociada a larvas de sarcofágidos, no caben establecer comparaciones con nuestros datos a nivel específico. No obstante sí se pueden establecer a nivel general.

Las larvas, en razón a su actividad y nutrición, pueden contaminarse frecuentemente con la microflora asociada al conjunto de la genitalia donde éstas se desarrollan (que ejerce el papel de microhábitat para ellas). Por ello, y a la luz de los resultados de las Tablas 13, 14 y 15, convendría discriminar cuáles son las especies bacterianas realmente aisladas sobre las larvas y cuáles han sido aisladas en éstas como consecuencia de un posible arrastre a partir de la genitalia donde se albergan.

Parece necesario destacar aquellos casos que claramente constituyen parte de la microflora asociada a las larvas (Tabla 13, 14, 23). Entre éstas destaca *Moraxella phenylpyruvica* por el hecho de que su frecuencia de aislamiento y porcentaje de presencia es 0 para la genitalia no miasígena, tanto antes como después del proceso parasitario. Otra razón es que en la genitalia ovina miasígena esta especie sólo ha sido aislada de la sublocalización Foco, con sólo un 0,54% del total, poco significativo dentro del análisis global de esta muestra (Tabla 13; Fig. 97). Según nuestra opinión esta especie podría ser la más representativa para las larvas de *W. magnifica*.

Igualmente podría ocurrir con *S. epidermidis*, *B. subtilis* y *S.D. enterococcus* pero con diferentes interpretaciones. Mientras que *S. epidermidis* y *B. subtilis* siguen una tendencia similar a lo observado para *M. phenylpyruvica*, ya que sus porcentajes son muy inferiores en el resto de muestras, con respecto, a los obtenidos para las larvas, *S.D. enterococcus* es una bacteria omnipresente en todas las muestras con elevados porcentajes de aislamiento, por lo que en buena lógica, si las larvas se desarrollan en

un medio con abundancia de esta especie bacteriana, parece que tanto por arrastre como por ingestión, obtengamos un porcentaje significativo de aislamiento para esta bacteria (Canio Russo, 1931; Balzam, 1937) (Tabla 13, 14, 23; Fig. 97, 98, 105).

Siguiendo con el mismo razonamiento, observamos que en las fases larvarias de *W. magnifica* se han aislado varias especies bacterianas que no aparecen en el resto del estudio (ni tan siquiera de una forma testimonial), estas son: *P. maltophila*, *P. stuartii* y *P. magnus*, si bien con porcentajes pequeños de aislamiento, que oscilan entre el 0,12 y el 0,96%. No obstante, este pequeño porcentaje no debe despreciarse, pues sabemos que muchas bacterias que apenas aparecen en larvas o lo hacen en niveles muy reducidos, pueden alcanzar en la fasea adulta hasta el 41% de su flora bacteriana (Hawley y col., 1951; Gerberich, 1952; Greemberg, 1959b). Estas tres especies bacterianas fueron aisladas del interior larvario.

Por sus características biológicas cabe pensar que tanto *P. magnus* como *P. stuartii* residan en el tubo digestivo larvario por su condición de anaerobias, y *P. maltophila* en los conductos respiratorios por su condición de aerobio estricto (Tabla 14, 19). Aunque Greemberg y Miggiano (1963), opinan que el aislamiento de *Pseudomonas* en moscas es muy frecuente (hasta el 30%), al igual que ocurre con otras bacterias entéricas (Schoental, 1941; Greemberg, 1966; Greemberg y col., 1970; Greemberg y Klowden, 1972; Merritt, 1981; Watts y Chin, 1987), nuestro estudio, aún coincidiendo en líneas generales, ya que se han aislado esas mismas tipologías bacterianas, destaca el bajo porcentaje y escasa presencia por muestra analizada de éstas (0,96%). Las peculiaridades biológicas que presenta *M. phenylpyruvica* y *B. subtilis*, como especies representativas en las larvas, son importantes, pues tanto la emisión de sustancias sulfuradas (Emmens y Murray, 1982, 1983-a; Lennette, 1986; Krieg y Holt, 1987), como su ubicuidad (aunque *B. subtilis* sólo ha sido aislado del interior larvario) (Steinhauss, 1947; Greemberg y Miggiano, 1963; Watts, 1977; Du Preez y col., 1981; Krieg, 1984; Andrés y col., 1985), hacen que estas especies puedan tener una marcada influencia en la atracción de nuevas hembras grávidas como posteriormente analizaremos (Seddon, 1937; Belschner, 1937; Browne y Rogoff, 1959; Watts y col., 1975, 1976, 1977 y 1979).

Las especies más representativas para las larvas presentan comportamientos diferentes durante la ontogenia de *W. magnifica* (Tabla 23; Fig. 106). Si bien *P. stuartii* y *P. maltophila* sólo se presentan a partir del estadío II, *P. magnus* sólo lo hace en el estadío III y *B. subtilis* esta ausente en los estadíos

medios (II y II-III), con una tendencia oscilante entre el estadio I y el III. Unicamente *S. epidermidis* y *M. phenylpyruvica* se hallan homogéneamente representadas a lo largo del desarrollo larvario pero con tendencias opuestas; y mientras que el primero tiende a reducir sus porcentajes, la segunda tiende a incrementarlos significativamente, llegando a representar algo más del 50% de el estadio III (Tablas 14, 15; Fig. 98, 99).

En un análisis cuantitativo podemos ver que las especies representativas de los estadios larvarios, y que son comunes a la flora de la genitalia miasígena, presentan notables diferencias, ya que en porcentaje absoluto *M. phenylpyruvica* representa algo más del 20% en larvas y sólo el 0,54% en genitalia miasigena, *B. subtilis* con el 4,2% en larvas y el 0,2% en miasis y *S. epidermidis* con el 10,3% en larvas y el 1,9% en genitalia miasígena. Más aún, en porcentaje relativo al total obtenido de cada muestra, estas diferencias se acentuan al doble de su valor.

TABLA 23: ANALISIS DISCRIMATIVO ENTRE LA FLORA BACTERIANA AISLADA EN LA GENITALIA OVINA MIASIGENA Y LA DE LOS ESTADIOS LARVARIOS DE *WOHLFAHRTIA MAGNIFICA*.

MICROFLORA AISLADA		FLORA TIPICA LARVARIA
Flora larvaria	Flora miasígena	
E. coli	*E. coli*	
S. D. enterococo	*S. D. enterococo*	
S. canis	*S. canis*	
S. epidermidis	*S. epidermidis*	***S. epidermidis***
S. viridans	*S. viridans*	
M. phenylpyruvica	*M. phenylpyruvica*	***M. phenylpyruvica***
P. vulgaris	*P. vulgaris*	
B. fragilis	*B. fragilis*	
B. melaninogenicus	*B. melaninogenicus*	
Bacillus spp.	*Bacillus spp.*	
F. necrophorum	*F. necrophorum*	
B. subtilis	*B. subtilis*	***B. subtilis***
P. maltophila		***P. maltophila***
P. magnus		***P. magnus***
P. stuartii		***P. stuartii***

La diversidad específica presentada por los estadíos larvarios de *W. magnifica* es significativamente inferior a la registrada para la genitalia miasígena donde se albergan estas larvas (Fig. 102, 105), obteniendo un índice de similitud del 56% para ambas muestras (Tabla 20). Si eliminamos la flora que, a nuestro juicio, supone contaminación por arrastre o ingesta, estos valores se ven considerablemente reducidos (con un nuevo valor del 28% de similitud), por lo que se podría argumentar que ambas floras son cuali y cuantitativamente diferentes (Tabla 14, 15).

Si nos detenemos a examinar las frecuencias de aislamiento y los porcentajes que presentan el resto de las bacterias aisladas en las etapas larvarias (Tabla 14)(cuyos valores oscilan entre el 0,1 y el 3,7%), y las comparamos con los valores que estas mismas especies presentan en la genitalia ovina miasígena, podemos pensar que se produce con mayor intensidad un fenómeno de ingestión que uno de arrastre en la superficie del cuerpo (Tabla 13; Fig. 103).

Centrándonos en las diferencias de la microflora aislada en los estadíos larvarios de *W. magnifica*, es decir observando las relaciones ontogenia larvaria-microflora asociada, podemos ver cómo el número de especies bacterianas se va incrementando rápidamente desde el estadío I al III (Tabla 14, 15: Fig. 105) con dos puntos de inflexión claros, los interestadíos I-II y II-III. Sin embargo, la diversidad obtenida (Tabla 14; Fig. 105) para cada fase de desarrollo sólo se muestra de acuerdo con esta observación para el caso del interestadío I-II (diversidad de 0,68, que, por otra parte, es la diversidad más baja registrada en nuestro estudio), mientras que la diversidad máxima se presenta en el estadío II para, desde aquí, bajar paulatinamente hasta el final del desarrollo larvario.

Si aceptamos que el metabolismo y la actividad nutricia se incrementan con el trascurso del desarrollo larvario, alcanzando su cénit en el estadío III, resulta muy notorio el que, en efecto, en el interior de la larva III se hayan aislado la mayoría de las bacterias que son comunes con el lugar donde se alimentan las larvas, lo que puede indicar que el incremento de ingesta conlleva normalmente un incremento de flora bacteriana como ocurre en el estadío III.

Analizando la similitud de la flora aislada en los estadíos larvarios de *W. magnifica*, cabe pensar que la microflora sólo es significativamente diferente en el interestadío I-II (que representaría la primera interfase de desarrollo larvario), cuyo índice de diversidad es de 0,68, mientras que oscila con valores muy similares en el resto (1,44 del estadío I a 1,37 del estadío III)(Tabla 20). Esto parece apoyarlo el índice de similitud, oscilando entre un 60 y

un 77% para todos los estadíos, salvo en el interestadío I-II que presenta valores muy bajos de similitud (o solapamiento específico) (18-25%). Este hecho se repite, aunque en menor escala, en el caso del interestadío II-III (Tabla 20).

Por esto, cabe pensar, a la luz de lo obtenido en la Tabla 23, que *M. phenylpyruvica*, *B. subtilis*, *S. epidermidis*, *P. maltophila*, *P. magnus* y *P. stuartii* componen la flora típicamente larvaria, mientras que el resto de especies aisladas (hasta un total de 16) suponen 'contaminación' por arrastre o ingesta a partir de la microflora residente en el hospedador (Radvan, 1960).

A partir de las frecuencias de aislamiento en base al % medio de las 16 especies aisladas de las larvas hemos obtenido aquellas especies bacterianas más representativas del interior y exterior larvario. En el exterior larvario se han aislado: *S.D. enterococcus*, *S. viridans*, *S. epidermidis* y *M. phenylpyruvica* y para el interior larvario: las mismas anteriores, más *S. canis* y *B. subtilis* (Tabla 14; Fig. 98, 99). Parecen existir diferencias entre superficie e interior larvario, con diferencias cualitativas que van desde 6 especies en la superficie hasta 16 en el interior larvario, por lo cual los índices de diversidad son superiores para el caso del interior larvario (de 1,94 frente a 1,15), pero no del modo que cabría esperar a la luz de la Fig. 106. Esto, posiblemente, sea debido a que ambas localizaciones tienen como comunes a aquellas bacterias más significativas (Tabla 14). No obstante, estas diferencias se manifiestan tambien cuantitativamente al incrementarse los porcentajes desde la superficie al interior para *S. epidermidis*, *S. canis* y *S.D. enterococcus* y sólo aparecer en el interior *P. maltohila*, *P. magnus* y *B. subtilis*, manteniendo sus proporciones exterior/interior dos especies : *M. phenylpyruvica* y *S. viridans* (Tabla 14; Fig. 106).

En líneas generales resulta muy llamativo el que las fases larvarias de *W. magnifica* apenas si presentan microflora aislada sobre la superficie del cuerpo, y esto es una tendencia generalizable a todos los estadíos larvarios. Por estadíos de desarrollo, las únicas bacterias aisladas en el interestadío I-II lo han sido en el interior de las larvas, mientras que en el resto el número de especies bacterianas aisladas en la superficie es menor entre 2 y 5 veces, observaciones apoyadas por el índice de similitud para los estadíos larvarios (Tabla 20) con dos máximos, uno para el estadío II con un 72% y uno para el III con un 93%.

sitario, podemos ver que existe una marcada tendencia a recuperar las condiciones iniciales, tanto en número de especies componentes como en sus porcentajes (Fig. 105).

En la Figura 104 se ha detallado la evolución ('comportamiento') de las 10 especies más representativamente aisladas en el estudio de la microflora asociada a la Genitalia Ovina Normal, Miasígena y Post-miasígena, observándose que, salvo el caso de *E. coli*, las demás no presentan unas oscilaciones excesivamente acusadas, manteniéndose entre el 5 y el 15% aproximadamente en la mayoría de los casos. Se registra una tendencia a incrementar sus porcentajes para el caso de *S.D. enterococcus*, *F. necrophorum* y *B. fragilis* en la Genitalia Ovina Post-miasígena. Es decir, se produce un incremento discreto de la cantidad de ciertas especies en perjuicio de la diversidad.

CON RESPECTO A LAS SUBLOCALIZACIONES CONSIDERADAS EN LA GENITALIA

Las Sublocalizaciones que hemos diferenciado dentro de la genitalia ovina pretenden obtener un análisis más discriminativo que nos dé a conocer cúal es la distribución espacial de la microflora aislada. Teóricamente, el periferia supondría la zona más aerobia y el Fondo la zona más anaerobia de la genitalia ovina, o por decirlo más generalmente, el primero supone contacto directo con el exterior y el segundo el menor grado de contacto con el exterior de las 3 sublocalizaciones consideradas, quedando una zona intermedia de características comúnes a ambas, el Foco. En general, los índices de diversidad (Fig. 102) y coeficientes de similitud (Tabla 20) para Periferia, Foco y Fondo en los distintos tipos de muestra analizada, indican la existencia de diferencias en cuanto a su composición y porcentaje especifico.

La periferia, cuyos valores de diversidad oscilan entre 1,3 y 2,06 (Tabla 12, 16), presenta como especies características en la Genitalia no Miasígena (genitalia ovina normal y post-miasígena) a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *F. nucleatum*, *B. fragilis*, *F. necrophorum* y *P. mirabilis*, todas ellas con una evolución similar (Fig. 107) y en la Genitalia Ovina Miasígena a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *S.B-hemolítico-C*, *S.viridans* y *B. fragilis* (Tabla 13; Fig. 97). Comparativamente, existe una mayor similitud entre la genitalia normal y las correspondientes a 24 y 48 horas después (73 y 67% respectivamente) que con la periferia de la genitalia miasígena (36%). La similitud es mayor entre las periferias de las genitalias de 24 y 48 horas (67%) que comparados con la genita-

En los estadíos larvarios puede observarse con claridad cómo el número de especies anaerobias y aer bias aisladas en el interior están prácticamente compensadas. Por el contrario, en el exterior larvario las aerobias predominan con claridad, con un índice de diversidad significativamente mayor a las anaeróbias (Tabla 19).

En general, las diferencias en cuanto a la microflora aislada en larvas y la aislada en la genitalia donde se albergan estas larvas, arroja diferencias cualitativas y cuantitativas. Como ya observaran Duncan (1926) y Schoental (1941) por una parte, y Greemberg (1959-a, 1959-b, 1959-c) por otra, tanto competencia bacteriana en el tubo digestivo de Muscidos y Callifóridos, como la producción de sustancias proteícas antibacterianas por parte de Sarcophagidae y Muscidae (Hultmark y col., 1982; Okada y Natori, 1985; Keppi y col., 1986; De Bianchi y col., 1987; Baba y col., 1987), que se originan en el hemocele y que son excretadas al exterior, podría explicar la reducción drástica del número y densidad de bacterias en la superficie larvaria. Ambos sistemas de defensa antibacteriana exibidos por los dípteros podrían explicar la reducción sufrida en diversidad de la microflora larvaria respecto a la genitalia aún hallándose en íntimo contacto.

GENITALIA OVINA POSTMIASIGENA

La microflora aislada en la genitalia, una vez cesado el proceso parasitario por *W. magnifica*, considerada como **GENITALIA OVINA POST-MIASIGENA de 24 horas** después, arroja un valor de diversidad de 1,9, con una reducción numérica de 3 veces respecto a la microflora aislada durante la miasis (Tabla 16; Fig. 103). Esta nueva situación es muy similar a la genitalia normal de partida (con un índice de similitud para ambas muestras del 94%), modificándose sustancialmente respecto a la situación anterior (genitalia miasígena, con un 51% de similitud) (Tabla 20). Como especies más significativas se mantienen las mismas que en la genitalia ovina normal (Tabla 17; Fig. 107), aunque, en general, sus porcentajes de aislamiento son mayores, lo que motiva el incremento observado en su índice de diversidad (desde 1,64 a 1,9) (Fig. 105).

48 horas después (**GENITALIA OVINA POST-MIASIGENA de 48 horas**) (Tabla 16; Fig. 101) se mantiene la situación, tendiéndose a recuperar las condiciones iniciales, con una diversidad de 1,66 y un índice de similitud del 67% (Tabla 20), desapareciendo por completo *S.D.no enterococcus*, cuyo lugar es ocupado por *P. mirabilis* (Tablas 16; Figura 104). Si observamos el desarrollo en diversidad específica de la microflora aislada una vez acabado el proceso para-

En los estadíos larvarios puede observarse con claridad cómo el número de especies anaerobias y aer bias aisladas en el interior están prácticamente compensadas. Por el contrario, en el exterior larvario las aerobias predominan con claridad, con un índice de diversidad significativamente mayor a las anaeróbias (Tabla 19).

En general, las diferencias en cuanto a la microflora aislada en larvas y la aislada en la genitalia donde se albergan estas larvas, arroja diferencias cualitativas y cuantitativas. Como ya observaran Duncan (1926) y Schoental (1941) por una parte, y Greemberg (1959-a, 1959-b, 1959-c) por otra, tanto competencia bacteriana en el tubo digestivo de Muscidos y Callifóridos, como la producción de sustancias proteícas antibacterianas por parte de Sarcophagidae y Muscidae (Hultmark y col., 1982; Okada y Natori, 1985; Keppi y col., 1986; De Bianchi y col., 1987; Baba y col., 1987), que se originan en el hemocele y que son excretadas al exterior, podría explicar la reducción drástica del número y densidad de bacterias en la superficie larvaria. Ambos sistemas de defensa antibacteriana exibidos por los dípteros podrían explicar la reducción sufrida en diversidad de la microflora larvaria respecto a la genitalia aún hallándose en íntimo contacto.

GENITALIA OVINA POSTMIASIGENA

La microflora aislada en la genitalia, una vez cesado el proceso parasitario por *W. magnifica*, considerada como **GENITALIA OVINA POST-MIASIGENA de 24 horas** después, arroja un valor de diversidad de 1,9, con una reducción numérica de 3 veces respecto a la microflora aislada durante la miasis (Tabla 16; Fig. 103). Esta nueva situación es muy similar a la genitalia normal de partida (con un índice de similitud para ambas muestras del 94%), modificándose sustancialmente respecto a la situación anterior (genitalia miasígena, con un 51% de similitud) (Tabla 20). Como especies más significativas se mantienen las mismas que en la genitalia ovina normal (Tabla 17; Fig. 107), aunque, en general, sus porcentajes de aislamiento son mayores, lo que motiva el incremento observado en su índice de diversidad (desde 1,64 a 1,9) (Fig. 105).

48 horas después (**GENITALIA OVINA POST-MIASIGENA de 48 horas**) (Tabla 16; Fig. 101) se mantiene la situación, tendiéndose a recuperar las condiciones iniciales, con una diversidad de 1,66 y un índice de similitud del 67% (Tabla 20), desapareciendo por completo *S.D.no enterococcus*, cuyo lugar es ocupado por *P. mirabilis* (Tablas 16; Figura 104). Si observamos el desarrollo en diversidad específica de la microflora aislada una vez acabado el proceso para-

sitario, podemos ver que existe una marcada tendencia a recuperar las condiciones iniciales, tanto en número de especies componentes como en sus porcentajes (Fig. 105).

En la Figura 104 se ha detallado la evolución ('comportamiento') de las 10 especies más representativamente aisladas en el estudio de la microflora asociada a la Genitalia Ovina Normal, Miasígena y Post-miasígena, observándose que, salvo el caso de *E. coli*, las demás no presentan unas oscilaciones excesivamente acusadas, manteniéndose entre el 5 y el 15% aproximadamente en la mayoría de los casos. Se registra una tendencia a incrementar sus porcentajes para el caso de *S.D. enterococcus*, *F. necrophorum* y *B. fragilis* en la Genitalia Ovina Post-miasígena. Es decir, se produce un incremento discreto de la cantidad de ciertas especies en perjuicio de la diversidad.

CON RESPECTO A LAS SUBLOCALIZACIONES CONSIDERADAS EN LA GENITALIA

Las Sublocalizaciones que hemos diferenciado dentro de la genitalia ovina pretenden obtener un análisis más discriminativo que nos dé a conocer cúal es la distribución espacial de la microflora aislada. Teóricamente, el periferia supondría la zona más aerobia y el Fondo la zona más anaerobia de la genitalia ovina, o por decirlo más generalmente, el primero supone contacto directo con el exterior y el segundo el menor grado de contacto con el exterior de las 3 sublocalizaciones consideradas, quedando una zona intermedia de características comúnes a ambas, el Foco. En general, los índices de diversidad (Fig. 102) y coeficientes de similitud (Tabla 20) para Periferia, Foco y Fondo en los distintos tipos de muestra analizada, indican la existencia de diferencias en cuanto a su composición y porcentaje especifico.

La **periferia**, cuyos valores de diversidad oscilan entre 1,3 y 2,06 (Tabla 12, 16), presenta como especies características en la Genitalia no Miasígena (genitalia ovina normal y post-miasígena) a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *F. nucleatum*, *B. fragilis*, *F. necrophorum* y *P. mirabilis*, todas ellas con una evolución similar (Fig. 107) y en la Genitalia Ovina Miasígena a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *S.B-hemolítico-C*, *S.viridans* y *B. fragilis* (Tabla 13; Fig. 97). Comparativamente, existe una mayor similitud entre la genitalia normal y las correspondientes a 24 y 48 horas después (73 y 67% respectivamente) que con la periferia de la genitalia miasígena (36%). La similitud es mayor entre las periferias de las genitalias de 24 y 48 horas (67%) que comparados con la genita-

M. phenylpyruvica
S.D. enterococcus
S. epidermidis
S. viridans

S.D.D enterococcus
P. necrophorum
E. coli
S.D. enterococcus
B. fragilis

S. D. enterococcus
S. epidermidis
M. phenylpyruvica
B. subtilis
S. viridans
S. canis

Figura 108: Comportamiento y oscilación de las bacterias más representativas sobre estadios larvarios de *Wohlfahrtia magnifica*. A: Exterior Larvario; B: Interior Larvario.

Figura 109: Comportamiento y oscilación de algunas especies bacterianas con respecto a las distintas sublocalizaciones consideradas en la Genitalia Ovina Dermal, Blastigma, Postblastigma de 24 h. y 48 h.

lia miasígena (56 y 43% respectivamente)(Tabla 20). Cabe pensar que el periferia de la Genitalia Ovina Miasígena se ve notablemente alterado con el concurso del proceso parasitario, alejándose cuali y cuantitativamente de la genitalia ovina sin el parásito. Esto se ve reforzado con el hecho de que la periferia de la genitalia ovina POST-miasígena, 24 y 48 horas después, tiende a restablecer las condiciones iniciales, por lo que en términos de similitud, suele acercarse a los valores dados para la genitalia ovina Normal. En la figura 107 se han estudiado las 5 especies bacterianas más significativas atendiendo a su presencia : *E. coli*, *S.D.enterococccus*, *S.D. no enterocccus*, *F. necrophorum* y *B. fragilis*. Los porcentajes más elevados los presenta *E. coli* y *S.D. enterococcus*. En porcentajes más pequeños, la tendencia general es incrementar sus poblaciones tras sufrir la miasis, lo que se puede ver claramente para el caso de *B. fragilis* y *F. necrophorum*.

El **Foco**, cuyos valores de diversidad se sitúan entre 0,77 y 2,23 (Tabla 12, 16; Fig. 102), presenta en la Genitalia no Miasígena como especies características a: *E. coli*, *B. fragilis*, *F. necrophorum*, *S.D. enterococcus*, *S.D. no enterococcus*, *F. nucleatum* y *P. mirabilis* y en la Genitalia Miasígena a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *B. fragilis*, *F. necrophorum*, *B. melaninogenicum* y *P. vulgaris* (Tabla 13). El índice de similitud apunta a que el Foco es la sublocalización de mayor variabilidad, pero para la genitalia de 24 y 48 horas (61%) es muy similar. Estas, comparadas con la genitalia miasígena son muy diferentes (entre un 32 y un 55%) (Tabla 20). Todo ello podría deberse a que se trata de una zona intermedia o de transición entre periferia y Fondo.

Sin embargo, la presencia de las larvas de *W. magnifica* acentúan las diferencias en la genitalia ovina miasigénica. Las 5 especies más representativas de todo el estudio presentan notables variaciones cuantitativas en el caso de esta sublocalización. Se puede observar un descenso acusado para *E. coli* desde la Genitalia Ovina Normal hasta la genitalia POST-miasígena, y por contraposición un incremento de *S.D. enterococcus* (Fig. 103, 107). *B. fragilis* presenta un suave incremento y tanto *F. necrophorum* como *S.D. no enterococcus* presentan un comportamiento muy irregular.

El **Fondo**, con valores de diversidad entre 1,35 y 1,84 (Fig. 102) presenta como especies características en la Genitalia no Miasígena a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *B. fragilis*, *F. necrophorum*, *S.D. no enterococo*, *C. freundii* y *S. canis* (Tabla 12, 16) y en la Genitalia Miasígena a: *E. coli*, *S.D. enterococcus*, *B. fragilis* y *F. necrophorum* (Tabla 13; Fig. 97, 107). El

coeficiente de similitud o solapamiento de muestras nos indica, de nuevo, que la microflora en esta sublocalización es más similar entre la Genitalia Ovina Normal y la Post-miasígena que éstas comparadas con la genitalia miasígena. Así, la genitalia normal comparada con la de 24 y 48 horas presenta un coeficiente de solapamiento del 67%, mientras que la miasigena comparada con la normal (42%), 24 horas despues (66%) y 48 horas despues (26%). Estas oscilaciones, aunque marcadas, son en general bajas.

Cuantitativamente el Fondo sigue un proceso similar al observado para el periferia de la genitalia, sólo que la genitalia ovina post-miasígena, de 24 horas, representa una interrupción en el restablecimiento de las condiciones iniciales. Este hecho podría explicarse aduciendo que el fondo representa la zona más alterada por el proceso parasitario de toda la genitalia, por lo que 24 horas después aún no hay una respuesta por el hospedador lo suficientemente fuerte como para que existan demasiadas diferencias con la genitalia ovina miasígena. Por el contrario, 48 horas después sí se puede observar que esta sublocalización tiende claramente a restablecer las condiciones de inicio, es decir a asemejarse cuantitativamente a la genitalia ovina normal. Analizando el comportamiento de las especies más representativas, podemos observar que *E. coli* presenta un marcado pico en la genitalia ovina miasígena, mientras que *S.D. enterococcus y S.D. no enterococcus* presentan oscilaciones muy marcadas. Tanto *F. necrophorum* como *B. fragilis* presentan una tendencia paralela, siempre en el sentido de incrementar sus porcentajes en la genitalia ovina post-miasigénica de 48 horas (Tabla 16; Fig. 107).

En la Tabla 18 y Fig. 107, tras comparar la flora aerobia y anaerobia aislada, dependiendo de la sublocalización , vemos que no parecen existir notables diferencias de diversidad en cuanto a una y otra flora. Así, mientras *E. coli* es la más representativa de las anaerobias, *S.D. enterococcus* asume el mismo papel para las aerobias en todas las sublocalizaciones consideradas.

Retomando la idea de que el periferia supone, teóricamente, el mayor grado de contacto con el exterior y el fondo el menor, el aislamiento de las aerobias parece indicar esta idea con claridad únicamente para el caso de *S. D. enterococcus*. Sin embargo, se incrementa el porcentaje de presencia, conforme vamos hacia el Fondo, para las especies *S.D. no enterococo, S. canis* y *C. freundii*. Este contrasentido de que ciertas bacterias incrementan sus poblaciones en dirección al Fondo miasígeno podría tener su explicación por su comportamiento como anaerobios facultativos. Para el caso de

las anaerobias, la hipótesis de que se incrementan conforme vamos hacia el fondo parece correcta, ya que tanto *E. coli* y *B. fragilis* como *F. necrophorum* incrementan sus porcentajes sensiblemente en los pasos periferia-foco-fondo (Fig. 103, 107). Según sus porcentajes de aislamiento, cabe apreciar que los aerobios más representativos aislados son *S.D. enterococcus* y *S.D. no entereococcus*, mientras que los anaerobios más representativos son *E. coli*, *B. fragilis* y *F. necrophorum*.

ANALISIS GLOBAL

Si analizamos globalmente los resultados obtenidos podremos observar que las 31 especies bacterianas (agrupadas en 4 familias y 17 géneros), aisladas en la genitalia ovina antes, durante y después del proceso parasitario por *W. magnifica* (Tabla 21), representan un número de bacterias muy notable ya que, partiendo de 8 especies aisladas en la genitalia ovina normal (sin patología alguna que la altere), una vez se ha desarrollado la miasis, este número se incrementa significativamente hasta 27 especies, por lo que cabe rechazar una hipótesis nula H_0 que argumentase que la miasis no incrementa la microflora aislada en la genitalia, ya que el incremento que se produce es más de 3 veces el número de bacterias aislado en la genitalia inalterada. Esto coincide con lo observado por Lehrer y col. (1988) y Cogley (1989) al opinar estos autores que, en líneas generales, las bacterias aumentan en densidad y diversidad específica al producirse la miasis.

En efecto, las patologías que ocasionan la invasión larvaria de tejidos del hospedador, centradas fundamentalmente al incrementar la superficie expuesta al exterior y producir erosiones en tejidos superficiales e internos (vaina prepucial, vulva, uretra, glande, senos cavernosos, ect.) (Isimbekov y Zhumabekov, 1983), hace que, por una parte muchas bacterias oportunistas colonizen estos medios (Lehrer y col., 1988; Cogley, 1989), que se desarrollen elementos patógenos (Watts y cols., 1977; De la Fuente y cols., 1985), que una flora própia de la piel, mucosas o fecal se constituya en patógena por incremento de sus poblaciones (Lennette, 1986; Krieg y Holt, 1987), que se produzcan contaminaciones por bacterias ambientales (Monzu -comunicación personal-; Lehrer y col., 1988).

Aunque el efecto mecánico-erosivo larvario, ya demostrado ampliamente como muy considerable (Baer, 1931), tiene, por una parte, un factor 'positivo' como es la restauración de tejidos necrosados, queratinizados o calcificados (Baer, 1931; Livingston y

Prince, 1932; Stewart, 1934), por otro lado tiene un notable factor 'negativo' sobre tejidos sanos, incrementando la superficie expuesta al exterior como en el caso de las miasis genitales, provocando una complicación imprevisible del proceso parasitario al multiplicarse la cantidad y diversidad de bacterias en la zona atacada. No hay que olvidar que existe una contaminación indirecta provocada por el propio hospedador, ya sea con el comportamiento de los machos en el periodo de celo y las hembras en el de cópula, o por la "defensa" que lleva a cabo la oveja ante nuevos ataques de hembras grávidas consistente en echarse al suelo y ocultar en lo posible las zonas afectadas produciendo una re-contaminación adicional (Ruíz-Martínez y col., 1987).

PAPEL DE LAS BACTERIAS AISLADAS EN LA PRODUCCION DE NUEVAS MIASIS

Numerosos estudios han demostrado la relación existente entre microflora asociada y la atracción que ésta ejerce sobre hembras grávidas de moscas, más que por proliferación bacteriana en sí, como consecuencia de la emisión de sustancias volátiles atrayentes por parte de algunas especies de bacterias (Seddon, 1937; Belschner, 1937; Browne y Rogoff, 1959; Watts y Murray, 1972, 1974; Watts y col., 1975, 1976, 1977, 1979; CSIRO, 1978, 1980; Merritt, 1979, 1981; Emmens y Murray, 1982, 1983-a). Este fenómeno se incluye en lo que Browne y Rogoff (1959) denominaron como «sheep factor», actuando como causa predisponente primordial de nuevos ataques parasitarios. Este efecto de atracción se ve coadyuvado, muchas veces, por otros procesos bacterianos (Michalaska, 1957; McQuade, 1964; Ikeshoji y col., 1975; Scott y col., 1980; Du Preez y col., 1981; De la Fuente y col., 1985; Jansen y Hayes, 1987) y por los propios daños ocasionados por la erosión larvaria (Lehrer y col., 1988; Cogley, 1989). Estos datos hacen que debamos considerar parte de la microflora asociada a la miasis como un importante factor predisponente a nuevas reinfestaciones.

En nuestro estudio se han aislado aquellas especies que han sido consideradas como las más importantes en la atracción de hembras grávidas de *Lucilia cuprina*, como son *Bacillus subtilis*, *Enterobacter cloacae* y *Proteus mirabilis* (Watts y col., 1977, 1979; Emmens y Murray, 1982, 1983-a). No ha sido aislada *Pseudomonas aeruginosa* y en su lugar sí lo ha sido *Pseudomonas maltophila*.

Ante este paralelismo con los estudios de otros autores cabría apuntar tres puntualizaciones:

1- Las proporciones de estas especies bacterianas son considerablemente disimilares, pudiendo admitirse como importante a *B. subtilis*, aislado preferentemente de las larvas. Las proporciones del resto (*E. cloacae*, *P. mirabilis*, *P. maltophila*) no son lo suficientemente significativas como para admitir que su presencia justifique un factor atractivo para hembras grávidas de *W. magnifica*. En cualquier caso, si admitimos que *B. subtilis* es el principal elemento atractivo para hembras grávidas de *L. cuprina* (Emmens y Murray, 1982, 1983-a), habría que implicarlo, para el caso de *W. magnifica*, sobre todo en las reinfestaciones.

2- La producción de sustancias excretoras del hospedador y las provenientes de la degeneración o infección de tejidos vivos, implica la descomposición de ácidos grasos del tipo del palmítico y linoleico, que suponen la emisión de sustancias volátiles muy atractivas para que diversas especies de dípteros realizen la puesta (Eddy y col., 1975; Mulla y col., 1977).

3- La proliferación bacteriana, además, hace que al pH creado por estas bacterias el crecimiento larvario sea el óptimo. Los estudios en *L. cuprina* demuestran que un pH básico (alrededor de 10) es el idóneo para el crecimiento larvario y este pH coincide con el desarrollado por *P. aeruginosa* y *B. subtilis*, según Watts (1977), Emmens y Murray (1983-b), y, Guerrini y col. (1988). El efecto pH llega a tal punto, que la disminución de éste puede reducir numéricamente hasta el 50% de las larvas a lo largo del desarrollo, cosa que puede lograrse con inyecciones subcutáneas de ácido tánico experimentalmente (*I. O'Donnell - comunicación personal-*).

En resumen, según los autores, el "efecto bacteriano" es doble: ejercen de elemento atractivo a nuevas puestas y favorecen un pH óptimo para el desarrollo larvario.

A la luz de las consideraciones anteriores, el posible efecto atractivo de las bacterias aisladas en el caso de la genitalia ovina normal podría circunscribirse a *E. coli* y *F. necrophorum* debido a su metabolismo. La primera por ser muy prolífica y degradar azúcares con rapidez, típico de enterobacterias, y la segunda por su elevada actividad proteolítica, típica de bacterias necrosantes (Krieg, 1984; Lennette, 1986; Krieg y Holt, 1987). Estas bacterias, (sin olvidar otras enterobacterias aisladas como *Streptococcus D* presentes en cantidades significativas), podrían ejercer un papel atractivo en el caso de miasis primarias. Cabe pensar que la genitalia ejerce por sí sola un fuerte papel atractivo

para *W. magnifica*, ya que se acumulan diversas sustancias excretoras y reproductoras, y también representan orificios naturales que son aprovechados para invadirlos (N.Monzu, -com.pers.-) (Ruíz-Martínez y col. 1987).

En el caso de la genitalia ovina miasígena existen, lo que creemos, suficientes razones que justifican las reinfectaciones que se producen (Ruíz-Martínez, 1985; Ruíz-Martínez y col., 1987). En primer lugar, el efecto de desgaste mecánico provocado por el propio parásito, provoca la secreción de sustancias olorosas producidas por las propias lesiones (ácidos grasos) de demostrado efecto atractivo (Eddy y col., 1975; Mulla y col., 1977, Watts, 1977; Emmens y Murray, 1982). En segundo lugar, la flora aislada en la genitalia miasígena y las larvas que en ella se desarrollan poseen una característica que se puede definir como productora de una «fetidez característica» reconocible por el própio observador (-observ.pers.-, N.Monzu, com.pers.-).

En esta genitalia miasígena, la presencia en niveles significativos de enterobacterias (*E.coli, S.D. enterococcus, B.fragilis* y *B.melaninogenicus*), bacterias presumiblemente piogenas (*S.B-hemolítico-C*) y necrosantes (*F. necrophorum, F.nucleatum* y *F.mortipherum*) puede implicar un elemento atractivo para nuevas reinfestaciones a cargo de hembras grávidas de *W. magnifica* (Steinhauss, 1949; Browne y Rogoff, 1959; Watts, 1977; De la Fuente y col., 1985; Lennette, 1986; Jansen y Hayes, 1987). Además el aislamiento, siempre en niveles bajos, de otras bacterias de reconocida influencia en la ovoposición de *L. cuprina*, como *Proteus*(*P. mirabilis, P. vulgaris*), *Enterobacter*(*E. agglomerans, E. cloacae*) y *Bacillus* (*B. subtilis, Bacillus spp.*) podría intervenir en este "complejo bacteriano emisor de sustancias volátiles atrayentes (Watts y col., 1976, 1977, 1979; Emmens y Murray, 1982, 1983-a).

En los estadíos larvarios de *W. magnifica* que se desarrollan sobre esta genitalia miasígena, se han aislado algunas enterobacterias (*S.D. enterococcus* en niveles significativos), B-hemolíticos (*S. canis*) y especies exclusivas de las larvas (*P. maltophila, P. magnus, P. stuartti*), que, aunque aisladas en proporciones reducidas, tienen un marcado carácter como bacterias emisoras de sustancias volátiles, algunas de ellas sulfuradas (Michalaska, 1957; McGuade, 1964; Du Preez y col., 1981; Krieg y Holt, 1987). Además, dos especies aisladas en niveles muy apreciables, *M. phenylpyruvica* y *B. subtilis*, están directamente implicadas en la emisión de sustancias sulfuradas y muy volátiles que pueden ser las responsables primarias de este 'olor bacteriano' atractivo a

las hembras grávidas de *W. magnifica*, asumiendo el papel ejercido por *P. aeruginosa*, *P.mirabilis,m B.subtilis* y *E. cloacae* para el caso de *L. cuprina* (Browne y Rogoff, 1959; Emmens y Murray, 1982).

La permanencia de algunas especies bacterianas importantes como emisoras de sustancias volátiles, una vez acabada la parasitación por *W. magnifica*, hace que, cuando el ganadero extirpa las larvas, la genitalia post-miasígena, siga representando un foco oloroso atractivo para nuevas hembras grávidas, sucendiéndose de este modo nuevas parasitaciones.

Por tanto, parece aceptable que el conjunto formado por aquellas especies más representativas de la microflora de la genitalia miasigena- microflora de las larvas sean las responsables de la anteriormente llamada «fetidez característica» de las miasis por *W. magnifica* y que suponen la atracción para hembras grávidas de esta especie.

Bibliografía

Microflora Asociada

BIBLIOGRAFIA

ANDRES, C.J.; PORTUONDO, R. y DURANZA, C. (1985). Presencia de bacterias patógenas en moscas. *Rev. Cub. Hig. y Epidemiol.*, 23: 147-151.

BABA, K.; OKADA, M.; KAWANO, T.; KOMANO, H. y NATORI, S. (1987). Purification of Sarcotoxin III, a new antibacterial protein of *Sarcophaga peregrina*. *J. Biochem.*, 102(1): 69-74.

BAER, W.S. (1931). Treatment of chronic osteomyelitis with the maggot (larva of the blowfly). Jl. Bon. Joint Surg., 13: 438.

BALZAM, N. (1937). Destin de la flore bactérienne pendant la metamorphose de la mouche a viande (*Calliphora erythrocephala*). *Ann. Inst. Pasteur*, 58(1): 181-211.

BARRY, A.L.; FAY, G.D. y SAUER, R.L. 1972. Efficiency of a transport medium for the recovery of aerobic and anaerobic bacteria from applicator swabs. *Appl. Microbiol.*, 24(1): 31-33.

BELSCHNER, H.G. (1937). Studies on the sheep blowfly problem. II. Observations on fleece rot and body strike in sheep, particulary regard to their incidence, type of sheep susceptible and economic importance. *Sci. Bull. Dept. Agric. N.S.W.*, 54: 61-95.

BROWNE, L.B. y ROGOFF, W.S. (1959). The "sheep factor" and oviposition in *Lucilia cuprina*. *Aust. J. Sci.*, 21: 189-190.

CALVO GOMEZ, F. (1978). *Estadística Aplicada*. Ed. Deusto S.A., Bilbao, 596 p.

COGLEY, T.P. (1989). Effects of migrating *Gasterophillus intestinalis* larvae (Diptera: Gasterophillidae) on the mouth of the horse. *Vet. Parasitol.*, 31: 317-331.

CSIRO. (1978). *Annual Report of 1978*. Commonwealth Scientific

Investigations and Research Organization, Division of Animal Health, 1978: 91-92.

CSIRO. (1980). *Annual Report of 1979/1980*. Commonwealth Scientific Investigations and Research Organization, Division of Animal Health, 1980: 55-57.

DE BIANCHI, A.E.; DE L. CAPURRO, M. y MARINOTTI, O. (1987). Lipophorin in the larval and adult stages of *Musca domestica*. *Arch. Insect Biochem. & Physiol.*, 6(1): 39-48.

DE LA FUENTE, R.; RODRIGUEZ-MARIN, J.C.; RODRIGUEZ, E.F. y SUAREZ, G. (1985). Estudio de la enfermedad de los abcesos de los corderos y su incidencia en España. *Anales INIA, Sér. Ganadera*, 22(2): 79-101.

DOWELL, V.R. (1975). The transport of aerobic and anaerobic bacteria in cotton swabs. *Am. J. Med. & Technol.*, 41(11): 402-410.

DUNCAN, J.T. (1926). On bacterial principle present in the alimentary canal of insects and arachnids. *Parasitology*, 18: 238.

DU PREEZ, J.M.; GREEFF, A.S. y EKSTEEN, N. (1981). Isolation and significance of an aerobic bacteria isolated from cases of bovine mastitis. *Onderstepoort J. Vet. Res.*, 48: 123-126.

EDDY, G.W.; DE VANEY, J.A. y HANDKE, B.D. (1975). Response of the adult screwworm (Diptera: Calliphoridae) to bacteria-inoculated and incubated bovine blood in olfactometer and oviposition tests. *J. Med. Ent.*, 12: 379-381.

EMMENS, R.L. y MURRAY, M.D. (1982). The role of bacterial odours in ovipostion by *Lucilia cuprina* (Wiedemann)(Diptera: Calliphoridae) the Australian sheep blowfly. *Bull. Ent. Res.*, 72: 367-375.

EMMENS, R.L. y MURRAY, M.D. (1983-a). Bacterial odours as oviposition stimulants for *Lucilia cuprina* (Wiedemann)(Diptera: Calliphoridae), the Australian sheep blowfly. *Bull. Ent. Res.*, 73: 411-415.

EMMENS, R.L. y MURRAY, M.D. (1983-b). The effect of substrate pH on oviposition by *Lucilia cuprina* (Wiedemann), the Australian sheep blowfly. *J. Aust. Ent. Soc.*, 22: 343-344.

FAICHNE, N. (1909). *Bacillus typhosus* in flies. *J. R. Arm.*

Corps, 13: 672-675.

FOREYT, W.S. y ABINANTI, F.R. (1980). Maggot associated type C botulism in game farm pheasants. *J. Am. Vet. Med. Ass.*, 177(9): 827-828.

GERBERICH, J.B. (1952). The house fly (*Musca domestica* Linn.) as vector of *Salmonella pullorum* (Rettger) Bergy, the agent of withe diarrhea of chickens. *Ohio J. Sci.*, 52: 287-290.

GOMOJUNOVA, N.P. y KAL'VIS, T.K. (1969). Sur l'ecologie et la mycroflore de la larve de *Hypoderma bovis* De Geer (Diptera: Hypodermatidae). *Izvirst Sib. Otdl. Akad. SSSR (Biol.)*, 10(2): 114-116.

GOURREAU, J.M. y KAISER, C. (1979). Les Dipteres du genre *Calliphora* porteurs et disseminateurs potentiels du virus de la Maladie vesiculeuse du porc. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289: 489-491.

GRAHAM-SMITH, G.S. (1912). An investigation into the possibility of pathogenic microorganism being taken up by the larva and subsequently distributed by the fly. *41 st. Ann. Rep. & Supp. Med. Off. Col.*, 1911-1912 B: 330-335.

GREEMBERG, B. (1959-a). Host-contaminant biology of muscoid flies. I. Bacterial survival in the pre-adult stage and adult of four species of blowflies. *J. Insect Pathol.*, 2: 44-54.

GREEMBERG, B. (1959-b). Persistence of bacteria in the developmental stages of the house fly. II. Quantitative study of the host-contaminant relationship in flies breeding under natural conditions. *Am. J. Trop. Med. & Hyg.*, 8: 412-416.

GREEMBERG, B. (1959-c). Persistence of bacteria in the developmental stages of the house fly. III. Quantitative distribution in prepupae y pupae. *Am. J. Trop. Med. & Hyg.*, 8: 613-617.

GREEMBERG, B. y MIGGIANO, V. (1963). Host-contaminant biology of Muscoid flies. *J. Infect. Diss.*, 112: 37-46.

GREEMBERG, B. (1966). Bacterial interactions in gnotobiotic flies. *IX Int. Cong. Microbiol.*, Moscow, 1966: 371-380.

GREEMBERG, B.; KOWALSKI, J.A. y KLOWDEN, M. (1970). Factors affecting the transmision of *Salmonella* by flies: Natural resistance to

colonization and bacterial interference. *Infect. Imm.*, 2(6): 800-809.

GREEMBERG, B. y KLOWDEN, M. (1972). Enteric bacterial interactions in insects. *Am. J. Clin. & Nutr.*, 25: 1459-1466.

GUERRINI, V.H.; MURPHY, G.M. y BROADMEADOW, M. (1988). The role of pH in the infestation of sheep by *Lucilia cuprina* larvae. *Int. J. Parasitol.*, 18(3): 407-409.

HAWLEY, J.E.; PENNER, L.R.; WEDBERG, S.E. y KULP, W.L. (1951). The role of the house fly *Musca domestica* in the multiplication of certain enteric bacteria. *Am. J. Trop. Med.*, 31: 572.

HILLERTON, J.E. y BRAMLEY, A.J. (1985). Carriage of *Corynebacterium pyogenes* by the cattle nuisance flies *Hydrotaea irritans* (Fallen) and *Musca autunnalis* (De Geer). *Vet. Parasitol.*, 18: 223-228.

HULTMARK, D.; ENGSTRÖM, A.; BENNICH, H.; KAPUR, R. y BOMAN, H. (1982). Insect immunity: isolation and structure of Cecropin D and four minor antibacterial components from *Cecropia* pupae. *EMBO*, 127: 207-217.

ISIMBEKOV, Zh.M. y ZHUMABEKOV, Kh.S. (1983). *Wohlfahrtia* infestation in sheep: epizootiology and pathomorphology. *Veterinariya*, 6: 19-20.

IKESHOJI, T.; SAITO, K. y YANO, A. (1975). Bacterial production of the ovipositional attractans for mosquitoes on fatty acids substrates. *Appl. Ent. and Zool.*, 10: 239-242.

JANSEN, B.C. y HAYES, M. (1987). The relationship between the skin and some bacterial species occuring on it in the Merino. *Onderstepoort J. Vet. Res.*, 54: 107-111.

KEPPI, E.; DIMARO, J.L.; LAMBERT, J.; ZACHARY, D.; REICHHARDT, D.; HOFFMANN, D.; KERCER, R. y HOFFMANN, J. (1986). Recherches sur les mecanismes de défense antibacterianne chez les Insectes: isolment de peptides antibacteriens dan l'hemolymphe du Diptere: *Phormia terranovae*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 303(5): 155-160.

KRIEG, N.R. (1984). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Vol.I. The Willians y Wilkins Co. Baltimore.

KRIEG, N.R. y HOLT, J.G. (1987). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Willians y Wilkins Co., Baltimore.

LEDINGHAM, J.C.G. (1911). On the survival of specific microorganisms in pupae and imagines of *Musca domestica* raised from experimentally infected larvae. Experiments with *Bacillus typhosus*. *J. Hyg.*, 11: 333-340.

LEHRER, Z.; LEHRER, M. y VERSTRAETEN, C. (1988). Les myiases causées aux moutons de Romanie par *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner) (Diptera: Sarcophagidae). *Ann. Méd. Vet.*, 132: 475-481.

LENNETTE, E.H. (1986). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* Vol. II. American Society of Microbiology, Baltimore.

LIVINGSTON, S.K. y PRINCE, L.H. (1932). The treatment of chronic osteomyelitis, with special reference to the use of the maggots active principle. *Jl. Am. Med. Ass.*, 98: 1585.

McQUADE, A.B. (1964). Microbiological degration of wool.*Dermatol.*, 128: 249-266.

MERCK. (1970). *El Manual Merck de Veterinaria*. Merck & Co. Inc., Rahway, 597-1279.

MERRITT, G.C. (1979). The role of bacteria y protein in the development of fleece rot y body strike in sheep. *Procc. Nat. Symp. Sheep Blowfly and Flystrike in Sheep*, Sydney, 1979: 135-139.

MERRITT, G.C. (1981). Precise role of *Pseudomonas aeruginosa* and other organism. *Workshop on Fleece rot y Mycotic Dermatitis in Sheep*, University of Sydney, 26-27: 18-19.

MICHALASKA, I. (1957). Fungi y bacteria a factor in decaying of wool fibre. *Acta Microbiol. Pol.*, 6: 171-188.

MULCOCK, A.P. (1966). The survival of micro-organism in fleece wool. *New Zealand Agric. Res.*, 9: 16-21.

MULLA, M.S.; HWANG, Y.S. y AXELROD, H. (1977). Attractans for synanthropic flies: chemical attractans for domestic flies. *J. Med. Ent.*, 70: 644-648.

MURRAY, M.D. y WILKINSON, F.C. (1980). Blowfly strike of sheep in Southern Australia. 2. Western Australia. *Agric. Bull.*, Department of Agriculture, Southern Australia, 13: 50-53.

OKADA, M. y NATORI, S. (1985). Primary structure of Sarcotoxin I, an antibacterial protein induced on the haemolymph of *Sarcophaga peregrina* (flesfly) larvae. *J. Biol. Chem.*, 260(12): 7174-7177.

OSTROLENK, M. y WELCH, H. (1942). The house fly as a vector of food poisoning organism in food producing establishments. *Am. J. Publ. Health*, 32: 487-494.

RADVAN, P. (1960). Persistence of bacteria during development in flies. II. The number of surviving bacteria. *Folia Microbiol.*, 5: 85-91.

RUIZ-MARTINEZ, I.; SOLER-CRUZ, M.D.; BENITEZ-RODRIGUEZ, R.; MUÑOZ-PARRA, S.; DIAZ-LOPEZ, M. y FLORIDO-NAVIO, A. (1987). Myiasis caused by *Wohlfahrtia magnifica* in Southern Spain. *Isr. J. Vet. Med.*, 43(1): 34-40.

SCHOENTAL, R. (1941). The nature of the antibacterial agents presents in *Pseudomonas pyocyanea* cultures. *Br. J. exp. Patnol.*, 22: 137.

SCOTT, F.M.M.; FRASER, J. y MARTIN, W.B. (1980). Staphylococcal dermatitis in sheep. *Vet. Rec.*, 107: 572-574.

SEDDON, H.R. (1931). Conditions which predisposes sheep to blowfly attack. *Agric. Gaz. N.S.W.*, 42: 581-594.

SEDDON, H.R. (1937). Studies on the sheep blowfly problem. III. Bacterial colouration of wool. *Sci. Bull. Dept. Agric. N.S.W.*, 54: 96-110.

SONNENWIRTH, A.C. (1987). *Manual of Clinical Microbiology*. American Society for Microbiology, Washington DC.

STEINHAUSS, E.A. (1947). *Insect Microbiology*. Comstock Publications Co., Ithaca, New York, 763 p.

STEINHAUSS, E.A. (1949). *Principles of Insect Pathology*. Mc Graw-Hill, New York, 757 p.

STEWART, M.A. (1934). The role of *Lucilia sericata* Meig. larvae in osteomyelitis wounds. *Ann. Trop. Med. & Parasitol.*, 28: 445-460.

TAKEUCHI, T.; MORI, I. y MAEDA, M. (1966). Studies on the persistency

of bacteria in flies y the quantity of bacteria transmited. *Jap. San. Zool.*, 17(4): 226-231.

TEBBUTT, A.H. (1912). On the influence of the metamorphosis of *Musca domestica* upon bacteria administered in the larval stage. *J. Hyg.*, 12: 516-526.

WATTS, J.E. y MURRAY, M.D. (1972). Investigations on the sheep blowfly problem. *Annual Report of CSIRO, Division of Animal Health*, 1972: 53-54.

WATTS, J.E. y MURRAY, M.D. (1974). Survey of predisposing causes to blowfly strike. *Annual Report of CSIRO, Division of Animal Health*, 1974: 62-66.

WATTS, J.E.; MERRITT, G.C.; NAY, T. y GOODRICH, B.S. (1975). Predisposing causes in the blowfly strike. *Annual Report of CSIRO, Division of Animal Health*, 1975: 63-65.

WATTS, J.E.; MERRITT, G.C.; NAY, T.; LIPSON, M.; GOODRICH, B.S. y EMMENS, R. (1976). Predisposing causes in the blowfly strike. *Annual Report of CSIRO, Division Health*, 1976: 82-84.

WATTS, J.E.; MURRAY, M.D.; MERRITT, G.C.; LIPSON, M. y EMMENS, R. (1977). Predisposing causes in the blowfly strike. *Annual Report of CSIRO, Division of Animal Health*, 1977: 64-65.

WATTS, J.E. (1977). *Sheep blowfly investigations*. M.V. Sc. Thesis. University of Sydney, New South Wales.

WATTS, J.E.; MURRAY, M.D. y GRAHAM, N.P.H. (1979). The blowfly strike problem of sheep in New South Wales. *Aust. Vet. J.*, 55: 325-334.

WATTS, J.E. y CHIN, J.C. (1987). Fleecerot dermatitis caused by *Pseudomonas aeruginosa*. *Procc. Aust. Soc. Parasitol.*, 29: 11.

WIGGLESWORTH, V.B. (1950). The Principles of Insect Physiology. Methuen, London, 544 p.

YRIOS, J.W.; BALISH, E.; HELSTAD, A.; FIELD, C. y INHORN, S. (1975). Survival of anaerobic and aerobic bacteria on cotton swabs in three transport systems. *J. Clin. Microbiol.*, 1(2): 196-200.

Estudio de la Biología de Adultos, Larvas y Pupas

Introducción y Justificación

Biología

INTRODUCCION Y JUSTIFICACION

El conocimiento de la biología de un parásito supone un paso previo imprescindible para poder llegar a un control eficaz del mismo. En un díptero ecto-parásito temporal como *W. magnifica*, con un ciclo biológico Monoxeno y con contactos periódicos con su hospedador, siempre restringidos a la época anual 'favorable' para su actividad, los estudios acerca de su biología entrañan una complejidad añadida que, quizás, sea la causante de que pese a su importancia, muchos de los diversos aspectos que componen su biología no se conocen actualmente.

Aunque ya Portschinsky, en 1916, aportara la mayoría de los conocimientos que sobre su ciclo anual hoy poseemos, el ciclo biológico de *W. magnifica* ha sido tratado tan sólo esporádicamente a través de estudios posteriores a cargo de Salem (1938), Seguy (1941), Kadhyrova (1958), Gil Collado (1960), Zumpt (1965) y breves reseñas en el catálogo de Soos y Papp (1986). Esta carencia de información es perfectamente extrapoblable a las restantes especies del género *Wohlfahrtia*, a excepción hecha de *W. opaca* Coq. (James y Gassner, 1947), quizás muy probablemente motivada esta carencia por el marcado alejamiento del entorno antropozoógeno y baja densidad poblacional (Kadhyrova, 1958), siendo, éstas, cualidades totalmente opuestas a las mostradas por el otro género representante de la familia Sarcophagidae, *Sarcophaga*.

El género *Wohlfahrtia* presenta una ubicuidad ecológica tal que podemos encontrar, desde especies saprosarcófagas (*W. meigeni* Schi.) y creófilas (*W. pattoni* Salem), hasta especies con distintos rangos de actividad parasítica; desde parásitos ocasionales de micromamíferos (*W. bella* Macq.) y ortópteros (*W. nuba* Wied., *W. patchityli* Tonw.), hasta parásitos obligados de mamíferos (*W. vigil* Walk.). Dentro de este género *W. magnifica* Schi. destaca por ser una especie parásita obligada de grandes mamíferos, con un amplísimo espectro de distribución, siempre hacia latitudes meridionales, entre los paralelos 10 al 130 y los meridianos 30 al 60, la práctica totalidad del Paleártico (Soos y

Papp, 1986). En aquellas grandes áreas donde esta especie no está presente, se ve substituida por sus equivalentes ecológicos, representados por *Lucilia cuprina* Wied. en la región Australo-Etiópica, *Chrisomya bezziana* Vill. y *Dermatobia hominis* L. en la región Neotropical y *Wohlfahrtia vigil* Walk. en el Neártico.

Son muchos los autores que opinan que *W. magnifica* está obteniendo notables ventajas de la transformación de los sistemas agro-silvo-forestales y que por ello está ampliando significativamente su área de distribución y con ello, paralelamente, sus daños al ganado doméstico (Lehrer y col. 1988).

Globalmente, en nuestro estudio hemos intentado conocer algunos aspectos acerca del ciclo biológico de *W. magnifica* en base a tres etapas: biología del adulto, de las etapas larvarias y de la pupa, fases fundamentales por las que transcurre el ciclo biológico de este Sarcophagidae. Estos tres aspectos correlacionados entre sí y con aquellos factores ambientales e interrelaciones *W. magnifica*-entorno antropozoógeno nos aportarán los datos precisos sobre su ciclo de vida.

Estos datos, integrados con aquellos otros provenientes de su morfología, ultraestructura, microflora asociada y epidemiología, harán que podamos diseñar medidas de control eficaces contra este parásito, fin último que persigue cualquier investigación en artroparasitología.

Todas las puntualizaciones anteriores hacen que consideremos suficientemente justificado emprender un estudio sobre la biología del díptero parásito productor de miasis cuticulares más importante del Paleártico (James, 1982).

Es por ello que los **OBJETIVOS** planteados en este estudio pueden resumirse en:

1. Estudio del ciclo anual/estacional con atención a los factores ambientales que favorezcan o restrijan su actividad, intervalos de aparición de las primeras generaciones de adultos y desaparición de las últimas. Del mismo modo, se estudiará la influencia de diversos factores ambientales en el ritmo de actividad diaria/ritmo circadiano de la fase adulta, así como la observación de los lugares de reposo y alimentación.

2. Observación del proceso de cópula y larviposición, detallando aquellos mecanismos de que dispone la mosca adulta para

contrarrestar los mecanismos de defensa del hospedador. Estos estudios se realizarán alternativamente en pruebas de campo y laboratorio.

3. Análisis del desarrollo larvario tras la larviposición, tanto desde el punto de vista de la competencia interespecífica e intraespecífica, como desde el punto de vista de la importancia del sustrato en estudios "in vitro" y desarrollo larvario en hospedadores no habituales.

4. Estudio de la fase pupal, desde el momento de desprenderse la larva III de la miasis, hasta la formación del puparium y emergencia del adulto. Se analizará la influencia del sustrato en la viabilidad del proceso y se observará, en pruebas de campo y laboratorio, la diapausa invernal y su influencia en el ciclo interanual de esta especie. También se analizará la emersión adulta en relación al tipo de sustrato y profundidad a la que la larva III formó el puparium y en relación al ritmo circadiano de emersión.

5. Cultivo de adultos en el laboratorio, con establecimiento de las condiciones ambientales y nutritivas para su desarrollo y observación de la vida media de este Sarcophagidae en condiciones de laboratorio.

Antecedentes

Biología

ANTECEDENTES

La Biología de un díptero parásito, como es el caso de *Wohlfahrtia magnifica*, es un término complejo bajo el cual puede ser integrado un enorme volumen de estudios, ya sean sobre el ciclo anual/estacional o sobre diversos aspectos de las distintas fases de su desarrollo: adultos, larvas y pupas. A su vez, cada uno de estos aspectos puede ser desgranado en múltiples aspetos que nos dan visiones parciales del generalista término Biología.

La escasez de datos acerca de la biología de *W. magnifica* y de especies cercanas, hace que creamos oportuno recoger aquella información disponible sobre grupos cercanos dentro de los Muscomorpha, sobre todo respecto a las familias Calliphoridae, Muscidae, Cuterebridae, Gasterophillidae e Hypodermatidae, ya que el carácter parásito de algunas especies que las componen les hace tener puntos de coincidencia útiles en nuestro estudio.

Por todo ello, este apartado de Antecedentes ha sido subdividido en relación al tipo de información suministrada, comenzando con todos aquellos estudios que traten la biología de los Muscomorpha adultos, para continuar con los que tratan diferentes aspectos del desarrollo lavario y aquellos otros que se ocupan de la metamorfosis y diapausa pupal. Terminaremos dando una visión de los trabajos realizados sobre la biología de *Wohlfahrtia* en un sentido más restringido y aquellos trabajos realizados en España.

Se han realizado numerosos estudios orientados al conocimiento de los diversos aspectos que componen la biología de los adultos. El primero a que haremos referencia es el de MONNIG y CILLIERS, los cuales, en 1944, estudian las principales moscas productoras de miasis en Australia y su sucesión estacional en relación a los factores climáticos. Observan que *L. cuprina* es la principal especie implicada en las miasis, que se desarrolla en la época seca y que, aunque con menor frecuencia, se extiende a lo largo de todo el año. Otras especies teóricamente susceptibles de producir miasis son *Chrysomyia albiceps* y *C. marginalis*, pero al someter a lotes

de larvas de estas especies sobre tejidos dañados se observó su escasa tendencia a producir miasis, pero si se observó el desarrollo de estas especies sobre cadáveres.

Posteriormente, MOULE (1951) observa que la distribución de *L. cuprina* en Australia sigue una marcada relación con latitudes cálidas, desarrollando su ciclo en dos máximos anuales, uno desde el otoño hasta Mayo, y otro invernal, desde Agosto a Noviembre, en el cual su prevalencia es la máxima. Este autor observa que, aunque esta especie no supone más allá del 1% del total de moscas de la carne presentes en Quensland, siente una especial atracción por las heridas y aberturas genitales. Los adultos son frecuentemente observados cerca de lugares con agua, en las horas centrales del día.

BARTON BROWNE, en 1958, estudia la relación entre el desarrollo ovárico y la puesta en *L. cuprina*, ya que este autor observa que cuando alimenta a las moscas adultas con excrementos y carne putrefacta, las hembras realizan la puesta al tercer dia de iniciada este tipo de alimentación (el 80%). Por el contrario, al alimentarlas con agua azucarada, las puestas no se producen hasta el 8º dia (10%). En este mismo año, (1958-b), analiza las puestas comunales de esta especie en cadáveres, aún no siendo competitiva con las verdaderas moscas cadavéricas. En este mismo año, junto a ROGOFF (1958), estudia el comportamiento atractivo en *L. cuprina*, observan que existen marcadas diferencias entre compuestos artificiales preparados por estos autores a base de carbonato amónico («factor P»), y los compuestos residentes en la oveja para la ovoposición («factor S») que suponen un elemento atractivo para hembras con un estado ovárico óptimo. El factor P atrae a adultos, pero en pequeñas cantidades, mientras que el factor S atrae a un notable número de moscas dispuestas a realizar la puesta. En 1960 estudia el papel ejercido por la olfación en la puesta de *Phormia regina*, ya que aunque la putrefacción ejerce de elemento atractivo, la concentración de olores fétidos no incrementan la puesta. En este estudio, Barton Browne observa que los receptores del olor se sitúan en las antenas del adulto. Dos años después, en 1962, este autor observa que la ovoposición de *L. cuprina* está influenciada por la presencia de agua, que es detectada por algunas estructuras del tarso de las hembras. En 1976 induce la existencia de una relación directa entre ingestión de proteínas y la receptividad sexual, por lo que da a este fator como primordial en la futura puesta. En 1979 y 1980, describe los principales puntos de alimentación de las hembras de *L. cuprina* y de toma de proteínas necesarias para la maduración sexual, ya sea en cadáveres, exudados purulentos de animales domésticos, o basuras del entorno rural.

En el mismo año que Barton Browne comienza sus estudios, DONELLY (1958) dentro de sus estudios sobre poblaciones de *L. sericata* (=*Phaenicia sericata*), estudia las ventajas de la técnica de radiomarcaje con P^{32} en la fase larvaria, aceptando que este método es eficaz para contar entre 200 y 5000 moscas por minuto (Mac Leod y Donelly, 1957-citado por Donelly, 1958-). Según este autor, el P^{32} es detectable fácilmente con radiocontador en pupas, larvas y adultos, y en éstos últimos se pierde a razón de 1,5% por día, por lo que estos estudios no deben prolongarse más allá de la tercera semana a partir de la emergencia adulta. Un año más tarde, NORRIS (1959) estudiando la ecología de las moscas parásitas del ganado en Australia, puede comprobar cómo la densidad de moscas capturadas difiere notablemente desde un punto central (que representa el lugar donde las ovejas se hallan estabuladas), hasta un radio que estima en 2 o 3 kilómetros, siendo las densidades de este punto central 500 veces superiores a las presentadas por los gradientes de "alejamiento" 500, 1000 y 2000 metros. Según este autor, las moscas adultas se dispersan en un radio que alcanza los 3-4 km en las primeras horas de vida, llegando al punto máximo de dispersión, situado a 6 km, en las 30 primeras horas, según los estudios de Gilmour y col. (1946)(citado por Norris, 1959). La emergencia del puparium se produce por la mañana, con un menor tiempo de pupación para los machos que para las hembras, segun MacKerras (1933)(citado por Norris, 1959).

MACLEOD y DONELLY, en 1962, observan la agregación/ enjambramiento microgeográfico para *Calliphora* spp. y *Lucilia* spp. que no se ven justificados por sus observaciones realizadas en hábitats aparentemente homogéneos. Estos autores arguyen que estas agregaciones se producen en lugares arbolados, con densa vegetación y agua cercana. Estos mismos autores, un año más tarde (1963), observan la existencia de dos tipos de vuelo: dispersivo e interdispersivo, denominando al primero de ellos como «éxodo», con la finalidad de alejarse del punto de emergencia mucho en poco tiempo (velocidad aproximada de 12 km/hora), mientras que el vuelo interdispersivo persigue desplazarse a lugares de alimentación cercanos y no se produce un alejamiento muy significativo del punto de emersión. SUENAGA, en 1963, estudia la actividad diurna de diversos Calliphoridae y Sarcophagidae, fijando las condiciones de luz y de temperatura por las cuales estas moscas emprenden o cesan su actividad de vuelo (búsqueda de alimento, ovoposición, cópula, etc.). Según este autor los adultos se hacen activos por encima de 10 a 15 Lux por la mañana y por debajo de 15 Lux se hacen inactivos por la noche, con máximos de 8 a 19ºC de temperatura y de 10 a 500 Lux. Un exceso de estas condiciones paraliza la actividad diurna, que a juicio de este autor pueden ser fijadas en 30ºC y 5000 Lux. El uso de trampas-cebo con

pescado destaca el que la actividad adulta se centra entre las 9 y las 12 horas a.m. y las 16 y 18 horas p.m.

CATTS, en 1964, realiza diversas observaciones sobre la biología de *Cuterebra* spp viendo que se producen grandes agregaciones de moscas adultas en 2 puntos de su estación de desarrollo, siempre situadas lejos de sus futuros hospedadores. Observa que los adultos vuelan cuando la temperatura del aire se sitúa entre 19 y 22ºC, finalizando su actividad de vuelo hacia el mediodía. Ambos sexos se aparean en la vegetación y sus huevos maduran rápidamente tras la cópula, siendo capaces de poner un total de 1300 huevos depositados en grupos de 5 a 10 huevos, con la particularidad que las hembras ya tienen huevos fértiles tras la cópula. En este mismo año, NUORTEVA (1964) analiza las diferencias ecológicas entre *L. caesar* y *L. illustris*, encontrando que la segunda se distribuye más al Norte, aparece dos semanas antes en el ciclo anual y se muestra menos heliófila que *L. caesar*. Sin embargo, las fluctuaciones diarias/anuales y la densidad poblacional son idénticas para ambas especies.

En 1965, KILLOUGH y McCLELLAN, estudian el ciclo reproductor de *M. autumnalis* observando que del 78% de los huevos se desarrollan pupas. Un individuo logró vivir 58 días y su potencial reproductor fue de 230 huevos, depositados en 10 lotes, desarrollándose 189 pupas. Tras examinar ls ovarios de 122 hembras, estos autores llegan a la conclusión de que estos huevos son puestos una vez han ocupado todo el volumen de las ovariolas. En este mismo año KILLOUGH y McKINSTRY (1965) estudian los lugares de descanso nocturno de *M. autumnalis* en su fase de dispersión post-emergencia, observando que grandes árboles y establos con techo alto y los múltiples huecos en paredes son utilizados para descansar, coincidiendo con Kirpatrik y Quanterman (1952)(citados por Killough y McKinstry, 1965). Un año más tarde, SCHOENBURG y LITTLE (1966) diseñan una técnica para el muestreo estadístico de larvas de *Fannia* en el estiércol de los establos, para lo cual realizan un muestreo lineal estableciendo parcelas de dimesiones estandarizadas de 22x30 cm, intentando abarcar todos los "micronichos" existentes en el establo.

SHOREY y col. (1969), estudiando la estimulación sexual de los machos de *L. cuprina* observa que el efecto aglomeración que se produce en machos jóvenes está motivado por la producción de sustancias olorosas muy parecidas a las que emite la hembra receptiva, y todo ello le induce a confirmar las opiniones de Hepburn y Nolte (1943)(citado por Shorey y col. 1969) y Moule (1951) en el sentido de confirmar que este tipo de olor atractivo se da en las cercanías de los rebaños ovinos, encontrándose allí con las hembras

de *L. cuprina*. En 1970, BERNDT y GROTH estudian la monogamia o poligamia presentada por moscas sinantrópicas Calliphoridae y Sarcophagidae, de cara a obtener un control de las mismas mediante quimioesterilización. Estos autores comprueban que, mientras *Phormia terranovae* es marcadamente monógama, *Sarcophaga haemorrhoidalis* es polígama, siendo ambos procesos dependientes del estado de maduración del ovario. Un año después, SCHUMANN (1971) estudia la biología de 5 especies del género *Lucilia: L. sericata, L.ampullacea, L. caesar, L. illustris* y *L. silvarum*, observando que la temperatura óptima de desarrollo larvario, forma de ruptura del puparium, tiempo y desarrollo de la metamorfosis pupal y el tiempo de desarrollo sexual de machos y hembras son muy similares para estas cinco especies. GEBAUER y col. (1974) analizan detalladamente la biología de *Hypoderma bovis*, realizando una cronología del desarrollo larvario en base a la estructura y disposición del aparato bucofaríngeo y desarrollo de las espículas del último segmento abdominal. Realizan observaciones sobre el ciclo anual de la especie y su migración por los tejidos del hospedador. Según estos autores, los adultos se alimentan sobre flores y exudados vegetales casi exclusivamente.

SUGAR, en 1976, observa la incidencia estacional presentada por *Pharyngonimyia picta* y *Cephenemyia auribarbis* en ciervos rojos de Hungría. Este autor comprueba que las mayores densidades de moscas se dan en Marzo y Julio, épocas que coinciden con la mayor prevalencia del parasitismo, aunque la incidencia parasitaria se extiende a lo largo de todo el año. Para *C. auribarbis*, la incidencia anual se centra en la mitad de Mayo, últimos de Noviembre y la mitad de Febrero, por lo que las fases larvarias retrasan su crecimiento hasta que la fase pupa tenga lugar en una época favorable para el adulto.

Diversos estudios han intentado plasmar las estrategias que el hospedador contrapone a la invasión parásita y cuáles son los mecanismos y dinámica poblacional de los parásitos frente a sus hospedadores. De este modo, ARTHUR (1976), estudia los factores que componen la epidermis del hospedador y sus reacciones ante el ataque de diversos parásitos. TIMM y LEE, en 1982, formulan las razones por las que los Cuterebridae hayan evolucionado en el sentido de «castrar» a sus hospedadores, tanto en el sentido que durante el ataque parasitario la reproducción cesa, pero también en el sentido que el ataque miasígeno en la genitalia puede producir una castración física. En el mismo año, ANDERSON Y MAY (1982) estudian la coevolución parásito-hospedador y llegan a la conclusión que ésta podría ser explicada para bacterias, protozoos y helmintos, en base al polimorfismo de estos grupos. También probablemente en artrópodos, pero no en el mismo sentido. Además, según estos autores el parasi-

tismo no debe suponer una asociación bien equilibrada hospedador-parásito, pues la muerte del hospedador hay que aceptarla como frecuente. DOBSON, en 1985, establece que la competencia por el sustrato de alimentación a cargo de varios parásitos estará en favor de aquellos que presenten una mayor adaptabilidad estructural al medio, que sean de mayor tamaño, de elevado poder patogénico y de menor tiempo de utilización de recursos.

SAYIN, en 1977, estudia la incidencia anual de *Przhevalskiana silenus* en cabras de angora, con una larva I que se desarrolla entre Septiembre y Marzo, y un tercer estadio que se desarrolla entre Noviembre y Abril, dando lugar a pupas tras 3 a 7 días de apólisis. Según este autor, los adultos emergen en 20 días en laboratorio y tardan 117 días en pruebas de campo. Cultivando huevos en laboratorio observó que las larvas eclosionan entre 15 y 19 días a 15-25ºC y 85% HR. Un año después, GUILLOT y col. (1978) estudia el comportamiento sexual de los machos de *Cochliomyia hominivoax*, observando que los machos establecen «estaciones de vigilancia» desde las cuales emiten sonidos específicos de aceptación de cópula con hembras que se hallen en estado receptivo. Desde este punto, los machos detectan visualmente a cualquier hembra que pase, capturándola de inmediato y forzando la copula. Los machos seleccionan estos lugares de vigilancia en función que existan hembras receptivas en la zona y hospedadores cercanos, aunque en este punto no se muestran de acuerdo con Parish (1937)(citado por Guillot y col. 1978), ya que este autor observa que los machos y hembras de esta especie se hallan normalmente alejados de sus hospedadores. En este mismo año, CRYSTAL y GUILLOT (1978) observan que la capacidad de vuelo y velocidad de las hembras en estado previtelogénico y vitelogénico es superior en 2 ó 3 veces a hembras cuyo estado ovárico se sitúa en la vitelogénesis tardía.

GOODENOUGH y col. (1978) realizan diversas observaciones sobre la sensibilidad visual en *Cochliomyia hominivorax* y su desarrollo durante los primeros días de esta mosca. Al someter a los adultos a un electroretinograma (ERG) observan que las moscas salvajes presentan una mayor sensibilidad visual que las obtenidas en laboratorio. También que las hembras son más sensibles que los machos y que esta sensibilidad se desarrolla entre 3 y 5 días después de la emergencia del puparium. Un año más tarde, MAIER y WALDBAUER (1979) observan los patrones de actividad diurna de diversos Syrphidae, encontrando que por las mañanas estos dípteros se concentran en la alimentación sobre diversos árboles y arbustos, mientras que el stress higrotérmico del mediodía hace que los ejemplares se dispersen en búsqueda de agua. Según estos autores, la actividad diaria de estos Syrphidae está orientada a buscar comida, agua y seleccionar

los lugares adecuados para la ovoposición de la hembra.

PICKENS y MILLER, en 1980, estudiando la biología de *Musca autumnalis* observan que esta especie presenta un índice de reproducción bajo, con una disponibilidad de alimento limitada y una elevada mortalidad larvaria que hace que sus poblaciones presenten una densidad baja. El ciclo biológico lo establecen entre 17 y 21 días, con 20 a 50 días de supervivencia adulta, dependiendo de la Tª. La madurez sexual se alcanza a los 2-5 días para machos y de 3 a 6 para las hembras. Estos autores estudian, además, las respuestas visuales en la alimentación y ovoposición, situándolas entre 350 y 370 nm del espectro visible, superiores en frecuencia a las que necesitan *Stomoxys calcitrans* y *Musca domestica*. Posteriormente, este autor junto a NAFUS (1982) estudia las relaciones entre *Musca autumnalis* y la Tª, topografía y movimentos del ganado, observadas mediante métodos de captura-recaptura. Las rutas de dispersión son evaluadas a través del test de distribución de Kolmogov (citado por Batschelet, 1965, -en Pickens y Nafus, 1982-), observando que la dispersión se lleva a cabo por valles y ríos con la constante que exista un denso arbolado. Este autor, junto a HAYES (1984, 1986) y junto a MILLER (1987), diseñan métodos de trampeo de adultos Muscidae, en cuanto a su composición de elementos atrayentes, estructura del insectario-trampa, disposición y factores ambientales.

SMITH y PROKOPY, en 1981, observan la actividad estacional y diurna de *Rhagoletis mendax* en la naturaleza, concluyendo que existe una marcada atracción por el arbusto *Vaccinium corynobum* y que en su actividad diaria, los factores ambientales tienen gran influencia, ya que la luminosidad y la temperatura son fundamentales en la búsqueda de alimento y ovoposición, y cuando estos factores son negativos provocan la inactividad adulta.

WOODBURN y VOGT, en 1982, analizan la atracción que para *Lucilia cuprina* ejercen las ovejas antes y después de morir, observando que el número de hembras que atrae el cadáver de la oveja el primer día es muy elevado, pero aún es mayor el 2º día, ya que las hembras que tomaron proteínas del cadáver el día anterior vuelven para realizar la ovoposición. Por el contrario, los machos no son atraídos significativamente por el cadáver, y sólo presentan ciertos niveles dentro de las 24 horas después de morir su hospedador. En este mismo año, ZOHDY y MORSY (1982-a) estudiando la biología de *Parasarcophaga argyrostoma*, observan que la Tª tiene una marcada influencia en el desarrollo larvario, pues a 20ºC el desarrollo se produce en 15 días, a 25ºC lo hace en 7 días y a 30ºC es de 5,4 días. Cada hembra deposita 349 larvas en invierno y 460 en verano. Estos autores (1982-b) observan que el número de larvas depositadas por el

adulto irá en relación a la cantidad y calidad de la dieta. MONZU, en 1983, realiza un completo estudio de la biología de *L. cuprina*, considerando desarrollo larvario, puesta, cópula, pupación, incidencia estacional y dispersión.

VOGT y col., en 1983, comienzan en este año una extensa investigación sobre métodos de captura de moscas y análisis de su biología. Según este autor (1983, 1985-a), aunque los machos de *L. cuprina* comienzan su actividad diaria un poco antes que las hembras, éstas prolongan su actividad más allá de las 15 horas p.m. Para el caso de *Musca vetustissima* (1985-b) diseña una trampa orientada siempre en el sentido del viento, como la más eficaz para capturar esta especie, en la que coloca como elemento atractivo sulfito sódico y excrementos. En 1986 estudia la influencia de los factores ambientales diarios en la captura de esta última especie. En 1987, estudia la supervivencia adulta de *M. vetustissima* en relación a la edad reproductora, observando que la captura de los adultos variará en relación a su edad sexual, edad que se sitúa entre 28 y 106 días, sobre un máximo esperado de 140 días. Posteriormente (1988-a) coloca las trampas a 2 metros sobre el suelo, incrementándose la eficacia de ésta muy notablemente. También aplica sus métodos de captura a *C. ruffifaces* (1988-b), observando que la Tª óptima se sitúa entre 13 y 26ºC y la HR entorno al 70%.

GREEMBERG y SZYSKA, en 1984, estudiando los estadios inmaduros de 50 especies de Calliphoridae, diseñan un modelo de trampa consistente en un recipiente con un cebo oloroso a base de carne o pescado en putrefacción y pocillos con agua azucarada, con una única entrada de nylon en forma de "manga australiana". Estos autores clasifican las especies encontradas en eu-, hemi- y a-sinantrópicas, dependiendo de su mayor o menor grado con el ambiente humano, desde eusinantrópicas que presupone una presencia en masa en los habitáculos humanos, hasta el término a-sinantrópicas que presupone el mayor grado de alejamiento de éste. En este mismo año, HAMMACK (1984) estudia las respuestas de las hembras grávidas de *C. hominivorax* en relación al peso medio larval, número de larvas, peso medio pupal y supervivencia larval-adulta. Según este autor, las respuestas no se hallan correlacionadas con el peso medio larval, pero sí se encuentran correlacionadas positiva y linealmente con la supervivencia desde huevo a estado pupal. BRENNER (1984) trabajando sobre la misma especie, observa que la densidad media en un Km^2 se acerca a 3.400, y estudia posibles medidas de control con quimioesterilización, pero se encuentra con que la dispersión de los adultos tras la emergencia del puparium no supera los 3 km, debido a su comportamiento alimenticio (MacKley y Long, 1983 -citado por Brenner, 1984-).

ELVIN y KRAFSUR (1984) estudian la influencia de la temperatura en el grado de desarrollo ovárico de *Musca domestica*, comparando lotes procedentes del laboratorio y de la naturaleza. Estos autores observan que la oviposición se produce entre 2,5 y 3 días después de la emergencia y que el desarrollo ovárico va directamente relacionado con una Tª adecuada, de 18 a 30ºC, a partir de la cual el desarrollo se retrasa. BART y MINAR (1984) estudian los mecanismos básicos que regulan las relaciones entre *Hypoderma bovis* y su hospedador a nivel de poblaciones. Según esto, los autores opinan que existe un sistema regulador interno que provoca que el número de parásitos en el hospedador sea reflejo del nivel de sus poblaciones, ajustándose a una binomial negativa ambas relaciones. En base a este modelo matemático pueden trazarse 2 etapas de control.

BAUMGARTNER y GREEMBERG, en 1985, establecen el nicho ecológico de 26 especies de Calliphoridae en base a su distribución altitudinal, sinantropismo, preferencias alimenticias, endofilia/ exofila y sus patrones diarios de vuelo. La actividad circadiana de 9 especies de Calliphoridae examinados presenta una marcada tendencia a realizar vuelos entre las 12 y 15 h.pm., disminuyendo la actividad de vuelo por encima de los 34ºC. En este mismo año, KRAFSUR (1985-a) estudia la composición de edad y fenología anual de *M. domestica* observando dos hechos muy interesantes a su juicio. Uno es que el desarrollo de los huevos puestos por moscas sometidas a presión de insecticidas (dosis por debajo de DL_{50}) es más precoz que en aquellas que no lo están. Otro hecho es que la supervivencia diaria de los adultos se acerca al 84% y la supervivencia de la población se acerca al 73% anual. En este mismo año, KRAFSUR y col. (1985-b) observan que la supervivencia adulta durante el invierno en *M. autumnalis* no depende del tamaño de las moscas en otoño. Sin embargo, la fecundidad primaveral si dependerá de este tamaño otoñal. Estas observaciones coinciden con las de Hammer (1942) en el sentido de que la abundancia de esta mosca dependerá de la disponibilidad de excrementos de bóvidos en los pastos primaverales y los estudios de Moon y Kaya (1981) en los que la abundancia estacional está relacionada con la abundancia de estos excrementos.

En 1986, BRAACK y RETIEF, observan la dispersión post-emergencia de *C. albiceps* y *C. marginalis* a base de marcar adultos con P^{32}-ortofosfato. Tras la primera semana se capturaron adultos a 37,5 km para el caso de *C. albiceps* y 63,5 km para *C. marginalis*, con un grado de dispersión de 2,2 a 2,35 km/día para ambas especies. Este autor junto con DE VOS en 1987 estudian el solapamiento anual de varios Calliphoridae que se nutren de ungulados, observando que se suceden varias especies desde Mayo a Noviembre, con cortos periodos en que más de 2 especies explotan el

mismo recurso. EISEMANN y RICE (1987) estudian la atracción de *L. cuprina* a nuevas puestas en medios infectados con larvas de cara a evaluar cuáles son los elementos volátiles atractivos para las hembras grávidas de esta especie. Establecen un gradiente del siguiente modo: medio xénico con larvas > medio xénico > axénico con larvas > axénico sin larvas, de mayor a menor atracción.

Un año después, SANCHO (1988) estudia diversos aspectos del ciclo biológico de *Dermatobia hominis*, estableciendo que aunque la supervivencia del adulto en laboratorio se prolonge durante 8 a 19 días, la supervivencia en la naturaleza debe ser mucho menor. Observa que la larva I tiene una gran capacidad de movimiento, pudiendo desplazarse hasta 19 cm. Los adultos emergen del puparium en 2-3 semanas. En este año, WELCH (1988) establece los criterios de captura, recaptura y disposición de las trampas para *C. hominivorax*. MELLO y GARCIA (1988) estudian el comportamiento reproductivo de las hembras de *Stomoxys calcitrans* en laboratorio a 27ºC y 70-80% HR. Estos autores consideran que el número medio de huevos/hembra puede situarse en 834 depositados entre 3 y 17 días, con una vida media adulta de 17 a 38 días.

VESELKIN y col., en 1989, proponen una separación ecológica de las especies: *Booponus borealis, W. magnifica, L. scricata, L. illustris, P. regina* por presentar las larvas de las dos primeras especies adaptaciones muy concretas a la vida parásita y porque esta regla puede ser extrapolada a los adultos. ANDERSON (1989) utiliza modelos naturalizados de ciervo de virginia para estudiar la larviposición por arte del Oestridae *Cephenemyia apicata*, observando el lugar y modo de deposición de las larvas en condiciones que este autor juzga como naturales. LANG y GRAY (1989) por un lado y RECHAV (1989) por otro establecen el grado de asociación al entorno humano de *M. vitripennis, M. lusoria, M. xanthomelas* y *M. nevilli*, presentándose separadas en el transcurso de las estaciones y en cuanto a la utilización del alimento por parte de los adultos.

Entre aquellos estudios dirigidos a conocer diversos aspectos del desarrollo larvario, comenzaremos por el trabajo de MACKERRAS y FRENEY, los cuales, en 1933, observan la nutrición en las larvas de *Lucilia cuprina* y *Chrysomyia ruffifaces*, estudiando el marcado carácter de díptero productor de miasis para la primera en contraposición con el carácter saprosarcófago de la segunda. Ambos tipos de alimentación, a juicio de estos autores, presentan elementos diferenciadores consistentes en que *L. cuprina* necesita para completar su desarrollo sangre y suero procedente de animales vivos,

mientras que *C. ruffifaces* requiere elementos liposolubles.

Dos años más tarde, HOBSON (1935) desarrolla el cultivo de *L. cuprina* en condiciones de laboratorio, una vez que, aunque cultivos de agar en sangre y suero fuesen eficaces para cultivar masivamente larvas de esta especie (Hobson, 1933 -citado por Hobson, 1935-), existían elementos limitantes que reducen la supervivencia larvaria al 60%. Ante los resultados obtenidos, este autor opina que el elemento limitante es un «factor liposoluble» que identifica con el colesterol. Minnich,. en 1937 (citado por Mandeville, 1988) utiliza carne y pescado para el cultivo de diversas especies de dípteros necrófagos: *Calliphora vicina, Phaenicia sericata, Cynomya cadaverina* y *Phormia regina*, ya que en opinión de este autor los elementos utilizados para el cultivo favorecen la ovoposición del adulto y un desarrollo óptimo de las larvas. No obstante, en su estudio llega a la conclusión que este tipo de medios indefinidos no favorecen la máxima supervivencia larvaria, aunque suponen excelentes medios para la toma de proteínas y ovoposición por parte de los adultos.

LARSEN y THOMSEN, en 1940, (-citados por Meyer y Mullens, 1988-), observan que la temperatura presenta una correlación positiva con el desarrollo de larvas de Muscidae y Calliphoridae. Esta correlación positiva incrementa la supervivencia larvaria hasta una temperatura límite por encima de la cual la mortalidad larvaria puede elevarse al 30 ó 40% de la progenie. Este efecto ambivalente, para larvas y adultos, se sitúa entre 18 y 30ºC para la correlación positiva, dependiendo de la especie, y supone un incremento de la mortalidad alrededor de 30 a 36ºC, temperaturas a las cuales no se desarrollan las larvas y la mortalidad pupal puede oscilar alrededor del 88%. Tomando estos datos, los autores opinan que debe existir una gradación de diversas especies de Muscidae y Calliphoridae en relación a su mayor o menor grado de tolerancia a las altas temperaturas, tanto para el desarrollo larvario como para el adulto. Un año después, FRINGS (1941) observa cómo muchas especies de dípteros sinantrópicos, ejemplificados en *Calliphora, Lucilia* y *Sarcophaga*, se desarrollan óptimamente sobre cadáveres de peces y mamíferos, con escasas exigencias ambientales, a excepción del factor temperatura, que debe estar situada entre 20 y 25ºC en ambiente húmedo. Posteriormente DAVIES, en 1948, analiza el desarrollo larvario de *Lucilia sericata*(=*Phaenicia sericata*), intentando cuantificar el tiempo de eclosión de los huevos, entre 7 y 12 horas tras la puesta, y el desarrollo larvario completo, que puede situarse entre 2,5 y 3 días, periodo en el cual se alcanza el tamaño óptimo para proceder a la pupación.

ULLYETT, en 1950, analiza la competencia larvaria por el alimento en poblaciones de *L. cuprina*, observando que como consecuencia de la reducción del alimento disponible por larva (debajo de 10g/larva) se produce una reducción del tamaño corporal en los adultos obtenidos de estos cultivos. Además el potencial reproductor de estos adultos es también más bajo que el correspondiente a los obtenidos de cultivos con una disponibilidad de alimento adecuada. Este autor observa cómo la disminución de la Humedad Relativa del sustrato de pupación reduce el peso de las pupas, reduciéndose así mismo la supervivencia adulta y dificultando la emersión del puparium, apareciendo deformaciones en estas moscas adultas. NICHOLSON (1950) desarrolla estos estudios, observando los efectos de la competencia larvaria cuando la reducción de las disponibilidades alimenticias está causada por elevadas densidades de larvas alimentándose sobre el mismo sustrato provoca los mismos efectos, centrados en reducir el tamaño de pupa y adulto y reducir la supervivencia adulta. En opinión de este autor el efecto de competencia larvaria es idéntico en altas o bajas densidades, ya que el efecto preponderante es la dispobilidad de comida por larva presente. FIEDLER (1951) estudia la nutrición de larvas de *L. cuprina* sobre hospedadores vivos, observando que existen varios caracteres repetitivos: uno es la continua movilidad del grupo de larvas, que incrementa el efecto erosivo sobre el hospedador. Otro se restringe a que el efecto conjunto de larvas alimentándose sobre un punto de la anatomía del hospedador, provoca la liberación de partículas gruesas que entran en esta alimentación larvaria.

WEBBER, en 1955, estudia las relaciones de tamaño entre larvas y adultos de *L. cuprina* mediante fórmulas matemáticas que establecen la existencia de una relación directa entre la cantidad de alimento disponible para las larvas, el tamaño de éstas, el peso de las pupas y la longitud del adulto. Esta limitación de alimento provoca que larvas pequeñas realicen una pupación viable hasta la fase adulta, con un potencial reproductor inferior al normal, y cuyas pupas se ven muy afectadas por reducción de la humedad relativa ya que gozan de un tamaño de partida pequeño. Este autor opina que en las experiencias de Nicholson (1950), un incremento del 10% en la Hr de la pupación incrementa significativamente la supervivencia adulta. Más tarde, SICART y col. (1958) estudian la evolución larvaria de *Oestrus ovis* determinando la existencia de tres estadios larvarios claramente diferenciables, con un 4º estadio o «complejo-estadio» que pudiera englobar varias fases del desarrollo larvario terminal. La duración de este desarrollo se prolonga a lo largo de tres meses, tras lo cual la larva madura cae al sustrato y pupa en el transcurso de 24 horas.

BAKRI, en 1959, estudia las preferencias que por la temperatura y la humedad relativa poseen las larvas de *Calliphora erythrocephala*(=*C. vicina*), *C.. vomitoria* y *C. uralensis*, observando que existe una gradación para estas especies que es función de sus hábitos ecológicos. Ensayando una humedad relativa oscilante entre el 60 y el 80%, y una temperatura situada entre 18 y 30ºC (Tª y HR a las que se produce un desarrollo adecuado de las etapas larvarias), este autor observa que mientras el desarrollo es el óptimo entre 18 y 25ºC para *C. uralensis*, para *C. erythrocephla* el óptimo se halla situado entre 26 y 30ºC y un 80% de HR. Estas diferencias pueden explicarse viendo que *C. uralensis* prefiere climas fríos y es la más temprana en comenzar su ciclo anual, *C. erythrocephala* se restringe a épocas calurosas y húmedas como son la primavera y otoño.

Casi una década después, DOWDING (1968) estudia los diferentes mecanismos alimenticios presentados por los dípteros Cyclorrhapha. Este autor observa como en líneas generales los Muscidae y Calliphoridae tienden a explotar al máximo el recurso alimenticio disponible, sucediéndose las generaciones larvarias con rapidez con un metabolismo acelerado en pro de alcanzar la fase pupa con rapidez. Esta alimentación tiene una significación biológica en el sentido de aprovechar rápidamente los cadáveres en la naturaleza, que son procesados y asimilados energéticamente por numerosas generaciones de moscas. Un año más tarde, DAVISON (1969) observa el efecto negativo que sobre la supervivencia larval y pupal de *C. erythrocephala* (=*C. vicina*) tienen los cambios bruscos de temperatura, situados entre 5 y 36ºC, cuando el óptimo crecimiento larvario se sitúa entre 18 y 26ºC y el pupal entre 20 y 25ºC. Al aplicar bajas temperaturas a los cultivos de esta especie, primero se detiene el crecimiento y posteriormente se obtienen pupas pequeñas, muchas veces inviables y emergiendo adultos muy pequeños. Este mismo efecto se produce al aplicar factores ambientales en sentido opuesto, ya que por encima de 30ºC se provocan los mismos fenómenos. DASGUPTA y ROY (1969) estudian el posible papel parásito de larvas de *Lucilia illustris* tomadas de cadáveres y trasplantadas a hospedadores experimentales, representados por un pez, un anfibio, un reptil, un ave y un micromamífero. Estos autores observan que las larvas se anclan a su hospedador en la mayoría de los casos a temperatura ambiente, causándoles la muerte. Estas larvas alimentadas sobre tejidos vivos presentan una reducción notable del tiempo de desarrollo y este efecto es aún más acusado cuando los hospedadores son homeotermos.

ZDAREK y SLAMA, en 1972, observan que el efecto "hambre" en larvas cercanas a la ecdisis provoca la formación de un puparium muy

pequeño y que la supervivencia pupal-adulta disminuye. Según estos autores, aunque en dípteros Cyclorrhapha la programación del desarrollo está hecha en el sentido de obtener tres estadios larvarios para *Calliphora* y *Sarcophaga*, el obtener un tamaño adecuado para pupar es acelerado por la presencia de alimento y retrasado por la retirada de éste, proceso que se halla regulado por la ecdisterona, regulación hormonal que puede povocar la aparición de estadios supernumerarios. En este año, SCHMIDT y col. (1972) cultivando *Haematobia irritans* en el laboratorio estudian los efectos que la densidad ocasiona en la supervivencia larvaria de esta especie y en la fecundidad adulta. De este modo estos autores observan que existe una reducción del 20% en el número de larvas que llegan a formar la pupa cuando son cultivadas en altas densidades. Por otra parte, en cultivos larvarios establecidos durante varias generaciones, estos autores observan que la masificación larvaria tiene un efecto negativo en la ovoposición por parte de hembras grávidas, que realizan puestas más pequeñas y más repartidas por los diferentes sustratos de puesta que tienen a su disposición.

En este mismo año, ABASA (1972), estudia el contenido en agua y grasa de adultos y larvas de *Sarcophaga tibialis*, observando que el contenido en agua para larvas, pupas y adultos es muy variable, mientras que el contenido en grasa de las pupas exhibe dos puntos de inflexión muy claros: uno inmediatamente después de formada la pupa, y otro coincidente con la pupa de 16 días. El contenido graso de las hembras muestra su nivel más bajo durante la ovulación, en moscas de 12 días de vida. El límite letal de contenido en agua para los adultos ronda el 68% del peso corporal y el correspondiente límite letal para las grasas se sitúa en el 15% del peso seco. Posteriormente, BREEV y SULTANOV, en 1975, observan el desarrollo larvario de *Oestrus ovis*, en el cual la temperatura de desarrollo larvario es la proporcionada por el hospedador, del mismo modo que ocurre con la HR. Por todo ello el ciclo larvario es siempre muy uniforme, sobreviviendo el 80% de las larvas depositadas, mientras que la supervivencia pupal-adulta se reduce hasta el 42-50%.

DENNO y GOTHRAN (1976), analizan la competición larvaria entre Calliphoridae y Sarcophagidae sobre cadáveres de conejos domésticos de 1 Kg de peso. Estos autores observan cómo la competencia va creciendo en función del agotamiento del recurso nutricional hasta llegar a consumir la piel seca, momento en que la competencia es la máxima. El desarrollo de los ganchos bucales de los Sarcophagidae en comparación con los Calliphoridae es, a juicio de estos autores, el factor morfológico determinante del triunfo de éstos en la competencia establecida, aún a costa de haber sido los últimos en el tiempo en colonizar el alimento, eliminando

eficientemente a sus competidores interespecíficos.

Años después, LEVOT y col. (1979) observan las curvas de crecimiento en peso presentadas por las larvas de 7 especies de Calliphoridae y 1 de Sarcophagidae, demostrando que el éxito en la supervivencia larvaria va a estar determinado por la rapidez con las distintas larvas obtengan el peso mínimo que hace viable la pupación. Estos autores observan cómo algunas especies presentan una curva de crecimiento muy rápida (*Calliphora augur*, *C. crassipalpis*, *C. nociva*) coincidiendo con las especies ovovivíparas, mientras que otra estrategia es la presentada por aquellas especies que obtienen un tamaño pupal viable con escaso peso corporal (*Chrysomyia megacepha'* , *C. ruffifacies*). En este sentido, *Lucilia cuprina* representaría una especie bien adaptada a esta segunda estrategia. KNAPP y col. (1979) estudian la influencia de diversos factores ambientales en el desarrollo de los estadios larvarios de *Gasterophillus intestinalis*, pupación y emersión adulta. Observan como a medida que la temperatura se incrementa, la duración del desarrollo larvario se reduce. Según estos autores, una de Ta entre 28 y 29ºC y una HR entre el 80 y el 90%, son los factores climáticos adecuados para las pupas y los adultos. Por debajo de 5ºC la pupación se detiene y por encima de 38ºC la pupación se lleva a cabo, pero no tiene lugar la emersión adulta. Paralelamente una HR baja produce malformaciones en los adultos.

BUTLER y LOPEZ, en 1980, estudian el desarrollo a temperaturas constantes y variables en dos hospedadores de *Trichogramma pretiosum*. Según estos autores, al fijar temperaturas fluctuantes entre 17 y 32ºC los huevos de este parásito alargan su desarrollo 1,5 días más., mientras que una Ta constante de 15ºC produce un desarrollo uniforme de 32 días y de 6,6 días a 32ºC. En su opinión, la variación de la temperatura conlleva efectos negativos al retrasar el desarrollo larvario. En este mismo año, MOON (1980) estudia los efectos de la competencia larvaria en *Musca autumnalis*, llegando a la conclusión que cuando el sustrato alimenticio es escaso, la supervivencia se puede ver reducida hasta un 50%, por efecto de la masificación, sufriendo más acusadamente los efectos de esta competencia aquellos estadios más tempranos de desarrollo, en los cuales la supervivencia larval se reduce hasta un 100%.

En 1983, ZAJONC estudia el desarrollo larvario de *L. sericata*. Del análisis de sus resultados, este autor determina que el peso medio de las larvas después de eclosionar los huevos puede situarse alrededor de 0,06 mg, y tras un desarrollo larvario que puede durar entre 11 y 27 días las larvas III maduras sufren un proceso de metamorfosis pupal a lo largo de 7 a 15 días. Según este

autor, el peso máximo se alcanza entre 6 y 10 días de desarrollo, presentando un movimiento muy activo que mensura en base a que una larva puede recorrer 14 cm en un minuto. Contrariamente a lo que se pensaba, sus experiencias demuestran que el 99% de las larvas mueren al ser depositadas sobre excrementos de animales domésticos.

En el mismo sentido que Nicholson (1950) y Denno y Cothran (1976), SHAHEIN (1986) observa los efectos de la competencia intraespecífica llevada a cabo por larvas de *C. erythrocephala* (=*C. vicina*), que compiten en un sustrato sin limitaciones alimentarias, demostrando que la supervivencia larvaria es muy elevada, alrededor del 80%, no observándose fenómenos de agresión larvaria, como tampoco respecto a estadios más tempranos de desarrollo. Esta situación cambia drásticamente cuando se reduce el recurso trófico, bajando la supervivencia larvaria al 20% en cultivos de la misma edad larvaria, ya que cuando existen desfases de crecimiento entre estadios la situación para los más jóvenes es aún peor, pues su supervivencia es prácticamente 0.

PETERSON Y CANDIDO, en 1987, estudian las relaciones de peso corporal en cultivos con dietas artificiales y sus diferencias cuando se cultivan sobre miasis ovinas, para la especie *Cochliomyia hominivorax*. Estos autores opinan que no existen diferencias geográficas para las diversas cepas, ni tampoco para los pesos de larvas obtenidas y cultivadas en laboratorio y aquellas cultivadas en miasis, pues los resultados no difieren significativamente. Establecen que la pérdida de peso entre larva y pupa oscila entre un 21 y un 23%, mientras que la supervivencia larval-adulta se acerca al 94%, no existiendo del mismo modo diferencias significativas entre cultivos en laboratorio y en pruebas de campo. En este mismo año, BLACKITH y BLACKITH (1984), estudian los fenómenos de agresión larvaria entre *Sarcophaga aratrix* y *Calliphora vicina* cuando compiten por un reducido sustrato alimenticio. La competencia es tal, que larvas I del Sarcophagidae agreden y dan muerte a larvas III del Calliphoridae, aunque nunca se las comen. Estos autores opinan que en Sarcophagidae la agresividad se va atenuando al llegar al estadio III, estadio que apenas muestra agresividad interespecífica. Cuando estos autores cultivan *C. vicina* y *C. subvicina* observan que no existe agresión larvaria, pero cuando en este cultivo introducen a *S. aratrix*, ésta agrede por igual a los dos Calliphoridae, aunque nunca se dan casos de agresividad intraespecífica.

DALLWITZ, en 1987, estudia las relaciones entre densidad de larvas y supervivencia larvaria en miasis por *L. cuprina*, observando que no existe una relación directa entre el número de huevos depositados artificialmente en la oveja (para provocar una

miasis) y la supervivencia larvaria. Este autor concluye que existen diferencias entre moscas cultivas en laboratorio y sobre miasis, siendo el desarrollo en el primer caso más largo, en 1,5 días, obteniéndose una reducción de tamaño de la cabeza que oscila alrededor de los 0,24 mm. Observa, además, que *L. cuprina* presenta desventajas frente a moscas cadavéricas, una vez la oveja ha muerto, mostrándose competitiva durante los 2 días siguientes, para después ser desplazada por las otras especies más especializadas. En este año, ZELEDON y SILVA (1987) realizan cultivos de *Dermatobia hominis* en medios semidefinidos de suero bovino, extracto de carne y agar. Partiendo de 372 larvas I tras 2 días de eclosión, el 29.1% de ellas realizan la primera muda en un periodo de 8,62 días, consiguiendo que el 77,3% de las larvas III formen la pupa. Ante estos datos los autores opinan que hay un factor de maduración que no han logrado determinar que es el decisivo para obtener cultivos satisfactorios de esta especie.

Un año más tarde, MARCHENKO y MARCHENKO, en 1988, estudian la supervivencia larvaria de *Oestrus ovis*, infectando artificialmente corderos inmunodeprimidos, normales e inmunoestimulados. El máximo número de larvas sobreviven en animales inmunodeprimidos, alrededor del 63%, mientras que en animales inmunoestimulados no completan el desarrollo más allá del 0,5% de las larvas. En opinión de estos autores, el hospedador actúa inmunológicamente contra las larvas I consiguiendo matarlas. RIOS LEITE y WILLIAMS (1988) describen el desarrollo del ciclo biológico de *Metacuterebra apicalis*, tanto en su hospedador habitual, *Oryzomys subflavus* (Rodentia: Cricetidae), como sobre ratas blancas de laboratorio, utilizadas a modo de hospedador experimental. El ciclo de vida lo estiman en 73 días, con un periodo de incubación de los huevos de 10 días, 23 días para las larvas en el hospedador habitual y 26 en el experimental. La duración de las pupas la estiman estos autores en 32 días y la supervivencia adulta se restringe a 5 días.

En este año, MEYER y MULLENS (1988), estudian el desarrollo de 2 especies de *Fannia* en laboratorio a Tªs constantes, observando que la mortalidad de los huevos es pequeña y puede situarse alrededor del 8 al 14% para una Tª de 18 a 30ºC. La mortalidad puede llegar al 73-80% si la Tª se eleva a 36ºC. A 12ºC la mortalidad pupal oscila entre un 39 y un 43% para *F. femoralis* y es significativamente más baja (11-13%). Sin embargo, esta mortalidad pupal se incrementa al 70% a 33ºC y 100% a 36ºC. Según estos autores, la tolerancia/intolerancia de estas especies a factores climáticos explica su aparición y "desaparición" anual. MANDEVILLE, en 1988, cultiva *Phaenicia sericata* en comida seca para gatos, obteniendo

aproximadamente 500.000 moscas adultas/año. Según este autor, el método de cultivo de moscas necrófagas trae la ventaja de obtener larvas limpias de partículas de descomposición y tiene la ventaja de servir de sustrato larvario y sustrato de pupación.

En 1989, SCHOLL y col. ponen a punto una técnica de observación "in vivo" de las diferentes fases de envejecimiento del tercer estadio larvario de *Hypoderma linneatum*, a través del grado de melanización de los peritremos posteriores y cutícula larvaria. Estos autores establecen 3 fases de madurez del tercer estadio P1, P2, P3, que están gradualizadas desde una epidermis blanquecina + espiráculos posteriores sin melanización, hasta la última fase en la que se pueden observar los peritremos con placas de melanización entre ambos, y la cutícula se presenta de color ámbar.

Los estudios sobre la **biología de las pupas** han ido orientados sobre todo a conocer las ventajas ecológicas que la diapausa confiere al ciclo biológico y la influencia de los factores ambientales que la motivan. Comenzaremos por LAING, el cual, en 1935, estudiando las funciones del *ptilinium* en la emersión de *Calliphora erythrocephala* (=*C. vicina*), realiza una detallada descripción de los mecanismos estructurales dispone la pupa frente al microclima que se crea en la porción del suelo que rodea a la pupa. Varias décadas más tarde, CRAGG y COLE, en 1952, estudiando la diapausa en *Lucilia sericata* (=*Phaenicia sericata*) llega a la conclusión de que existen dos tipos de diapausa pupal en el ciclo de esta especie. El primero de ellos responde a alteraciones ambientales drásticas que harían inviable el desarrollo del adulto, por lo que se trata de un mecanismo defensivo dentro del ciclo favorable a la especie. El segundo sería aquel que respondería a la etapa desfavorable para su ciclo anual. Artificialmente sometieron a las pupas a una temperatura de 9-10ºC en el mes de Julio, con lo que se produce una diapausa del primer tipo, estando el segundo tipo regulado por el descenso de las temperaturas medias durante Octubre.

DANILEWSKY, en 1951, determina que, aunque la temperatura es un importante factor ambiental en la diapausa pupal, la reducción de las horas de luz en el ciclo diario de los insectos es un importante factor añadido en la producción de diapausa. Aún más, cuando el fotoperiodo se reduce por debajo de ciertos valores, ningún otro factor ambiental tiene tanto peso específico como éste. Posteriormente, FRAENKEL y HSIAO (1966) describen la diapausa de *Sarcophaga bullata* en términos muy parecidos a los aplicados para *L. sericata* por Cragg y Cole (1952), pero observando que en los

meses calurosos próximos al final del ciclo anual de esta especie, la diapausa viene determinada ya desde la hembra grávida por la influencia de la reducción del fotoperiodo.

Un año más tarde, RING (1967-a), demuestra que el fotoperiodo tiene un efecto directo sobre las larvas de *L. caesar* en la inducción de la posterior diapausa, ya que en las experiencias de este autor, la transferencia de larvas desde un fotoperiodo largo a un fotoperiodo corto incrementa la tendencia de las pupas a entrar en diapausa. Este autor demuestra que las larvas muestran una especial sensibilidad a la duración horas/día, siendo una tendencia acumulativa en el desarrollo larvario, pero de ningún modo centrada en estadio larvario alguno. En este mismo año (1967-b) este autor observa que de las hembras grávidas obtenidas en laboratorio, con fotoperiodos que han sido reducidos artificialmente, se obtienen larvas con una marcada tendencia a entrar en diapausa, por lo que se muestra la existencia de una inducción maternal de la diapausa desde estadios muy tempranos de desarrollo. Un año después (1968), este autor observa que tras 3 a 22 semanas de diapausa, ésta puede ser rota sometiendo a las pupas a una temperatura constante de 22ºC. Este efecto puede incrementarse sometiendo a las pupas a caídas bruscas de temperatura hasta 5ºC, manteniéndolas en completa oscuridad para evitar la influencia de otros factores ambientales. Según este autor se pueden observar diferencias en la «intensidad» de esta diapausa entre diversas cepas de *L. caesar* mantenidas a igualdad de temperatura, lo que le induce a pensar en que el tiempo de diapausa estará influenciado por un carácter genético. En 1970, desarrolla esta última idea, relacionando dos cepas de *L. caesar*, una de ellas con una fuerte tendencia a diapusa larga y otra con una escasa tendencia a alargar la diapausa, cruzándolas y obteniendo una tendencia intermedia entre ambas cepas.

En 1972 (a), DENLINGER, cultivando cepas de *Sarcophaga argyrostoma*, *S. bullata* y *S. crassipalpis* a temperaturas situadas entre 17 y 25ºC, y sometiendo a las larvas a un fotoperiodo largo de 17 horas y otro lote a un fotoperiodo corto de 8-12 horas, estudia la inducción y el cese de la diapausa pupal. Cuando los cambios de Tª son muy acusados, el fotoperiodo tiene poca importancia en la inducción de la diapausa, de este modo, la diapausa inducida a 17ºC en *S. argyrostoma* ofrece valores de 227,4 días, mientras que al incrementar la Tª a 25ºC la diapausa se reduce a 135,7 días. En este mismo año (1972-b), este autor observa que la diapausa tiene una función ecológica al incrementar las posibilidades de supervivencia de la población al periodo crítico más desfavorable, y además observa que todo el proceso está regulado hormonalmente por la ecdisona. Este mismo autor (1972-c) observa que la incidencia de la diapausa en

Junio no llega al 2%, en Julio llega al 20% y en Agosto puede llegar al 90%, determinando que el motor de estos cambios está en la transición del día de 13 a 14 horas/luz. Por sexos, el 79% de machos entra en diapausa en Agosto y el 45% en Septiembre. Casi una década después, este autor observa que la diapausa en Sarcophagidae presenta interesantes contrastes con el clásico esquema planteado para la diapausa en Lepidoptera. Durante la pupación se producen, a juicio de este autor, cambios de actividad metabólica que van desde la secrección de hormonas a cargo de las glándulas cerebro-protorácicas, hasta diferentes "pulsos" de actividad presentados por la hormona juvenil. Determina, además, que los niveles de nucleótidos cíclicos ejercen un papel tanto en la regulación de la inducción (AMP cíclico) como en la terminación (GMP cíclico), de acuerdo con Ohtaki y Takahashi (1972). En 1984, este autor junto a Shukla, observa en 2 especies de Sarcophagidae que la diapausa responde a la Tº y fotoperiodo, pero además que esta diapausa tiene un efecto positivo en la alimentación y longevidad adulta, por lo que la diapausa invernal, además de facultar a estas especies el pasar la época invernal, asegura la supervivencia y longevidad de las primeras generaciones anuales.

Volviendo un poco atrás, HIGHTOWER y col. (1972), estudian el crecimiento y tamaño crítico para proceder a la pupación en *Cochlyiomyia hominivorax*, observando que el tamaño crítico de pupación en toda la población es muy homogéneo y no excede de 1 o 2 milímetros de diferencia, con un tiempo muy parecido entre todas las larvas: a esto lo llamaron «tamaño crítico de pupación». Tres años más tarde, PFADT y col. (1975) estudian el efecto de la aplicación de temperaturas constantes y alternadas a la emergencia adulta y desarrollo pupal de *Hypoderma linneatum* e *H. bovis*. Estos autores obtienen un periodo pupal de 11 días a 26ºC para *H. linneatum* y de 35 días a 16ºC, mientras que para *H. bovis* es de 14 días a 28ºC y de 40 días a 16ºC. El éxito de adultos se incrementa cultivando las pupas a temperaturas alternadas entre 15 y 25ºC (86%) respecto a su cultivo a temperatura constante de 20ºC (72%) para *H. linneatum*, al igual que ocurre con *H. bovis*, ya que el 55% emergen a 20ºC y el 77% a temperaturas entre 16 y 24ºC. Posteriormente, RAINA y BELL (1978) observan los cambios morfológicos y neurosecretores durante la inducción, mantenimiento y terminación de la diapausa en *Pectinophora gosspiella*, determinando el gran incremento de gránulos citoplasmáticos durante la diapausa. En este mismo año, BUTLER y col. (1978) utilizando una ecuación de regresión lineal múltiple intentan predecir el % de diapausa de *P. gosspiella* que se obtendrá en pruebas de campo a temperaturas variables y en pruebas de laboratorio a temperatura constante. RUMBO (1979) determina que los requerimientos de oxígeno durante la pupación en *L. cuprina* son muy pequeños, del orden de 1/50 veces

las necesidades de la larva III, lo que le permite situarse a una «profundidad protectora» en la formación del puparium en el suelo.

ZDAREK y col. (1979), concluyen con la existencia de 2 cambios principales en la presión de la larva durante la formación del puparium: uno correspondiente a «pulsaciones reversibles» debidas a los diferentes momentos de contracción muscuiar durante la apólisis, y un segundo cambio correspondiente a una «pulsaciones irreversibles» debidas a la creciente esclerotización de la cutícula y reorganización estructural dentro del cuerpo, alcanzándose presiones de hasta 300 mm Hg en el primer caso y de hasta 100 mm Hg en el segundo. Posteriormente, en 1986, ZDAREK y FRIEDMAN, explican los mecanismos de evaginación de la cabeza para romper el puparium y la expansión de los apéndices torácicos una vez se ha producido la emersión. Según estos autores, la presión ejercida por la hemolinfa, de alrededor de 3,8 torr y las contracciones musculares cefálicas producen la evaginación de la cabeza en el estado de adulto faral.

En 1980, GILBY y RUMBO, calculan que la pérdida de agua durante la pupación de *L. cuprina* puede situarse alrededor del 10-15%, como intervalo normal en la naturaleza con una humedad relativa ambiental situada entre el 60 y el 80%. BREEV y col. (1980), basándose en los estudios de Pfadt y col (1975), observan que el desarrollo de *Oestrus ovis* se realiza con mayor éxito a temperaturas alternadas entre 16 y 27ºC, que a temperaturas constantes, ya que, en opinión de estos autores, el proceso de temperatura alternada es muy similar al que puede producirse en la naturaleza y que las especies llevan impreso en su código genético, cosa que ya fuera observada por Cousin (1932). Un año más tarde, BARTELT y col. (1981) observan que se requieren de 4 a 5 semanas a 15ºC para romper la diapausa en *Piconema alaskensis*, debiendo alternar esta temperatura con caídas bruscas hasta 0ºC para acelerar este proceso.

SIVASUBRAMANIAN y BIAGI (1983) describen los estadios pupales de *Sarcophaga bullata*, observando 8 fases bien definidas, desde la pupa criptocefálica hasta el adulto con la genitalia externa bien pigmentada y que precede inmediatamente a la emersión, proporcionando una nomenclatura para estas 8 fases: prepupa blanca (0 horas, Fase 1), prepupa pigmentada (10 horas, Fase 2), pupa criptocefálica (36 horas, Fase 3), pupa fanerocefálica (2 días, Fase 4), adulto faral (6 días, Fase 5), Ojo amarillo (8 días, Fase 6), Ojo rojo (9 días, Fase 7), quetas pigmentadas (10 días, Fase 8) y Genitalia pigmentada (11 días); cálculos basados en Tauber (1968). En este mismo año, MCINNIS y col. (1983) observan que el tamaño y peso de la pupa son factores hereditarios en *Cochlyomyia hominivorax*, y que viene determinado

por la producción en masa de las larvas, tiempo de desarrollo y longitud y anchura del cuerpo de las larvas.

GNAGEY y DENLINGER, en 1984, estudian la inducción de la diapausa en relación al fotoperiodo, mediante controles de 3 horas de luz y varias de oscuridad, obteniendo que la reducción total del fotoperiodo diario influye directamente sobre el mecanismo hormonal que dirige la diapausa pupal. ADEDOKUN y DENLINGER (1984) estudian en *S. crassipalpis* la supervivencia pupal a temperaturas muy bajas, determinando que pueden sobrevivir hasta 25 días a -10ºC, siempre en pupas diapaúsicas, obteniéndose adultos farales que mueren antes de la emersión, mientras que en pupas normales no llega a producirse la emersión en ningún caso, pero tampoco se obtienen adultos farales. ZAJONC, en 1986 y 1987, estudia la diapausa en *Musca domestica* observando que sólo una pequeña proporción de larvas entran en una diapausa invernal si las temperaturas no son extremas, mientras que la mayoría de larvas entran en una diapausa invernal si las condiciones ambientales de los meses previos al invierno son de un fotoperiodo muy corto, alrededor de 8-9 horas, o las temperaturas no están por encima de 16ºC.

En lo referente a los estudios sobre la biología de ***Wohlfahrtia***, obligado es comenzar con los estudios de PORTSCHINSKY, el cual en 1884 y 1916, realizó dos explendidas monografías sobre *Wohlfahrtia magnifica* y algunas especies de este género presentes en la Unión Soviética. Este autor observa que el ciclo anual de esta especie oscila entre Mayo-Junio y Septiembre-Octubre, con un carácter marcadamente termófilo, pues se hacen activas cuando las temperaturas superan los 14-18ºC, inactivándose cuando éstas superan los 36ºC. Realiza observaciones sobre el desarrollo larvario completo y la metamorfosis pupal, obteniendo una duración de 15-20 días. Estudiando la alimentación adulta, observa que pueden alimentarse de sustancias purulentas y de excrección provenientes de sus hospedadores habituales, sustancias azucaradas y polen de flores. Estos estudios son la fuente donde posteriormente Salem, 1938; Seguy, 1941 y Gil Collado, 1960, basarán sus estudios sobre la biología de esta especie. En 1916 estima la supervivencia pupal-adulto en un 75% y la supervivencia larval-adulto en un 60%.

En 1936, FORD estudia el comportamiento diario en laboratorio y en la naturaleza de *Wohlfahrtia vigil*, concluyendo que los adultos de esta especie se alimentan de jugos procedentes de plantas silvestres, aunque también pueden ser observados alimentándose sobre cadáveres. Su actividad diaria está fuertemente influenciada por la temperatura y la luz del sol, mostrándose muy activas en las horas

centrales del día, cuando las temperaturas e intensidad luminosa son las máximas. Las trampas para capturar adultos diseñados por esta autora, tienen un cebo oloroso consistente en agua azucarada y pequeñas porciones de carne en putrefacción, pudiendo cultivarlos durante 20 o 30 días en estos medios (Ford, 1932-citado por Ford, 1936-). SALEM, en 1938, en su descripción del género *Wohlfahrtia*, proporciona breves notas sobre la biología de *W. magnifica*, sobre todo referidas a que es la especie con el ciclo anual más prolongado del género, y aquella en la cual las proporciones de adultos capturados, a excepción de Agosto, presenta una mayor homegenidad. Según este autor, las especies del género se presentan en densidades muy bajas, comparadas con otros Sarcophagidae.

SEGUY, en 1941, realiza un estudio compilador sobre las 17 especies componentes del género *Wohlfahrtia*, con especial atención a la biología de *W. magnifica*, estudiando su actividad estacional/diaria, alimentación, cópula y larviposición por parte de los adultos. También apunta los diversos factores ambientales incidentes en su ciclo larvario y desarrollo de la metamorfosis pupal, con comentarios a cerca de la resistencia fisiológica de las larvas. Posteriormente, JAMES Y GASSNER, en 1947, estudian la biología de *W. opaca*, especie parásita especializada en pequeños mamíferos. Estos autores observan que las larvas I pueden invadir y penetrar tejidos intactos en algo menos de 10 minutos, y aunque tiene la característica de parásito obligado, el estadio III puede madurar sobre cadáveres, siendo inviables en este tipo de sustratos los estadios I y II. Los hábitos de *W. opaca* son muy similares a los observados para *W. vigil*, ya que ambas especies se alimentan de líquidos azucarados y cadáveres en días soleados. La metamorfosis pupal tiene lugar inmediatamente después de caer la larva III al suelo y tras 19-24 días emergen los adultos. El efecto de este parasitismo es muy notable en zorros (Gassner, 1942, -citado por James y Gassner, 1947-) produciendo numerosas muertes, normalmente en ejemplares jóvenes entre 2 y 3 semanas de vida (Gassner y James, 1946-citado por James y Gassner, 1947-).

GAN, en 1953, estudia las relaciones de la Temperatura y la actividad diaria en *W. magnifica*, observando que cuando la Tª sube por encima de 16ºC los adultos se hacen activos y comienzan a volar por las inmediaciones del grupo de ganado, hasta que en el mediodía, cuando la Tª está por encima de 30ºC se produce un stress-hídrico que hace que las hembras se concentren en «abrevaderos comunales» con otros Calliphoridae y Sarcophagidae. Al caer la tarde, el efecto luz tiene mayor importancia que la Tª y los adultos se refugian en sus lugares de descanso habituales, ocurriendo esto hacia

las 16-18 horas. Más tarde, KADHVROVA (1958) compara la actividad estacional para *W. magnifica*, *W.meigeni*, *W. intermedia*, *W. bella* y *W. trina*, observando que salvo *W. magnifica* y *W. bella* el resto de las especies estudiadas presentan ciclos de abundancia restringidos a la primera parte de la primavera y verano. En opinión de esta autora, excepto *W. magnifica*, las demás especies pueden ser consideradas sarcobiontes y coprobiontes, alimentándose de heces y cadáveres en descomposición. *W. meigeni*, *W. intermedia*, *W. bella* y *W. trina* se muestran más tolerantes con las temperaturas bajas, *W. magnifica* es más termófila, coincidiendo todas ellas en su marcado carácter heliófilo.

TERNOVOY, en 1960 (a), estudiando la ecología de *W. magnifica* durante los meses de Junio y Julio, observa que las hembras grávidas son atraídas por ovejas-cebo preparadas por este autor para analizar cómo se produce el ataque miasígeno. Según este autor, esta trampa-cebo no atrae ni a machos ni a hembras no maduras, siendo frecuente ver a estos cercanos a charcas y plantas donde beben y se alimentan. Opina que los adultos no son activos por encima de 36ºC y que el viento no les afecta, siempre que no sea demasiado fuerte. A juicio de este autor la emersión del puparium se produce preferentemente por las mañanas. En este año (1960-b) estudia la migración y dispersión de adultos mediante marcaje con P^{32}, tras alimentar a estos adultos en una solución azucarada con este elemento radiactivo durante 24 horas. Realiza un seguimiento y recaptura de los ejemplares en el transcurso de los 20 días siguientes a la suelta, utilizando trampas cebo con 'triclofos'^{R}. Recaptura a 11 ejemplares de los 1000 soltados, encontrando que se habían desplazado entre 160 y 2500 metros del punto de origen, capturándose estos ejemplares en bebederos cercanos frecuentemente utilizados por las ovejas. Dos años después, en 1962, ensaya el cultivo de etapas larvarias, que perfecciona en 1968, a base de porciones de carne de vaca con pequeñas incisiones donde se desarrollarán pequeños lotes de larvas, asistiendo cada celdilla con suero bovino liofilizado, agua bidestilada y 1,5 mg de riboflavina por 1000 ml. Posteriormente, en 1982, estudia la diapausa en *W. magnifica*, observando que las generaciones primaverales y veraniegas se desarrollan en días de ciclo largo y no desarrollan nunca diapausa. Durante este periodo (Mayo-Agosto) el principal factor influyente es la temperatura. Las generaciones otoñales se ven muy influenciadas por días de ciclo corto, desarrollando larvas dapaúsicas que pasan el invierno en el sustrato, reactivándose en la primavera tras el «sopor» invernal, emergiendo en Abril y Mayo. Según este autor, cuando el día se reduce por debajo de 14 h 40 min se produce diapausa invernal, sufriendo una mortalidad cercana al 30% la supervivencia pupal durante este invierno.

ZACHAROVA, en 1961 estudia los hábitos alimenticios de varias especies de Sarcophagidae, subdividiéndolos en dos subgrupos, coprobiontes y necrobiontes, en función del tipo preferencial de alimentación que llevan a cabo. *W. nuba*, *W. indigens*, *W. trina* y *W. fetchdenskoy* son especies que se alimentan casi exclusivamente de cadáveres de aves y, sobre todo, mamíferos. *W. magnifica* aparece como una especie marcadamente exófila, frecuente en cadáveres y heces, y menos frecuente sobre basuras. Más tarde, en 1964, ESCHLE estudia la biología de *W. vigil* en base a la alimentación adulta y supervivencia adulta y pupal. Según estos autores, la supervivencia larval puede ser estimada en el 75-80%, mientras que la pupal-adulta puede ser estimada sobre el 60%. Experimentalmente, este autor observa que las larvas sólo se desarrollan sobre tejidos vivos de hospedadores jóvenes, aunque las larvas III en la mitad de su desarrollo pueden alimentarse de cadáveres. En 1965, este autor junto a DEFOLIART, cultivan las larvas de *W. vigil* sobre trozos de carne con vitaminas y minerales, en pequeños lotes según el estadio de desarrollo, con un ciclo larval de 7 a 12 días y un desarrollo pupal que ronda los 20 días.

VALENTYUK, en 1969, estudia la longevidad del ciclo biológico durante Junio a Agosto determinándolo en 38 días, desarrollándose las larvas durante 3-4 días en su hospedador habitual, profundizando en el sustrato para pupar una media de 5,5 a 6,5 cm, con un mínimo de 1,5 y un máximo de 16,5 cm. La vida media en condiciones de laboratorio para la etapa adulta varía entre 15 y 17 días, alimentados con agua azucarada y carne. En 1970, amplía sus investigaciones a las especies *W. intermedia*, *W. balassogloi* y *W. meigeni*, observando que cuando en la primavera las temperaturas medias suben hasta 15-20ºC se produce la emersión de los adultos «trans-invernantes». En su opinión, los adultos no se hacen activos hasta las 9 h. a.m., existiendo una pausa en su actividad hacia las 12-13 h. p.m. y refugiándose de nuevo hacia las 18,30 h. p.m. *W. intermedia* y *W. meigeni* presentan un ciclo anual muy corto, desde Mayo a Junio, únicos puntos donde se solapan sus ciclos con el de *W. magnifica*. Dos años más tarde, en 1972, observa que las mayores densidades de adultos, recogidas en el mes de Agosto, coinciden con los máximos de miasis producidas. Realiza un marcaje de adultos con P^{32} y observa que la distancia media de dispersión se halla situada en 2,300 m (mínima 150 y máxima 3,500 m).

HADANI y col., en 1971, estudiando la epidemiología de *W. magnifica* en Israel, realizan numerosas observaciones acerca de la biología de la especie. Observan que no es frecuente observar moscas adultas en las cercanías del rebaño y si es frecuente, por el contrario, recoger larvas y pupas del suelo del establo. Las fases larva-

rias permanecen entre 5 y 6 días en la miasis antes de proceder a la formación de la pupa, que tras 12 a 13 días en el suelo proporciona adultos machos y hembras en proporciones equivalentes. Observan además que el desarrollo larvario no es homogéneo, dándose casos de gigantismo larvario en pocos ejemplares de cada puesta. POKIDOV (1971) analiza la problemática que plantea el control de *W. magnifica* desconociéndose sus particularidades biológicas. Este autor concluye que la emersión adulta y la larviposición se producen casi de una forma sumultánea, entre final de Abril y comienzos de Mayo, cuando la temperatura ha alcanzado unos 17-18ºC, determinando la existencia de unas 4 a 5 generaciones por año.

Un año después, BURGESS y col. (1972) establecen el cultivo de *W. pattoni* a partir de adultos obtenidos en el Golfo Pérsico. Cultivan larvas, tras presionar el abdomen de 3 hembras grávidas, sobre agar-sangre base con un 10% de citrato, en un insectario a 20ºC y 70% de HR. Observan que la pupación se produce a los 8 días de la puesta, emergiendo los adultos a los 20 de esta puesta, los cuales fueron alimentados con agua azucarada y carne, mostrándose muy activos en el vuelo y especialmente los machos a partir de los tres días de emergencia del puparium. Estos machos se muestran muy activos tras 4 días de emersión, intentando copular con otros ejemplares muertos y con ejemplares del mismo sexo. Estos autores determinan que el ciclo completo de esta especie dura aproximadamente 22 días, con una vida media para los adultos de 21 a 28 días, a excepción de las hembras grávidas que mueren a los 2 ó 3 días después de realizar la puesta.

ISIMBEKOV y ZHUMABEKOV, en 1983, estudian las densidades máximas, mínimas y medias de larvas de *W. magnifica* sobre 817 miasis ovinas estudiadas por estos autores en la Unión Soviética, observando que el número de larvas por miasis dependerá del tipo de miasis tratada. Así, el número máximo fué de 314 larvas en una miasis de la cavidad torácica, oscilando el número de larvas para la región sacro-nalgar entre 134 y 137. Para el resto del cuerpo, el número de larvas encontradas es mucho menor, entre 18 y 84. En otro orden de cosas, estos autores estiman que la incidencia anual de esta especie se sitúa entre Mayo y Septiembre, con máximos entre Junio y Julio, para la parte Sur de la Unión Soviética.

Posteriormente, KUNICHKIN y KAMZAEV (1985), estudian las principales características biológicas de *W. magnifica* en relación a las probabilidades de controlar esta especie. Confirman los datos de Portschinsky (1916) y Ternovoy (1960), considerando que las pruebas de control deben realizarse en rebaños de alta montaña donde el fotoperiodo y temperatura son poco favorables a su desarrollo. Un año después, MOHAMED y ABDEL-RAHMAN (1986), determinan

que la abundancia de *W. magnifica* es pequeña comparada con el resto de Sarcophagidae estudiados por estos autores. Por último, SOOS y PAPP (1986) facilitan breves reseñas de la biología de *W. magnifica*, relacionándola con climas templados y áridos, y destacando sus peculiaridades como especie heliófila y termófila, con actividad entre Junio y Octubre.

En lo que respecta a los trabajos realizados en España, la importancia sanitaria y zoonótica de los dípteros productores de miasis ha provocado que sean numerosísimos los estudios que se han ocupado de este tema. Así, podemos encontrar multitud de anotaciones respecto al proceso clínico y diversos aspéctos de su biología en las descripciones de miasis humanas, debidas fundamentalmente a especies de las familias Hipodermatidae, Gasterophillidae y Oestridae (YAGUES GARCIA, 1935; ALVAREZ y MATE, 1944; GIL ESPAÑA, 1945; SANCHEZ AGESTA, 1945; JORDANO BAREA, 1946-a, b; GARCIA GARRIDO y MEDINA GARCIA, 1946; GOMEZ FERNANDEZ, 1946-a, b, 1950, 1952, 1953, 1955, 1958; CASTRESANA GUINEA, 1947; GUERRA GRANDE, 1952; SAIZ MORENO, 1952; GALLEGO BERENGER y VENDRELL, 1954; FORNIELLES ULIVARRI y GIL COLLADO, 1962; PLANAS GARCIA, 1965; GARCIA PEREZ y col. 1967; GUEVARA BENITEZ y col. 1971 y VASALLO MATILLA, 1973). El volumen de bibliografía al respecto no hace más que denotar la importancia que como zoonosis tiene este grupo de Muscomorpha.

En la ganadería española, especial atención ha merecido la hipodermosis bovina, por sus implicaciones sanitarias y económicas. Esta es una parcela que ha sido tratada muy ampliamente en España, tanto a nivel general (CARBALLAL PALMEIRO, 1945; LOPEZ y LOPEZ, 1952; JAUME MORALLES, 1965; MARTINEZ GOMEZ y col. 1974, 1989-a, b, c; HERNANDEZ RODRIGUEZ y col., 1984), como en cuanto al estudio de su biología, ciclo estacional y control (BARROS, 1945; ROF CODINA, 1955; CORDERO DEL CAMPILLO y FERNANDEZ GONZALEZ, 1962; CORDERO DEL CAMPILLO, 1962; CARBALLEIRA TELLA y col., 1964; COMPAIRE FERNANDEZ, 1964; TALEGON HERAS, 1964; GASCA ARROYO, 1979-a, b; MARTINEZ GOMEZ y col., 1983, 1984).

En lo concerniente a *W. magnifica*, el carácter típicamente rural de esta mosca ha hecho que, una vez BAEZA CUELLAR (1932) la describiera como mosca productora de miasis, sean numerosos los casos humanos de otomiasis, uretromiasis y oculomiasis, entre los cuales podemos destacar los descritos por NAJERA ANGULO (1935, 1942, 1947), MACIAS y MACIAS (1935), LOPEZ-NEYRA y SANTIAGO ESTEVEZ (1949), LOPEZ MARIN (1952) y GIL COLLADO (1960). La rapidez con que se produce la puesta y anclaje de las larvas I ha supuesto desde antaño graves problemas a personas del entorno rural. Posteriormente, CORDERO DEL

CAMPILLO y ALLER GANCEDO (1974) incluyen a *W. magnifica* dentro de los dípteros productores de miasis que suponen frecuentes zoonosis en el ámbito rural, y por último JAMES (1982) y la SNOAPAD han recogido específicamente la denominación de «wohlfahrtiosis» para las miasis producidas por esta especie (KASAI y col., 1988). Por último, BAEZ (1980) estudia la distribución y hábitat de las especies *W. bella*, *W. trina* y *W. indigens*, relacionándo sus áreas de distribución con la abundancia de ortópteros susceptibles de ser parasitados por estas especies. La distribución altitudinal de estas especies va desde el nivel del mar hasta los 3.000 m, y desde el ecosistema dunas-arenales costeros hasta bosques subalpinos.

DIRECTORIO

Biología

BIOLOGIA DE ADULTOS	BIOLOGIA DE LARVAS	BIOLOGIA DE LAS PUPAS	BIOLOGIA DE *WOHLFAHRTIA*
MacKerras, 1933	Hobson, 1933	Cousin, 1932	Portschinsky, 1884
Parish, 1937	MacKerras y Freney, 1933	Laing, 1935	Portschinsky, 1916
Hepburn y Holte, 1943	Hobson, 1935	Danilewsky, 1961	Ford, 1932
Monnig y Cilliers, 1944	Minnich, 1937	Fraenkel y Hsiao, 1966	Ford, 1936
Gilmour y col., 1946	Larsen y Thomsen, [illegible]	Ring, 1967-a	Salem, 1938
Houle, 1951	Frings, 1941	Ring, 1967-b	Seguy, 1941
Kirpatrick y Quanterman, 1952	Davies, 1948	Ring, 1968	Gassner, 1942
MacLeod y Donelly, 1957	Nicholson, 1950	Tauber, 1968	Gassner y James, 1946
Barton-Browne, 1958-a	Ullyet, 1950	Ring, 1971	James y Gassner, 1947
Barton-Browne, 1958-b	Fiedler, 1951	Denlinger, 1972-a	Gan, 1953
Donelly, 1958	Nicholson, 1953	Denlinger, 1972-b	Kadyrova, 1958
Barton-Browne y Rogoff, 1958	Webber, 1955	Denlinger, 1972-c	
Barton-Browne, 1960	Sicart y col., 1958	Ohtaki y Takahashi, 1972	Ternovoy, 1960-a
Barton-Browne 1962	Bakri, 1959	Hightower y Spates, 1972	Ternovoy, 1960-b
MacLeod y Donelly, 1962	Schoemburg y Little, 1966	Pfadt y col., 1975	Zacharova, 1961
	Dowding, 1968	Raina y Bell, 1978	Ternovoy, 1962
MacLeod y Donelly, 1963	Davison, 1969	Butler y col., 1978	Rschle, 1964
Suenaga, 1963	Dasgupta y Roy, 1969	Rumbo, 1979	Rschle y DePoliart, 1965
Catts, 1964	Abasa, 1972	Zdarek y col., 1979	Zumpt, 1965
Khorteva, 1964	Schmidt y col., 1972	Gilíby y Rumbo, 1980	Ternovoy, 1968
Batscheiet, 1965	Zdarek y Slama, 1972	Breev y col., 1980	Valentyuk, 1969
Killough y MacClellan, 1965	Breev y Sultanov, 1975	Bartelt y col., 1981	Valentyuk, 1970
Killiough y McKinstry, 1965	Denno y Gothram, 1976	Denlinger, 1981	Hadani y col., 1971
Shorey y col., 1969	Knapp y col., 1979	Sivasubramanian y Biagi, 1983	Pokidov y Khromovsky, 1971
Berndt y Groth, 1970	Levot y col., 1979	Macinnis y col., 1983	Valentyuk, 1972
Schumann, 1971	Moon, 1980	Denlinger y Shukla, 1984	Burgess y col., 1972
Gebauer y col., 1974	Butler y López, 1980	Gnagey y Denlinger, 1984	
Sugar, 1976	Zajonc, 1983	Adedokun y Denlinger, 1984	James, 1982
Arthur, 1976	Blackith y Blackith, 1984	Zdarek y Friedman, 1986	Ternovoy, 1982
	Shaheim, 1986	Zajonc, 1986	Isimbekov y Zhumabekov, 1983
Barton-Browne, 1976	Peterson y Candido, 1987	Zajonc, 1987	Kunichkin y Kamaev, 1985
Sayin, 1977	Zeledón y Silva, 1987		Mohammad y Abdel-Khaman, 1986
Guillot y col., 1978	Dalwitz, 1987		Scos y Papp, 1986
Crystal y Guillot, 1978	Marchenko y Marchenko, 1987		
Goodenough y col., 1978	Leite y Williams, 1988		
Barton-Browne, 1979	Meyer y Mullens, 1988		
Maier y Waldbauer, 1979	Mandeville, 1988		
Barton-Browne, 1980	Scholl y col., 1989		

AUTORES ESPAÑOLES

Pickens y Miller, 1980
Smith y Prokopy, 1981
Moon y Kaya, 1981
Pickens y Nafus, 1982
Woodburn y Vogt, 1982
Zhody y Horsy, 1982-a
Zhody y Horsy, 1982-b
Anderson y May, 1982
Vogt y col., 1983
Hackley y Long, 1983
Monzu, 1983
Pickens y Hayes, 1984
Hammack, 1984
Bart y Minar, 1984
Brenner, 1984
Elvin y Krafsur, 1984
Greenberg y Szynska, 1984
Baumgartner y Greenberg, 1985
Krafsur y col., 1985
Vogt y col., 1985-a
Vogt y col., 1985-b
Dobson, 1985
Krafsur, 1985
Pickens y Hayes, 1986
Braack y Retief, 1986
Vogt y col., 1986
Eiseman y Rice, 1987
Braack y DeVos, 1987
Sancho, 1988
Welch, 1988
Mello y García, 1988
Vogt y col., 1988-a
Vogt y col., 1988-b
Timm y Lee, 1989
Lang y Gray, 1989
Rechav, 1989
Veselkin y col., 1989
Anderson, 1989

Baeza Cuellar, 1932
Májera Angulo, 1935
Yagües García, 1935
Macías y Macías, 1935
Májera Angulo, 1942
Alvarez y Mate, 1944
Gil España, 1945
Sanchez Agesta, 1945
Carballal Palmeiro, 1945
Barros, 1945
Jordano Barea, 1946
Jordano Barea, 1946
García Garrido y Medina García, 1946
Gómez Fernández, 1946
Gómez Fernández, 1946
Castresana Guinea, 1947
Májera Angulo, 1947
López-Heyra y Santiago Estevez, 1949
Gómez Fernández, 1950
Gómez Fernández, 1952
Guerra Grande, 1952
López y López, 1952
López Marín, 1952
Gómez Fernández, 1953
Gillego Berenguer y Vencrell, 1954
Gómez Fernández, 1955
Rof Codina, 1955
Gómez Fernández, 1958
Gil Collado, 1960
Cordero del Campillo, 1962
Cordero del Campillo y Fernández González, 1962
Pornielles Ugarri y Gil Collado, 1962
Carballeira Tella y col., 1964
Compaire Fernández, 1964
Talegón Heras, 1964

Planas García, 1965
Jaume Moralles, 1965
García Pérez y col., 1967
Guevara Benítez y col., 1971
Vasallo Matilla, 1973
Cordero del Campillo y Aller Gancedo, 1974
Martínez Gómez y col., 1974
Gasca Arroyo, 1979
Gasca Arroyo, 1979
Baez, 1980
Martínez Gómez y col., 1983
Martínez Gómez y col., 1984
Hernández Rodríguez y col., 1984
Kasai y col., 1989
Martínez Gómez y col., 1989
Martínez Gómez y col., 1989
Martínez Gómez y col., 1989

Metodología

Biología

METODOLOGIA

Para el estudio del ciclo biológico de *Wohlfahrtia magnifica* se han seguido los criterios de Monzu (1983), en cuanto a diferenciar tres etapas fundamentales en su ciclo biológico denominadas FASES, teniendo en cuenta las diferencias de medio ecológico en que se desarrolla su ciclo. Estas tres fases son: FASE AEREA, FASE HOSPEDADOR y FASE SUELO.

Los datos climatológicos recogidos en nuestro estudio durante el periodo 1960-1980, proceden de las estaciones que el Servicio Metereológico Nacional tiene distribuídas por el área de estudio (INM, 1983). Las estaciones están situadas del siguiente modo (Fig. 108):

PROVINCIA DE CORDOBA: Estación MONTORO
PROVINCIA DE ALBACETE: Estación ALCARAZ
PROVINCIA DE CIUDAD REAL: Estación CALZADA DE CALATRAVA
Estación SAN LORENZO DE CALATRAVA
PROVINCIA DE GRANADA: Estación HUESCAR
PROVINCIA DE JAEN: Estación VILCHES
Estación ANDUJAR
Estación ARROYO DE CANALES
Estación CAZORLA
Estación JODAR
Estación SANTIAGO DE LA ESPADA
Estación VILLACARRILLO

Además se realizaron tomas diarias procedentes de una Unidad Metereológica dotada de Termómetro, Higrómetro y Anemómetro. Esta Unidad fue ubicada en la zona delimitada para el estudio de campo sobre la biología de *W. magnifica* (Fig. 108-a). Estas tomas diarias fueron realizadas a las 8, 12, 15, 17, 19 y 22 h durante los meses de Mayo, Junio, Julio, Agosto, Septiembre, Octubre y Noviembre de 1986 y 1987, en tomas de datos intensivas de 10 días por mes estudiado.

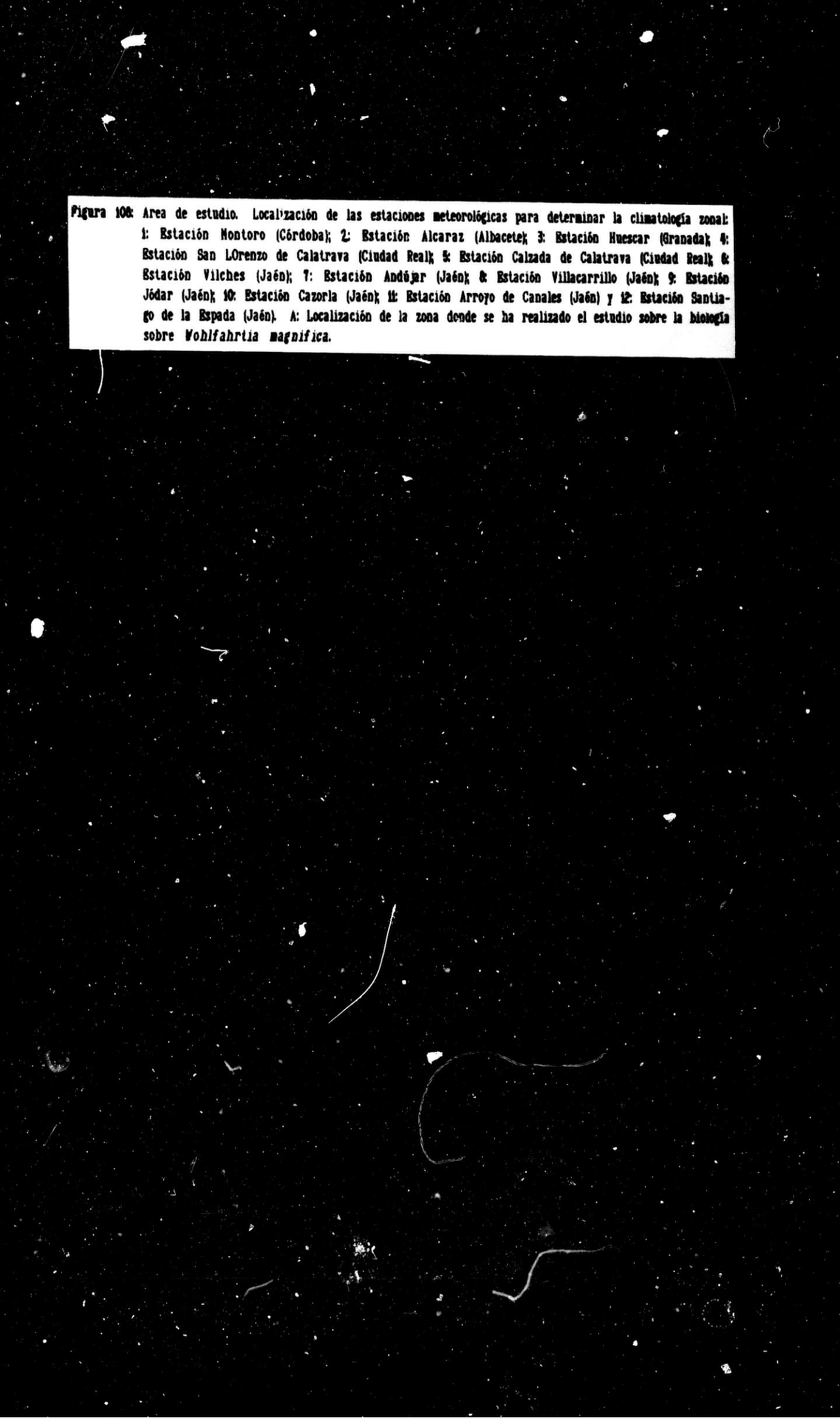


Figura 108: Area de estudio. Localización de las estaciones meteorológicas para determinar la climatología zonal: 1: Estación Montoro (Córdoba); 2: Estación Alcaraz (Albacete); 3: Estación Huescar (Granada); 4: Estación San LOrenzo de Calatrava (Ciudad Real); 5: Estación Calzada de Calatrava (Ciudad Real); 6: Estación Vilches (Jaén); 7: Estación Andújar (Jaén); 8: Estación Villacarrillo (Jaén); 9: Estación Jódar (Jaén); 10: Estación Cazorla (Jaén); 11: Estación Arroyo de Canales (Jaén) y 12: Estación Santiago de la Espada (Jaén). A: Localización de la zona donde se ha realizado el estudio sobre la biología sobre *Wohlfahrtia magnifica*.

También se situaron termómetros e higrómetros a 1 m de altura sobre el suelo en establos y abrevaderos del ganado. Todos estos datos suplementarios fueron integrados con los procedentes del Servicio Metereológico Nacional en los gráficos ambientales pertinentes. La climatología del área de estudio fue evaluada en concordancia con los trabajos de Rivas Martínez (1983), Valle Tendero (inédito-cortesía del Dr. F. Valle-), Valle y col. (1989); Lozano y col. (1987); Capel Andújar (1982); y Junta de Andalucía (1987).

Dentro del área general de estudio se seleccionó un sector para estudiar la biología de *W. magnifica*. Este sector pretende ser representativo de este área general para realizar los estudios de campo y sus implicaciones con aquellos realizados en laboratorio. El sector elegido tiene unas dimensiones de 60 Km^2, situado en Sierra Morena de Jaén, a 15 Km de La Carolina (Jaén) (su localización cartográfica UTM es 30SVH5033). Este sector fue elegido en base a los siguientes criterios:

a- Que tuviese una cabaña ovina y caprina de densidad media dentro del área general de estudio, así como que los regímenes de explotación y campeo fuesen extrapolables al resto del área.
b- Que la vegetación, altitud y climatología fuesen representativas de, al menos, el 60% del ámbito general de este estudio.
c- Que fuese una zona diversa, con fácil información, acceso rápido y comunicaciones medias.
d- Que se dispusiera de diversos lotes de ganado bajo condiciones controladas numéricamente significativos.

a. Fase Aérea

La biología de la Fase Adulta fue estudiada a tres niveles: estudios de campo, mantenimiento de adultos en laboratorio y estudios mixtos realizados en campo y laboratorio.

ESTUDIOS DE CAMPO

I. METODOLOGIA DE CAPTURA

Para la captura de adultos en la naturaleza se pusieron en práctica varios sistemas:

I.A. Trampas-Cebo:

1. TIPO DE SUSTANCIA ATRAYENTE:

- Cebos a base de pescado en putrefacción (Suenaga, 1963).
- Cebos a base de carne en descomposición y agua azucarada (Norris, 1959; Baumgartner y Greemberg, 1985).
- Cebos a base de carne en descomposición y sulfito potásico (Barton-Browne, 1982) y/o sulfito sódico (Vogt y col. 1985).
- Cebos a base de exudados purulentos procedentes de abcesos, mastitis y podonecrosis. Estos exudados se mantuvieron liofilizados en el laboratorio. Durante su utilización, fueron restituidos con agua destilada y se procuró que en todo momento se encontrasen en un estado de humectación adecuado.

Todas estas sustancias-cebo eran depositadas en placas de Petri y recubiertas de tela mosquitera de 2 mm de luz de malla, de cara a evitar que los dípteros contactaran directamente con el cebo, una vez capturados con el método de trampeo correspondiente (Fig. 109-e, 110-d).

2. TIPOS DE TRAMPAS: Estos tipos de cebo fueron colocados en el interior de dos tipos de trampas:

a) TRAMPAS CON ORIENTACION DIFERENCIAL (Vogt y col. 1985)(Fig. 109): Este modelo consiste en un contenedor cilíndrico de 175 cm de longitud (a) por 150 cm de diámetro (b). En sus extremos se disponen dos embudos de tela mosquitera metálica (a modo de "trampa australiana")(d), sujetos mediante aros de plástico transparente. Un pequeño contenedor de tela mosquitera de 2mm de luz de malla (c) contiene los cebos de atracción fuera del alcance de las moscas atrapadas (e).

Todo el sistema, o cámara de captura, va soportado por un vástago subsidiario a un rotor que aprovecha la energía eólica para orientar la trampa (f y g).

El conjunto se halla situado a una altura de 1 m sobre el suelo y fijado al mismo para darle solidez (h).

b) TRAMPAS FIJAS (Pickens y Miller, 1987)(Fig. 110): Este modelo consiste en un bastidor (a) cúbico de 30 cm de arista (b) sobre el que se fija tela mosquitera metálica. Estas trampas están dotadas de tres embudos

hacia el interior con un orficio de 2 x 2 cm a modo de "manga australiana" (c).

El sistema se halla situado a nivel del suelo, estando los cebos (d) colocados sobre su base, protegidos como se ha descrito anteriormente (e).

I.B. Hospedadores-Cebo:

Se seleccionaron 4 hospedadores habituales (2 cabras y 2 ovejas) que sufrían grandes miasis invasivas por *W. magnifica*, y que exponían un área erosionada que osciló entre 7 x 5 cm y 6 x 4 cm. A dos de ellos se les extirparon las larvas, y no fueron tratados con insecticida o quimioterápico alguno. En los otros dos casos no se extirparon las larvas de cara a observar las posibles diferencias.

Estos hospedadores-cebo fueron inmovilizados y asistidos permanentemente de agua y comida. Se capturaban los adultos que se acercaban con ayuda de una manga entomológica. Estos hospedadores-cebo se mantuvieron durante Julio, Agosto y Septiembre de 1986 y Agosto de 1987.

Esta técnica de captura supone un modelo similar al utilizado por Norris (1959) para *Lucilia cuprina* y una modificación "in vivo" de la diseñada por Anderson (1989).

I.C. Lugares-cebo:

Basándonos en las experiencias de Valentyuk (1970), Maier y Waldbauner (1979) y las de Baumgartner y Greemberg (1985), se eligieron dos tipos de lugares propicios para la captura de adultos.

Uno de ellos, basado en el stress hídrico de las horas centrales del día en la época donde el agua es un factor limitante en la zona de estudio, denominándolos BEBEDEROS, muchas veces coincidentes con los abrevaderos de sus hospedadores.

Un segundo tipo serían aquellos en los que se acumulan los restos de membranas placentarias, producto de los sucesivos, y muchas veces casi sincrónicos, partos de sus hospedadores, denominados ZONAS DE PARIDERA.

Ambos tipos de lugares-cebo están limitados espacio-

temporalmente, ya que sólo son orientativos respecto a su ubicación y disponibilidad de otros similares en el entorno cercano, y porque sólo son utilizables entre los meses de Julio y Septiembre de 1986 y 1987.

El método de captura consiste en la colocación de papel encolado en las inmediaciones de cada uno de estos lugares, por lo que sólo sirven para estimar la proporción de machos y hembras atraídos por estos lugares, ya que no se pueden capturar ejemplares vivos o viables para otro tipo de observaciones.

II. CONDICIONES DE CAPTURA

La ubicación dentro del sector de los distintos cebos sigue las directrices dadas en el trabajo de Pickens y Miller (1987), seleccionando una serie de lugares teóricamente óptimos de captura (según los hábitos descritos por Portschinsky (1916), Seguy (1941), Zhakarova (1956), Kadhyrova (1958) y Gil Collado (1960)) y modificando su situación según los resultados obtenidos. Los criterios de selección utilizados fueron:

Primero, que fuesen localizaciones que suponen el entorno habitual del grupo de hospedadores:

1. Inmediaciones del redil/aprisco del ganado (a).
2. Inmediaciones del lugar de descanso en las horas de máxima insolación ("sesteros") del ganado (b).
3. Inmediaciones del abrevadero/s habituales del ganado (c).

(Fig. III-I)

Segundo, que sus localizaciones cubriesen las diversas estructuras vegetales donde pastorean sus hospedadores:

4. Seto fluvial, riberas de arroyos, esten o no secos (d).
5. Pradera (e).
6. Encinar adehesado (f).

Tercero, que algunas localizaciones nos mostraran algún índice de relación con el entorno antropozoógeno.

7. Basureros del entorno rural (g).

Dentro de estas localizaciones, las trampas-cebo se dispusieron del siguiente modo:

a. En LINEA: frontal respecto a cada localización de elección (1).
b. RADIALMENTE: circular o en arco respecto a la localización de elección (2).
c. Al AZAR (3)

(Fig. III-II)

La localización y disposición de los sistemas de trampeo utilizados dentro del entorno estudiado se muestra en la Figura III-II.

Su distribución en el año va desde Marzo a Noviembre, determinando el comienzo y fin de la actividad anual de *W. magnifica*. En todas las localizaciones, las trampas-cebo, en número de 10, fueron colocadas en las tres disposiciones prefijadas. En los meses de Marzo, Abril, Mayo y Noviembre se realizaron 5 recogidas secuenciales por mes, mientras que en los meses de Julio, Agosto, Septiembre y Octubre se realizaron 10 recogidas secuenciales por mes.

La revisión diaria de las trampas sigue idéntico horario que la toma de datos climáticos, no eliminándose otras especies atraídas y capturadas por los diferentes modelos de trampa-cebo.

El trampeo de adultos llevado a cabo con hospedadores-cebo y Lugares-cebo no participa del cómputo total de capturas, ya que se trata de métodos selectivos de cáptura (el primero de ellos sería únicamente para las hembras) que intefererirían las relaciones parásito-hospedador-medio ambiente.

ESTUDIOS DE LABORATORIO

El mantenimiento y cultivo de adultos en el laboratorio se llevó a cabo en un moscario de 0,75 l de capacidad. Las condiciones ambientales a que se sometió este cultivo oscilaron entre un Fotoperiodo corto de 9:15 (Luz:oscuridad) hasta un Fotoperiodo largo de 16:8 (L:O); una Temperatura entre 20 y 35ºC y una Humedad Relativa situada entre el 50 y el 80%, factor controlado con soluciones de KOH según el método de Buxton (1931)(-en Webber, 1995-). Este sistema estaba asistido por una fuente luminosa de 100 w ("sol artificial") y un ventilador que producía una velocidad de viento aproximada a 8 km/h. Todos estos parámetros ambientales pretendieron simular las

condiciones existentes entre los meses de Junio a Septiembre (Burgess y col. 1972).

El número de adultos de partida fue de 200 (100 machos y 100 hembras), que representan la densidad ideal máxima para la capacidad del moscario. Los resultados son producto de las observaciones realizadas en 8 experiencias de cultivo, 2 experiencias de cultivo correspondientes a cada uno de los meses estudiados (Junio-Septiembre), con un total de 200 adultos por experiencia y un final de 1.600 adultos totales cultivados. Todos los adultos se trasladaron al moscario inmediatamente después de la emersión del puparium. Para su identificación durante el seguimiento del cultivo, las moscas fueron marcadas en el tórax y patas con lacas de distintos colores.

La alimentación de los adultos consistió en agua azucarada y carne, depositadas en pocillos alemanes y placas de Petri de cristal (James y Gassner, 1947; Esche y De Foliart, 1965; Burgess y col., 1972).

Sobre el cultivo establecido se evaluaron los siguientes parámetros biológicos:

- Cópula: Los adultos, sucesivamente marcados tras su emersión del puparium, fueron registrados individualmente hasta observar su primera cópula efectiva, anotándose cuidadosamente el tiempo transcurrido entre uno y otro proceso como periodo de precópula. En total, fueron observadas 350 cópulas completas, anotándo las pautas presentadas y aquellas otras observaciones relacionadas (desviaciones en la cópula), cronometrando la duración de la misma, desde el momento en que se sospechaba se iba a producir (duración de la cópula).

- Tiempo para alcanzar la madurez sexual en función de las diferentes disponibilidades de sustrato alimenticio. En un 2º moscario auxiliar de 0,160 m^3 de capacidad, fueron introducidos 5 lotes de 50 hembras cada uno (con un total de 250 hembras en esta experiencia). Con los tres primeros lotes se ensayó un sustrato de mantenimiento (agua azucarada), retirando los individuos que morían, en el 2º lote se adicionó carne fresca de vacuno (se continuó retirando los muertos del cultivo). En el tercer lote se procedió a alimentarlos con un sustrato de mantenimiento, pero sin retirar los muertos, ya que Eschle y Defoliart (1965) y Burgess y col. (1972) observaron que los Sarcophagidae son capaces de ingerir proteínas provenientes de la hemolinfa de los congéneres muertos. Los dos restantes lotes fueron alimentados con un sustrato de mantenimiento más carne fresca de vacuno, introducida en los días 6º y 10º de cultivo.

• Periodo transcurrido entre la emersión y las primeras puestas. Todas las hembras, previamente marcadas, eran seguidas hasta la observación de su primera puesta y anotado el tiempo transcurrido, como tiempo de prelarviposición.

• Larviposición: El cultivo fue contínuamente limpiado de larvas aisladas y paquetes de huevos infértiles. De este modo, cuando una hembra era observada realizándo la puesta, se introdujeron paneles de tul a su alrededor para que no fuese molestada por sus congéneres, determinándo el tiempo empleado en la puesta. Una vez terminada ésta, la hembra era re-marcada con un color diferente para observar posibles nuevas puestas, y las larvas depositadas por este adulto eran retiradas del cultivo y contabilizadas.

• Fecundidad, expresada en: número de cópulas/ nº de puestas/ nº de larvas / hembra. Este parámetro fue deducido de las anteriores observaciones de puesta.

• Heliofilia, expresada como número de indivíduos atraídos por unidad de tiempo. Para ello se colocó en el cultivo una fuente luminosa de 100 w a modo de "sol artifical", contabilizándo en cada activación de esta fuente luminosa el número de adultos atraídos por minuto. Hay que notar que el cultivo estaba iluminado con luz incadescente procedente de un tubo de neón.

• Supervivencia máxima, mínima y media del cultivo y análisis discriminativo por sexos. Las diferentes tandas de adultos eran marcados, de partida en cuanto al sexo, y posteriormente dependiendo de si habían copulado y larvipositado. A partir de estos datos se estimó la supervivencia de cada lote de adultos y los periodos de madurez sexual, precópula, prelarviposición y puesta Para compensar el desfase entre los diferentes meses de estudio y la longevidad de algunos adultos (algunos llegaron a 57 días), los indivíduos restantes tras cada experiencia eran introducidos en un moscario auxiliar de 0,160 m^3 hasta el final de su vida.

El seguimiento del cultivo se realizó con una intensidad de esfuerzo de 6 horas/día durante los primeros 8 días de cultivo y de 4 horas/día en los siguientes días de cultivo.

ESTUDIOS COMBINADOS

Los estudios sobre la emersión del puparium por parte de la fase adulta fue realizada en pruebas de campo donde se acotó un

terreno en el cual se dispusieron 320 larvas III postalimentarias. La superficie acotada fue de 10 m², recubierta por un panel de nilón de 2 mm de luz de malla, colocada a 20 cm sobre el suelo y fijada por sus extremos para evitar fugas. Se realizaron 4 visitas cada 6 horas durante tres días, anotando el número de adultos y la hora del día (de cara a evaluar la fenología diaria de la emersión).

El proceso de emersión de los adultos fue observado en el laboratorio. Para ello, se contó con un dispositivo consistente en dos láminas de vidrio de 60 x 25 cm y separadas entre sí por 3 cm, cuyo interior fue rellenado de estiércol triturado. Se analizó la emergencia en 60 casos, tomando el tiempo de emergencia como el que dista entre la ruptura del borde anterior del puparium y la salida a la superficie.

Partiendo de otros lotes de pupas (n=300), se cronometró para 120 machos y 120 hembras el tiempo empleado para el despliegue alar y el momento de vuelo activo.

Para cuantificar la dispersión postemergencia de los adultos de *W. magnifica*, se estudiaron 16 lotes de adultos con un total de 564 moscas, 230 machos y 334 hembras, que fueron marcadas con una pequeña gota de laca coloreada en el tórax y patas, según la técnica de seguimiento de MacLeod y Donelly (1959) y Ternovoy (1962). Tras 48 horas de emersión y suelta, y durante un periodo de 1 semana, se dispusieron trampas cebo, lugares cebo y hospedadores-cebo (éstos durante 4 horas diarias, entre las 11 y las 15 h.) a distancias predeterminadas de 200, 500, 1000, 2000 y 3000 m desde el punto central de la suelta, para ello se aplicó el test de Kolgomov (Batschelet, 1965), que nos mide la posible desviación de los datos. En opinión de Ternovoy (1960-a), este test es bastante fiable para predecir la distancia recorrida por *W. magnifica* en su dispersión.

Por otra parte, se examinaron un total de 1.180 contactos parásito-hospedador, tipificándose las pautas de comportamiento exhibidas por ambos. En todos los casos se trataron de hembras grávidas que pretendían larvipositar sobre su hospedador. Estos contactos fueron observados en condiciones naturales, con el hospedador integrado en el rebaño y las hembras de *W. magnifica* provenientes de poblaciones naturales. Este conjunto de observaciones fueron realizadas sobre 740 ejemplares de *Ovis aries* de la raza Segueña y sobre 440 ejemplares de *Capra hircus* de la raza Negra Serrana, y fueron realizadas entre Julio y Octubre de 1985, 1986, 1987 y 1988.

Los 1180 contactos parásito-hospedador contemplan únicamente

miasis genitales (80% de los casos), auriculares (6,3%) y de las extremidades (13,8%), correspondiendo el 67% de los casos observados a reinfestaciones el 23% restante a individuos que no estaban parasitados previamente. En todos los casos se cronometró la duración del ataque parasitario y el número de larvas depositado.

Para estudiar la posible "resistencia" a esta parasitosis por parte de las razas autóctonas sometidas a estudio, se dispuso de 1 lote de ejemplares de cada una de las 6 razas ovinas y 6 caprinas, en regímenes de pastoreo extensivo y semi-estabulado, durante el mes de Agosto de 1.986 y 1.987. De cara a unificar criterios se mantuvieron en zonas de características vegetales, climáticas y topográficas muy similares. Los efectivos de cada raza son:

RAZAS CAPRINAS:	Negra Serrana	376
	Blanca Celtibérica	410
	Blanca Andaluza	207
	Granadino-Murciana	96
	Malagueña	151
	Verata	160
RAZAS OVINAS:	Segureña	363
	Merina	402
	Manchega	251
	Montesina	214
	Ojalada	165
	Alcarreña	309

b. Fase Hospedador

DESARROLLO LARVARIO

Para el estudio del desarrollo larvario han sido empleados un total de 65 hospedadores, tanto de *Capra hircus* (n= 30), como *Ovis aries* (n= 35), en los cuales se ha seguido el ciclo larvario completo a partir de la larviposición.

Se ha definido FOCO LARVARIO como el conjunto de larvas de *W. magnifica* que se desarrollan sobre una miasis. Este foco

Foto 76: Miasis auricular en *Capra hircus*. En esta fotografía se puede observar cómo la erosión superficial es muy notable por las numerosas reinfestaciones producidas. Este tipo de miasis invasivas permiten el cómputo de larvas, aunque no permiten observar el número de focos larvarios. 1: Sintomatología clásica del animal parasitado que muestra el pelo erizado; 2: Exudados procedentes de la miasis.

Foto 77: Método de conteo de larvas basado en Isimbekov y Zhumabekov (1983), consistente en el conteo larvario mediante presión de la zona parasitada. 1: Mediante la presión ejercitada sobre la zona parasitada se observa la tendencia de las larvas a salir al exterior, lo que facilita su conteo.

larvario puede variar en cuanto a sus dimensiones, composición por estadios y distribución espacial. Se puede hablar de foco larvario cuando todas las larvas están en contacto unas con otras, por lo que para el caso de una miasis primaria se observa un único foco larvario, pero en el caso de las miasis reinfectadas pueden observarse varios focos larvarios perfectamente definidos. No obstante, existen casos en los que el número de reinfectaciones es tal alto, que no existen focos larvarios definidos, por lo que su cómputo fue rechazado (Foto 76).

Se han tomado las dimensiones exteriores del foco larvario con un calibrador (Alca ^{R}) y las interiores con una escala graduada, indicándonos la profundidad del foco por la línea que dejan marcada los líquidos secretados por larvas y hospedador. El conteo de larvas fue efectuado siguiendo los criterios de Isimbekov y Zhumabekov (1983), consistente en la extirpación mediante presión de las larvas, conteo y reincorporación a la miasis (Foto 77).

En 120 ocasiones se observó "in vivo" el movimiento y distancia recorrida por la larva I, empleando hospedadores-cebo. Estos hospedadores sufrían miasis auriculares, dorsales y genitales (sólo en hembras).

Experimentalmente se cuantificó la capacidad de desplazamiento (medida en centímetros) de 25 larvas I que fueron obtenidas de hembras grávidas por presión del abdomen.

Para ambos casos, se cuantificó el anclaje preferencial por parte de las larvas I de *W. magnifica*.

La cronología del desarrollo larvario fue evaluada desde el instante de anclarse la larva I hasta el momento en el cual la larva III postalimentaria se desprende de la miasis para caer al suelo y pupar. El desarrollo se observó bajo microscópio estereoscópico, siguiendo el criterio de Scholl y col (1989) (gradación en la quitinización de los peritremos posteriores) y el criterio de gradación en la sustitución del esqueleto cefalofaríngeo, en base a nuestras observaciones al microscopio óptico. Se identificó cada estadio de desarrollo tras extirpar un par de larvas del foco larvario. Posteriormente y con la ayuda de pinzas quirúgicas se agrandó el orificio formado por las larvas y se procedió a un conteo exhaustivo de los estadios larvarios presentes, depositando una pequeña mancha de tinta china en el último segmento para no incurrir en repeticiones, estas manchas serán eliminadas en cada muda larval..

ESTUDIOS DE COMPETENCIA

Para evaluar la competencia entre larvas de *W. magnifica*, se siguieron los modelos de competencia intraespecífica propuestos por Dalwitz (1987), observando la mortalidad atribuible a cada fase de desarrollo separadamente de la mortalidad pupal.

Para analizar la competencia interespecífica en una miasis primaria fueron seleccionados 8 hospedadores experimentales en los cuales se indujo la producción de miasis. Para ello se implantaron larvas procedentes de dos especies de Calliphoridae (*Calliphora vicina* Rob.-Desv. y *Phaenicia sericata* L.) y una especie de Sarcophagidae (*Sarcophaga carnaria* Meig.), además de la especie objeto de nuestro estudio, siguiendo los modelos propuestos por Blackith y Blackith (1984), consistentes en analizar la competencia sincrónica (larvas de igual estadio implantadas en el mismo tiempo) y analizar la competencia par a par y en grupo.

Para analizar la competencia interespecífica en una miasis secundaria (no inducida experimentalmente sino producida en condiciones naturales), se seleccionaron 4 hospedadores experimentales en los cuales había sido eliminado un lote de larvas de *W. magnifica* en las 48 horas anteriores. En ningún caso la miasis fue previamente tratada con insecticida o quimioterápico alguno. En estos hospedadores se implantaron lotes idénticos de larvas de cada especie sometida a examen. Las especies ovíparas y la especie larvípara eran obtenidas de cultivos en el laboratorio, y el deposito de larvas y huevos era obtenido atraves de presión abdominal en hembras grávidas.

Posteriormente, y con un cadáver ovino, tras 24 horas del fallecimiento, se realizaron incisiones en la vulva externa y se implantaron 60 larvas de *W. magnifica* y números iguales de *Sarcophaga carnaria*, *Phaenicia sericata* y *Calliphora vicina*. El cadáver fue mantenido a temperatura ambiente (25ºC±10) y una humedad relativa ambiental del 50%, y recubierto por tela mosquitera que impidiese la intervención de otras moscas. La obtención de huevos y larvas de las especies a estudio fue del modo descrito con anterioridad.

c. Fase Suelo

Se seleccionaron para este estudio un total de 120 hospedadores parasitados, 70 pertenecientes a *Ovis aries* y 50 ejemplares de *Capra hircus*. Las miasis seleccionadas para este estudio fueron genitales y auriculares en su totalidad.

El hospedador era previamente inmovilizado para evitar que interfiriera en la recogida de muestras en condiciones de estabulación. Esta inmovilización fue efectuada para impedir que el hospedador llegue a rascarse o morderse la zona parasitada, ante el prurito que esta le produce.

De cara a recoger las larvas III postalimentarias que se desprenden de la miasis, se procedió a aplicar la metodología de Hadani y col. (1971), consistente en aplicar bolsas de nylon de 0,5 mm de luz de malla a la periferia miasígena mediante espadadrapo caliente, previo afeite de las zonas periféricas.

El tamaño de los ejemplares estudiados fue obtenido mediante un calibrador (Alca^{R} ±0,01 mm) y su peso con una balanza monoplato Crisom ^{R} (±0,001 g). El tiempo en las diferentes experiencias fue medido con un cronómetro Citizen ^{R} (±0,001 s). La temperatura del sustrato fue tomada mediante un termómetro de alcohol (0ºC - 20ºC).

ABANDONO DE LA MIASIS POR LA LARVA III POSTALIMENTARIA

El momento de abandono de la miasis por parte de la larva III postalimentaria se fijó desde el instante en el cual la larva se desprende (valorado por su capacidad de desplazarse hacia atrás), hasta su contacto con el sustrato. El índice de madurez de la larva III ha sido evaluado de acuerdo con los criterios de Scholl y col. (1989) y los resultados de nuestro estudio al microscopio óptico (Ruíz-Martínez y col., 1989), basados en el grado de quitinización de los peritremos posteriores.

La fenología diaria del momento de abandono de la larva III fue observado sometiendo a tres ejemplares de *Ovis aries* que pastoreaban en régimen extensivo, a un seguimiento intensivo de 14 horas durante 4 días, siendo sometidos a métodos de captura-recaptura manual cada dos horas con el fin de efectuar el recuento de

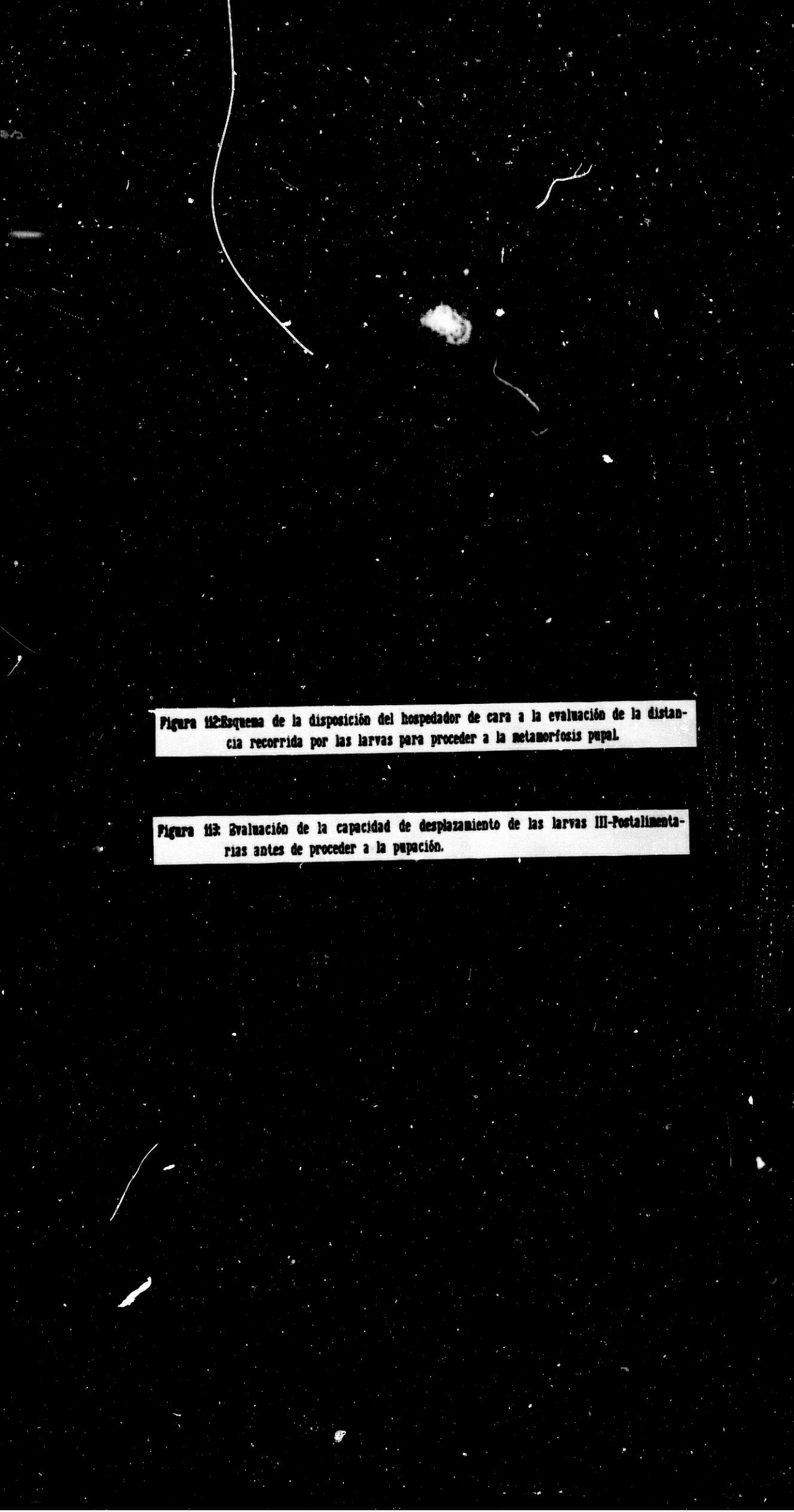


Figura 112:Esquema de la disposición del hospedador de cara a la evaluación de la distancia recorrida por las larvas para proceder a la metamorfosis pupal.

Figura 113: Evaluación de la capacidad de desplazamiento de las larvas III-Postalimentarias antes de proceder a la pupación.

abandonos. Estos ejemplares fueron seleccionados por sufrir miasis auricular, zona en la cual no hay posibilidad de que el hospedador elimine el objeto extraño adherido, no siendo en ningún momento aislados del rebaño.

El comportamiento de las larvas III postalimentarias al contactar con el sustrato fue observado en 79 larvas que se desprendieron de una miasis, cayendo a un sustrato idóneo para proceder a la formación de la pupa.

Para evaluar el desplazamiento en longitud que efectuan algunas larvas antes de proceder a la pupación, se llevaron a cabo dos pruebas de campo.

La primera consistente en colocar un hospedador inmovilizado, con una miasis de la que se desprendieron 79 larvas III. A su alrededor se parceló el terreno trazando 10 líneas concéntricas, separadas entre sí por 0,5 metros. La profundidad media del sustrato osciló alrededor de 6 ± 2 cm. La valuación de los desplazamientos se realizó en función del número de pupas presentes en cada intervalo longitudinal, tamizando el sustrato contenido en cada parcela (Fig. 112).

Para la segunda prueba se utilizó una superficie útil y delimitada de 50 m². Esta parcela se dividió en dos sectores: 40 m² de este sustrato estaban cementados (a) y 10 m² se cubrieron con una capa de estiércol de 10 cm de espesor (b). El hospedador se inmovilizó sobre el sector de cemento y en el punto más distante del sustrato teóricamente propicio (8 m lineales). De la miasis se desprendieron 60 larvas III. Para la evaluación final se realizó, de nuevo, el tamizado del sustrato y una revisión detallada de la parcela (Fig. 113).

Se ha estimado el tamaño adecuado para proceder a la pupación para 195 larvas III, cuya longitud oscilaba entre 10 y 24 mm, evaluándose el tamaño óptimo en base a la capacidad de formar pupas y dar adultos viables.

INFLUENCIA DEL TIPO DE SUSTRATO EN LA METAMORFOSIS PUPAL

Para determinar la influencia del sustrato en la metamorfosis pupal, se escogieron 4 tipos de sustratos: papel triturado (porciones de papel no superiores a 1 cm²), serrín (serrín de madera de estructura fina, con partículas no superiores a 0,1 mm), escayola

y una mezcla de estiércol de cabra y oveja triturado de grano fino. Todas las pruebas fueron realizadas en moscarios cúbicos de 20 cm de arista. En todos los casos se ensayaron sustratos previamente deshidratados (en un horno). Las condiciones ambientales fueron de 25ºC y del 70% de HR. El número de larvas empleado por cada sustrato fue de 30. Igualmente se realizó una prueba de contraste sometida a idénticas condiciones ambientales y con el mismo inóculo, en ausencia de sustrato.

INFLUENCIA DE LA ESTRUCTURA DEL SUSTRATO EN LA PUPACION.

Tomando en consideración los trabajos de Portschinsky (1916) y Valentyuk (1969, 1970), se observó que no existían criterios uniformes respecto a la profundidad a la que *W. magnifica* procede a pupar, por lo que en pruebas de laboratorio se diseño un recipiente (Fig. 114) de 60 x 25 x 3 cm (a)destinado a evaluar la profundidad alcanzada en condiciones ideales. El material de este recipiente fueron 2 láminas de plástico de 4 mm de sección (b y b'), insertadas sobre una base de corcho (e) y separadas entre sí por 3 cm. En estas láminas se practicaron una serie de ranuras laterales de 4 mm por las cuales se podía pasar planchas de plástico a modo de guillotina (f) que dividían transversalmente al recipiente en compartimentos de iguales dimensiones (10 cm c.u) (d). El total del recipiente era cubierto con papel de aluminio para crear condiciones de total oscuridad. La anchura del recipiente (3 cm) permite observar a la larva desde ambas caras en su desplazamiento en profundidad.

El tiempo empleado en profundizar en los diferentes sustratos ensayados ha sido tomado desde que la larva contacta con el sustrato hasta que alcanza su máxima profundidad.

Para esta experiencia se eligieron 3 tipos de sustratos por su estructura, englobados en dos categorías:

SUSTRATO EXPERIMENTAL HOMOGENEO

SUSTRATO ESTRUCTURA TIPO 1: compuesto por un SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO a base de una mezcla de estiércol triturado de cabra y oveja a partes iguales, que supone un sustrato amorfo de grano inferior a 0,1 mm. Este sustrato se dispuso con continuidad espacial desde el centímetro 1 al 60 del recipiente (Fig. 115).

Figura 114:Diseño experimental para analizar la profundidad alcanzada por las larvas en la metamorfosis pupal.

Figura 115: Sustratos ensayados en la evaluación alcanzada por las larvas para pupar.

Como la humectación del sustrato tiene una marcada influencia en la consolidación de la estructura y microestructura del mismo donde se va a desarrollar la pupación, se procedió a dar diversos grados de humedad (entre el 20 y el 100%) al SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO de cara a evaluar su influencia en la pupación.

SUSTRATO EXPERIMENTAL HETEROGENEO

SUSTRATO ESTRUCTURA TIPO 2: espacialmente su disposición es como sigue:

0-20 cm. SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO.
20-25 cm. SUSTRATO INORGANICO DE GRANO FINO : tamaño arenísca descompuesta con compactación media.
25-35 cm. SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO.
35-40 cm. SUSTRATO INORGANICO DE GRANO GRUESO: tamaño grava, compactación irregular y alta.
40-60 cm. SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO.

(Fig. 115)

SUSTRATO ESTRUCTURA TIPO 3: espacialmente se organiza:

0-10 cm. SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO.
10-15 cm. SUSTRATO INORGANICO DE GRANO FINO.
15-20 cm. SUSTRATO INORGANICO DE GRANO GRUESO.
20-60 cm. SUSTRATO ORGANICO GRANULADO FINO.

(Fig. 115)

La influencia de la estructura del sustrato en la pupación fue evaluada en función del número de pupas formadas, adultos obtenidos y número de estos que resultan viables. Se partió de 670 larvas III postalimentarias para este conjunto de experiencias.

De cara a evaluar la importancia de grandes obstáculos en el sustrato, y su influencia en la penetración y formación de la pupa, se empleó en otra prueba un SUSTRATO INORGANICO DE GRANO MUY GRUESO: consistente en rocas grandes (superiores a 48 cm^3) que eran intercaladas entre este sustrato en un nuevo recipiente de 800 cm^3. Se valoró la afinidad de las pupas por estos obstáculos en función del número de pupas formadas en la proximidad o inmediaciones de estos obstáculos.

En la prueba de campo se realizaron diversas medidas de profundidad media en corrales, apriscos, rediles y la periferia de

estos, observándose que raramente pasaban de una profundidad 'teorica perforable' por las larvas de 16 cm, por lo que se tomó esta profundidad como máxima en pruebas de campo.

Las larvas sometidas a estudio fueron divididas en tres lotes en función de su fase de desarrollo. Para no interferir en el normal desarrollo de la metamorfosis pupal se aislaron tres parcelas idénticas de 25o cm^2, en las cuales se observó la profundidad alcanza por las Larvas Presituadas (en su proceso de migración se inmovilizan, aunque es normal que recobren su actividad para seguir profundizándo o trasladándose en el sustrato), las Preupas Situadas (larvas inmovilizadas, y sólo se retoma la actividad si son molestadas por otros congéneres) y las Pupas Establecidas (las cuales no pueden moverse).

POSICION DE LA PUPA EN EL SUSTRATO DE PUPACION

La posición de la prepupa, y por ende, de la posterior pupa ha sido observada y tipificada dependiendo de su orientación respecto a la superficie del sustrato, según: la prepupa se halla situada transversal a la dirección teórica de salida, HORIZONTAL; o situada en la dirección tangencial al sustrato, VERTICAL, que a su vez puede ser POSITIVA, si está la parte cefálica orientada hacia el exterior, o NEGATIVA si está en la dirección contraria; y cuando se presenta en una dirección intermedia, se denomina INCLINADA. Estas observaciones fueron realizadas sobre un total de 580 ejemplares, tanto en pruebas con un SUSTRATO HOMOGENEO GRANULADO FINO como en un SUSTRATO HETEROGENEO GRANULADO GRUESO.

DURACION DE LA METAMORFOSIS PUPAL INFLUENCIA DE LA SINCRONIZACION EN LA VIABILIDAD ADULTA

La duración de la etapa prepupa ha sido estimada desde la inmovilización de la larva III postalimentaria, hasta la completa apólisis larval y formación del puparium, sobre un total de 33 larvas III postalimentarias utilizadas para esta experiencia.

La duración de la etapa pupal, tomando como referencia los estudios de Portschinsky (1916), Seguy (1941), Zumpt (1965) y Valentyuk (1970) y Ternovoy (1982) fue evaluada en horas, basándonos en las observaciones de Fraenkel y Baskaran (1973) y Sivasubramanian y Biagi (1983):

FASE 1: larva inmovilizada, fase en la cual la larva detiene sus desplazamientos y contrae segmentos cefálicos y últimos abdominales preparando la apólisis.

FASE 2: Prepupas polar, en la cual comienza la apólisis larval-pupal, generalmente por los extremos anterior y posterior, de aquí su denominación.

FASE 3: Formación del puparium, en la cual la apólisis se ha completado.

FASE 4: Adulto faral, en la cual el futuro adulto queda metamerizado externamente, suponiendo la última fase pupal.

FASE 5: emersión del adulto.

El análisis de la sincronización/desincronización en la metamorfosis pupal y su influencia en la supervivencia adulta fue realizado con larvas III postalimentarias que se desprendieron de la miasis para caer al sustrato y pupar, y con lotes de larvas extraídas forzadamente antes de se desprendieran de la miasis, por lo que se trata de larvas III alimentarias. En esta experiencia se utilizaron 100 larvas III, depositadas sobre un sustrato orgánico de grano fino y mantenidas en laboratorio a 25ºC y 65% de HR.

Para determinar la influencia del mes climatológico en la duración de la metamorfosis pupal se dispuso de una parcela de 1 m^2, con una profundidad de 20 cm en la que fueron depositados lotes de aproximadamente 200 larvas (máximo 212, mínimo de 201), durante los meses de Junio-Septiembre de 1.986. La parcela estuvo sometida en todo momento a las inclemencias ambientales y, un poco antes de la emersión adulta, entre el día 8º y 15º, se recubrió de una lámina de tul, de cara a recoger los adultos emergidos.

EXITO DE LA METAMORFOSIS PUPAL

La supervivencia pupal-adulta o éxito de pupación fue evaluada relacionando el número de larvas III postalimentarias que caen al sustrato y el de adultos viables que emergen del puparium, de acuerdo con Zajonc (1987). Para este caso la emersión adulta en pruebas de campo fue controlada mediante la instalación de láminas de nilón cubriendo el área de suelo donde se produce la metamorfosis pupal. En laboratorio mediante la aplicación de bolsas de tul a un sustrato orgánico de grano fino, en estufa a 25ºC y 65% de HR. El número de larvas empleado para esta experiencia es de 475.

DIAPAUSA PUPAL

La diapausa anual producida en condiciones naturales fue observada en pruebas de campo sobre una parcela de 1 m^2 desde Junio a Noviembre de los años 1985-1987. En cada uno de los mese estudiados se colocaron lotes de 30 ó 45 larvas III, y tras el periodo normal de emersión, recogida y cómputo de adultos se realizó el cómputo de pupas en diapausa. Para el desarrollo de este estudio fueron utilizadas 525 larvas III.

En el laboratorio se indujo una diapausa a 6ºC(±2) a dos lotes de larvas. Uno de ellos se mantuvo durante 5 meses y otro se le prolongó un mes más la diapausa. La diapausa fue rota introduciendo las larvas a 26-27ºC y 65-70% de HR, contabilizando los supervivientes totales en cada experiencia, partiendo de un total de 140 larvas III postalimentarias.

El tiempo necesario en romper la diapausa se evaluó con dos lotes, al primero de ellos se le provocó una diapausa en condiciones de Temperatura "suaves" (+4ºC - 0ºC) y al segundo lote una diapausa más "rigurosa" (0ºC - -4ºC). Las condiciones de ruptura de la diapausa fueron de 25ºC y 65% de HR, en estufa (Selecta ^{R}). Cada lote constaba de 120 larvas.

Resultados

Biología

(CONT.)

Meses	Tipo de Cebo	Pescado	Carne + H_2O Azucarada	Carne + SO_3K 10%	Exudados Purulentos	TOTAL
Agosto (n=10)	Nº Adultos	13	19	80	53	165
	% / total Captura	7,9	11,6	48,5	32,1	31,7
	Nº Machos	4	14	15	30	63
	% / total Machos	6,3	22,2	23,8	47,6	-
	% / total Captura	2,4	8,5	9,1	18,2	38,1
	Nº Hembras	9	5	65	23	102
	% / total Hembras	8,5	4,9	63,7	23,0	-
	% / total Captura	5,4	3,0	39,4	13,9	61,8
Septiembre (n=10)	Nº Adultos	18	21	30	27	96
	% / total Captura	18,7	21,9	31,2	28,1	18,5
	Nº Machos	10	9	16	21	56
	% / total Machos	17,9	16,0	28,6	37,5	-
	% / total Captura	10,4	9,4	16,7	22,0	58,3
	Nº Hembras	8	12	14	6	40
	% / total Hembras	20,0	30,0	35,0	15,0	-
	% / total Captura	6,3	12,5	14,6	6,2	41,7
Octubre (n=10)	Nº Adultos	6	0	28	19	53
	% / total Captura	11,3	-	52,8	35,9	10,2
	Nº Machos	0	0	6	11	17
	% / total Machos	-	-	35,3	64,7	-
	% / total Captura	-	-	11,3	20,7	32,0
	Nº Hembras	6	0	22	8	36
	% / total Hembras	16,7	-	61,1	22,2	-
	% / total Captura	11,3	-	41,5	15,1	67,9
Noviembre (n=5)	Nº Adultos	1	4	7	3	15
	% / total Captura	66,7	26,7	46,7	20,0	2,9
	Nº Machos	0	0	0	1	1
	% / total Machos	-	-	-	100	-
	% / total Captura	-	-	-	6,7	6,7
	Nº Hembras	1	4	7	2	14
	% / total Hembras	7,1	28,6	50,0	14,3	-
	% / total Captura	6,7	26,7	46,7	13,3	93,3
TOTAL		43 (8,3)	74 (14,2)	241 (46,3)	162 (31,2)	520

n= nº de recogidas mensuales

TABLA 25: Frecuencias de captura de adultos dentro de las diferentes localizaciones consideradas y según la disposición de las baterías de trampas con orientación preferencial.

	Aprisc.	Senter.	Abreva.	Set.Flu.	Prader.	Encin.	Basure.	Total	En Linea	Radial	Al Azar
Número de Adultos	123	132	113	81	40	27	4	520	134	284	102
% / Total	23,7	25,4	21,7	15,6	7,7	5,2	0,8	-	25,8	54,6	19,6
Número de Machos	53	12	64	60	14	16	1	220	82	87	51
% / Total	24,1	5,5	29,1	27,3	6,4	7,3	0,5	-	37,3	39,5	23,2
% / Total de capturas	43,6	9,1	56,6	74,1	35,0	59,3	25,0	42,3	-	-	-
Número de hembras	70	120	49	21	26	11	3	300	116	111	73
% / Total	23,3	40,0	16,3	7,0	8,7	3,7	1,0	-	35,7	37,0	24,3
% / Total de capturas	56,9	90,9	43,4	25,9	65,0	40,7	75,0	57,7	-	-	-
En Linea	11	32	33	2	20	14	2	134			
Radial	82	74	54	51	17	6	-	284			
Al Azar	30	26	26	8	3	7	2	102			

Aprisc.: Aprisco o redil; **Senter.**: Senteros / lugares de descanso; **Abreva.**: Abrevaderos; **Set.Flu.**: Setos Fluviales; **Prader.**: Praderas y campos de pastoreo; **Encin.**: Encinares adehesados; **Basure.**: Basureros.

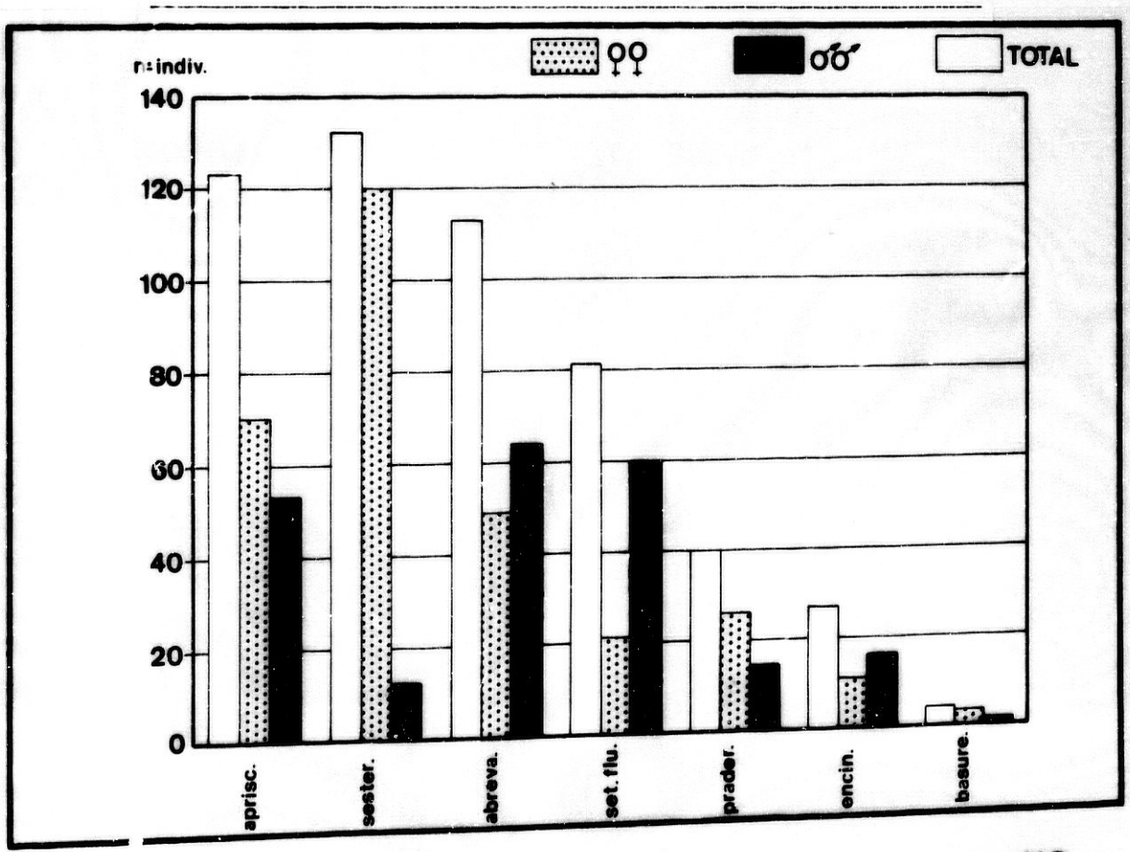


FIG.116

TABLA 26: Captura de adultos mediante trampas fijas. Resultados de las diferentes sustancias-cebo ensayadas.

Meses	Tipo de Cebo	Pescado	Carne + H_2O Azucarada	Carne + SO_3K 10%	Exudados Purulentos	TOTAL
Marzo (n=5)	Nº Adultos	-	-	-	-	0
	% / total Captura	-	-	-	-	0
	Nº Machos	-	-	-	-	0
	% / total Machos	-	-	-	-	0
	% / total Captura	-	-	-	-	0
	Nº Hembras	-	-	-	-	0
	% / total Hembras	-	-	-	-	0
	% / total Captura	-	-	-	-	0
Abril (n=5)	Nº Adultos	-	-	-	-	0
	% / total Captura	-	-	-	-	0
	Nº Machos	-	-	-	-	0
	% / total Machos	-	-	-	-	0
	% / total Captura	-	-	-	-	0
	Nº Hembras	-	-	-	-	0
	% / total Hembras	-	-	-	-	0
	% / total Captura	-	-	-	-	0
Mayo (n=5)	Nº Adultos	7	7	8	12	34
	% / total Captura	20,6	20,6	23,5	35,3	4,8
	Nº Machos	4	1	4	9	18
	% / total Machos	22,2	5,5	22,2	50,0	-
	% / total Captura	11,8	2,9	11,8	26,5	52,9
	Nº Hembras	3	6	4	3	16
	% / total Hembras	18,7	37,5	25,0	18,7	-
	% / total Captura	8,8	17,7	11,8	8,8	47,1
Junio (n=10)	Nº Adultos	3	43	27	32	105
	% / total Captura	2,9	40,9	25,7	30,5	14,8
	Nº Machos	0	32	0	18	50
	% / total Machos	-	64,0	-	36,0	-
	% / total Captura	-	30,5	-	17,1	47,6
	Nº Hembras	3	11	27	14	55
	% / total Hembras	5,4	20,0	49,1	25,4	-
	% / total Captura	2,9	10,5	25,7	13,3	52,4
Julio (n=10)	Nº Adultos	9	9	52	49	119
	% / total Captura	7,6	7,6	43,7	41,2	16,8
	Nº Machos	0	0	13	31	44
	% / total Machos	-	-	29,5	70,4	-
	% / total Captura	-	-	10,9	26,0	37,0
	Nº Hembras	9	9	39	18	75
	% / total Hembras	12,0	12,0	52,0	24,0	-
	% / total Captura	7,6	7,6	32,8	15,1	63,0

n= nº de recogidas mensuales.

(CONT.)

Meses	Tipo de Cebo	Pescado	Carne + H_2O Azucarada	Carne + SO_3K 10%	Exudados Purulentos	TOTAL
Agosto (n=10)	Nº Adultos	3	48	110	65	226
	% / total Captura	1,3	21,2	48,7	28,8	31,8
	Nº Machos	3	9	20	54	86
	% / total Machos	3,5	10,5	23,2	62,8	-
	% / total Captura	1,3	4,0	8,8	23,9	38,1
	Nº Hembras	0	39	90	11	140
	% / total Hembras	-	27,9	64,3	7,9	-
	% / total Captura	-	17,3	39,8	4,9	61,9
Septiembre (n=10)	Nº Adultos	18	19	56	39	132
	% / total Captura	13,	14,4	42,4	29,5	18,6
	Nº Machos	8	14	30	26	78
	% / total Machos	10,2	17,9	38,5	33,3	-
	% / total Captura	6,1	10,6	22,7	19,7	59,1
	Nº Hembras	10	5	26	13	54
	% / total Hembras	18,5	9,3	48,1	24,1	-
	% / total Captura	7,6	3,8	19,7	9,8	40,9
Octubre (n=10)	Nº Adultos	1	3	50	19	73
	% / total Captura	1,4	4,1	68,5	26,0	10,3
	Nº Machos	0	0	12	12	24
	% / total Machos	-	-	50,0	50,0	-
	% / total Captura	-	-	16,4	16,4	32,9
	Nº Hembras	1	3	38	7	49
	% / total Hembras	2,0	6,1	77,4	14,3	-
	% / total Captura	1,4	4,1	52,0	9,6	67,1
Noviembre (n=5)	Nº Adultos	0	1	13	7	21
	% / total Captura	-	4,8	61,9	33,3	2,9
	Nº Machos	0	0	0	1	1
	% / total Machos	-	-	-	100	-
	% / total Captura	-	-	-	4,8	4,8
	Nº Hembras	0	1	13	6	20
	% / total Hembras	-	5,0	65,0	30,0	-
	% / total Captura	-	4,8	61,9	28,4	95,2
TOTAL		41 (5,8)	130 (18,3)	316 (44,5)	223 (31,4)	710

n= nº de recogidas mensuales.

TABLA 27: Frecuencias de captura de adultos dentro de las diferentes localizaciones consideradas y según la disposición de las baterías de trampas fijas.

	Aprisc.	Senter.	Abreva.	Set.Flu.	Prader.	Encin.	Basure.	Total	En Linea	Radial	Al Azar
Número de Adultos	148	125	252	90	11	64	20	710	351	187	172
% / Total	20,8	17,6	35,5	12,7	1,6	9,0	2,8	-	49,4	26,3	24,2
Número de Machos	17	28	165	54	0	29	8	301	107	112	82
% / Total	5,7	9,3	54,8	17,9	-	9,6	2,7	-	35,6	37,2	27,2
% / Total de capturas	2,4	3,9	23,2	7,6	-	4,1	1,1	42,4	-	-	-
Número de Hembras	131	97	87	36	11	35	12	409	244	75	90
% / Total	32,0	23,7	21,3	8,8	2,7	8,6	2,9	-	59,7	18,3	22,0
% / Total de capturas	18,5	13,7	12,3	5,1	1,6	4,9	1,7	57,6	-	-	-
En Linea	73	44	174	48	1	8	3	351			
Radial	50	58	57	3	2	16	1	187			
Al Azar	25	23	21	39	8	40	16	172			

Aprisc.: Aprisco o redil; **Senter.**: Senteros / lugares de descanso; **Abreva.**: Abrevaderos; **Set.Flu.**: Setos Fluviales; **Prader.**: Praderas y campos de pastoreo; **Encin.**: Encinares adehesados; **Basure.**: Basureros.

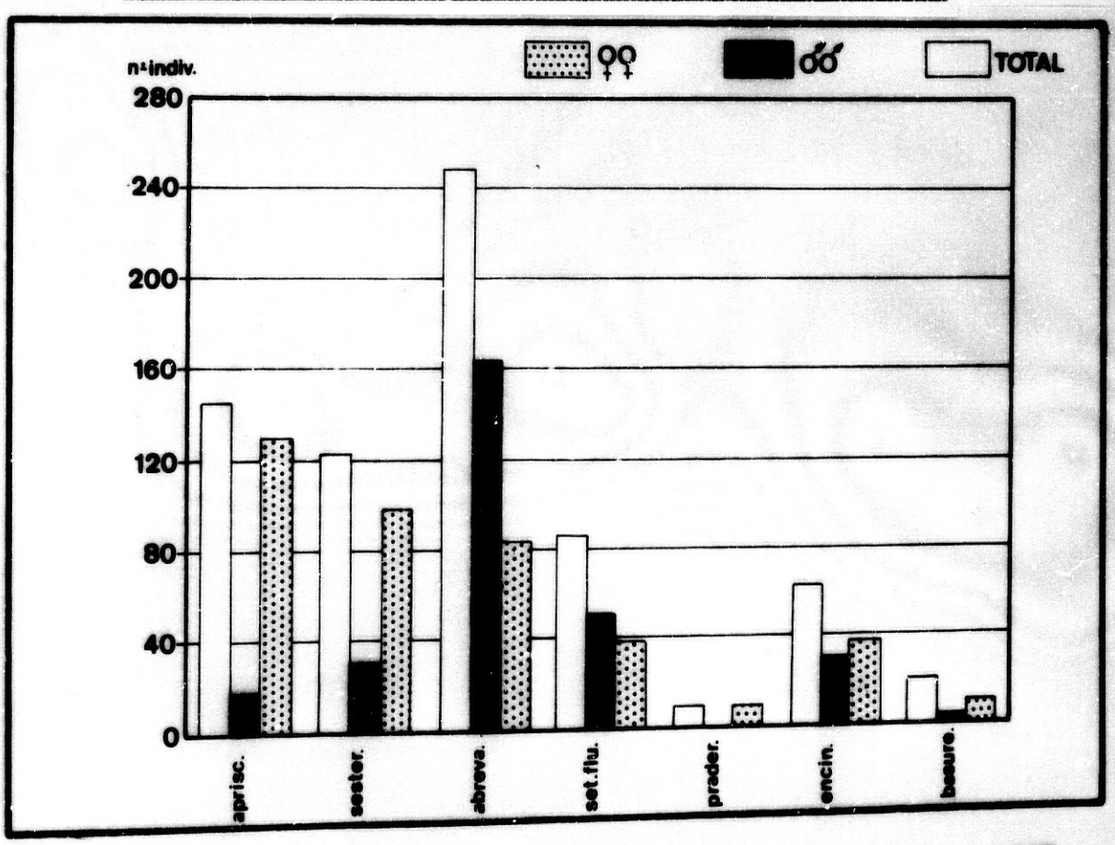


FIG. 117

TABLA 28: Captura de adultos mediante hospedadores- cebo.

Meses		Tipo de cebo		
		Con Larvas*	Sin Larvas	Total
JULIO (n= 4)	Número de Adultos	116	37	153
	% / Total de captura	75,8	24,2	33,6
	Número de Machos	18	2	20
	% / Total	90	10	100 ,0
	% / Total de captura	15,5	5,4	13,1
	Número de Hembras	98	35	133
	% / Total	73,7	26,3	100,0
	% / Total de captura	84,5	94,6	86,9
AGOSTO (n= 4)	Número de Adultos	120	36	110
	% / Total de captura	62,2	37,8	42,3
	Número de Machos	12	0	12
	% / Total	100,0	-	100,0
	% / Total de captura	10,0	-	6,2
	Número de Hembras	108	73	181
	% / Total	59,7	40,3	100,0
	% / Total de captura	90,0	100,0	93,8
SEPTIEMBRE (n= 4)	Número de Adultos	74	36	110
	% / Total de captura	67,3	32,7	24,1
	Número de Machos	6	8	14
	% / Total	42,9	57,1	100,0
	% / Total de captura	8,1	22,2	12,7
	Número de Hembras	68	28	96
	% / Total	70,8	29,2	100,0
	% / Total de captura	91,9	77,8	87,3
TOTAL	n	310	146	456
	%	68,0	32,0	100,0

*= Hospedadores previamente parasitados.

TABLA 29: Frecuencias de captura de adultos en relación al entorno antropozoógeno, según el sistema de captura mediante hospedadores-cebo.

	Aprisco	Sestero	Abrevadero	Seto Fluvial	Pradera	Encinar	Basurero	Total
Número de Adultos	48	150	206	35	12	1	4	456
% / Total	10,5	32,9	45,2	7,7	2,6	0,2	0,9	100
Número de Machos	0	0	15	28	0	1	2	46
% / Total	-	-	32,6	60,9	-	2,2	4,4	-
% / Total de capturas	-	-	7,3	80,0	-	100	50,0	10,1
Número de Hembras	48	150	191	7	12	0	2	410
% / Total	11,7	36,6	46,6	1,7	2,9	-	0,5	-
% / Total de capturas	100	100	92,7	20,0	100	-	50,0	89,9

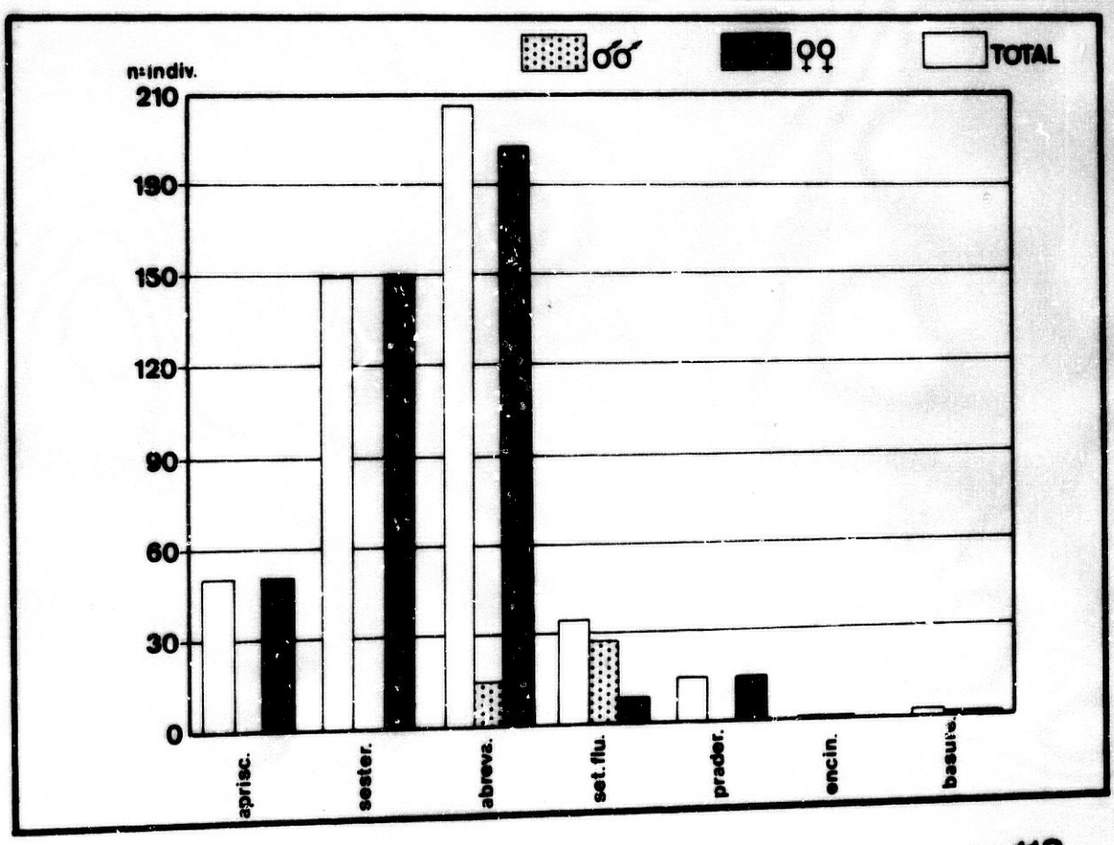


FIG.118

TABLA 30: Captura de adultos mediante el sistema de lugares cebo.

		Bebederos	Parideras	Total	Disponibilidad de agua m^3/Km^2	Frecuencia de partos % Total hembras
JULIO (n= 10)	Número de Adultos	46	17	63	0,34	30 %
	% / Total de capturas	73,0	27,0	23,0		
	Número de Machos	20	7	27		
	% / Total	74,1	25,9			
	% / Total de capturas	43,5	41,2	42,9		
	Número de Hembras	26	10	36		
	% / Total	72,2	27,8			
	% / Total de capturas	56,5	58,8	57,1		
AGOSTO (n= 10)	Número de Adultos	82	57	139	0,12	67 %
	% / Total de capturas	59,0	41,0	50,7		
	Número de Machos	31	12	43		
	% / Total	72,1	27,9			
	% / Total de captura	37,8	21,1	30,9		
	Número de Hembras	70	2	72		
	% / Total	53,1	46,9			
	% / Total de captura	62,2	79,0	69,1		
SEPTIEMBRE (n= 10)	Número de Adultos	70	2	72	0,19	3 %
	% / Total de capturas	97,2	2,8	26,3		
	Número de Machos	37	0	37		
	% / Total	100,0	-			
	% / Total de captura	52,9	-	51,4		
	Número de Hembras	33	2	35		
	% / Total	94,3	5,7			
	% / Total de captura	47,1	100	48,6		
TOTAL	n	198	76	274		
	%	72,3	27,7	100		

TABLA 31: Análisis de la relación de proximidad de *W. magnifica* en relación a sus hospedadores en un gradiente de 2000 m de radio alrededor de la instalación ganadera.

	Distancia				
	500 m	1000 m	1500 m	2000 m	Total
Número de Adultos	893	51	171	91	1206
% / Total de captura	74,1	4,2	14,2	7,6	-
Número de Machos	339	14	114	45	512
% / Total	66,2	2,7	22,3	8,8	-
% / Total de captura	28,1	1,2	9,5	3,7	42,5
Número de Hembras	509	37	57	46	694
% / Total	73,3	5,3	8,2	6,6	-
% / Total de captura	42,2	3,1	4,7	3,8	57,5

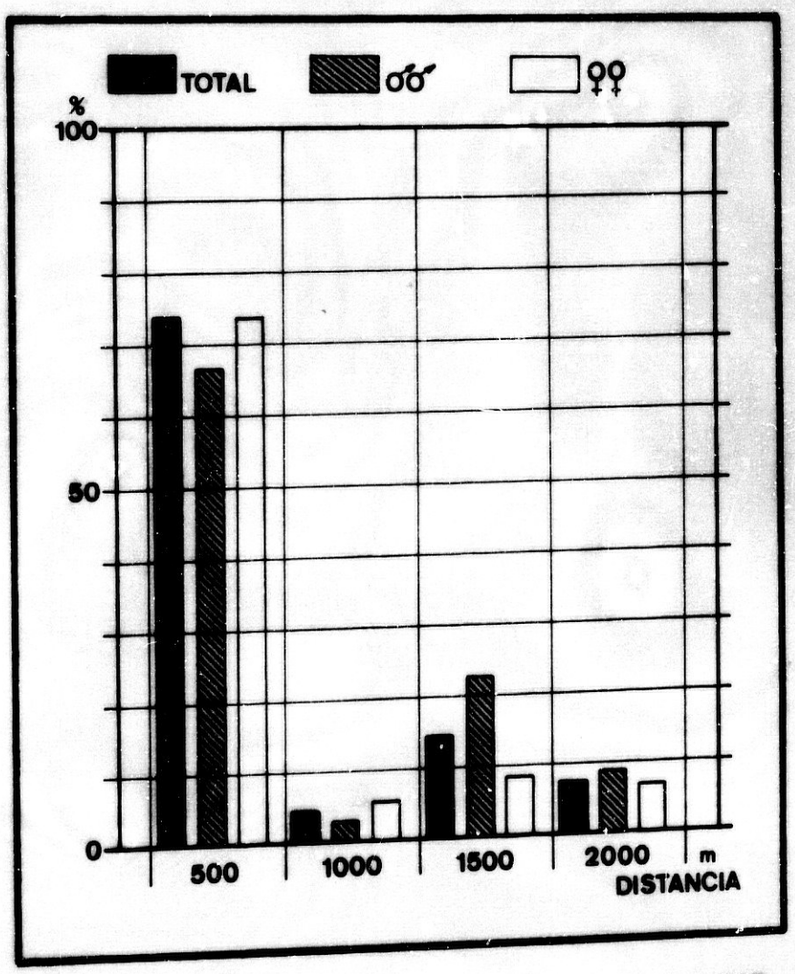


FIG.119

TABLA 32: Actividad anual de *W. magnifica* en relación al número de adultos capturados con respecto al total de hospedadores y al número de miasis producidas.

	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiemb.	Octubre	Noviemb.	Total
Nº Adultos capturados	60	182	207	391	228	126	36	*1230
% / total capturados	4,9	14,8	16,8	31,8	18,5	10,2	3,9	100
Nº Machos	32	87	76	149	134	41	2	521
% / total machos	6,1	16,7	14,6	28,6	25,7	7,9	0,4	42,4
% / total capturados	53,3	47,8	36,7	38,1	58,8	32,5	5,5	
Nº Hembras	28	95	131	242	94	85	34	709
% / total hembras	3,9	13,4	18,5	34,2	13,3	11,9	4,8	57,6
% / total capturadas	46,7	52,2	63,3	61,9	41,2	67,5	94,4	
TOTAL	60	182	207	391	228	126	36	1230
Nº Hospedadores presentes	2530	2170	2170	2170	2170	2530	2530	16270
% respecto total observado	15,5	13,3	13,3	13,3	13,3	15,5	15,5	100
Nº Miasis producidas	18	219	312	425	323	38	25	1409
% respecto total observado	1,3	15,5	22,1	30,2	22,9	6,2	1,8	100
% miasis respecto total hospedador	0,7	10,1	14,4	19,6	14,9	3,5	1,0	

*= Se computan los resultados de los sistemas de trampas con orientación preferencial y trampas fijas.

Figura 120: Ciclo de actividad anual de *Wohlfahrtia magnifica* en relación a la actividad de vuelo (mostrado en el número de adultos capturados) y su actividad parasitaria (expresado en número de miasis producidas en el mismo área de estudio en relación al número de hospedadores presentes).

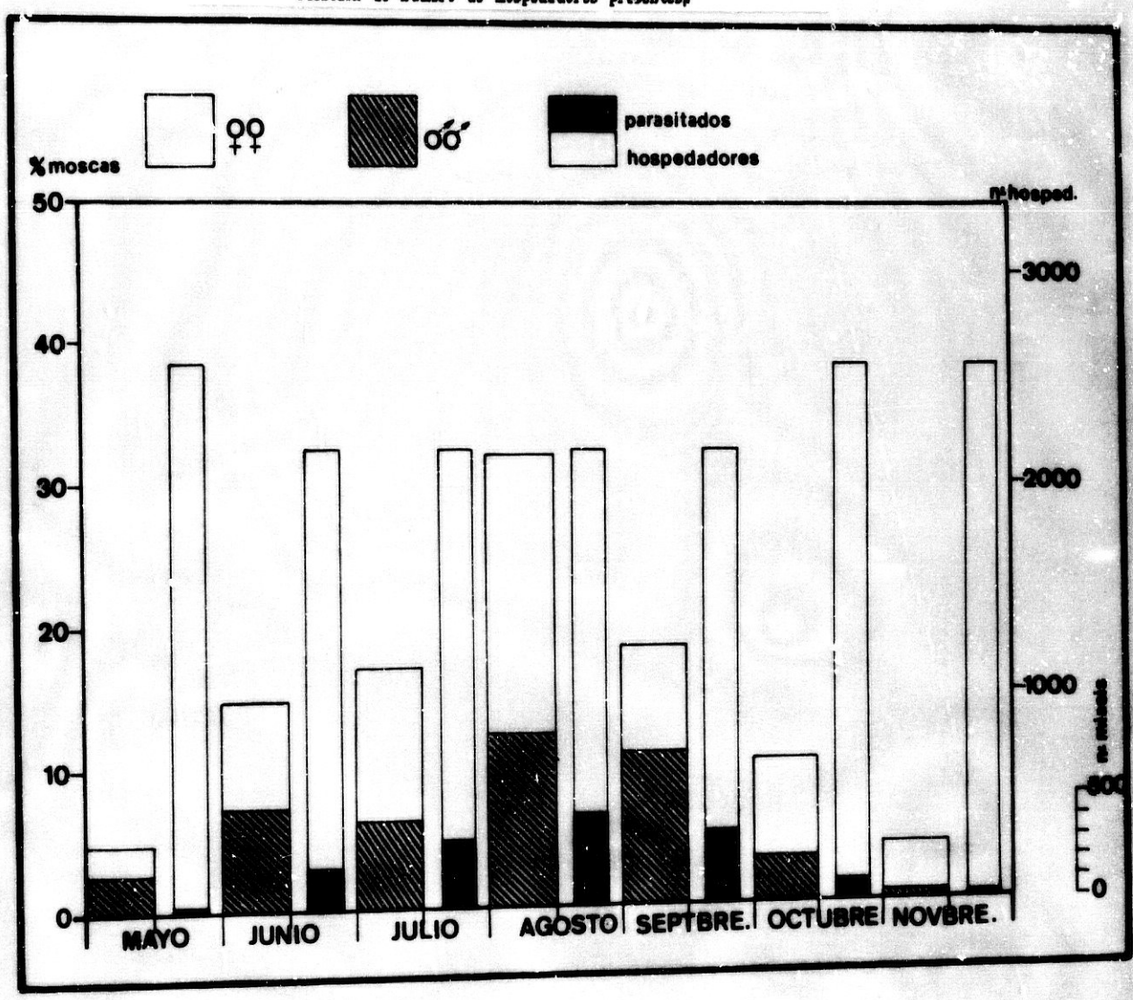


FIG.120

TABLA 33: Relación de los factores ambientales con la actividad anual de *W. magnifica* en función del número de adultos en vuelo y el número de miasis producidas.

	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE	NOVIEMBRE	
Fotoperiodo x	10:14	11:13	12:12	13:11	14:10	14,5:9,5	12,5:11,5	11:13	10:14	
HR x (%)	80	80	70	55	50	45	60	70	75	
Ta x (°C)	12,8	15,8	21	25,2	29	28	22,4	78,8	12,4	
Pp x (mm)	750	550	510	111	30	10	310	420	500	
										TOTAL
Nº Adultos capturados	0	0	60	182	207	391	228	126	36	1230
% / Total	-	-	4,9	14,7	16,8	31,8	18,5	10,2	2,9	100
Nº Miasis observadas	0	0	18	219	312	425	323	88	25	1409
% / Total	-	-	1,2	15,5	22,1	30,2	22,9	6,2	1,8	100

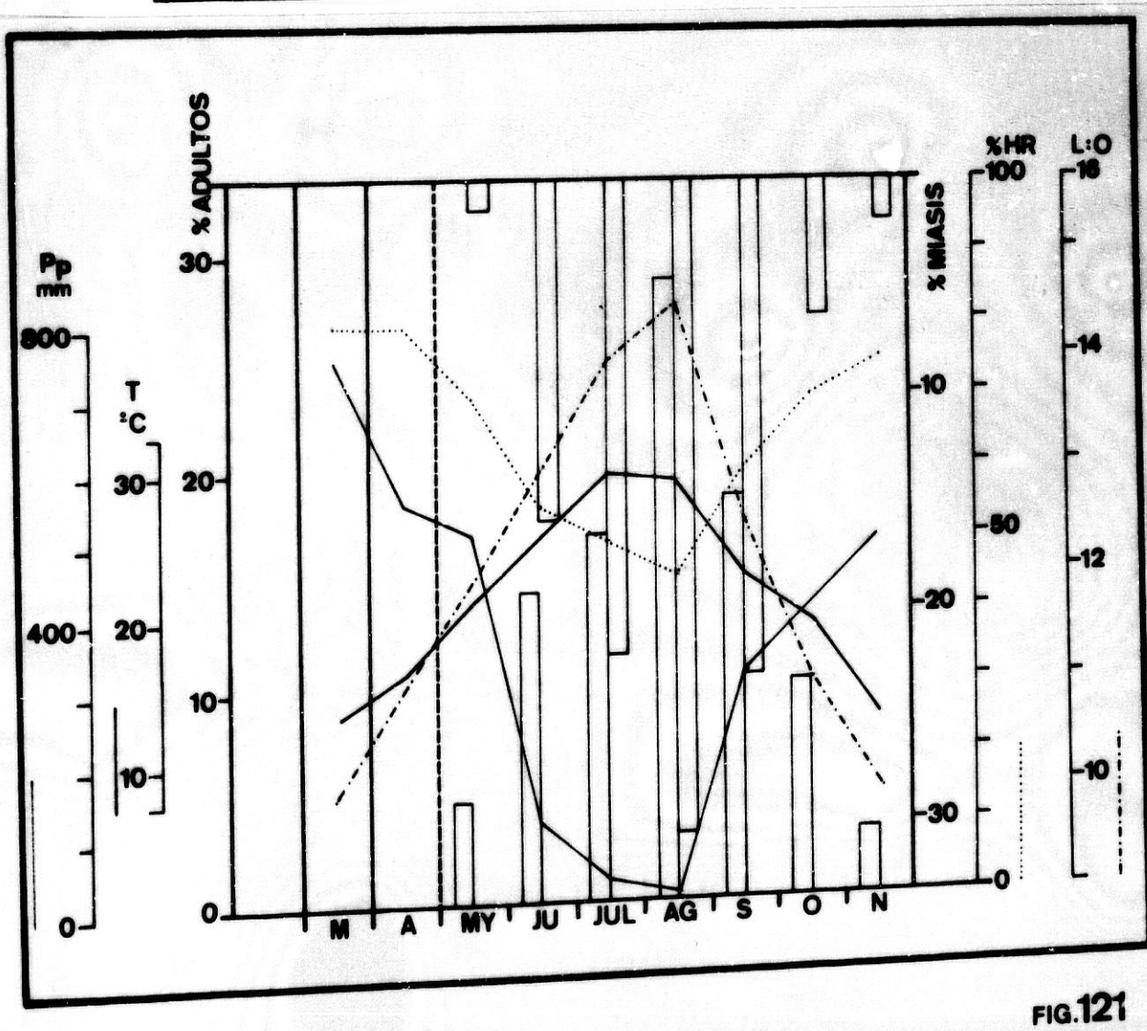


FIG.121

TABLA 34: Análisis de la actividad diaria de *W. magnifica*. Relación entre actividad de vuelo y actividad parasitaria (nº de miasis producidas). Ritmo circadiano en la zona de estudio (sistemas de trampeo: trampas fijas, trampas con orientación preferencial, hospedadores-cebo, lugares-cebo).

	Nº Adultos capturados	%/Total	Nº Machos	%/Total	% / Total de captura	Nº Hembras	%/Total	% / Total de captura	Nº Miasis	%/Total	Actividad Vuelo	Actividad Parasitaria (h/d)
MAYO-JUNIO												
< 8 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
8-10 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		•
10-12 h	20	4,6	12	6,7	2,8	8	3,1	1,9	18	1,3		
12-14 h	25	5,8	7	4,0	1,6	18	17,0	4,2	67	4,8		
14-16 h	9	2,1	6	3,4	1,4	3	1,2	0,7	93	6,6	19	9
16-18 h	18	4,2	12	6,9	2,8	6	2,3	1,4	39	2,8		
18-20 h	2	0,5	0	-	-	-	-	-	-	-		
20-22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
>22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
JULIO-AGOSTO												
< 6 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
8-10 h	12	2,8	4	2,3	0,9	8	3,1	1,9	31	2,5		
10-12 h	25	5,8	8	4,6	1,9	17	7,0	3,9	190	13,5		
12-14 h	70	16,2	20	11,4	4,6	50	19,4	11,6	255	18,1		
14-16 h	8	1,9	8	4,6	1,9	0	-	-	47	3,3	13	10
16-18 h	39	9,0	16	9,4	3,7	23	8,9	5,3	153	10,9		
18-20 h	51	11,8	26	14,9	6,0	25	9,7	5,8	61	4,3		
20-22 h	7	1,6	0	-	-	7	2,7	1,6	-	-		
>22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
SEPTIEMBRE												
< 8 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
8-10 h	7	1,6	1	0,6	3,2	6	2,3	1,4	12	0,9		
10-12 h	2	0,5	0	-	-	2	0,8	0,5	104	7,4		
12-14 h	27	6,2	16	9,1	3,7	11	-	-	137	9,7		
14-16 h	5	1,2	3	1,7	0,7	2	0,8	0,5	31	2,3	11	12
16-18 h	10	2,3	2	1,1	0,5	8	3,1	1,9	20	1,4		
18-20 h	3	0,7	0	-	-	3	1,2	0,7	17	1,2		
20-22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0,1		
>22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
OCTUBRE-NOVIEMBRE												
< 8 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
8-10 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
10-12 h	17	3,9	1	0,6	0,2	16	6,2	3,7	28	2,0		
12-14 h	42	9,7	10	5,7	2,3	32	12,4	7,4	40	2,8		
14-16 h	28	6,5	19	10,9	4,4	9	3,5	2,1	31	2,3	7	6
16-18 h	6	1,4	4	2,3	0,9	2	0,8	0,5	13	0,9		
18-20 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
20-22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
>22 h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
TOTAL	433	100	175	100	40,4	258	100	59,6	1409	100		

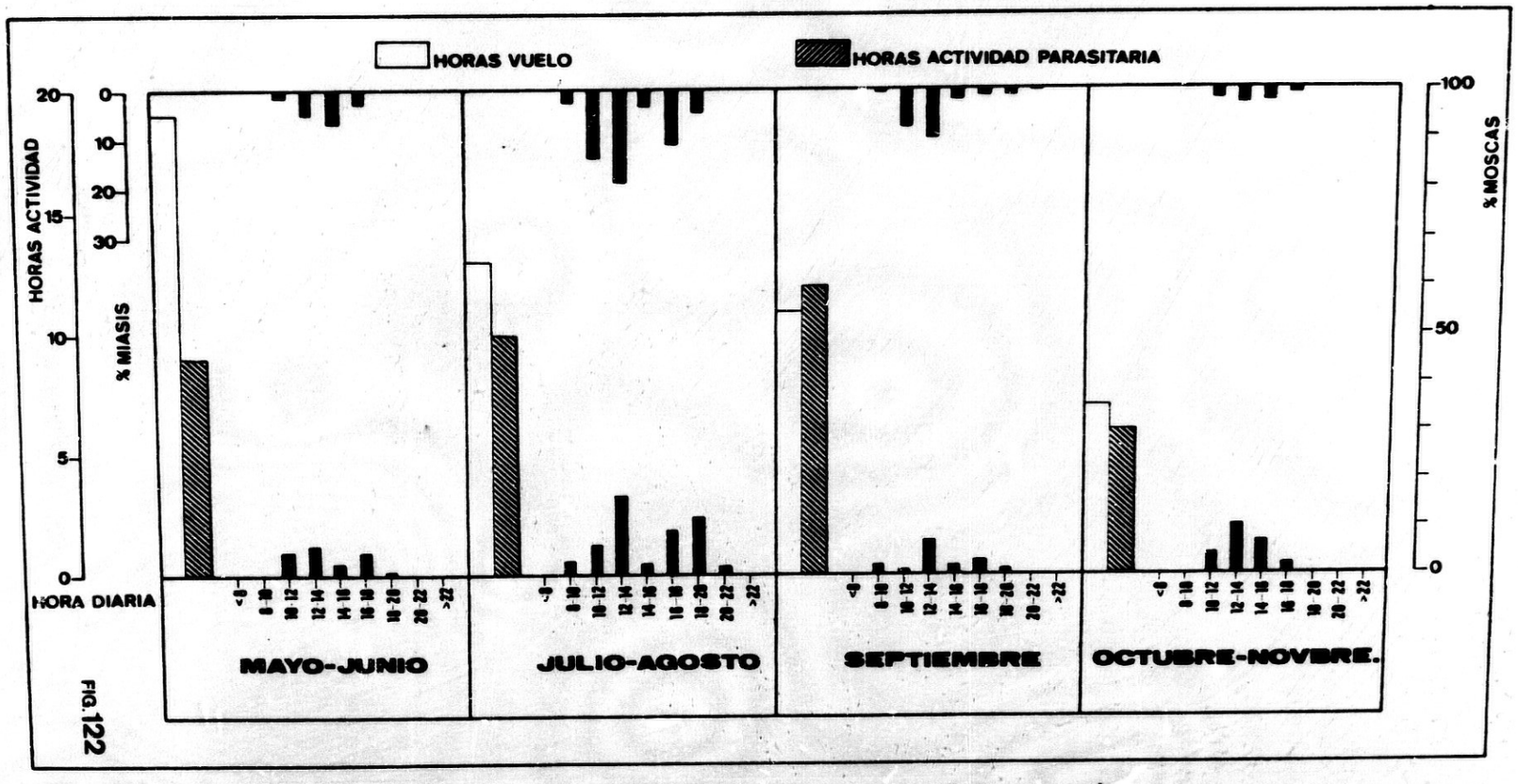


Figura 122: Relaciones entre el Ritmo Circadiano de Vuelo y Parasitación a cargo de *Wohlfahrtia magnifica.*

TABLA 35: Influencia de los factores ambientales en la actividad diaria de *W. magnifica*. Heliofilia.

	SOLEACION		VELOCIDAD DEL VIENTO (Km/h)					TEMPERATURA (°C)						
CONDICIONES	Día Sol.	Día Nubl.	< 8	8-16	16-24	24-30	> 30	< 16	16-20	20-24	24-28	28-32	32-36	TOTAL
Nº Adultos captur.	412	21	198	165	64	6	0	0	3	183	193	54	0	433
% / total captur.	95,1	4,8	45,7	38,1	14,8	1,4	-	-	0,7	42,3	94,5	12,5	-	100
Nº Machos	168	7	75	66	32	2	-	-	0	67	90	18	-	175
% / total machos	96,0	4,0	42,9	37,7	18,3	1,1	-	-	-	38,3	51,4	10,3	-	40,4
% / total captur.	38,8	1,6	17,3	15,2	7,4	0,5	-	-	-	15,5	20,8	4,2	-	
Nº Hembras	244	14	123	99	32	4	-	-	3	116	103	36	-	258
% / total hembras	94,6	5,4	47,7	38,3	12,4	1,5	-	-	1,2	45,0	39,9	13,9	-	59,6
% / total captur.	56,3	3,2	28,4	22,9	7,4	0,9	-	-	0,7	26,8	23,8	8,3	-	
Nº Miasis producidas	1362	47	710	643	52	4	-	-	6	116	730	518	39	1409
% / total observ.	96,7	3,3	50,4	45,6	3,7	0,3	-	-	0,4	8,2	51,8	36,8	2,8	100

HELIOFILIA

Fuente Luminosa	Nº Adultos	% / Total	Nº Machos	% / Total	Nº Hembras	% / Total	Nº Adultos / Minuto
+	184	92	94	94	90	90	36,8

TOTAL = 200

TABLA 36: Estudio cronológico del proceso de emersión adulta desde el puparío en *W. magnifica*.

Profundidad	Nº Pupas	% / Total	Tiempo de ruptura del puparium			Tiempo de salida del puparium			Tiempo de salida a la superf. del sustrato			Tiempo de emersion total			Tiempo de emersion relativo/profundidad
			Max.	Min.	$\bar{X}$	Max.	Min.	$\bar{X}$	Max.	Min.	$\bar{X}$	Max.	Min.	$\bar{X}$	cm/min
0 - 20 cm	2	3.3	1'5'	1,3'	1,4'	16'	3,40'	9,7'	0,33'	0,16'	0,25'	17,83'	4,86'	11,35'	1,76
20 - 40 cm	40	66,7	2'	0,50'	0,80'	24'	4,10'	11,16'	4'	0,75'	2,25'	30'	5,35'	14,21'	2,81
40 - 60 cm	18	30,0	2'16'	0,40'	1,1'	23'	4,50'	10,30'	5'	0,67'	3,16'	30,16'	5,57'	14,56'	4,12
Total	60														

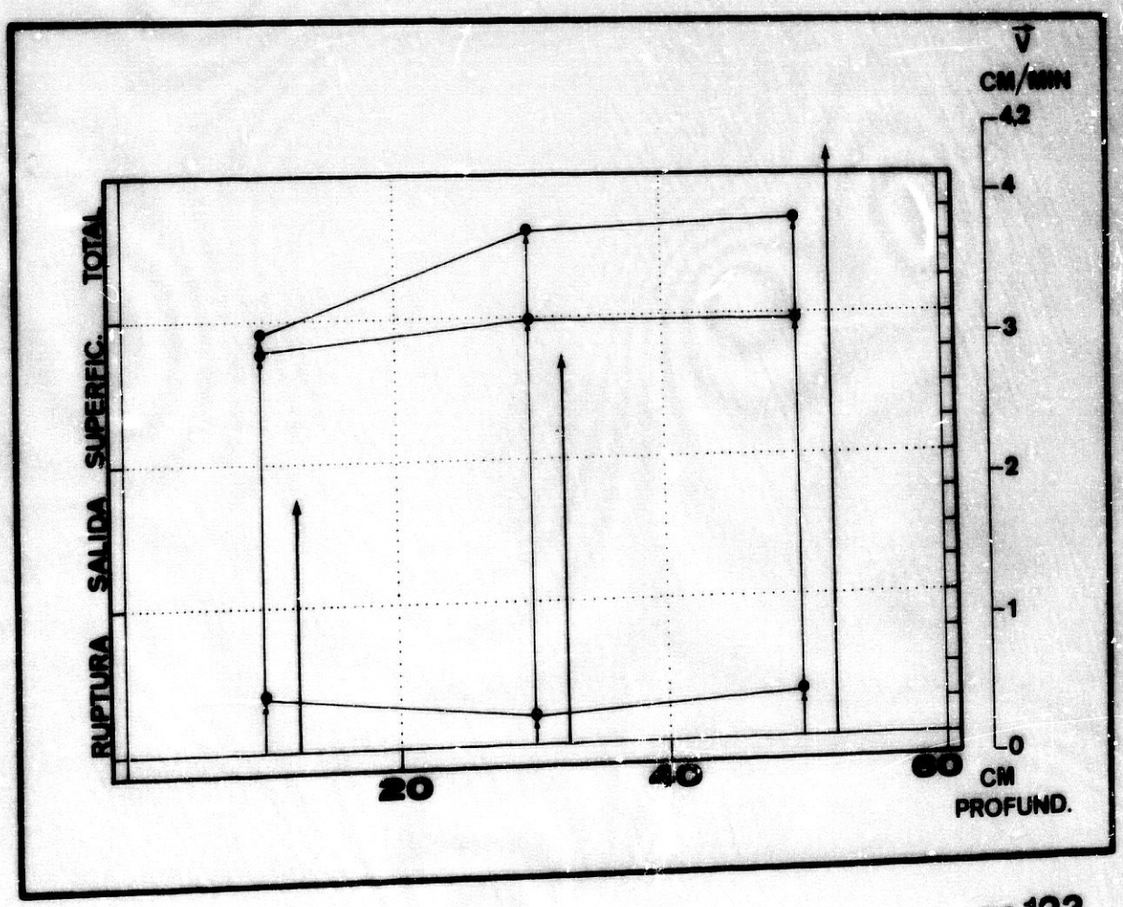


FIG. 123

TABLA 37: Fenología diaria de la emersión adulta del puparium en condiciones naturales (Junio-Agosto).

	8-12 h	12-17 h	17-22 h	22-8 h	Total
Nº Adultos Emergidos	68	20	14	203	304
% / Total	22,3	6,6	4,6	66,6	-
Nº Adultos Machos	31	9	8	92	140
% / Parcial	22,1	6,4	5,7	65,7	-
% Sexos	45,6	45	57,1	45,3	45,9
Nº Adultos Hembras	37	11	6	111	165
% / Parcial	22,4	6,8	3,6	67,3	-
% Sexos	54,4	55	42,3	54,7	54,1
Valor Relativo Adultos / Hora	17	4	2,8	20,3	

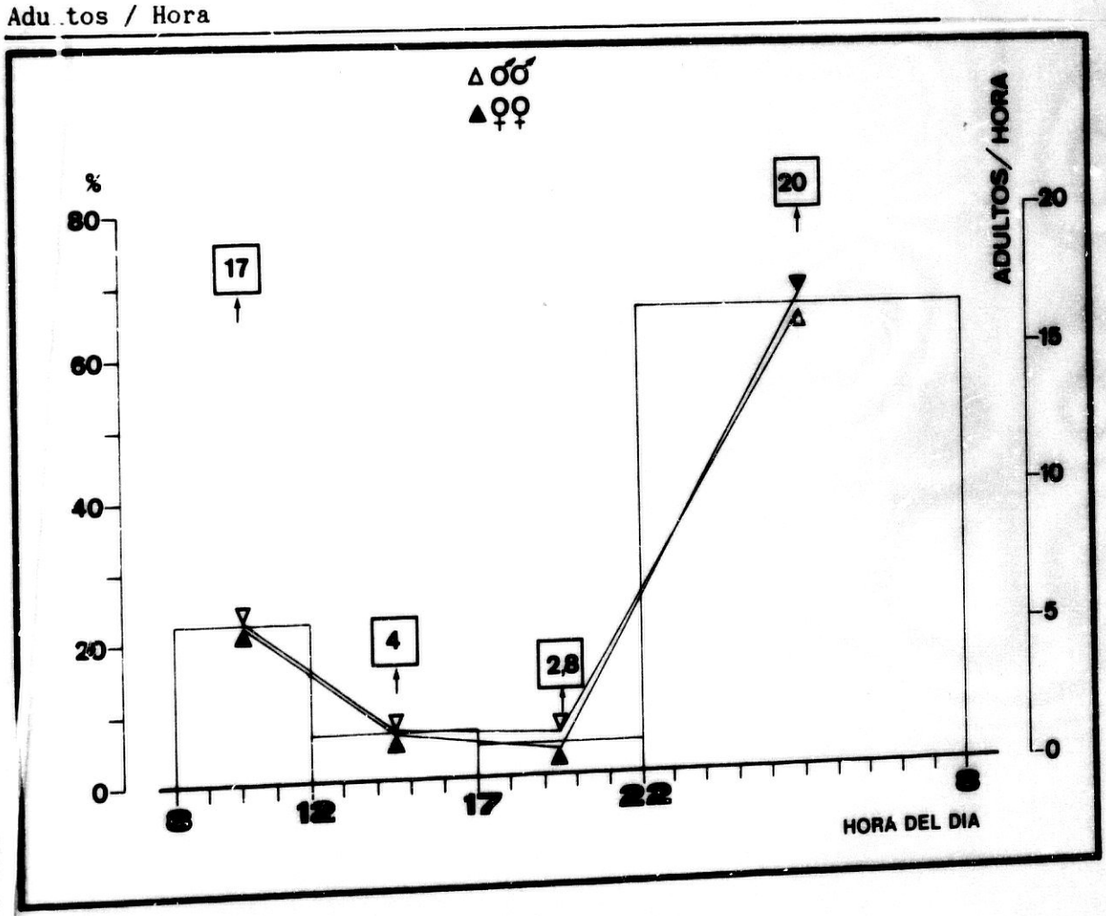


FIG. 124

TABLA 38: Analisis del tiempo de despliegue alar y adquisición de vuelo activo en *H. magnifica* tras la emersión del puparium.

	DESPLIEGUE ALAR								ADQUISICION VUELO ACTIVO								
Tiempo	1'-2'	2'-3'	3'-4'	4'-5'	5'-6'	6'-7'	>7'	Total	3'-4'	4'-5'	5'-6'	6'-7'	7'-8'	8'-9'	9'-10'	>10'	Total
Nº Adultos	13	11	32	53	62	41	28	240	12	31	20	79	51	30	8	9	240
% / total	5,4	4,6	13,3	22,1	25,8	17,1	11,7	100	5,0	12,9	8,3	32,9	21,2	12,5	3,3	3,7	100
Nº Machos	4	2	10	19	43	35	7	120	1	3	12	36	25	29	8	6	120
% / Total	1,7	0,8	4,2	7,9	17,9	14,6	2,9	50	0,4	1,2	5,0	15,0	10,4	12,1	3,3	2,5	50
% / Machos	3,3	1,7	8,3	15,8	35,8	29,1	5,8		0,8	2,5	10,0	30,0	20,8	24,2	6,7	5,0	
Nº Hembras	9	9	22	34	19	6	21	120	11	28	8	43	26	1	0	3	120
% / Total	3,7	3,7	9,1	14,2	7,9	2,5	8,7	50	4,6	11,7	3,3	17,9	10,8	0,4	-	1,2	50
% / Hembras	7,5	7,5	18,3	28,3	15,8	5,0	17,5		9,2	23,3	6,7	35,8	21,7	0,8	-	2,5	
TOTAL	13	11	32	53	62	41	28	240	12	31	20	79	51	30	8	9	240

TABLA 39: Análisis de la dispersión postemergencia adulta tras la emersión del puparium.

			Distanc. Recorrida (m)					Dirección				Lugares de Captura					Tiempo de Captura (en días)						
	Marca	Captura	200	500	1000	2000	3000	N-NW	N-NE	S-SW	S-SE	Rebaño Pastoreo	Bebedero Aguadero	Aprisco Redil	Lugar de Pastoreo	Encinar	1	2	3	4	5	6	7
Nº Adult Totales	564	38	9	0	17	10	2	9	6	10	13	4	7	9	12	6	7	14	5	0	9	0	3
%/Total	100	6,7	23,7	-	44,7	26,3	5,3	23,7	15,8	26,3	34,2	10,5	18,4	23,7	31,6	15,8	18,4	36,8	13,2	-	23,7	-	7,9
Nº Adult Machos	230	24	6	0	9	9	0	6	2	8	8	2	6	3	7	6	5	8	5	0	6	0	0
%/Total	40,8	4,3	15,8	-	23,7	23,7	-	15,8	5,3	21,1	21,1	5,3	15,8	7,9	18,4	15,8	13,2	21,1	13,2	-	15,8	-	-
%/Machos		10,4	25	-	37,5	37,5	-	25	8,2	33,3	33,3	8,3	25	12,5	29,2	25	20,8	33,3	20,8	-	25	-	-
Nº Adult Hembras	334	14	3	0	8	1	2	3	4	2	5	2	1	6	5	0	2	6	0	0	3	0	3
%/Total	59,2	2,5	7,9	-	21,1	2,6	5,3	7,9	10,5	5,3	13,2	5,3	2,6	15,8	13,2	-	5,3	15,8	-	-	7,9	-	7,9
%/Hembras		4,2	21,4	-	57,1	7,1	14,3	21,4	28,6	14,3	35,7	14,3	7,1	42,9	35,7	-	14,3	42,9	-	-	21,4	-	21,4

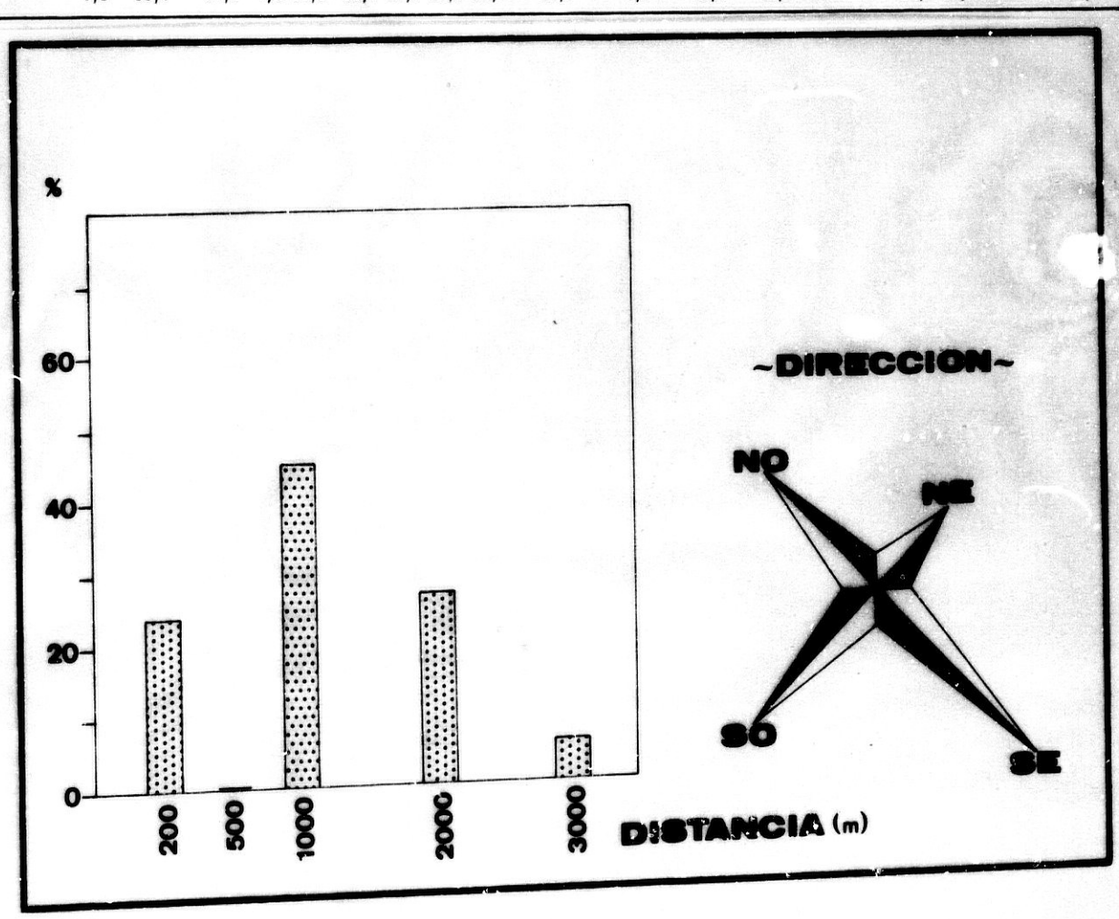


FIG. 125

TABLA 40: Supervivencia de adultos en condiciones de laboratorio.

DIAS DE CULTIVO		Nº ADULTOS	%	Nº MACHOS	%	Nº HEMBRAS	%
DIA 0	Nº INDIV.	1600	100,0	800	100,0	800	100,0
DIA 1º	Nº INDIV.	1407	87,9	671	83,9	736	92,0
	MORTALIDAD	193	12,1	129	16,1	64	8,0
DIA 5º	Nº INDIV.	1127	70,4	636	79,5	491	61,4
	MORTALIDAD	280	17,5	35	4,4	245	30,6
DIA 10º	Nº INDIV.	1102	68,9	634	79,3	468	58,5
	MORTALIDAD	25	1,6	2	0,3	23	2,9
DIA 15º	Nº INDIV.	1029	64,3	610	76,3	419	52,4
	MORTALIDAD	73	4,6	24	3,0	49	6,1
DIA 20º	Nº INDIV.	723	45,2	525	65,6	198	24,8
	MORTALIDAD	306	19,1	85	10,6	221	27,6
DIA 25º	Nº INDIV.	682	42,6	488	61,0	194	24,3
	MORTALIDAD	41	2,6	37	4,6	4	0,5
DIA 30º	Nº INDIV.	292	18,3	214	26,8	78	9,8
	MORTALIDAD	390	24,4	274	34,3	116	14,5
DIA 35º	Nº INDIV.	52	3,3	17	2,1	35	4,4
	MORTALIDAD	240	15,0	197	24,6	43	5,4
VIDA ADULTA MEDIA (días)			19,4	26,1		16,0	
VIDA ADULTA MAXIMA (días)			57,0	39,0		57,0	
VIDA ADULTA MINIMA (días)			1,0	1,0		1,0	

JUNIO: Tª = 20 °C; HR = 80%; Fotoperiodo = 12:12 (L:O)
JULIO: Tª = 25 °C; HR = 60%; Fotoperiodo = 16: 8 (L:O)
AGOSTO: Tª = 30 °C; HR = 50%; Fotoperiodo = 14:10 (L:O)
SEPTIEMBRE: Tª = 20 °C; HR = 70%; Fotoperiodo = 9:15 (L:O)

TABLA 41: Tasa de mortalidad de los adultos de *M. magnifica* en relación al ciclo anual.

Meses		Día 1º	Mortalida	Día 10º	Mortalidad	Día 20º	Mortalidad	Día 30º	Mortalidad	Supervivencia Máx.	Mín.	Med.
	Nº Adultos	359	41	299	60	218	81	124	94	57	1	23,5
	% / Total	89,8	10,3	74,8	15	54,5	20,3	31	23,5			
Junio	Nº Machos	173	27	166	7	143	23	63	80	38,6	1	29,4
(n=400)	% / Total Machos	86,5	13,5	83	3,5	71,5	11,5	31,5	40			
	Nº Hembras	186	14	133	53	75	58	61	14	57	1	18,7
	% / Total Hembras	93	7	66,5	26,5	37,5	29	30,5	7			
	Nº Adultos	369	31	304	65	227	77	111	116	54	1	25,4
	% / Total	92,3	7,8	76	16,3	56,8	19,3	27,8	29			
Julio	Nº Machos	179	21	171	8	147	24	40	107	39	1	29
(n=400)	% / Total Machos	89,5	10,5	85,5	4	73,5	12	20	53,5			
	Nº Hembras	190	10	133	57	80	53	71	9	54	1	19,2
	% / Total Hembras	95	5	66,5	28,5	40	26,5	35,5	4,5			
	Nº Adultos	342	58	255	87	157	98	45	112	43,3	1	16,1
	% / Total	85,5	14,5	63,8	21,8	39,3	24,5	11,3	28			
Agosto	Nº Machos	161	39	150	11	128	22	34	94	39	1	23,5
(n=400)	% / Total Machos	80,5	19,5	75	5,5	64	11	17	47			
	Nº Hembras	181	19	105	76	29	76	11	18	43,3	1	16,5
	% / Total Hembras	90,5	9,5	52,5	38	14,5	38	5,5	9			
	Nº Adultos	377	63	244	93	121	123	12	109	36,9	1	12,4
	% / Total	84,3	15,8	61	23,3	30,3	30,8	3	27,3			
Septiembre	Nº Machos	158	42	147	11	100	47	11	89	36,9	1	22,5
(n=400)	% / Total Machos	79	21	73,5	5,5	50	23,5	5,5	44,5			
	Nº Hembras	179	21	97	82	21	76	1	20	31	1	10
	% / Total Hembras	89,5	10,5	48,5	41	10,5	38	0,5	10			

n = nº de adultos de los que se parte en cada cultivo

TABLA 42: Relación entre madurez sexual de las hembras de *M. magnifica* y la disponibilidad de alimento.

Días de cultivo	Día 1º	Día 5º	Día 10º	Día 15º	Día 20º	Día 25º	Día 30º	Indice de apetencia	Total Puestas
Agua azucarada Nº puestas Retirada de muertos	0	0	0	0	0	0	0	50/50 (100%)	0
Agua azucarada + carne Nº puestas	0	12 (3,9%)	8 (2,6%)	52 (16,9%)	19 (6,2%)	6 (1,9%)	0	48/50 (96,0%)	97 (31,6%)
Agua azucarada + carne Introduccion 6ºdia			8 (2,6%)	57 (18,6%)	21 (6,8%)	17 (5,5%)	0 -	50/50 (100%)	103 (33,5%)
Agua azucarada + carne Introduccion 10ºdia				18 (5,9%)	30 (9,8%)	47 (15,3%)	5 (1,6%)	50/50 (100%)	100 (32,6%)
Agua azucarada Nº puestas No retirada de muertos	0	0	2 (0,6%)	1 (0,3%)	4 (1,3%)	0	0	50/50 (100%)	7 (2,28%)

Condiciones de cultivo: Ta = 25°C; HR = 65%; Fotoperiodo = 12 h (L:O)

TABLA 43: Fenología de las primeras y últimas cópulas. Secuencia de puesta.

Días de Cultivo	1º	3º	6º	9º	12º	15º	18º	21º	24º	27º	30º	TOTAL
Número de Cópulas	20	185	150	90	0	0	12	6	0	0	0	463
% / Total observada	4,3	40,0	32,4	19,4	-	-	2,6	1,3	-	-	-	100
Número de Hembras (presentes)	736	591	486	475	430	419	230	197	195	131	78	-
% / Total inóculo	92,0	73,9	60,8	59,4	53,6	52,4	28,8	24,6	24,4	16,4	9,8	-
Número de Machos (presentes)	671	653	636	634	620	610	562	513	493	302	214	-
% / Total inóculo	83,9	81,6	79,5	79,3	77,5	76,3	70,3	64,1	61,6	37,8	26,8	-
Nº Cópulas/Nº Machos	3,0	28,3	23,6	14,2	0	0	2,1	1,2	0	0	0	69
Número de Puestas	0	12	161	159	30	70	0	2	0	0	0	434
% / Total observada	0	2,8	37,1	36,6	6,9	16,1	-	0,5	-	-	-	100
Nº Puestas/Nº Hembras	0	2,0	33,1	33,5	6,1	16,7	0	1,0	0	0	0	59

Figura 129. Secuencia de Cópula en *Wohlfahrtia magnifica*.

TABLA 44: PAUTA OBSERVADA EN LA COPULA DE *W. MAGNIFICA*.

Fueron observadas 350 cópulas completas, presentando el 100% de los casos una pauta simple consistente en tres pasos o fases:

1. FASE ACERCAMIENTO:	**El macho se acerca rápidamente a la hembra, deteniéndose en última instancia, a continuación se acerca lentamente.**
2. FASE CONTACTO:	**El macho salta sobre la hembra y la inmoviliza con sus patas delanteras, fijando sólidamente las patas posteriores al suelo. Si no consigue inmovilizar a la hembra, efecto que ocurre en el 40% de los casos observados, repite el proceso.**
3. FASE COPULA:	**Una vez inmovilizada la hembra, el macho sube por el dorso de ella. El primer par de patas sujeta a la hembra a nivel torácico y el segundo par de patas a nivel abdominal. El tercer par de patas siguen manteniendo la función de sujetar al macho al suelo. El macho aproxima su genitalia externa hacia la de la hembra, recurvando para ello los últimos segmentos abdominales. Se consuma el contacto sexual.**

TABLA 45: Tiempo empleado en la cópula en *W. magnifica* en condiciones de laboratorio.

Tiempo Cópula	< 1'	1'-2'	2'-3'	3'-4'	4'-5'	5'-6'	6'-7'	7'-8'	8'-9'	9'-10'	<10'	Total
Nº Cópulas	9	19	0	60	81	95	73	0	10	2	1	350
% Resp. Total	2,6	5,4	-	17,1	23,1	27,1	20,9	-	2,9	0,6	0,3	

Condiciones de cultivo entre Junio y Septiembre: Tª= 20-25 ºC; HR= 50-80 %; Fotoperiodo= 8-16 h. (L:O).

TABLA 46: Tiempo empleado en la puesta. Análisis comparativo de la duración de la puesta en condiciones de laboratorio y en pruebas de campo.

	Condiciones de Laboratorio (n=190)				Pruebas de Campo (n=315)			
Tiempo	30"-1'	1'-1'30"	1'30"-2'	2'-2'30"	30"-1'	1'-1'30"	1'30"-2'	2'-2'30"
Nº Hembras	24	18	112	36	280	35	0	0
% / Total	12,6	9,5	59,0	19,0	88,9	11,1	-	-

TABLA 47: Tamaño de puesta en pruebas de campo. Tandas empleadas por la hembra de *W. magnifica* en ejecutar la puesta.

Nº larvas	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40	40-45	45-50	50-55	55-60	60-65	Total
Nº puestas	4	12	43	31	105	190	231	7	270	0	15	23	980
% / total	0.4	1,3	4,7	3,4	11,6	20,9	25,4	0.8	29,7	-	5,6	2,5	100
Nº tandas de puestas:													
- Máxima	1	6	8	6	9	4	6	8	10	-	12	6	12
- Mínima	1	1	1	1	2	2	2	2	4	-	3	4	1
- Media	1	1,4	2,3	1,6	2,0	2,5	3,5	6,1	5,6	-	4,7	5,7	

TABLA 48: Potencial biótico en *W. magnifica*.

Nº larvas	0-20	20-40	40-60	60-80	80-100	100-120	120-140	Total
Nº Hembras	1	0	2	0	12	4	2	21
% Resp. Total	4,8	-	9,5	57,1	19,0	9,5	100,0	

TABLA 49: TASA DE FECUNDIDAD EN *W. MAGNIFICA*

CONDICIONES: 69% de los machos copulan
59% de las hembras realizan una puesta
(Proporción sex-ratio: 1:1)

$P_{0,69}$ para un macho
$P_{0,59}$ para una hembra

$P_{0,69}$ x TAMAÑO MEDIO DE PUESTA (40 larvas/hembra)= 23,6

Fecundidad teórica mínima= 23,6 larvas/hembra

$P_{0,69}$ x POTENCIAL BIOTICO (96 larvas/hembra)= 56,64

Fecundidad teórica máxima= 56,64 larvas/hembra

La Tasa de Fecundidad en *W. magnifica* oscila entre 23,6 y 56,4

TABLA 50: Relaciones parásito hospedador durante la larviposición. Exito en el ataque parasito.

PAUTAS HOSPEDADOR	OVIS Nº INDIV. PRESENTAN PAUTA	%	CAPRA Nº INDIV. PRESENTAN PAUTA	%	WOHLFAHRTIA RELACION PAUTAS HOSPEDADOR-PARASITO
SACUDIRSE	740	100,0	440	100,0	1-2-3-4
OCULTAR ZONA DE ATAQUE	740	100,0	440	100,0	2-3-4
ECHARSE AL SUELO	610	82,4	261	59,3	1-3-4-5
CARRERA-CAMBIO DE SITUACION	502	67,8	395	90,0	1-5-6
OCULTARSE EN VEGETACION	429	58,0	217	49,3	1-2-5-6

PAUTAS PRESENTADAS POR W. magnifica

1= VUELO ALREDEDOR DEL HOSPEDADOR
2= PARADA EN ZONAS NO PARASITABLES
3= POSARSE EN ZONA PARASITABLE
4= POSARSE EN MUCOSAS (boca, oido, ojos, nariz)
5= REFUGIARSE EN ALREDEDORES
6= DESISTE DE PARASITAR

EXITO EN EL ATAQUE PARASITARIO

TIPO MIASIS	Nº CONTACTOS	%	Nº PUESTAS	%	Nº HORAS DE INTENTO	Nº LARVAS PUESTAS	%	RENDIMIENTO LARVAS/HORA
GENITAL	944	80,0	230	24,4	241	9514	79,9	39,5
- MACHOS	334	28,3	135	40,4	102	4185	35,2	41,0
- HEMBRAS	610	51,7	95	15,6	139	5329	44,8	37,7
AURICULAR	73	6,2	21	28,8	21	1113	9,4	53,0
EXTREMIDADES	163	13,8	64	39,3	35	1288	10,8	36,6
REINFESTACION	791	67,0	266	33,6	269	11172	93,8	41,5
MIASIS 1ª	389	33,0	49	12,6	28	735	6,2	26,3
TOTAL	1180	100,0	315	26,7	297	11907	100,0	40,8

Foto 78: Miasis genital en macho de *Ovis aries*. Representa el primer tipo de miasis estudiada en los contactos parásito-hospedador durante la puesta. 1: Inflamación característica de la genitalia externa como producto del proceso parasitario. 2: Bordes erosionados de la miasis.

Foto 79: Miasis genital en hembra de *Ovis aries*. Representaría, así mismo, el primer tipo de miasis estudiada en los contactos parásito-hospedador durante la puesta. En esta fotografía puede observarse como las sucesivas reinfestaciones han abierto una superficie lo suficientemente grande como para facilitar la puesta a los próximos adultos que pretendan realizar la puesta sobre esta miasis. 1: Bordes de la miasis. 2: Inflamación presentada por la misma.

Foto 80: Miasis en las extremidades (Podomiasis) de *Capra hircus*. Representaría el segundo tipo de miasis estudiada en los contactos parásito-hospedador durante la puesta.

Foto 81: Miasis auricular en *Ovis aries*. Miasis primaria. En este caso no se han producido aún reinfestaciones que agraven el proceso clínico. Representa el tercer tipo de miasis estudiada en los contactos parásito-hospedador durante la puesta. 1: Orificio dejado por las larvas coincidente con el área de marcaje auricular.

TABLA 51: Incidencia de la miasis por *W. magnifica* en razas autóctonas españolas de cabras y ovejas.

	Nº PARASITADOS	% / TOTAL OBSERVADO	Nº PARASITADOS MACHOS	% / TOTAL MACHOS	Nº PARASITADOS HEMBRAS	% / TOTAL HEMBRAS	CARACTERES	TOTAL	FACTOR(1)
RAZAS CAPRINAS									
Negra Serrana *	81	21.5	39	86.7	42	12.7	Extensivo	376	215
Blanca Celtibérica	57	13.9	43	95.5	14	3.8	Extensivo	410	139
Blanca Andaluza	62	29.9	38	80.8	24	15.0	Semi-extensivo	207	299
Granadina Murciana *	8	8.3	6	50.0	2	2.4	Semi-extensivo	96	83
Malagueña	32	21.2	7	38.8	25	18.8	Semi-extensivo	15	212
Verata	39	24.4	20	83.3	19	13.9	Extensivo	160	243
RAZAS OVINAS									
Merina	121	30.1	80	100.0	41	12.73	Extensivo	402	301
Manchega	64	25.5	35	94.6	29	13.5	Extensivo	251	255
Montesina	75	35.1	30	100.0	45	24.5	Semi-extensivo	214	350
Ojalada	49	29.7	23	82.2	26	18.9	Semi-extensivo	165	297
Alcarreña	80	25.9	57	87.7	23	9.4	Semi-extensivo	309	259
Segureña	105	28.9	51	82.3	54	17.9	Extensivo	363	289

* Datos obtenidos entre Julio y Agosto; meses en los cuales son normales celo en machos y partos en hembras (n= 30 días)

(1) Considerando una extrapolación teórica a 1.000 individuos. Criterio de unificación.

Se consideran número de miasis totales en las 5 revisiones mensuales de cada grupo de ganado, sin tener en cuenta las reinfectaciones continuadas que pudieran producirse sobre un mismo hospedador.

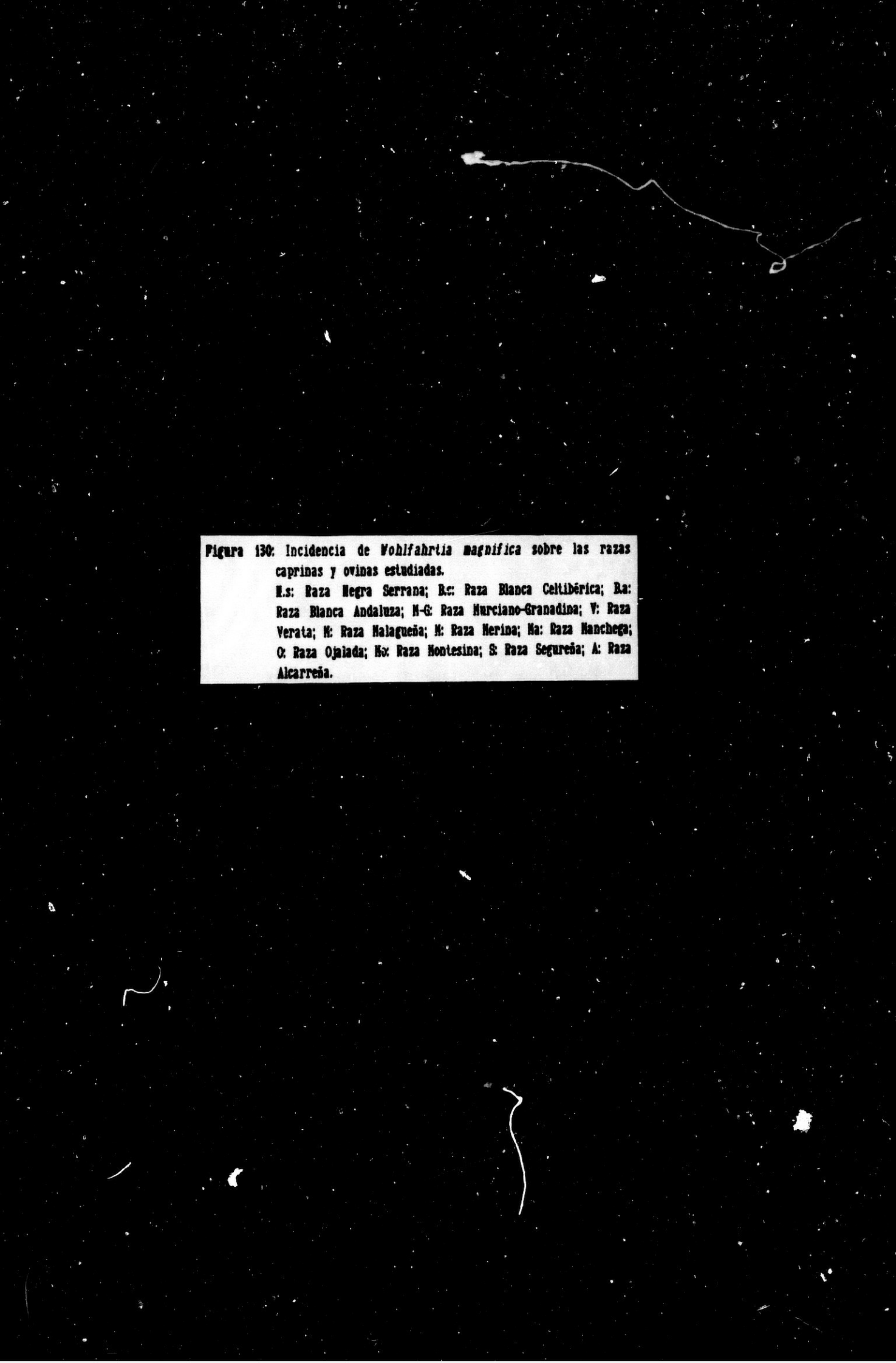


Figura 130: Incidencia de *Wohlfahrtia magnifica* sobre las razas caprinas y ovinas estudiadas.
N.s: Raza Negra Serrana; B.c: Raza Blanca Celtibérica; Ba: Raza Blanca Andaluza; M-G: Raza Murciano-Granadina; V: Raza Verata; M: Raza Malagueña; M: Raza Merina; Ma: Raza Manchega; O: Raza Ojalada; Mo: Raza Montesina; S: Raza Segureña; A: Raza Alcarreña.

TABLA 52: Distancia recorrida y anclaje preferencial de la larva I, en condiciones naturales.

	Distancia Recorrida (en cm)						Anclaje Preferencial								
							Miasis Primarias				Miasis Secundarias				
	<1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	Pliegue Epider.	Base Pelo	Piel	Supervivencia	Pliegue Epider.	Base Pelo	Pelo	Poco Larv.	Supervivencia
Nº Larvas	14	58	21	12	10	5	23	21	8	40	16	24	-	28	60
% / Total	11,7	48,3	17,5	10	8,3	4,2	44,2	40,4	15,4	76,9	23,5	35,3	-	41,2	88,2
Exito Anclaje	14	52	18	10	8	5	20	18	2		14	20	-	26	
% / Total	100	89,7	85,7	83,3	80	100	87	85,7	25		87,5	83,3	-	92,9	

Obsevaciones realizadas sobre *Ovis aries* como hospedador y en miasis genitales (n = 120 larvas I)

TABLA 53: Distancia recorrida por la larva I de *W. magnifica*. Implantación experimental.

	8-9	Exito Anclaje	9-10	Exito Anclaje	10-11	Exito Anclaje	11-12	Exito Anclaje	12-13	Exito Anclaje
Nº Larvas	5	4	5	4	5	-	5	1	5	-
% / Total	20	80	20	80	20	0	20	20	20	0

Ovis aries. Miasis Dorsal. (n = 25 larvas I)(Distancia en cm)

TABLA 54: Estudio de los focos larvarios en miasis producidas por *W. magnifica*.

Nº DE FOCOS (F)		Nº LARVAS	Nº LARVAS FOCO	DIMENSIÓN DE LOS FOCOS (mm^2)
	MAXIMO	201	201	95x70
1 F/MIASIS	MINIMO	4	4	3x3
	MEDIO	130	130	60x45
	MAXIMO	325	194	146x85
2 F/MIASIS	MINIMO	12	5	12x10
	MEDIO	102	88	50x50
	MAXIMO	267	187	85x80
3 F/MIASIS	MINIMO	104	43	50x42
	MEDIO	141	75	30x25
	MAXIMO	360	108	75x70
4 F/MIA[illegible]		85	39	40x35
	MEDIO	126	[illegible]	30x20
	MAXIMO	360	201	146x85
TOTAL	MINIMO	4	4	3x3
	MEDIO	127	117	40x25

L-1	L-II	L-III
20-25x20-21	60-70x50-55	98-130x70
3-5x3-4	11-15x10-12	20-40x30
8-11x12-14	27-30x20-25	40-60x30

DIMENSION DE LOS FOCOS SEGUN EL ESTADIO LARVARIO (mm^2)

Foto 82: Miasis genital en *Ovis aries* mostrando un único Foco Larvario. 1: Disposición central del estadio III, ya que esta fase de desarrollo fue el primer invasor. 2: Disposición lateral e intermedia de los estadios I y II.

Foto 83: Miasis genital el *Ovis aries* mostrando dos Focos Larvarios netamente diferenciados. Ambos focos suelen estar ocupados por distintas puestas de *Wohlfahrtia magnifica*. 1: Foco Larvario ocupado por una de las puestas. 2: Segundo Foco Larvario.

TABLA 55: Disposición espacial de los estadios larvarios de *W. magnifica* en una miasis primaria y en miasis reinfectadas.

		MIASIS PRIMARIAS										MIASIS SECUNDARIAS (Reinfestaciones)									
Nº		L-I		L-I-II		L-II		L-II-III		L-III		L-I		L-I-II		L-II		L-II-III		L-III	
Focos	Posicion	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
1	Central	320	100,0	125	100,0	620	100,0	347	100,0	975	100,0	25	11,2	10	9,4	35	47,3	49	73,1	193	69,2
	Interm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	17,1	5	4,7	-	-	12	17,9	14	5,0
	Perifer.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	160	71,4	91	85,8	39	52,7	6	9,0	72	25,8
2	Central	6	1,6	-	-	173	65,0	90	81,1	120	71,0	12	8,9	7	13,5	39	34,8	35	40,7	130	90,3
	Interm.	125	33,4	67	62,0	-	-	4	3,6	37	21,9	30	22,2	-	-	16	14,3	39	45,4	-	-
	Perifer.	243	65,0	41	38,0	93	35,0	17	15,3	12	7,1	93	68,9	45	86,5	57	50,9	12	18,0	14	9,7
3	Central	-	-	-	-	30	18,9	186	76,2	234	82,4	30	15,5	17	9,7	69	58,0	65	71,4	201	88,6
	Interm.	67	26,1	35	18,9	129	81,1	24	9,9	41	14,4	18	9,3	60	34,3	37	31,1	17	18,7	-	-
	Perifer.	190	73,9	150	81,1	-	-	32	13,2	9	3,2	146	75,3	98	56,0	13	10,9	9	9,9	26	11,5
4	Central	-	-	-	-	12	6,2	220	75,9	285	75,6	19	10,7	6	4,1	123	64,7	37	53,6	138	79,3
	Interm.	225	39,8	29	17,5	110	56,4	70	24,1	92	24,4	27	15,3	32	21,6	39	20,5	24	34,8	24	13,8
	Perifer.	340	60,2	137	82,5	73	37,4	-	-	-	-	131	74,0	110	74,3	28	14,7	8	11,6	12	6,9

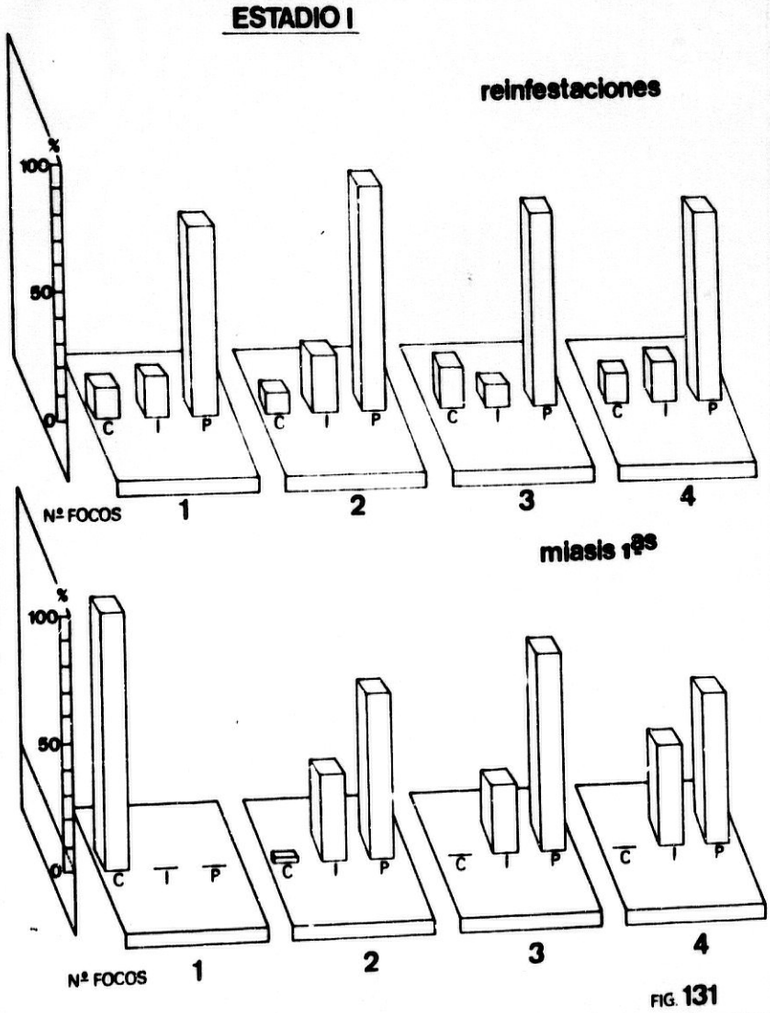


FIG. 131

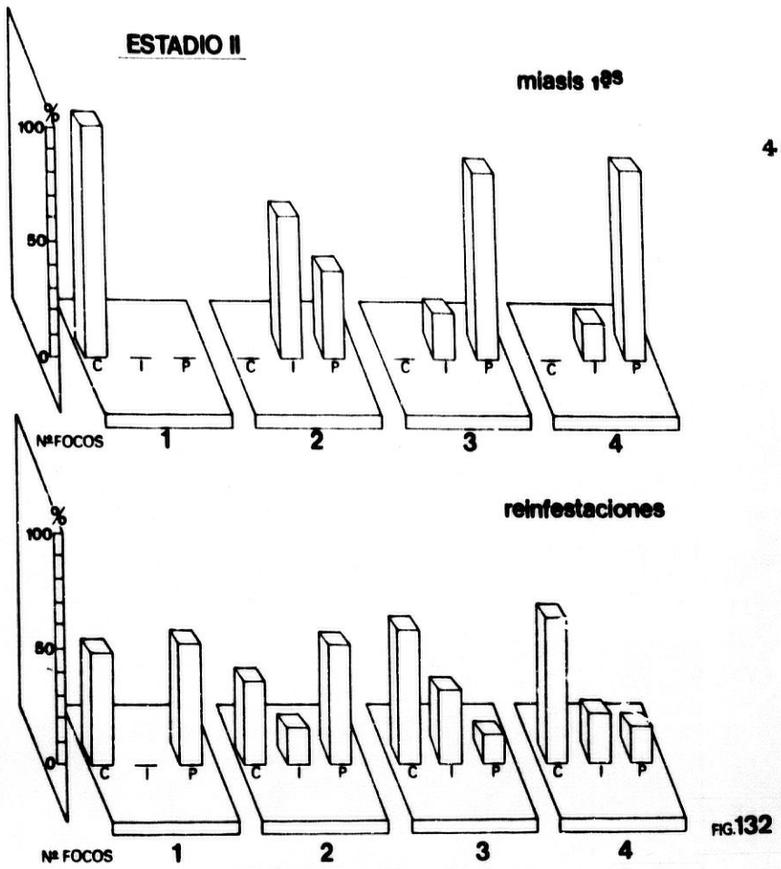


FIG.132

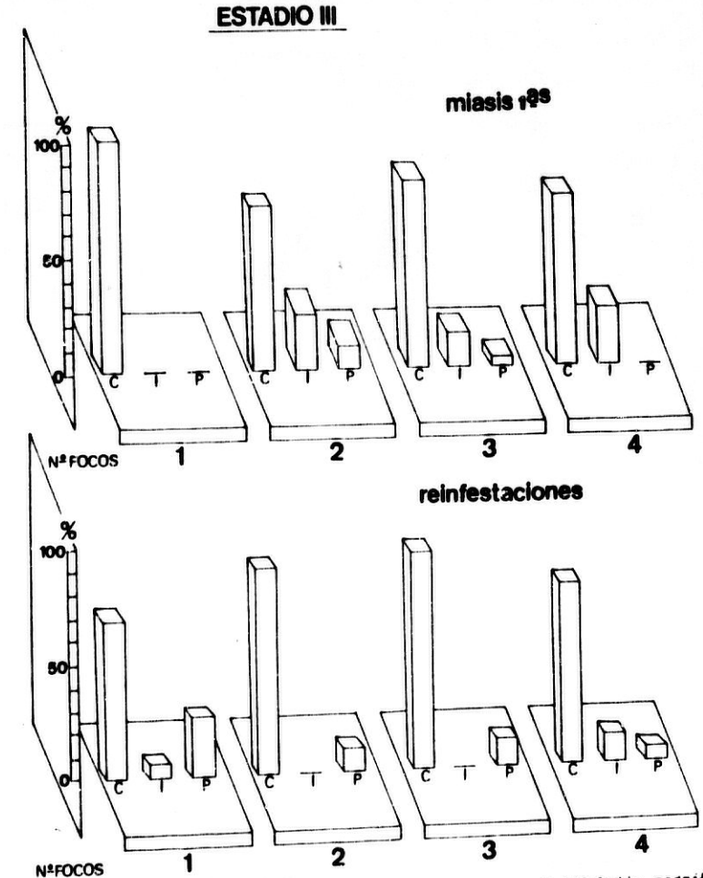


Figura 132 y 133: Disposición espacial del estadio II y III en miasis por *Wohlfahrtia magnifica*, en relación al número de focos existentes.

TABLA 56: Tasa de mortalidad y tiempo de desarrollo de las larvas de *W. magnifica* cultivadas sobre sus hospeddadores habituales.

ESTADIO LARVARIO	Nº LARVAS	% / ORIGEN	MORTALIDAD		HORAS DE DESARROLLO			DIAS
			nº	%	máx	mín	$\bar{X}$	$\bar{X}$
L-I	1736	100,0	312	18,0	22	17	20	0,8
L-I-II	1424	82,0	314	22,1	23	15	16	0,7
L-II	1110	63,9	57	5,1	43	30	40	1,7
L-II-III	1053	60,7	158	15,0	20	14	17	0,7
L-III	895	51,6	52	5,8	50	36	41	1,7
L-III PostAlim.	843	48,6	32	3,8	-	-	-	-
Total	811	46,7	925	53,3	158 (6,5d)	112 (4,7d)	134	5,6

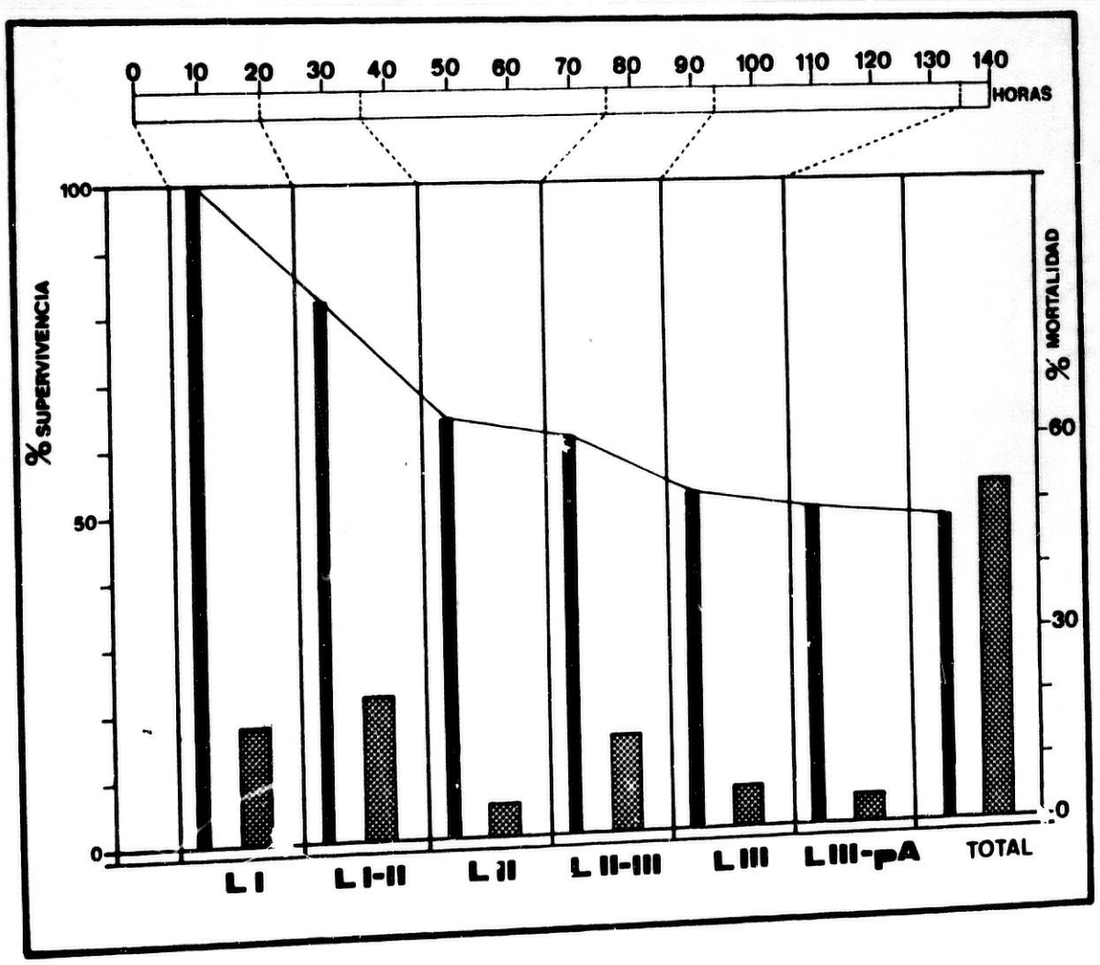


FIG. 134

TABLA 57: Tasa de mortalidad de *W. magnifica* en relación a la densidad larvaria.

	Nº I	Nº I-II	Mort. nº(%)	Nº II	Mort. nº(%)	Nº II-III	Mort. nº(%)	Nº III	Mort. nº(%)	Nº III PostAl.	Mort. nº(%)	Mort.Tot. nº(%)
10< n< 30	24	22	2 (8,3)	19	3(13,6)	18	1(5,3)	16	2(11,1)	16	0 (0,0)	8(33,3)
10< n< 50	47	37	10(21,3)	31	6(16,2)	30	1(3,2)	28	2 (6,7)	25	3(10,7)	22(46,8)
60< n< 100	89	66	23(25,	52	14(21,2)	47	5(9,6)	40	7(14,9)	39	1 (2,5)	50(46,8)
100< n< 130	123	92	31(25,2)	74	18(19,6)	70	4(5,4)	60	10(14,3)	52	8(13,3)	71(57,7)
n< 130	165	116	49(29,7)	89	27(23,3)	83	6(6,7)	71	12(14,5)	65	6 (8,5)	100(60.6)

Prueba de campo e implantación experimental sobre genitalia de *Ovis avies*.
Mort.: mortalidad.

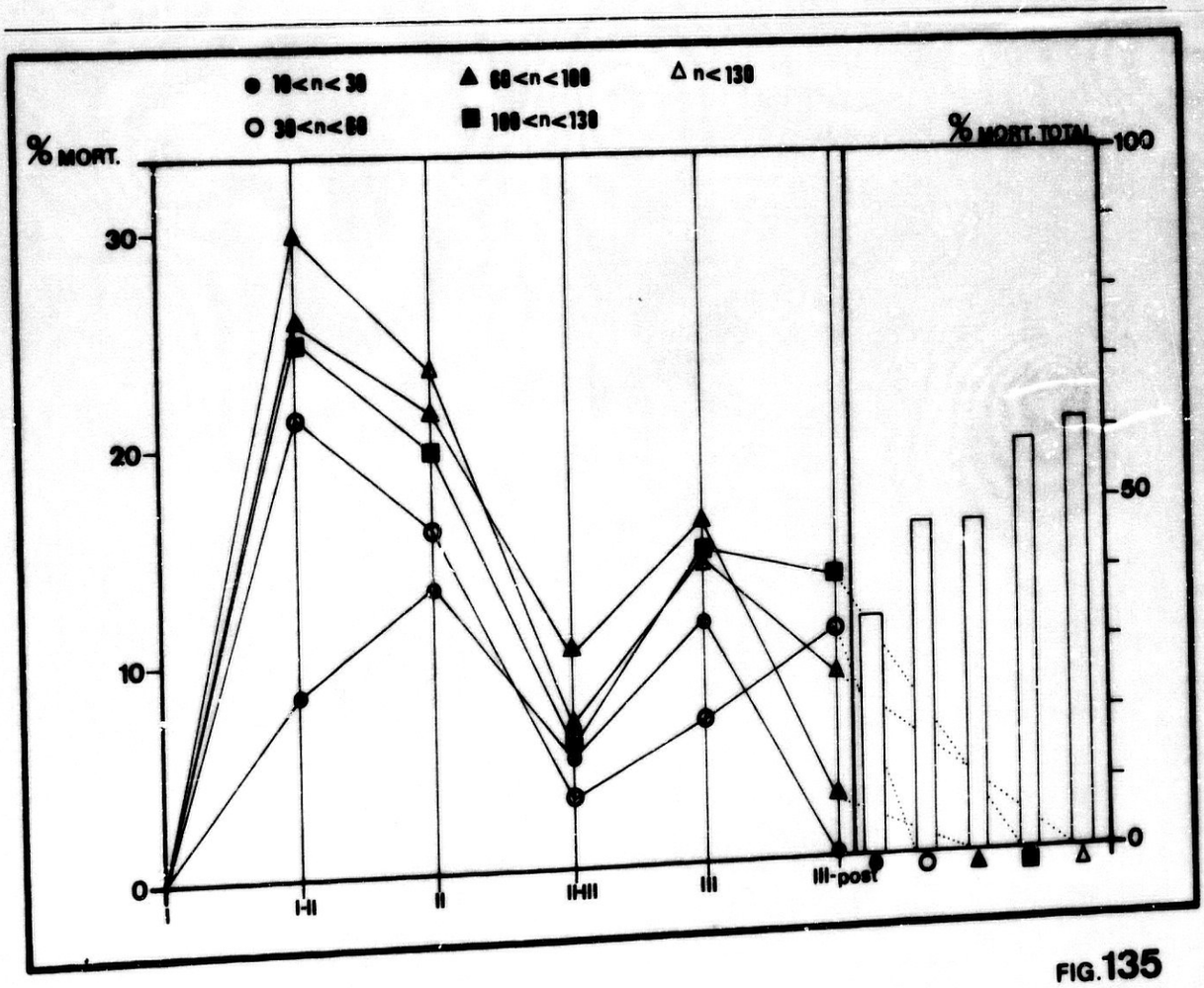


FIG.135

TABLA 58: Análisis discriminativo entre el tiempo de desarrollo de los estadios e interestadios larvarios de *H. magnifica* y su sincronización / desincronización. Tasa de mortalidad diaria.

TIEMPO DE DESARROLLO (HORAS)

Estadío Larvario		1er DIA 8h	16h	24h	2º DIA 32h	40h	48h	3er DIA 56h	64h	72h	4º DIA 80h	88h	96h	5º DIA 104h	112h	120h	6º DIA 128h	136h	144h	152h	MORTALIDAD
L-I	n	923	806	104	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	192
	%	100,0	87,3	11,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20,8
L-I-II	n	-	64	627	197	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	187
	%	-	7,4	85,8	32,9	5,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25,7
L-II	n	-	-	-	402	514	544	526	186	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29
	%	-	-	-	67,1	94,5	100,0	100,0	35,7	1,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,3
L-II-III	n	-	-	-	-	-	-	-	335	504	513	75	-	-	-	-	-	-	-	-	54
	%	-	-	-	-	-	-	-	64,3	97,9	99,7	15,5	-	-	-	-	-	-	-	-	10,5
L-III	n	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	409	461	455	311	97	45	10	3	-	14
	%	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0,4	84,5	100,0	98,9	67,9	21,2	10,0	2,2	0,7	-	3,0
L-III PostAlim.	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	147	360	405	440	447	447	-
	%	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	32,1	78,8	90,0	97,8	99,3	100,0	-

Mortalidad Diaria						
n = 192 (20,8 %)	n = 187 (20,3 %)	n = 29 (3,1 %)	n = 54 (5,9 %)	n = 4 (0,4 %)	n = 10 (1,1 %)	n = 476 (51,6 %)

TABLA 59: estudio de la competencia interespecífica establecida sobre una miasis primaria.

	Nº Inicial	Nº Larvas L-I	Nº Larvas L-I-II	% / Origen	Nº Larvas L-II	% / Origen	Nº larvas L-II-III	% / Origen	Nº larvas L-III	% / Origen	Nº larvas III postalim.	% / Origen	Supervivientes Total
W. magnifica	60	60	47	78,3	39	83,0	37	94,9	34	92,0	33	97,1	55,0%
Ph. sericata (larvas)	60	60	24	40,0	8	33,3	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	49	81,7	41	83,7	41	(100%)	37	90,2	37	90,2	61,7%
Ph. sericata (huevos)	75	68	31	45,6	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	[illegible]	81,7	40	81,6	38	95,0	36	94,7	35	97,2	58,3%
C. vicina (larvas)	60	60	18	30,0	7	38,9	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	47	78,3	38	[illegible]	37	97,4	35	94,6	34	97,1	56,7%
C. vicina (huevos)	80	72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	44	73,3	36	81,8	34	94,4	30	88,2	30	100	50,0%
G. carnaria	60	60	[illegible]	60,0	24	66,7	14	58,3	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	49	81,7	42	85,7	37	88,1	35	94,6	34	97,1	56,7%
Ph. sericata	60	60	12	20,0	2	16,7	-	-	-	-	-	-	0%
C. vicina	60	60	9	15,0	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	45	75,0	36	80,0	33	91,7	28	84,8	28	100	46,7%
Ph. sericata	60	60	6	10,0	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
C. vicina	60	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
G. carnaria	60	60	30	50,0	16	53,3	3	18,7	-	-	-	-	0%

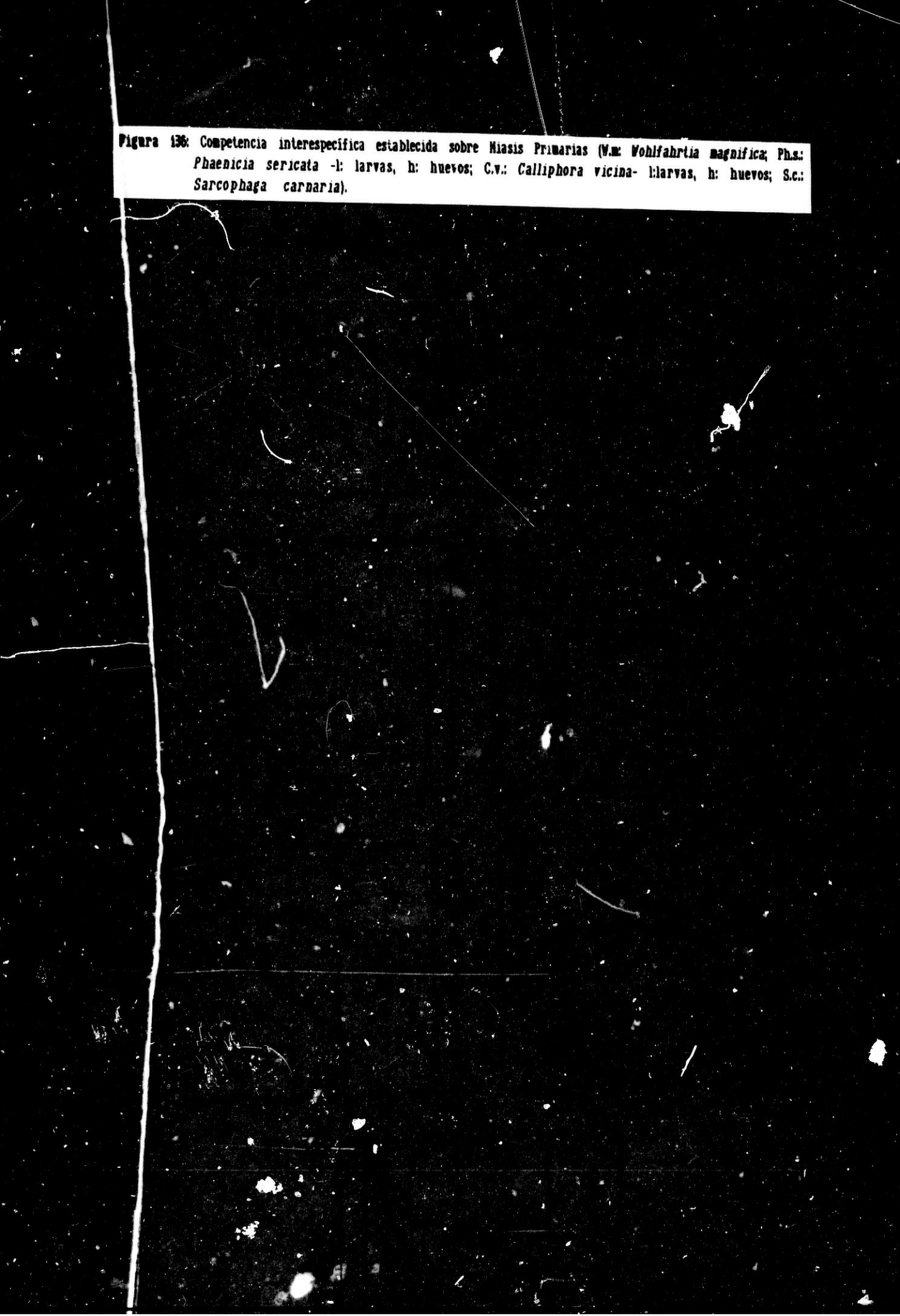


Figura 136: Competencia interespecífica establecida sobre Miasis Primarias (W.m: *Wohlfahrtia magnifica*; Ph.s.: *Phaenicia sericata* -l: larvas, h: huevos; C.v.: *Calliphora vicina*- l:larvas, h: huevos; S.c.: *Sarcophaga carnaria*).

TABLA 60: estudio de la competencia interespecífica establecida sobre una reinfectación.

	Nº Inicial	L-I	L-I-II	% / Origen	L-II	% / Origen	L-II-III	% / Origen	L-III	% / Origen	Nº I-III postalim.	% / Origen	Supervivientes Total
W. magnifica	60	60	52	86,7	41	78,8	39	95,1	37	94,9	36	97,3	60,0%
Ph. sericata (larvas)	60	60	39	65,0	4	10,3	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	50	83,3	43	86,0	37	86,0	36	97,2	35	97,2	58,3%
Ph. sericata (huevos)	75	69	3	4,3	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	47	78,3	40	85,1	39	97,5	38	97,4	38	100	63,3%
C. vicina (larvas)	60	60	18		-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	48	80,0	43	89,6	40	93,0	39	97,5	37	94,9	61,7%
C. vicina (huevos)	77	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	44	73,3	38	86,4	38	100	36	97,7	31	86,1	51,7%
S. carnaria	60	60	27	45,0	20	74,0	8	40,0	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	46	76,7	42	91,3	40	95,2	39	97,5	37	94,9	61,7%
Ph. sericata	60	60	12	20,0	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
C. vicina	60	60	8	13,3	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
W. magnifica	60	60	42	70,0	40	95,2	40	100	35	87,5	33	94,2	55,0%
Ph. sericata	60	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
C. vicina	60	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0%
S. carnaria	60	60	28	46,3	24	85,7	16	66,7	-	-	-	-	0%

Figura 137: Competencia interespecífica establecida sobre Reinfestaciones (W: *Wohlfahrtia magnifica*; P: *Phaenicia sericata*- l:larvas, h:huevos; C: *Calliphora vicina*- l:larvas, h:huevos; S: *Sarcophaga carnaria*).

TABLA 61: estudio de la competencia interespecífica establecida sobre un cadaver.

	Nº L. Total	Nº L. I	Nº L. I-II	% / Origen	Nº L. II	% / Origen	Nº L. II-III	% / Origen	Nº L. III	% / Origen	Nº L. III PostAl.	% / Origen	Supervivencia Total
W. magnifica	60	60	18	30,0	1	5,6	0	-	0	-	-	-	0
Ph. sericata (larvas)	60	60	53	88,3	50	94,3	50	100,0	46	92,0	44	95,7	73,3
W. magnifica	60	60	12	20,0	0	-	-	-	-	-	-	-	0
Ph. sericata (huevos)	73	64	61	95,3	57	93,4	56	98,2	51	91,1	51	100,0	79,7
W. magnifica	60	60	9	15,0	2	22,2	1	50,0	0	-	-	-	0
C. vicina (larvas)	60	60	52	86,7	50	96,2	50	100,0	48	96,0	46	95,1	76,7
W. magnifica	60	60	20	33,3	0	-	-	-	-	-	-	-	0
C. vicina (huevos)	74	65	61	93,9	57	93,4	57	100,0	54	94,7	54	100,0	83,1
W. magnifica	60	60	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
S. carnaria	60	60	58	96,7	55	94,8	55	100,0	50	90,9	49	98,0	81,7
W. magnifica	60	60	16	26,7	0	-	-	-	-	-	-	-	0
C. vicina	60	60	54	90,0	47	87,0	45	95,7	41	91,1	40	97,6	66,7
Ph. sericata	60	60	52	86,7	51	98,0	51	100,0	51	100,0	51	100,0	85,0
W. magnifica	60	60	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
Ph. sericata	60	60	54	90,0	38	70,4	38	100,0	30	79,0	25	23,3	41,7
C. vicina	60	60	50	83,3	20	40,0	18	90,0	16	88,3	12	75,0	20,0
S. carnaria	60	60	57	95,0	53	92,9	51	96,2	46	90,2	44	95,7	73,3

TABLA 62: COMPORTAMIENTO DE LAS 4 ESPECIES SOMETIDAS A ESTUDIO DE COMPETENCIA INTERESPECIFICA
(a:*W. magnifica*, b:*S. carnaria*, c:*Ph. sericata* y d:*C. vicina*)

Especie		*W.magnifica*	*Ph.sericata*	*C.vicina*	*S.carnaria*	*Ph.sericata* *C.vicina*	*Ph.sericata* *C.vicina* *S.carnaria*
RECURSO							
MIASIS 1ª	a		4, 8; p>0, 05	4, 8; p>0, 05	4, 4; p>0, 05	2, 8; p>0, 05	4, 9; p>0, 05
	c	4, 8; p>0, 05					
	d	4, 8; p>0, 05					
	b	4, 4; p>0, 05					
REINFECT.	a		3, 5; p>0, 05	3, 9; p>0, 05	2, 3; p>0, 05	4, 3; p>0, 05	3, 7; p>0, 05
	c	3, 5; p>0, 05					
	d	3, 9; p>0, 05					
	b	2, 3; p>0, 05					
CADAVER	a		9, 5; p<0, 05	6, 9; p<0, 05	2, 1; p>0, 1	14, 4; p<0, 01	21, 1; p<0, 01
	c	9, 5; p<0, 05					
	d	6, 9; p<0, 05					
	b	2, 1; p>0, 1					

WM: *W. magnifica*; Ph.S: *Ph. sericata*; C.V: *C.vicina* S.C: *S. carnaria*

TABLA 63: TASA DE MORTALIDAD DE *WOHLFAHRTIA MAGNIFICA* EN CADAVERES.

	L-I	L-I-II	L-II	L-II-III	L-III	L-III-postal.
L-I	55(100%)	2(3, 3%)	0	-	-	-
L-I-II		60(100%)	6(10%)	0	-	-
L-II			60(100%)	14(23, 3%)	2(3, 3%)	0
L-II-III				60(100%)	0	-
L-III					60(100%)	17(28, 3%)

TABLA 64: Tamaño de pupación en *M. magnifica*. Influencia del tamaño de pupación en la tasa de supervivencia adulta.

PESO (mg)	LONGITUD (mm)	NUMERO LARVAS	FORMACION PUPA	% / TOTAL	MORTALIDAD LARVARIA	ADULTOS OBTENIDOS	% / TOTAL	MORTALIDAD PUPAL	ADULTOS VIABLES	% / TOTAL	MORTALIDAD ADULTA	MORTALIDAD TOTAL
20-30	10-12	25	4	16,0	21 (84,0)	0	-	4 (16,0)	-	-	-	25 (100)
30-40	12-14	30	12	40,0	18 (60,0)	8	26,7	4 (33,3)	0	-	8 (100)	30 (100)
40-60	14-16	30	20	66,7	10 (33,3)	18	60,0	2 (10,0)	6	20,0	12 (66,7)	24 (80,0)
60-80	16-18	30	28	93,3	2 (6,7)	21	73,3	6 (21,4)	17	56,7	5 (22,7)	13 (43,3)
80-100	18-20	25	23	92,0	2 (8,0)	23	92,0	0 -	20	80,0	3 (13,0)	5 (20,0)
100-120	20-22	30	30	100	0 -	29	96,7	1 (3,3)	28	93,3	1 (3,3)	2 (6,7)
120-140	22-24	25	25	100	0 -	25	100	0 -	24	96,0	1 (4,0)	1 (4,0)
TOTAL		195	142	72,8	53 (27,2)	125	64,1	17 (8,7)	95	48,7	30 (15,4)	100 (51,3)

T.D.

TABLA 65: Tiempo empleado por la larva III - postalimentaria en desprenderse de la miasis en relación a la densidad larvaria.

Nº TOTAL LARVAS/MIASIS	TIEMPO	Nº TOTAL LARVAS	% RESPECTO CADA GRUFO	% RESPECTO TOTAL
20 ≤ n ≤ 60	0''-30''	49	17,4	5,7
nº miasis = 6	30''-1'	204	72,6	23,6
	1' -1,3'	28	10,0	3,2
60 ≤ n ≤ 100	0''-30''	63	21,1	7,3
nº miasis = 7	30''-1'	160	53,5	18,5
	1' -1,3'	76	25,4	8,8
n > 100	0''-30''	66	23,2	7,6
nº miasis = 2	30''-1'	183	64,4	21,2
	1' -1,3'	35	12,3	4,1
		864		
	0''-30''	178		20,6
TOTAL	30''-1'	547		63,3
	1' -1,3'	139		16,1

TABLA 66: Análisis del abandono de la miasis por parte de la larva III-postalimentaria de *W. agnifica*.

	MOMENTO				LUGAR							
	HOSPEDA. MOVIMIE.		HOSPEDA. REPOSO		APRISCO		SESTERO		OTROS APRI-SEST		SEST-APRI	
LARVAS MADURAS	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%
60	12	20,0	48	80,0	33	55,0	15	25,0	4	6,7	8	13,3
38	3	7,9	35	92,1	19	50,0	16	42,1	0	-	3	7,9
41	9	21,9	32	78,1	21	51,2	11	26,8	2	4,9	7	17,1
MEDIA	8	16,6	38	83,4	24	50,1	14	31,3				
TOTAL (n=139)	24	17,3	115	82,7	73	52,5	42	30,2	6	4,3	18	13,0

Horas en reposo del hospedador = 13,30 h/día.
Horas en movimiento del hospedador = 10,30 h/día.

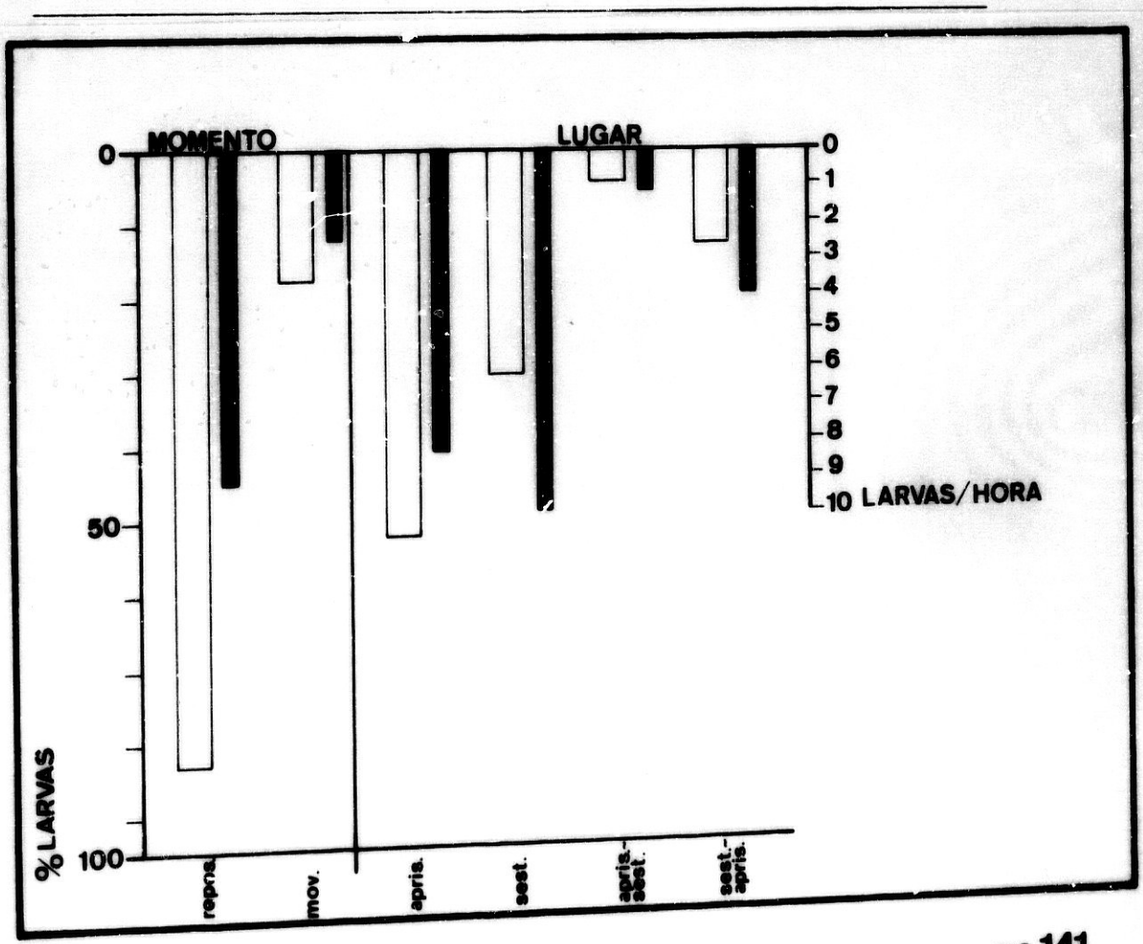


FIG.141

TABLA 67: Distancia recorrido por las larvas antes de proceder a la metamorfosis pupal.

DISTANCIA (m)	0,5	1	1,5	2	2,5	3	3,5	4	4,5	5
Nº LARVAS	63	7	2	2	2	-	-	1	-	1
%	79,8	8,9	2,5	2,5	2,5	-	-	1,3	-	1,3

MORTALIDAD 1 (1,3%)

TOTAL 79

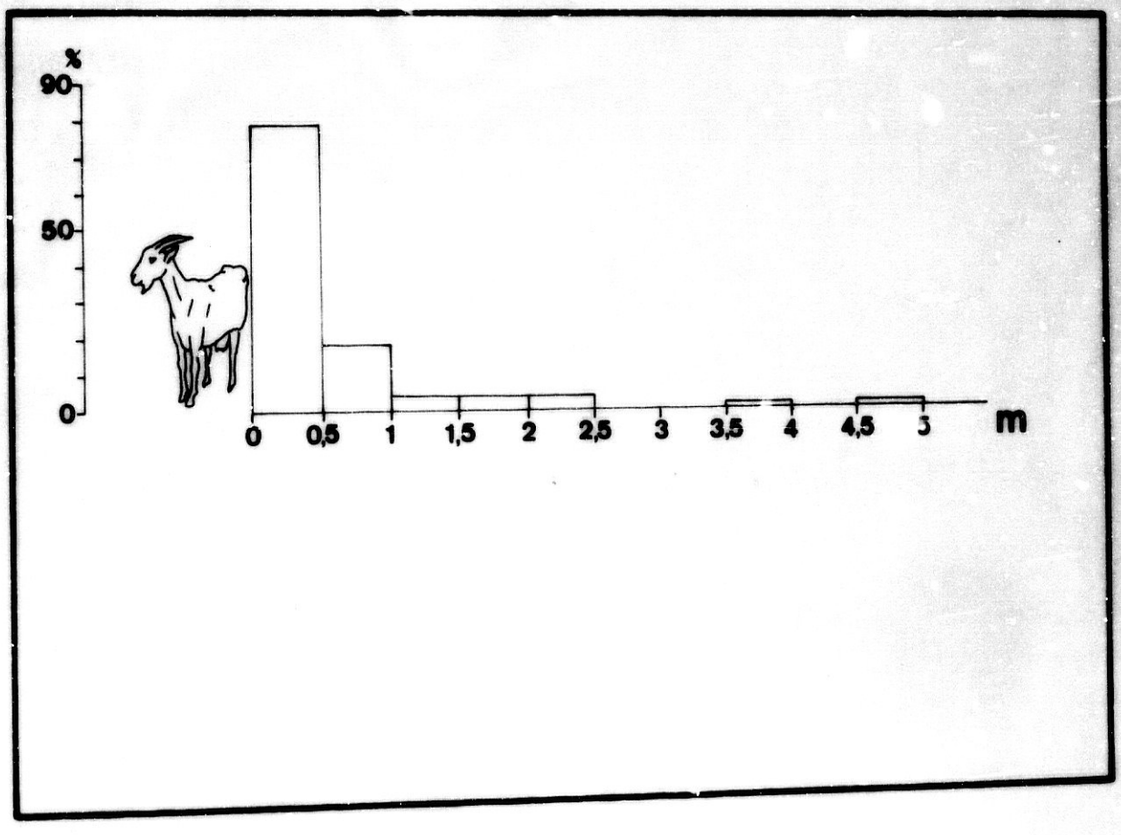


FIG. 142

TABLA 68: Capacidad de desplazamiento de la larva III post alimentariapara formar la pupa. Ensayo experimental.

	PUPAS SITUADAS SUSTRATO NO PROPICIO	MORTALIDAD	NO CONTABILIZADAS	PUPAS SITUADAS SUSTRATO PROPICIO
Nº LARVAS	4	3	6	47
%	6,[illegible]	5	10	78,3

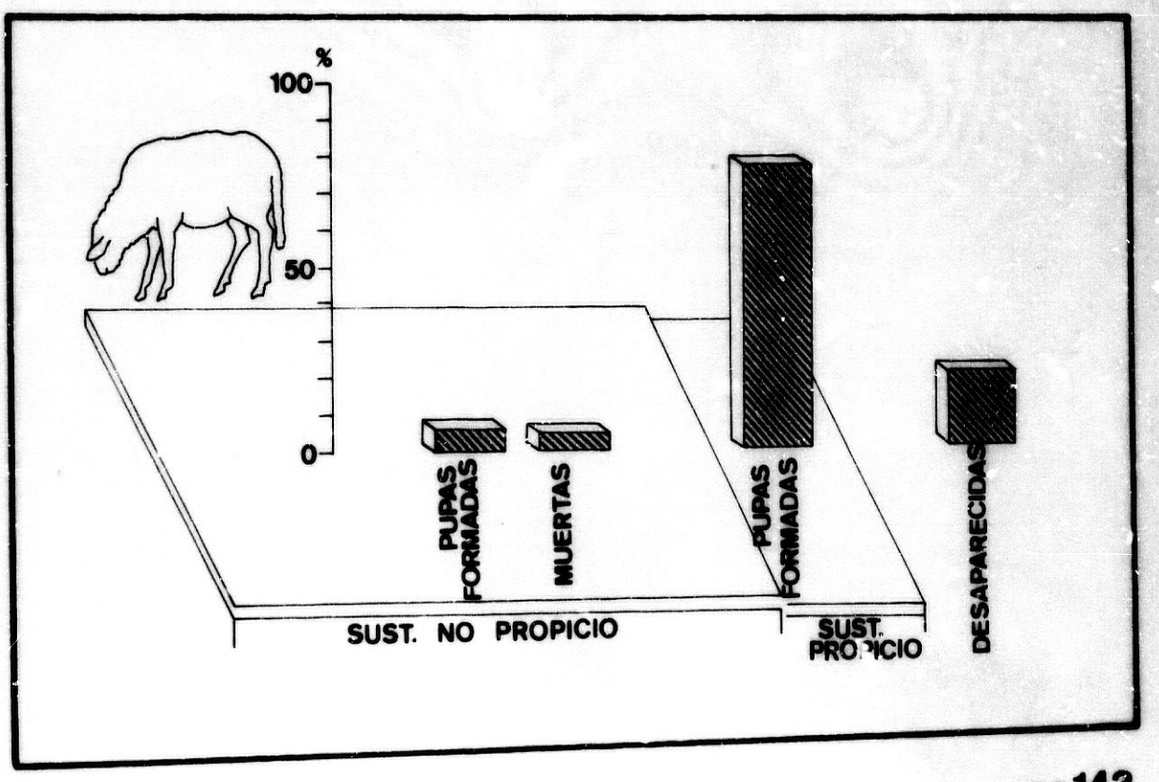


FIG.143

TABLA 69: Tiempo empleado por la larva III en la etapa prepupa y formación del pupario en relación a la presencia de obstáculos en el sustrato de pupación y en relación a la densidad larvaria.

		PRUEBA DE CAMPO		PRUEBA DE LABORATORIO		
		SIN OBSTACULOS	CON OBSTACULOS	DENSIDAD ALTA	DENSIDAD MEDIA	INDIVIDUALIZADAS
	NºLARVAS	40	40	130	45	45
	%	50,0	50,0	59,0	20,5	20,5
DIA 1º	24h	30	35	83	28	31
	%	75,0	85,0	63,9	62,2	68,9
DIA 2º	48h	7	5	25	12	9
	%	17,5	12,5	19,2	26,7	20,0
DIA 3º	72h	2	1	11	2	5
	%	5,0	2,5	46	4,4	11,1
DIA 4º	96h	-	-		2	-
	%	-	-	5,4	4,4	-
DIA 5º	120h	-	-	1	-	-
	%	-	-	0,8	-	-
	MUERTAS	1(2,5%)	-	3(2,3%)	1(2,2%)	-

TABLA 70: Profundidad a la que se produce la pupación en pruebas de campo. influencia de la profundidad en la viabilidad adulta.

	LOTE 1		LOTE 2			
PROFUNDIDAD (cm)	Nº LARVAS PRESITUA.	% / TOTAL	Nº LARVAS SITUADAS	% / TOTAL	Nº ADULTOS OBTENIDOS (%)	Nº ADULTOS VIABLES (%)
0 - 5	-	-	-	-	-	-
5 - 10	3	12	-	-	-	-
10 - 15	6	24	2	8	2 (100)	2 (100)
15 - 20	16	64	22	88	21 (95,5)	20 (90,9)
TOTAL	25	-	24	-	23	22
MORTALIDAD	-	-	1	4	1 (4,0)	-

TABLA 71: Profundidad a la que se produce la pupación en pruebas de laboratorio. Influencia de la profundidad en la formación del puparium y viabilidad adulta. Sustrato Homogéneo Granulado Fino.

PROFUNDIDAD	Nº LARVAS PRESITUADAS	% RESPECTO AL TOTAL	Nº PUPAS SITUADAS	% RESPECTO AL TOTAL	Nº ADULTOS OBTENIDOS	Nº ADULTOS VIABLES
0-10 cm	12	2,6	0	-	-	-
10-20 cm	6	1,3	32	6,8	32(100,0%)	32(100,0%)
20-30 cm	30	6,4	69	14,7	69 (95,7%)	65 (94,2%)
30-40 cm	287	61,1	127	27,0	123 (96,9%)	120 (94,5%)
40-50 cm	115	24,5	205	43,6	198 (96,6%)	196 (95,6%)
50-60 cm	20	4,3	37	7,9	30 (81,1%)	30 (81,1%)
TOTAL	470		470		452	443
MORTALIDAD	5	1,1	-		18 (3,8%)	9 (1,9%)

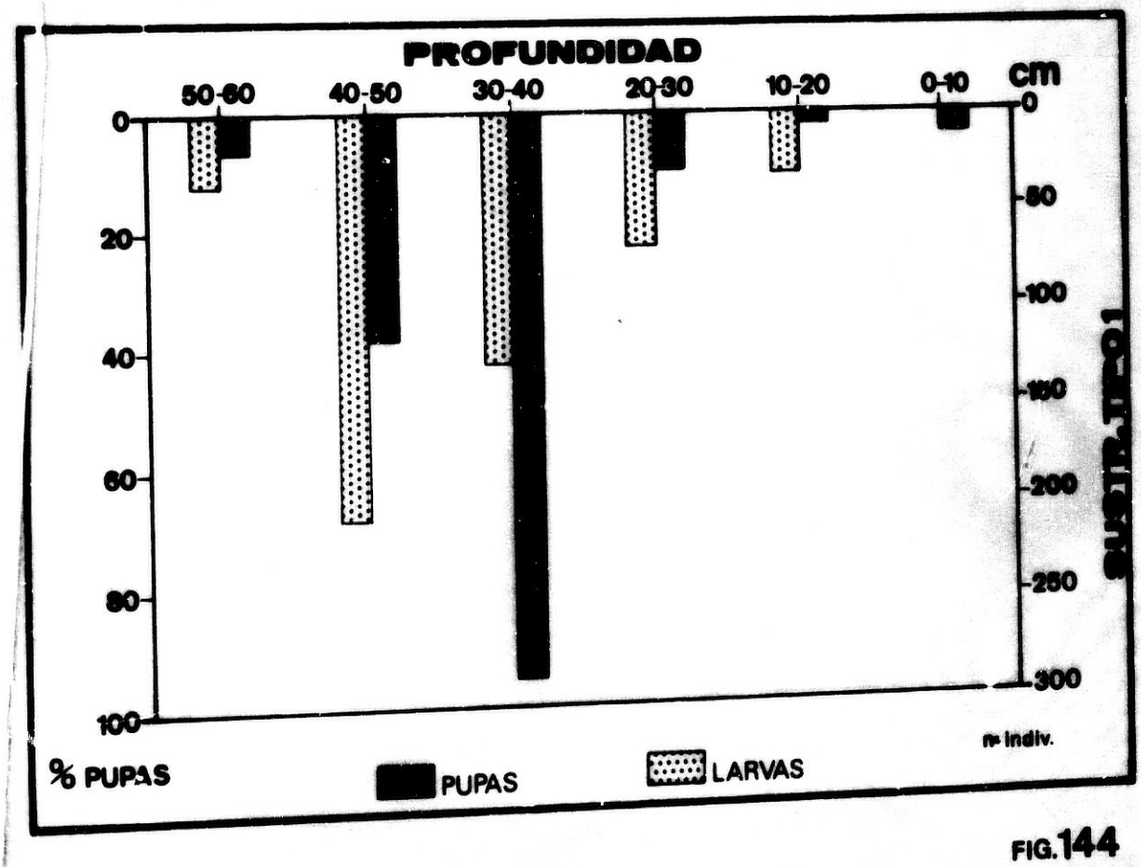


FIG.144

TABLA 72: Profundidad a la que se produce la pupación en pruebas de laboratorio. Influencia de la profundidad en la formación del puparium y viabilidad adulta. Sustrato Heterogéneo Tipo 1.

PROFUNDIDAD	Nº LARVAS PRESITUADAS	% RESPECTO AL TOTAL	Nº PUPAS SITUADAS	% RESPECTO AL TOTAL	Nº ADULTOS OBTENIDOS	Nº ADULTOS VIABLES
0-10 cm	8	13,1	2	3,3	2(100,0%)	2(100,0%)
10-20 cm	12	19,7	8	13,1	8(100,0%)	8(100,0%)
20-30 cm	24	39,3	43	70,5	42 (68,9%)	42(100,0%)
30-40 cm	17	27,9	8	13,1	7 (11,5%)	7(100,0%)
40-50 cm	-	-	-	-	-	-
50-60 cm	-	-	-	-	-	-
TOTAL	61		61		59	59
MORTALIDAD	1	1,61	-		2 (3,22%)	-

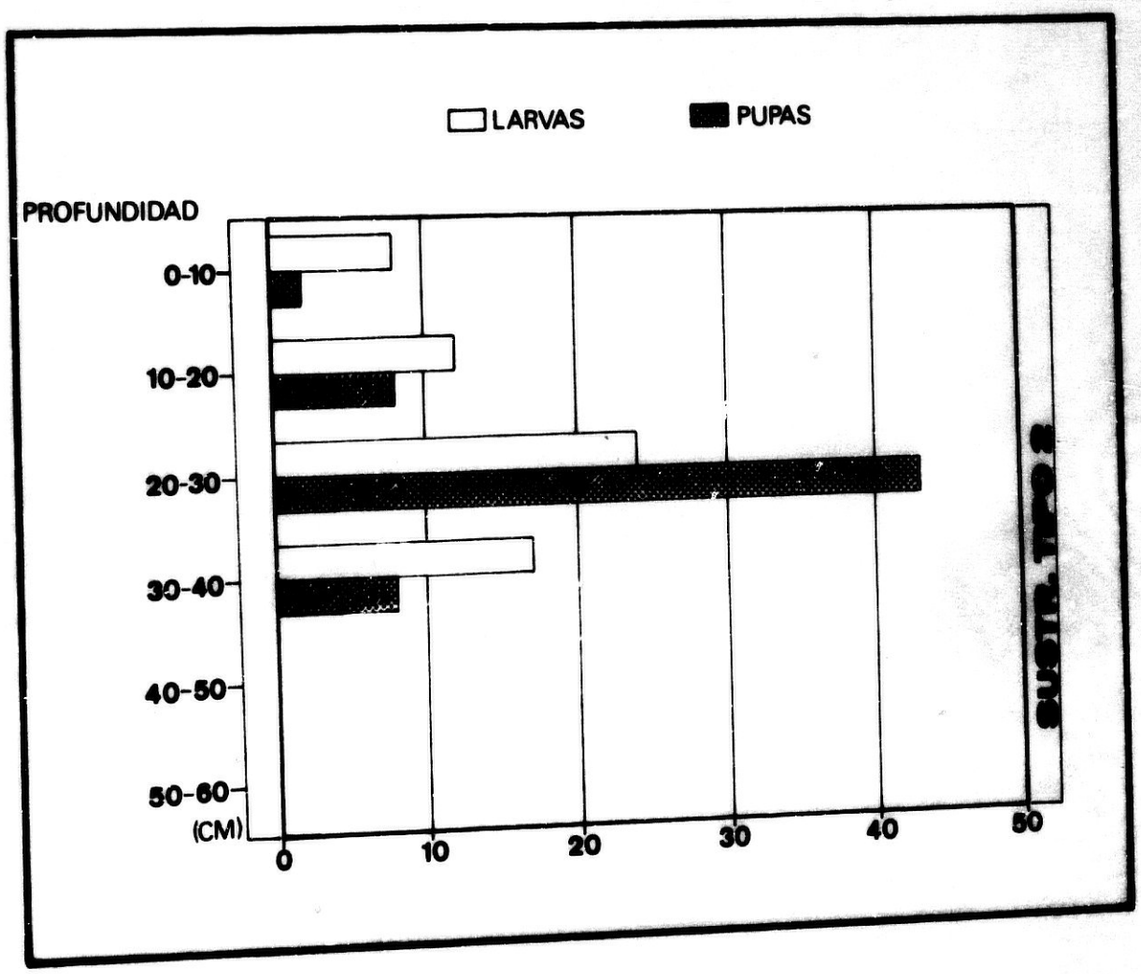


FIG. 145

TABLA 73: Profundidad a la que se produce la pupación en pruebas de laboratorio. Influencia de la profundidad en la formación del puparium y viabilidad adulta. Sustrato Heterogéneo Tipo 2.

PROFUNDIDAD	Nº LARVAS PRESITUADAS	% RESPECTO AL TOTAL	Nº PUPAS SITUADAS	% RESPECTO AL TOTAL	Nº ADULTOS OBTENIDOS	Nº ADULTOS VIABLES
0-10 cm	23	38,3	6	10,0	6(100,0%)	6(100,0%)
10-20 cm	34	56,7	53	88,3	51 (96,2%)	50 (98,0%)
20-30 cm	3	5,0	1	1,7	1(100,0%)	1(100,0%)
30-40 cm	-	-	-	-	-	-
40-50 cm	-	-	-	-	-	-
50-60 cm	-	-	-	-	-	-
TOTAL	60		60		58	57
MORTALIDAD	2	3,2	-		2 (3,2%)	1 (1,6%)

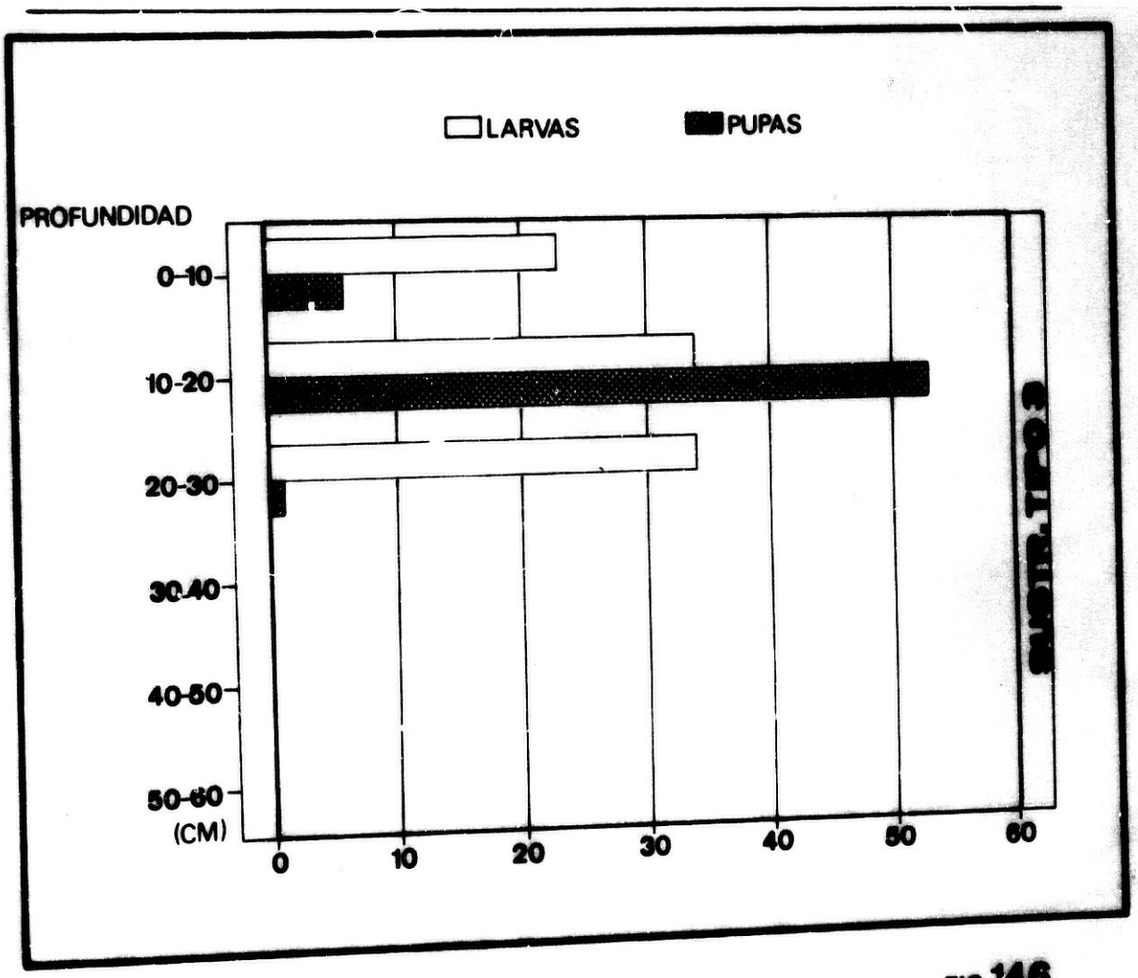


FIG. 146

TABLA 74: influncia de la naturaleza del sustrato en la supervivencia larval-pupal y supervivencia pupal-adulta.

	CON SUSTRATO				SIN SUSTRATO
	PAPEL TRITURADO	SERRIN	ESCAYOLA	ESTIERCOL	VIDRIO
Nº LARVAS	30	30	30	30	30
Nº PUPAS FORMADAS	30	30	16	30	12
Nº ADULTOS VIABLES	28	30	12	30	10
SUPERVIVENCIA LARVAL-PUPAL (%)	100,0	100,0	53,3	100,0	40,0
SUPERVIVENCIA PUPAL-ADULTA (%)	93,3	100,0	75,0	100,0	83,3
SUPERVIVENCIA TOTAL (%)	86,7	93,3	26,7	96,7	33,3

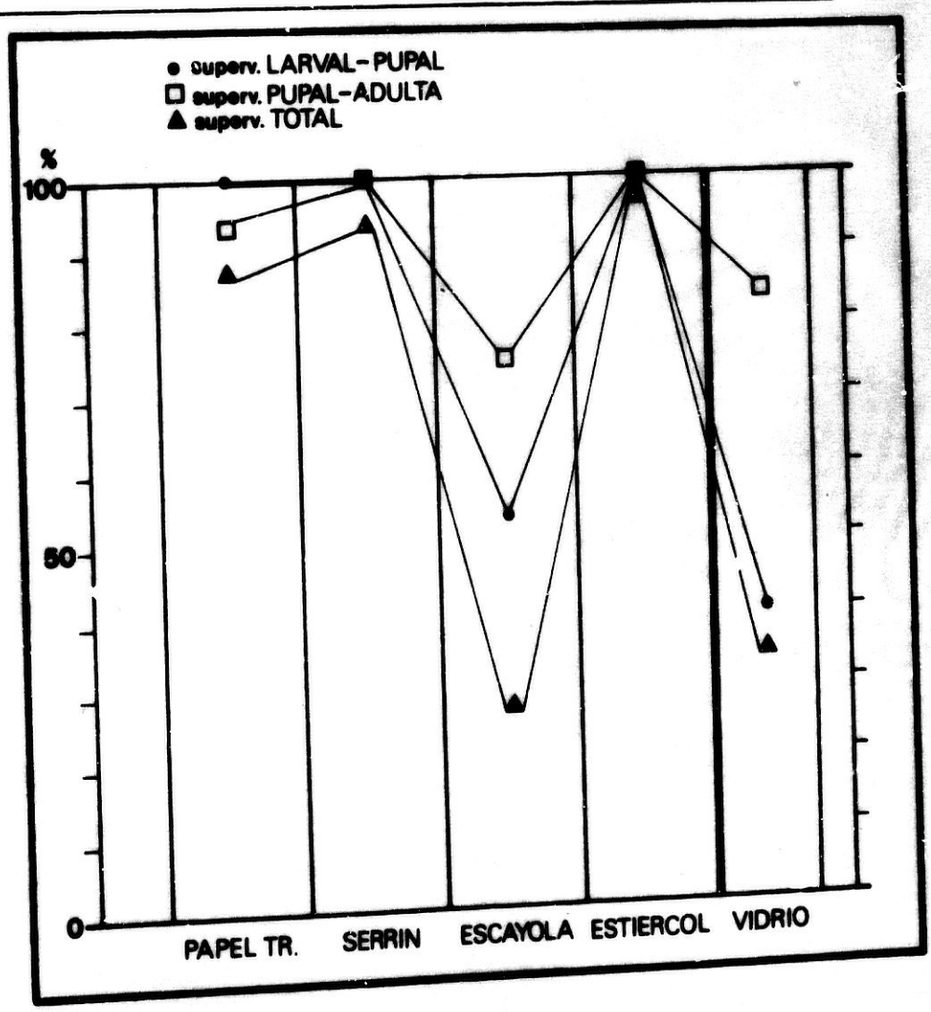


FIG.147

TABLA 75: Influencia del grado de humedad del sustrato en la metamorfosis total.

TIPO DE SUSTRATO	Nº LARVAS	Nº PUPAS OBTENIDAS	% / TOTAL	Nº ADULTOS OBTENIDOS	% / TOTAL	Nº ADULTOS VIABLES	% / TOTAL
MIXTURA ESTIERCOL HR = 80%	30	30	100	30	100	28	93,3
MIXTURA ESTIERCOL HR = 65%	30	30	100	29	96,7	29	96,7
MIXTURA ESTIERCOL HR = 90%	30	29	96,7	26	86,7	23	76,7
MIXTURA ESTIERCOL + AGUA HR = 100 %	30	12	40,0	8	26,7	8	26,7
TOTAL	120		-		-		-

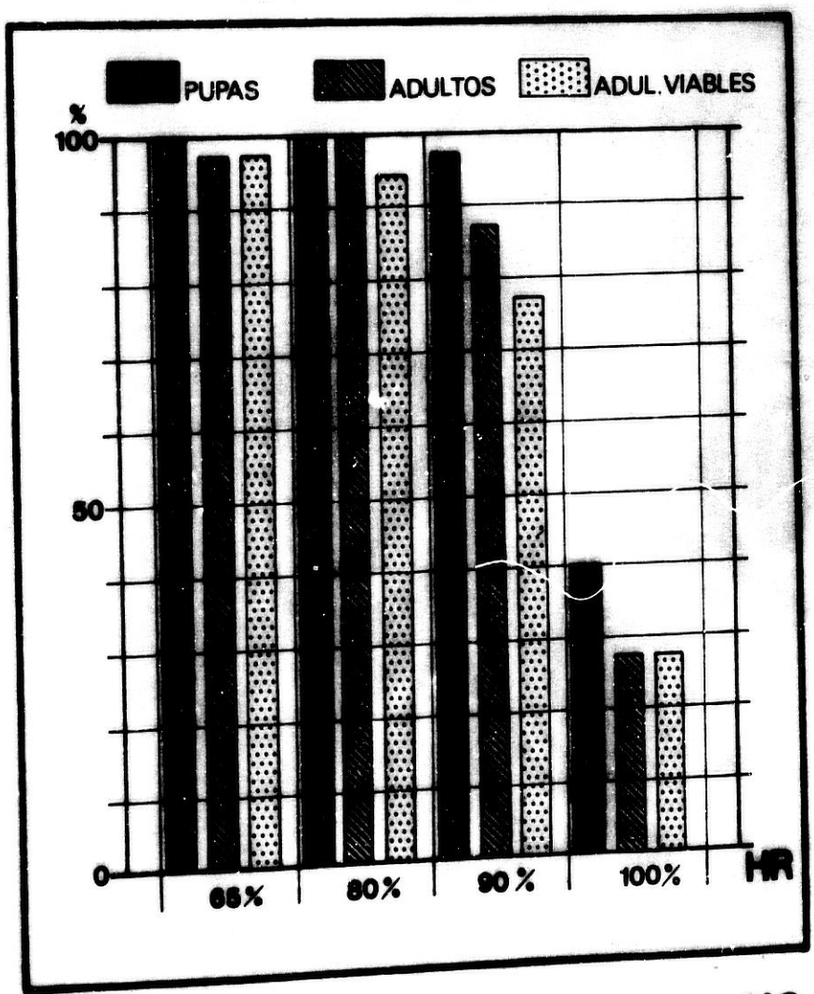


FIG. 148

TABLA 76: Influencia de la presencia de obstáculos en la situación de las pupas en *W. magnifica*. Pruebas de campo.

	OBSTACULOS	SUSTRATO LIBRE	TOTAL
Nº PUPAS	38	22	60
% PUPAS	63,3	36,7	-
NO CONTABILIZADOS	10		70

TABLA 77: Influencia de la presencia de obstáculos en la situación de las pupas en *W. magnifica*. Pruebas de laboratorio.

	FONDO DEL RECIPIENTE	PAREDES LATERALES	RESTO DEL RECIPIENTE	PERIFERIA OBSTACULOS
Nº PUPAS	21	8	12	19
% PUPAS	35	13,3	20	31,7

TABLA 78: Posición de la pupa en un Sustrato Experimental homogéneo: Sustrato Orgánico Granulado Fino.

POSICION DE LA PUPA	NUMERO DE PUPAS	%
HORIZONTAL	505	97,1
INCLINADA	3	0,6
VERTICAL +	9	1,7
VERTICAL -	3	0,6
TOTAL	520	

TABLA 79: Posición de la pupa en un Sustrato Experimental heterogéneo: Sustrato inorgánico Granulados Grueso.

POSICION DE LA PUPA	NUMERO DE PUPAS	%
HORIZONTAL	22	36,7
INCLINADA	30	50,0
VERTICAL +	8	13,3
VERTICAL -	-	-
TOTAL	60	

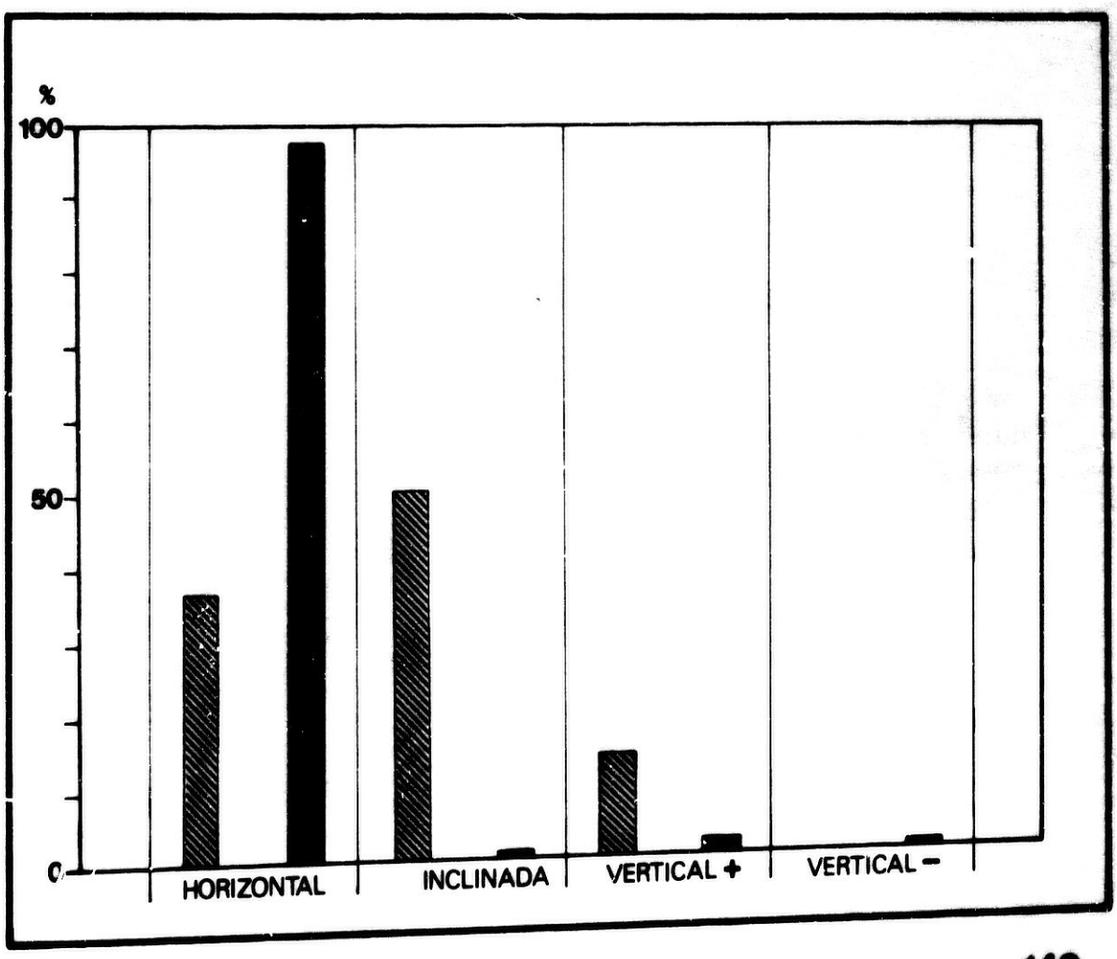


FIG. 149

TABLA 80: Duración de la metamorfosis total.

INTERVALO EN HORAS	DIAS	NUMERO INDIVIDUOS	% TOTAL	NUMERO MACHOS	% MACHOS	NUMERO HEMBRAS	% HEMBRAS
220-230	9,6	3	1,3	-	-	3	100,0
230-240	10	0	-	-	-	-	-
240-250	10,4	5	2,2	-	-	5	100,0
250-260	10,8	31	13,6	12	38,7	19	61,3
260-270	11,3	45	19,7	20	44,4	25	55,6
270-280	11,7	0	-	-	-	-	-
280-290	12,1	67	29,4	30	44,8	35	52,2
290-300	12,5	39	17,1	25	64,1	11	28,2
300-310	12,9	0	-	-	-	-	-
310-320	13,3	17	7,5	10	58,8	7	41,2
320-330	13,8	0	-	-	-	-	-
330-340	14,2	9	4,0	3	33,3	6	66,7
340-350	14,6	12	5,3	8	66,7	4	33,3
MORTALIDAD		5	2,3				
TOTAL		228		108	47,4	115	50,4

TABLA 81: Duración de la metamorfosis pupal en relación al ciclo anual de *W. magnifica* en la zona de estudio. Pruebas de campo.

		JUNIO			AGOSTO			SEPTIEMBRE		
INTERVALO DE HORAS	DIAS	NºINDV.	% TOTAL POR MES	% TOTAL	NºINDV.	% TOTAL POR MES	% TOTAL	NºINDV.	% TOTAL POR MES	% TOTAL
220-230	9,6	-	-	-	6	3	1,0	-	-	-
230-240	10,0	-	-	-	1	0,5	0,2	-	-	-
240-250	10,4	2	1	0,3	3	1,5		-	-	-
250-260	10,8	-	-	-	15	7,5		-	-	-
260-270	11,3	-	-	-	63	31,5		13	6,3	2,1
270-280	11,7	1	0,5	0,2	79	39,5		9	4,4	1,5
280-290	12,1	4	2	1,7	21	10,5		8	3,9	1,3
290-300	12,5	21	10,5	3,5	9	4,5	1,5	10	4,9	1,7
300-310	12,9	50	25	8,3	-	-	-	6	2,9	1,0
310-320	13,3	71	35,5	11,7	-	-	-	45	21,8	7,4
320-330	13,8	44	22	7,3	1	0,5	0,2	45	21,8	7,4
330-340	14,2	6	3	1,0	-	-	-	32	15,5	5,3
340-350	14,6	-	-	-	-	-	-	29	14,1	4,8
350-360	15,0	-	-	-	-	-	-	3	1,5	0,5
MORTALIDAD		1		0,5	2		1,0	6		3,0
TOTAL		200			200			206		

TABLA 82: Frecuencia de aparición de la diapausa pupal en *M. magnifica* en relación al ciclo anual.

	1985				1986				1987					TOTAL $\bar{X}$				
	JUNIO	AGOSTO	SEPTI.	OCTUB.	JUNIO	AGOSTO	SEPTI.	OCTUB.	JUNIO	AGOSTO	SEPTI.	OCTUB.	NOVIE.	JUNIO	AGOSTO	SEPTI.	OCTUB.	NOVIE.
LARVAS	30	30	30	30	45	45	45	45	45	45	45	45	45	120	120	120	120	45
PUPAS	29	30	28	29	44	43	45	40	44	44	41	43	40	117	117	114	112	40
%	96,7	100,0	93,3	96,7	97,8	95,6	100,0	88,9	97,8	97,8	91,1	95,6	88,9	97,5	97,5	95,0	93,3	88,9
ADULTOS	29	29	27	3	44	42	43	6	43	44	31	3	0	116	115	101	12	0
%	96,7	96,7	90,0	10,0	97,8	93,3	95,6	13,3	15,6	97,8	68,9	6,7	-	96,7	95,8	84,2	10,0	-
PUPAS DIAPAUSA	-	-	-	26	-	-	-	34	-	-	10	40	40	-	-	10	100	40
%	-	-	-	86,7	-	-	-	75,6	-	-	22,2	88,9	88,9	-	-	8,3	83,3	88,9
Ta $\bar{X}$ (°C)		24,4				24,7				22								
HR $\bar{X}$ (%)		70				65				73								
FOTOP. $\bar{X}$ (h)		12,5				12,5				12,5								

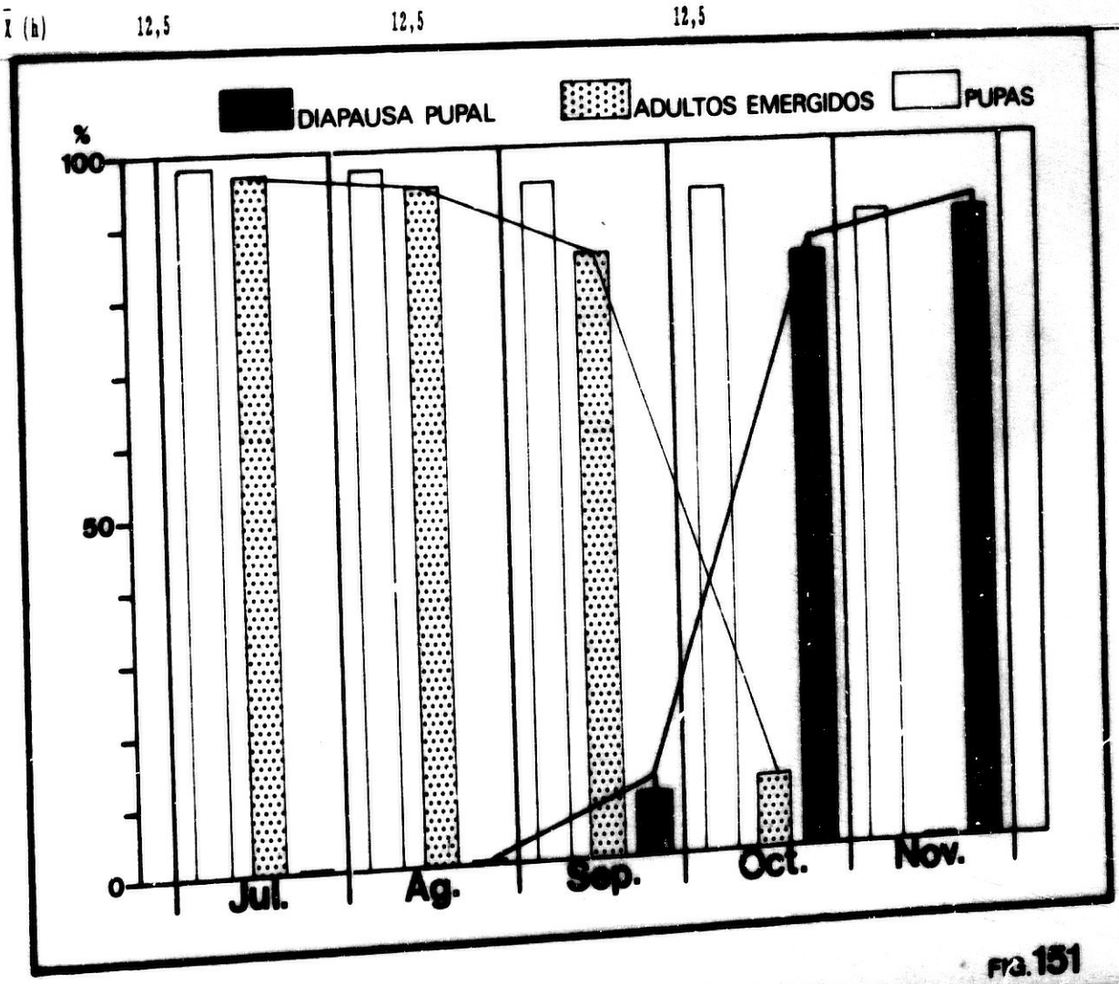


Fig. 151

TABLA 83: Influencia de la duración de la diapausa pupal en la supervivencia de los adultos transinvernantes de *W magnifica*.

	DIAPAUSA 5 MESES	DIAPAUSA 6 MESES	TOTAL
Nº TOTAL PUPAS DIAPAUSA	70	70	140
Nº ADULTOS OBTENIDOS	52	40	92
% SUPERVIVENCIA	74,3	57,1	65,7
Nº ADULTOS VIABLES	46	30	76
% SUPERVIVENCIA	65,7	42,9	54,3

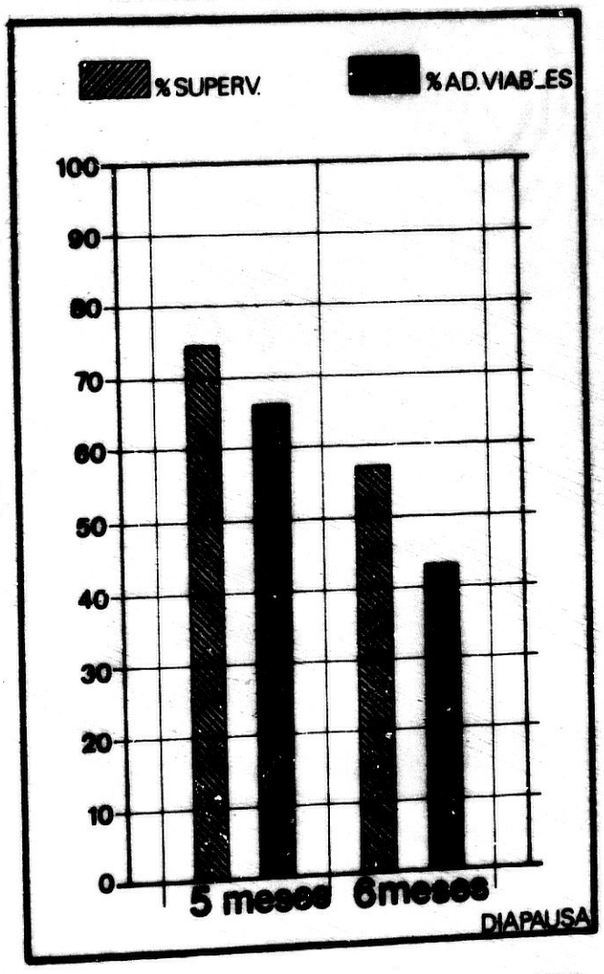


FIG. 152

TABLA 84: Condiciones de ruptura de la diapausa pupal cuando esta diapausa ha sido inducida experimentalmente en condiciones similares a las normales (4ºC–0ºC).

Tª (ºC)	+4/0	20-22	22-24	24-26	26-28	28-30	TOTAL
Nº LARVAS	120	-	-	-	-	-	100,0
Nº PUPAS DIAPAUSA	117	-	-	-	-	-	97,5
EMERSION ADULTA	0	7	45	18	4	0	74,0
% / TOTAL	0	6,0	38,5	15,4	3,4	0	63,3
% / TOTAL EMERSION	0	9,5	60,9	24,3	5,5	0	-
Nº ADULTOS VIABLES	0	7	41	18	2	0	68
% / TOTAL TOTAL	0	6,0	35,1	15,4	1,7	0	58,1
% / TOTAL EMERSION	0	9,5	55,4	24,3	2,7	0	-

TABLA 85: Condiciones de ruptura de la diapausa pupal cuando esta diapausa ha sido inducida experimentalmente en condiciones extremas (0ºC -4ºC).

Tª (ºC)	0/-4	20-22	22-24	24-26	26-28	28-30	TOTAL
Nº LARVAS	120	-	-	-	-	-	100%
Nº PUPAS DIAPAUSA	47	-	-	-	-	-	39,2%
EMERSION ADULTA	0	0	2	30	9	1	42
% / TOTAL	0	0	4,3	63,8	19,2	2,1	89,4%
% / TOTAL EMERSION	0	0	4,8	71,4	21,4	2,4	-
Nº ADULTOS VIABLES	0	0	2	14	6	1	23
% / TOTAL	0	0	4,3	29,8	12,8	2,1	54,8
% / TOTAL EMERSION	0	0	4,8	33,3	14,3	8,4	-

Discusión

Biología

DISCUSION

Fase aérea (Adulto)

RELACION CON SU ENTORNO

El sistema de trampeo diseñado en nuestro estudio no sólo nos ha permitido evaluar el ciclo anual y ritmo circadiano de *W. magnifica*, sino que, a través de los diferentes modelos seleccionados y de los criterios seguidos en cuanto a su instalación, podemos conocer cuáles son sus grados de relación con su hospedador y con el hombre.

Postponiendo para un segundo y tercer apartados la evaluación del ciclo anual y ritmo circadiano de esta especie, analizaremos en éste la efectividad de los sistemas de trampeo, la proximidad de *W. magnifica* al entorno antropozoógeno, sus preferencias de hábitat, y algunos índices de su densidad.

Todos los autores coinciden en señalar a esta especie como típica del ambiente rural, con una marcada exofilia por el entorno humano (Portschinsky, 1884, 1916; Seguy, 1941; Gil Collado, 1960), además de presentar una escasa densidad poblacional (Zacharova, 1961; Mohammed y Abdel-Rahman, 1986; Veselkin y col., 1989). Por el contrario las relaciones con sus hospedadores son poco conocidas, a excepción de algunas observaciones realizadas por Ternovoy (1960-a), Gil Collado (1960) y Valentyuk (1970).

Tanto los modelos de trampas-cebo empleados, con orientación preferencial (Vogt y col., 1985) y fijas (Pickens y Miller, 1986), como el empleo de Hospedadores-cebo (Norris, 1959; Ternovoy, 1960-a; Anderson, 1989), y Lugares-cebo (Maier y Waldbauer, 1978; Baumgartner y Greemberg, 1985), han mostrado una eficacia en la captura similar a la obtenida, mediante diferentes sistemas, en los estudios de Gan (1953), Kadhyrova (1958) y Zacharova (1961). Ahora bien, a la luz del volumen de captura obtenido en

nuestro estudio, la combinación espacio-temporal de estos cuatro sistemas de captura ha dado óptimos resultados, tanto en la captura de adultos, como en la recaptura de adultos en fase dispersiva post-emergencia (Welch, 1988) (Tabla 24, 26, 39).

Sin pretender entrar en una evaluación exhaustiva de la eficacia de cada modelo de trampeo, sí habría que decir que *W. magnifica* se siente poco atraída por cebos de pescado (Suenaga, 1963)(con un porcentaje medio que oscila alrededor del 7% del total de capturas), medianamente atraída por cebos a base de carne y agua azucarada (Norris, 1959; Baumgartner y Greemberg, 1985) con el 16%, y fuertemente atraídas por cebos a base de carne y sulfito sódico (Barton-Browne, 1982; Vogt y col., 1985), de demostrada eficacia en la captura de adultos de *L. cuprina* (alrededor del 45%). Un cuarto tipo de cebo, a base de exudados purulentos procedentes de abcesos ovinos y de podonecrosis bacilar, fué ensayado al observar que estas sustancias suponen un fuerte atractivo para los adultos (Ruíz-Martinez, 1985), mostrándose muy eficaz en la atracción de adultos (31% del total capturado) (Tabla 24, 26).

Según nuestras observaciones, la captura con hospedadores-cebo (Ternovoy, 1960-a), se ha mostrado más eficaz con hospedadores previamente parasitados (67,98% del total capturado) que con hospedadores no parasitados (32,02%), es decir, algo más del doble a favor del primer modelo de hospedador-cebo. Paralelamente, en concordancia con el diseño teórico, el total de adultos hembra capturados mediante este sistema supone entre el 87 y el 100% de las capturas realizadas (Tabla 28). Los resultados obtenidos coinciden con las observaciones de Barton-Browne (1958) y las de Eiseman y Rice (1984), en el sentido de que la atracción ejercida por el hospedador hacia hembras grávidas de *L. cuprina* se incrementa con la presencia de larvas parasitando a éste.

La captura en Lugares-cebo (Baumgartner y Greemberg, 1985), ha mostrado una tendencia muy homogénea de utilización por parte de los adultos de *W. magnifica* a lo largo del periodo de estudio, siempre en proporción a la disponibilidad de cada uno de los dos elementos atractivos ensayados (agua y sustancias placentarias). Ambos elementos se presentan relacionados en proporción inversa a su disponibilidad, ya que mientras que una menor disponibilidad de agua por Km^2 incrementa la frecuencia de captura, una mayor disponibilidad de sustancias placentarias provenientes del parto incrementa esta captura (Tabla 30). La importancia de estos Lugares-cebo no viene dada únicamente en el sentido que a mayor disponibilidad de éstos, le corresponda una mayor abundancia de adultos, como pueda ser el caso

de *Musca autumnalis* (Hammer, 1942; Moon y Kaya, 1981; Krafsur y col., 1985-b), sino que, además, tanto el agua como la ingesta de proteínas procedentes de las sustancias placentarias, son fundamentales en la maduración sexual, como en el caso de *L. cuprina* (Barton-Browne, 1962, 1976, 1979, 1980), por lo que este sistema de captura discrimina además la atracción de hembras grávidas de *W. magnifica*.

Analizando los resultados aportados por los sistemas de captura empleados en nuestro estudio, podemos ver que *W. magnifica* presenta un elevado grado de relación con sus hospedadores, ya que en aquellos lugares donde desarrollan algo más del 60% de su actividad (recintos de estabulación, y 'sesteros', en donde se produce un descanso en las horas de máxima insolación, así como en abrevaderos), fueron recogidos entre el 74 y el 88,5% del total de adultos capturados. Este elevado índice de relación con sus hospedadores es común con otros Muscidae (Rechav, 1989), y, muy acusado en *L. cuprina*, argumentando en favor de esta relación que este díptero es atraído por el olor del ganado (Hepburn y Nolte, 1943; Moule, 1951; Shorey y col., 1965) (Tabla 25, 27, 29).

Por ello nos mostramos parcialmente de acuerdo con Hadani y col. (1971), cuando opinan que pueden encontrarse larvas y pupas en los apriscos, pero nunca adultos en estos lugares. Habría que matizar que, si bien es muy frecuente capturar fases adultas de *W. magnifica* en aquellos lugares de descanso de sus hospedadores, el marcado carácter exófilo de esta especie (Kadhyrova, 1958; Zacharova, 1961), hace que las capturas se produzcan en la periferia de estas instalaciones, y muy raramente en su interior (Tabla 25, 27, 29; Fig. 116, 117, 118).

En líneas generales, *W. magnifica* representa una tendencia intermedia entre la zoofilia-eusinantropismo mostrado por *Stomoxys calcitrans* y *M. domestica* (Pickens y Miller, 1980, 1987) y *L. cuprina* (Hepburn y Nolte, 1943; Norris, 1959; Monzu, 1983), y la marcada exofilia-asinantropismo presentado por algunos de sus congéneres, tales puedan ser *W. meigeni*, *W. bella* y *W. balassogloi* (Kadhyrova, 1858; Valentyuk, 1970).

La localización de trampas en seto fluvial, pradera y encinar, mostraron que en estos lugares las capturas de adultos fueron significativamente menores, oscilando entre el 10,5 y el 28,5% del total de capturas. Este tipo de localizaciones suponen, por una parte, una relación 'más externa' con su hospedador, y por otra, una relación de 'alejamiento' del ambiente humano.

Dentro de todas estas localizaciones, los setos fluviales suponen puntos importantes de captura de adultos (oscilando entre el 7,7 y el 15,6% del total). Coincidiendo con Catts (1964), Gebauer y col. (1974), Guillot y col. (1978) y Smith y Prokopy (1981), estos puntos del hábitat de *W. magnifica* pueden suponer óptimos lugares donde se producen las cópulas y donde el stress hídrico (Moule, 1951; Maier y Waldbauer, 1978; Pickens y Nafus, 1982) de las horas de máxima insolación se halla paliado por el efecto sombra y por la disponibilidad de agua (Tabla 25, 27, 29; Fig. 116, 117, 118), sin descartar el que estos lugares sirvan para el descanso nocturno, pues es un hábitat con gran preferencia en otras especies (Killough y McKinstry, 1965; Braack y Retief, 1986).

De acuerdo con Gil Collado (1960), *W. magnifica* se presenta como una especie sin relación al entorno humano. Este asinantropismo (Greemberg y Szyska, 1984), queda reflejado en nuestro estudio al no existir captura alguna en viviendas, como ya observara Seguy (1941), pero es más, coincidiendo con Zacharova (1961), la frecuencia de capturas en basureros obtenida en nuestro estudio (lugares que representarían un grado de relación próximo al entorno humano, al menos en las zonas rurales estudiadas), no supera el 3% sobre el total de capturas (Tabla 25, 27, 29).

Cuantitativamente, la relación de proximidad con sus hospedadores, queda analizada en la Tabla 31 y Figura 119, a través de la densidad de adultos capturados en un radio máximo de 2.000 m. Observando los datos de esta tabla podemos comprobar que el número de adultos capturados en las inmediaciones del hospedador (calculadas en un radio de 500 m) es de 13 veces superior al siguiente intervalo (1.000 m), 5 veces respecto al número capturado a 1.500 m del hospedador y 10 veces superior al capturado a 2.000 m del hospedador. Estos datos parecen confirmar las opiniones anteriores, demostrándose que, al igual que ocurre con *L. cuprina* (Norris, 1959) y *Dermatobia hominis* (Sancho, 1988), las densidades de adultos capturados en las proximidades del hospedador son muy superiores a las encontradas en sucesivos gradientes de 'alejamiento' (Gilmour y col., 1946).

Todos los autores consultados coinciden en la baja densidad poblacional presentada por *W. magnifica* (Kadhyrova, 1958; Ternovoy, 1960-a; Zacharova, 1961; Valentyuk, 1969, 1970, 1972; Kunichkin y Zamzaev, 1985; Mohammed y Abdel-Rahman, 1986; Soos y Papp, 1986), aceptando que un único sistema de trampeo es una estima adecuada de la densidad poblacional. No obstante, otros autores

opinan que la estima de la densidad con un sistema de trampeo no supone una estima precisa (Vogt y col., 1985; Lang y Gray, 1989).

A pesar de que el sistema de trampeo empleado en nuestro estudio no perseguía directamente conocer con precisión la densidad de adultos presentes en el área de estudio, indirectamente sí cabe realizar una estima aproximada, si aceptamos previamente el alto grado de relación que presenta esta especie con sus hospedadores. La estima, calculada en número de adultos capturados por unidad de superficie y tiempo, nos arroja valores situados entre 15 y 35 adultos/Km², en las inmediaciones del grupo de ganado (máximo: 2 km), y a lo largo del ciclo anual de esta especie (Tablas 24, 26, 28, 30, 86; Fig. 119).

Pickens y Miller (1980), estudiando *M. autumnalis* opinan que las bajas densidades poblacionales presentadas por esta especie son debidas a un índice de reproducción bajo, una disponibilidad de alimento limitada y una elevada mortalidad larvaria. Teniendo en cuenta este criterio, aunque dejando en suspenso sus causas, sí parece cierto que *W. magnifica* también presenta bajas densidades poblacionales, sin olvidar que los valores de densidad obtenidos en nuestro estudio no dejan de ser una cifra abstracta, al no poder ser comparada con otros estudios en esta especie.

Sin embargo, esta opinión se podría ver reforzada si recurrimos a los valores comparativos de densidad obtenidos para otros dípteros comunes en el entorno antropozoógeno, tales puedan ser *Sarcophaga carnaria, Calliphora vicina, Phaenicia sericata* y *Musca domestica* (Tabla 86). Considerando que las capturas de estas especies se han producido con el mismo sistema de trampeo (trampas de orientación preferencial, fijas y Lugares-cebo), a igualdad de tiempo y esfuerzo de captura, y en idénticas condiciones climáticas; las densidades presentadas por *W. magnifica* son aproximadamente 42 veces inferiores a las obtenidas para *S. carnaria*, 65 veces a *C. vicina*, 155 veces inferiores a las observadas para *Ph. sericata* y casi 500 veces a las de *M. domestica*. Para estas otras especies, las densidades observadas en nuestro estudio se ajustan significativamente a las calculadas para *C. hominivorax* (Brenner, 1984), que fueron estimadas en 3.400 adultos/km². En razón a estos datos sí se podría argumentar que las densidades de *Wohlfahrtia magnifica* son relativamente bajas, y más aún si la comparamos con las obtenidas en época favorable para el díptero miasígeno australiano *Lucilia cuprina* (Gilmour y col., 1946), que fueron estimadas entre 5 y 20.000 adultos por Km² (Norris, 1959).

TABLA 86: DENSIDADES COMPARATIVAS ENTRE DIVERSAS ESPECIES DE MOSCAS DEL ENTORNO ANTROPOZOOGENO.

MESES	*Calliphora vicina*	*Phaenicia sericata*	*Sarcophaga carnaria*	*Musca domestica*	*Wohlfahrtia magnifica*
MARZO	14.360	0	0	8.278	0
ABRIL	21.403	18.058	0	2.631	0
MAYO	5.242	14.300	620	85.400	60
JUNIO	10.675	20.864	3.748	115.271	182
JULIO	0	60.931	6.922	137.790	206
AGOSTO	0	56.527	19.180	143.851	391
SEPTIEMBRE	8.271	18.702	20.353	65.125	228
OCTUBRE	17.224	493	787	38.423	126
NOVIEMBRE	2.315	725	0	4.701	36
TOTAL	79.490	190.600	51.610	601.470	1.230
Adultos/Km²	1200-1300	3000-3300	800-900	8000-11000	15-35
INDICE EQUIVALENCIA	64, 62	154, 95	41, 9	489	1

CICLO ANUAL

En líneas generales, los 'Muscomorpha' presentan un ciclo anual restringido, en búsqueda de aquellas condiciones más adecuadas de temperatura, humedad relativa, precipitación y fotoperiodo. Salvo excepciones, la duración del ciclo anual, o su prolongación interanual, va a depender de la estrategia reproductora presentada por cada grupo, con el denominador común de que los dípteros basan su triunfo en un potencial reproductor elevado, que asegure la supervivencia de los descendientes necesarios (denominándose 'estrategas r'). Para el caso de aquellos representantes de los 'Muscomorpha' con una vida parásita obligada, las condiciones generales expuestas pueden ser modificadas, escasamente en el caso de los factores ambientales y notablemente en el caso de sus estrategias reproductoras.

Wohlfahrtia magnifica Schin., presenta una corología orientada a latitudes termófilas dentro del Paleártico (Scos y Papp, 1986), lo que no implica que su distribución latitudinal sea muy amplia. Además, es una de las especies del género *Wohlfahrtia* con el ciclo anual más prolongado (Salem, 1938) y, a la vez, relacionado con condiciones ambientales 'favorables' (Valentyuk, 1970).

Aunque muchos autores coinciden en señalar que el comienzo de la actividad anual de *W. magnifica* puede situarse aproximadamente en el mes de Junio (Portschinsky, 1916; Salem, 1938; Seguy, 1941; Kadhyrova, 1958; Gil Collado, 1960; Ternovoy, 1960-a; Valentyuk, 1970), nuestro estudio pone claramente de manifiesto que el comienzo de la actividad anual puede ser situado en la primera semana de Mayo (Tabla 32), lo que quizás pudiera deberse a que nuestra zona de estudio se halle en posiciones más septentrionales que las estudiadas por otros autores, con la consiguiente variación climatológica. Sin embargo, este adelanto de su ciclo anual tampoco es extrapolable a latitudes por debajo de 37ºN, ya que diversos estudios realizados muy por debajo de este paralelo (Janbanks y col., 1976; Mohammed y Abdel-Rahman, 1986), muestran un ciclo anual muy similar al observado por encima de los 39ºN.

A partir de Mayo, la frecuencia de captura de adultos va creciendo hasta situar su máximo entre Julio, Agosto y Septiembre (Tabla 32; Fig. 120), decreciendo de nuevo durante Octubre y Noviembre, hasta niveles inferiores a los registrados en el comienzo de su ciclo anual. De igual modo que ocurriera con el comienzo del ciclo anual, el final del mismo, en nuestro estudio situado durante Noviembre, presenta una prolongación de un mes teórico sobre el intervalo

obtenido por algunos autores (Kadhyrova, 1958; Ternovoy, 1960; Valentyuk, 1969, 1970), pero coincidiendo en su terminación con las observaciones de otros que han estudiado esta especie en la cuenca mediterránea (Hadani y col., 1971; Mohammed y Abdel-Rahman, 1986).

Parece pues que *W. magnifica* presenta un ciclo anual ostensiblemente más largo en este punto de su distribución Paleártica. A la luz de los resultados obtenidos esta aseveración habría que tomarla con precaución si se considera que en opinión de MacLeod y Donelly (1953), Norris (1959), Danilewsky (1961), Nuorteva (1964) y Monzu (1983), el adelanto o retraso en el comienzo y terminación del ciclo anual de los 'Muscomorpha' obedece siempre a una prolongación o reducción de las condiciones ambientales 'favorables'. Pero en este sentido, los datos aportados por el Servicio Meteorológico Nacional (1989) nos muestran un periodo climatológico «irregular-seco» para los años 1983-1988 (años entre los cuales se ha desarrollado nuestro trabajo), para meses críticos como Abril y Octubre, lo que puede suponer que las condiciones ambientales para la zona de estudio han sido teóricamente favorables en meses como Noviembre. Además, en nuestro estudio, toda la actividad adulta observada se restringe, durante Noviembre de 1985 y 1986 a la primera decena, mientras que en 1987 la actividad adulta cesó en la segunda mitad de Octubre, mes en el cual se produjo un empeoramiento ostensible de las condiciones ambientales apropiadas. Estas oscilaciones demuestran que el periodo anual de *W. magnifica* en el Sur de España debe ser situado razonablemente entre Mayo y Octubre, con una duración media de 170 a 194 días/año, y con oscilaciones fuertemente incidentes en uno y otro extremo del ciclo anual.

Si observamos la Tabla 32 y Figura 120, podemos ver que existe una relación directa entre el comienzo de la actividad adulta de vuelo y las primeras miasis producidas, separadas ambas entre 15 y 20 días. En este punto del ciclo, no sólo se produce un incremento significativo de la captura de adultos, sino un incremento muy notable del número de miasis observadas, multiplicándose en Julio y Agosto por dos veces el número de miasis observadas en Junio (15,54%), y por doce veces el número de miasis observadas en Mayo (1,28).

Ya que la disponibilidad de hospedadores es prácticamente regular a lo largo del año (entre 15,55 y 13,33%), el número de miasis observadas crece paralelamente a la densidad de adultos, alcanzándo sus máximos entre Julio, Agosto y Septiembre (entre el 22,14 y el 30,16%)(Fig. 120). En épocas próximas a la finalización del ciclo anual de *W. magnifica* se produce un fenómeno paralelo

al observado al comienzo del mismo, ya que el número de adultos capturados se reduce ostensiblemente, y del mismo modo ocurre con el número de miasis, reduciéndose cuatro veces desde Septiembre a Octubre (desde un 22,9 a un 6,24%) y casi trece veces desde igual periodo a Noviembre (hasta un 1,77%).

Para nuestro caso concreto las condiciones ambientales que acotan el ciclo anual de *W. magnifica* se inician con una humedad relativa del 70%, una temperatura media a partir de 21 a 22ºC (Mayo-Junio), una precipitación media de 520 mm y un fotoperiodo de 12 horas (12:12-L:O-). Terminan con una humedad relativa del 75%, una temperatura media de 16-18ºC (Octubre-Noviembre), una precipitación de 580 mm y un fotoperiodo de 10 horas (10:14- L:O) (Tabla 33; Fig. 121).

Coincidiendo con la mayoría de los autores consultados (Portschinsky, 1884, 1916; Seguy, 1941; Gan, 1953; Kadhyrova, 1958; Gil Collado, 1960; Ternovoy, 1960-a; Valentyuk, 1969, 1970; Ternovoy, 1982), *W. magnifica* se muestra como una especie termófila, heliófila y con preferencia por climas secos, por lo que en su ciclo anual sus máximos poblacionales coinciden con los mínimos anuales de humedad relativa y precipitación, y con los máximos anuales de temperatura y fotoperiodo. Los mayores niveles de captura de adultos y de miasis observadas se obtuvieron por encima de 25ºC y 12,5 horas de luz (Julio-Agosto), de tal modo que el 90,6% de la actividad parasitaria se circunscribe a estas condiciones ambientales. Este comportamiento en relación a factores ambientales se ha demostrado frecuente en otras especies del género *Wohlfahrtia* (Ford, 1932, 1936; James y Gassner, 1947), y en otras especies parásitas como *Lucilia cuprina* (Monnig y Cilliers, 1944), *Chrysomyia bezziana* (Zumpt, 1965), *Chrysomyia ruffifaces* (Vogt, 1988-b) y *Dermatobia hominis* (Sancho, 1988).

W. magnifica se presenta como una especie en la que el ciclo de actividad de vuelo y el ciclo anual de actividad parasitaria se muestran estrechamente relacionados, produciéndose ambos en aquellas condiciones ambientales adecuadas para su desarrollo. Este comportamiento es común a otros 'Muscomorpha', que siguen las directrices de la correlación abundancia del parásito-abundancia de hospedador, caso de *Hypoderma bovis* (Gebauer y col., 1974; Bart y Minar, 1984), o la de *Przhevalskiana silenus* (Sayin, 1977), *Pharyngonimyia picta* y *Cephenemyia auribarbis* (Sugar, 1976), en el sentido de compartimentar su ciclo interanualmente en búsqueda de condiciones favorables para el desarrollo de su ciclo biológico. También se observa otra tendencia, consistente

TABLA 87: Duración del ciclo anual de *M. magnifica* en relación a la altitud y las condiciones climáticas.

ESTACION	ALTITUD	TEMPERATURAS MEDIAS					PARASITACION (Meses)		DURACION CICLO ANUAL
		MAYO	JUNIO	SEPT.	OCTUB.	NOV.	PRIMERAS MIASIS	ULTIMAS MIASIS	(Meses)
Pontones (J)	1.800	16,1	19,4	16,8	12,4	7,5	VII	VIII-IX	2 meses
Pontón Alto (J)	1.600	17,5	20,1	18,7	14,9	9,3	VI-VII	IX	3 meses
Santiago Espada (J)	1.400	19,4	24,6	24,7	17,6	11,8	VII	IX-X	4 meses
Cazorla (J)	1.200	19,6	24,1	25,3	18,0	11,6	VII	IX-X	4 meses
Alcaraz-1 (A)	1.200	18,9	23,8	25,9	17,1	10,7	VII-VIII	IX-X	4 meses
Alcaraz-2 (A)	1.000	22,3	27,8	26,5	19,8	13,9	VI-VII	IX-X	5 meses
San Clemente (GR)	1.000	23,0	26,4	26,9	19,6	14,1	VI	X	5 meses
Villapalacios (A)	900	23,0	27,7	26,9	18,4	11,6	V-VI	IX-X	6 meses
S.Lorenzo Ctrva. (CR)	800	22,1	28,4	27,1	20,1	14,3	VI	IX-X	6 meses
Abenojar (CR)	800	22,1	28,1	25,8	20,8	14,2	VI	X	5 meses
Tiscar (J)	800	23,4	28,2	27,2	20,5	15,5	VI-VII	X	5 meses
Santa Elena (J)	700	23,0	28,4	28,9	23,2	15,6	V-VI	X-XI	7 meses
Pozo Alcón (J)	700	25,4	29,3	27,6	20,5	12,6	VI	X	5 meses
Montoro (C)	600	29,2	33,5	32,5	25,7	17,8	V-VI	X-XI	6,2 meses
Terrinches (CR)	600	26,3	31,0	29,9	22,1	16,3	V	X-XI	6,3 meses
Carboneros (J)	500	25,9	30,7	31,0	24,3	16,7	V	X-XI	6,5 meses
Mengíbar (J)	400	27,0	31,9	31,9	26,0	19,8	V	X-XI	6,5 meses

J= Provincia de Jaen; A= Provincia de Albacete; CR= Provncia de Ciudad Real; C= Provincia de Cordova; GR= Provincia de Cranada.

en mantener dos picos poblacionales, uno invernal y otro estival, como es el caso de *L. cuprina* o *Musca autumnalis* (Norris, 1959; Pickens y Nafus, 1982; Monzu, 1983), coincidiendo en *L. cuprina*, el pico estival con el periodo de máxima prevalencia parasitaria (Moule, 1951).

En una perspectiva centrada en el género *Wohlfahrtia*, podemos observar que mientras *W. meigeni*, *W. intermedia*, *W. trina* (Kadhyrova, 1958) y *W. balassogloi* (Valentyuk, 1971) se presentan como especies cuyo ciclo anual se halla restringido a la Primavera y primera parte del Verano, *W. bella* (Kadhyrova, 1958; Soos y Papp, 1986) y, fundamentalmente, *W. magnifica* extienden su ciclo anual desde la última parte de la Primavera hasta el Otoño, por lo que cabe argumentar que esta especie posee el ciclo anual más largo de todo el género (Salem, 1938).

Cabe pensar que una especie como *W. magnifica*, con una distribución muy amplia (entre los meridianos 10 al 160 y los paralelos 30 al 60)(Soos y Papp, 1986), colonizadora de ambientes desde subdesérticos a subhúmedos, y marcadamente eurítopa, pueda presentar una duración del ciclo anual adecuada a las condiciones ambientales predominantes en los diferentes puntos de su distribución. Esta observación, razonable dentro de un contexto geográfico amplio, parece poder adecuarse a zonas geográficas más restringidas, como ya apuntaron Kunichkin y Kamzaev (1985). Esto último se puede observar claramente cuando se incluye el factor altitud en relación al ciclo anual.

En efecto, las condiciones climáticas van a sufrir marcadas oscilaciones en función de la altitud y situación geográfica, por lo que deberán existir condiciones favorables o restrictivas al ciclo anual de esta especie. Estos factores ya fueron analizados (Tabla 87) (Ruíz Martínez, 1985; Ruíz-Martínez y col., 1987), en un intervalo altitudinal que oscila entre los 1.800 y los 400 m.snM, observando que, efectivamente, altitudes elevadas imponen unas condiciones climáticas duras y consecuentemente un ciclo anual 'corto'. La duración del ciclo anual en los puntos más elevados de muestreo (1.800 m snM) se restringe a 2 meses por año, siendo no más de 4 meses/año hasta llegar a los 1.000 m snM, altura a la cual el ciclo se amplia a 5 meses. En los puntos más bajos (400-500 m snM) el ciclo anual de *W. magnifica* se sitúa alrededor de 6,5 meses/año, por lo que se ve que su duración puede multiplicarse algo más de tres veces a causa de la altitud.

De igual modo que ocurre con el caso de *W. bella*, *W. trina* y *W. indigens* (Baez, 1980), que pueden ser observadas

desde las dunas litorales hasta bosques subalpinos situados a 3.000 m snM, *W. magnifica* presenta una considerable valencia ecológica, al poder adecuar su ciclo anual a condiciones climáticas tan diversas como las existentes entre los pisos bioclimáticos Supramediterráneo de Cazorla o Alcaraz y Mediterraneo termófilo de la depresión del Guadalquivir.

Atendiendo a los porcentajes de captura de machos y hembras a lo largo del periodo de estudio (Tabla 32), podemos ver que sus proporciones se mantienen más o menos constantes, a excepción de los meses de Mayo y Septiembre, en los cuales las proporciones de machos registran incrementos discretos, que no cabe atribuir al sistema de captura, ya que éste es el resultado del total mensual. Por ello las opiniones de diversos autores (Pickens y Miller, 1980; Vogt y col., 1983; Elvin y Krafsur, 1984), afirmando que la madurez sexual es más precoz en los machos y que la elevación de la temperatura tiene un efecto directo en la maduración del ovario de la hembra, no se podrían aplicar en nuestro estudio al no existir desfase entre ambos sexos. Se podría pensar en que de las pupas «transiinvernantes» emergen primero los adultos machos, por lo que esta teoría podría justificar el cambio de signo en la emersión de los adultos.

No obstante, el hecho de registrarse un incremento del número de machos en Mayo podría representar una estrategia reproductiva de la población, ya que pensamos que su efecto, directa e indirectamente, sí podría repercutir en la dinámica anual de *W. magnifica*, ya que una mayor proporción de machos supondría un "pool" adecuado a comienzos del ciclo, que asegure un nivel adecuado de 'cópulas efectivas', y por tanto, un incremento de la descendencia que asegure su continuidad temporal a lo largo del ciclo anual. El efecto de un incremento del número de machos en Septiembre podría repercutir igualmente en un mayor número de descendientes que, en etapa diapaúsica, aseguren de algun modo la continuidad interanual de la especie.

RITMO CIRCADIANO

El ciclo diario de los 'Muscomorpha' se halla regulado fundamentalmente por el fotoperiodo y por las variaciones a lo largo del día de la temperatura. Por el fotoperiodo, ya que se tratan de dípteros diurnos, y por la temperatura, al ser incapaces de regular su temperatura corporal con mecanismos de homeostasis (Danilewsky, 1961).

A través de la frecuencia de captura, en nuestro estudio se deduce que *W. magnifica* presenta una actividad diaria de vuelo máxima de 13 horas (de 9 a 22 horas) y una mínima de 7 h (desde las 11 a las 18 horas), parámetros fuertemente influenciados por la estacionalidad. Paralelamente, la actividad parasítica diaria, medida en número de miasis producidas, se ha estimado entre 6 y 12 horas. Los valores máximos horarios en los que se ha detectado su actividad oscilan entre las 9 y las 21 h para todo el ciclo anual, lo que parece indicar que esta especie en ningún momento muestra signos de actividad crepuscular o próximo a ella (Tabla 34; Fig. 122).

De acuerdo con Portschinsky (1916), Gan (1953), Ternovoy (1960-a) y Valentyuk (1970), esta especie se hace activa hacia las 9 h y cesa su actividad a partir de las 18,30 h. No obstante habría que puntualizar que estos intervalos generales no deben ser interpretados taxativamente, pues observando la climatología anual podemos ver que el fotoperiodo y la temperatura caen rápidamente durante Septiembre, Octubre y Noviembre (más acusadamente en los dos últimos meses), pero esto no es así en Mayo-Junio y Julio-Agosto, ya que en el primero de ellos la caída de dichos factores ambientales no se produce hasta las 19-20 h, y en el segundo, el crepúsculo no sobreviene hasta las 22 h y la temperatura se mantiene elevada en dicho horario. Por tanto cabe aceptar una variación en la actividad diaria en relación al ciclo anual de *W. magnifica*, que en razón a su prolongada duración, presentará, consecuentemente, notables oscilaciones (Tabla 34; Fig. 122).

De este modo, mientras que en Mayo-Junio y Octubre-Noviembre no se observan moscas adultas hasta las 10-11 h y dejan de observarse a partir de las 18-18,30 h, en Julio, Agosto y Septiembre pueden observarse adultos activos a partir de las 8,30-9 h hasta las 20-21 h, con un cese en su actividad en las horas centrales del día, muy probablemente por excesiva elevación de temperaturas (Portschinsky, 1916; Gan, 1953; Valentyuk, 1970). Este cese en la actividad durante las horas de canícula no se ha observado en Octubre-Noviembre, cosa que parece razonable por la moderación de las temperaturas máximas diarias (INM, 1983) (Tabla 34; Fig. 122).

Según nuestros datos, no parecen existir diferencias significativas en el ritmo diario de machos y hembras, a excepción de incrementos discretos de captura de machos en las horas centrales del día, muy probablemente motivado por el stress hídrico de las horas de máxima insolación, como ocurre en otros dípteros (Seguy, 1941; Moule, 1951; Gan, 1953; Norris, 1959; Suenaga, 1963; Maier y Waldbauer, 1979; Pickens y Miller, 1980). Habría que anotar que, aunque se produce un descenso en la actividad adulta en las horas de

máxima insolación, esta actividad no cesa totalmente en el caso de *W. magnifica*, hecho muy probablemente derivado de su notable adaptación a condiciones de extrema sequedad, en base a la reducción del diámetro de los espiráculos torácicos, que ya fuera observada por Kasjakina (1972). Por otra parte, las hembras parecen ser las últimas en cesar la actividad diaria, aunque no de una forma muy significativa.

Siguiendo con los criterios de Danilewsky (1961), podemos ver una relación directa entre fotoperiodo e incremento diario de la temperatura y la actividad diaria presentada por *W. magnifica*, de tal modo que puede decirse que, en términos absolutos, esta especie aprovecha entre el 66,7 y el 89% de las horas de luz disponibles al dia para su actividad de vuelo, y entre el 57 y el 69% de las horas de luz para su actividad parasitaria (Tabla 34).

La existencia de factores ambientales que alteran drásticamente el ritmo diario de *W. magnifica* ya fue apuntado por Portschinsky (1884), al observar que la lluvia y el viento son dos de los más importantes factores que pueden provocar el cese de la actividad adulta. Posteriormente Seguy (1941), Gan (1953), Kadhyrova (1958) y Gil Collado (1960) observaron que en días nublados y en aquellos en que se produce un descenso anómalo de la temperatura, apenas se observan adultos. Todos estos factores parecen tener una marcada influencia en la mayoría de las especies que componen el género (Ford, 1932, 1936; James y Gassner, 1947; Kadhyrova, 1958; Valentyuk, 1970).

El efecto de las precipitaciones tiene una poderosa influencia en la actividad de todos los 'Muscomorpha' (Zumpt, 1965; Gebauer y col., 1974; Sayin, 1977; Teskey, 1981), provocando una inactividad total (Tabla 35-a).

Con menor intensidad, la soleación parece tener una gran influencia sobre el ciclo diario de *W. magnifica*. En nuestro estudio esta especie presenta una marcada termofilia y heliofilia (Tabla 35-a). Y así parece ser en efecto, pues al realizar una experiencia en cultivos de adultos en laboratorio a base de simular un 'sol artificial' con una potente fuente luminosa, se pudo comprobar que el 92 % de los adultos presentes eran fuertemente atraidos por ella, a razón de 37 adultos/minuto (Tabla 35-b). Este factor se muestra como no determinante en otros dípteros (Suenaga, 1963), aunque este carácter heliófilo es muy general en 'Muscomorpha', presentándose muy marcado en la mayoría de Calliphoridae y Sarcopha-

gidae (Ford, 1936; Norris, 1959; Suenaga, 1963; Catts, 1964; Burgess y col., 1972; Monzu, 1983; Vogt y col., 1983; Baumgartner y Greemberg, 1985; Vogt y col. 1985; Vogt, 1988). Con la reducción de la actividad adulta se produce un descenso de la actividad parasitaria (no llegándo al 3,5% del total) (Tabla 35-a).

Aunque genéricamente muchos autores opinan que la velocidad del viento infiere directamente en la actividad de vuelo del adulto, sólo Pickens y Miller (1980) comprueban que *Musca autumnalis* no vuela cuando existen vientos de más de 16 km/h. Por los datos obtenidos en nuestro estudio, cabe pensar que la robustez y potencia de vuelo de un Sarcophagidae como *W. magnifica* sean los únicos elementos responsables de que se registre cierta actividad de vuelo con velocidades del viento de hasta 30 km/h. Al observar la Tabla 35-a podemos ver que con una velocidad del viento de 24-30 km/h la actividad de los machos desciende acusadamente, pero en las hembras se reduce aún más notablemente, y mucho más en cuanto a su actividad parasitaria (no superando el 4% del total de miasis observadas). Es muy probable que este efecto pueda estar correlacionado con la reducción en la capacidad de vuelo de hembras grávidas que Cristal y Guillot (1978) observaran para *Cochlyomyia hominivorax*, cosa que parece cierta en nuestro estudio, si atendemos al número de miasis observadas (Tabla 35-a).

El efecto de la temperatura en el ritmo diario se deja sentir por debajo de 16ºC y por encima de 32ºC, coincidiendo con las observaciones de Gan (1953) y Valentyuk (1970), aunque estos autores encontraran un rango menor de preferencias térmicas (entre 18 y 27ºC). La influencia de la temperatura nos muestra unas preferencias solapadas, pero, a la vez, perfectamente diferenciadas entre actividad diaria de vuelo y actividad parasitaria. De este modo, mientras que el 87% de los adultos capturados se sitúan en un rango térmico de 20 a 28ºC, descendiendo a los 28ºC e inactivándose a los 32ºC, el 88% de la actividad parasitaria se restringe al intervalo desde 24 a 28ºC (Tabla 35-a).

Wohlfahrtia magnifica se presenta como una especie euritérmica si la comparamos con otras del género (James y Gassner, 1947; Kadhyrova, 1958; Valentyuk, 1969, 1970), y diversas especies de Calliphoridae (Suenaga, 1963, Nuorteva, 1964; Vogt y col., 1983, 1985), Cuterebridae (Catts, 1964) e incluso algunos Muscidae (Pickens Miller, 1980; Mello y García, 1988), todas ellas de caracter más estenotérmico. Coincide, por contra, con algunas especies de Calliphoridae y Cuterebridae de la región Neotropical (Baumgartner y Greemberg, 1985; Sancho, 1988).

Con nuestro estudio, podemos deducir que las precipitaciones (en periodos de más de 2 horas), la soleación, velocidades del viento superiores a 24-30 km/h y temperaturas por debajo de 18ºC y por encima de 32ºC, reducen notable y drásticamente (según el caso) todo signo de actividad del adulto (Tabla 35-a).

EMERSION DEL PUPARIUM Y ADQUISICION DEL VUELO

La etapa pupal queda enmarcada, normalmente, entre la formación del puparium y la emersión del adulto del mismo (Richards y Davies, 1984). No obstante, parece necesario puntualizar que la etapa pupal terminaría teóricamente con la ruptura del puparium por parte del adulto en emersión. Esta etapa de emergencia adulta puede ser subdividida en 2 fases iniciales: ruptura y salida del puparium (Fraenkel y Bhaskaran, 1972). Además cabe distinguir una tercera, que creemos importante, como es la salida al exterior desde el sustrato donde se ha producido la metamorfosis pupal.

En nuestro estudio (Tabla 36; Fig. 123) el tiempo utilizado en las fases de ruptura y salida del puparium es independiente de la profundidad a la que se halle albergada la pupa (9,7'; 11,16'; 10,30', respectivamente para 0-20 cm, 20-40 cm y 40-60 cm). Sin embargo, el tiempo empleado en salir a la superficie se incrementa en razón a la profundidad (0,25'; 2,25'; 3,16' en los mismos intervalos de profundidad analizados).

Observando estos datos, se puede ver que lo que determina cuantitativamente el proceso (Tabla 36; Fig. 123) es el tiempo utilizado en las fases de ruptura y emersión del puparium, de ahí que no exista una diferencia significativa del tiempo total de emersión al exterior entre las pupas situadas superficialmente (11,35') y las situadas a la máxima profundidad considerada (14,56').

Por otra parte, si admitimos que debe existir un máximo teórico de tiempo de emersión, por encima del cual la supervivencia del adulto estaría en peligro en esta fase de su ciclo, cabe pensar que las pupas situadas más profundamente compensan su tiempo total de emersión incrementando la velocidad de la misma. Este carácter puede ser observado en nuestras experiencias, ya que la velocidad de emersión de las pupas situadas más profundamente (4,12 cm/min) es muy superior a la de aquellas otras pupas situadas más superficialmente (1,76 cm/min).

En pruebas de campo, la fenología diaria de la emersión

(Tabla 37; Fig. 124), apunta claramente a que este proceso se produce en horas nocturnas y primeras del día (66,56%), hasta el mediodía (22,3%), periodo a partir del cual el ritmo de emersión se reduce drásticamente. Coincidiendo con Raymort (1954) y Norris (1959), los adultos recién emergidos son presa fácil para numerosas aves insectívoras, hormigas, avispas depredadoras, coleópteros, etc., ejerciendo todos ellos una presión de depredación que probablemente haya motivado que, tanto en cultivos en laboratorio, como en pruebas de campo, la emersión adulta de *W. magnifica* y *L. cuprina* (Norris, 1959) se produzca preferentemente en horas nocturnas (66,56%), existiendo otro incremento hasta el mediodía (22,3%). Este mecanismo podría ser decisivo en la supervivencia adulta post-emergencia. Si tenemos en cuenta que bajo el suelo las condiciones de iluminación no existen, cabe aceptar que la temperatura y humedad relativa ambiental (parámetros de variación durante el ciclo circadiano) serán los que influyan sobre este proceso, de tal modo que, observando la Tabla 37, podemos ver que la emersión coincide con aquellos periodos en los que la irradiación solar no es la máxima.

Examinando los ritmos de emersión para ambos periodos (crepúsculo-noche y primeras horas del día), podemos ver que son muy similares (20,3 adultos/hora y 17 adultos/ hora, respectivamente) (Tabla 37; Fig. 124), lo que podría indicar que, además de las razones expuestas anteriormente, exista una búsqueda de la elevación de la temperatura propicia para iniciar el vuelo. En este sentido, al estudiar los tiempos de despliegue alar y de adquisición de vuelo activo (Tabla 38), podemos ver que ambos procesos son prácticamente simultáneos temporalmente, ya que de los 6 a 9 min que dura el proceso, entre 4 y 7 min se emplean en el despliegue de las alas. Por sexos no parecen existir diferencias notables, aunque se puede observar que las hembras adquieren un vuelo activo un poco antes que los machos, pero no de una forma general.

DISPERSION POST-EMERGENCIA

Tras la emergencia del puparium se produce lo que algunos autores denominan «éxodo» (MacLeod y Donelly, 1963), es decir, un vuelo 'dispersivo' para alejarse cuantitativamente del punto de emersión y, de este modo, colonizar nuevas áreas, hecho que es común en 'Muscomorpha'. Este vuelo dispersivo post-emergencia puede estar alternado con un vuelo 'interdispersivo', de cara a obtener alimento (MacLeod y Donelly, 1963). El vuelo dispersivo debe producirse antes de las primeras cópulas, pues el vuelo de las hembras grávidas esta notablemente mermado (Crystal y Guillot,

1978). Aunque en Sarcophagidae no se conoce la existencia de agregaciones geográficas o estacionales (Catts, 1964), sí se sabe que en algunos Calliphoridae, como en *L. cuprina* se producen agregaciones de machos en las cercanías de los rebaños, por darse allí un olor atractivo, similar al que producen las hembras de esta especie (Hepburn y Nolte, 1943; Shorey y col., 1969), efecto que es muy probable que ocurra en *W. magnifica* por la gran tendencia a asociarse con su hospedador hecho observado en nuestro estudio (Tabla 39; Fig. 125).

Siguiendo las pautas de Donelly (1958) y MacLeod y Donelly (1958) de marcaje y seguimiento con P^{32}, y los sistemas de recaptura de adultos marcados (Welch, 1988), nuestros resultados mejoran sustancialmente los obtenidos por Ternovoy (1960-b) y Valentyuk (1970, 1972) para *W. magnifica* en la Unión Soviética (en los que el porcentaje de recaptura no supera el 3%, mientras que en nuestro estudio este porcentaje se elevó al 7%.

Según nuestros datos, *W. magnifica* en su dispersión post-emergencia recorre un mínimo de 200 m y un máximo de 3.000 m, con el 71% de las capturas realizadas entre 1000 y 2000 m., registrándose ligeras diferencias en favor de los machos, que parecen recorrer más distancia por término medio que las hembras (1.500 y 1.000 m, respectivamente) (Tabla 39; Fig. 125).

Estos valores de dispersión, aunque muy por debajo de los obtenidos para *Chrysomyia albiceps* y *C. marginalis* (Braack y Retief, 1986) y los máximos observados para *L. cuprina* (Gilmour y col., 1946) (Tabla 86), son equiparables a los obtenidos por Norris (1959) para *L. cuprina* y los de Brenner (1984) para *C. hominivorax*, así como para los intervalos mínimos y máximos de Ternovoy (1960-b) y Valentyuk (1972).

No cabe pensar, debido al estrecho intervalo de valores, que los mínimos de dispersión post-emergencia obtenidos para *W. magnifica* (Tabla 39) puedan corresponder con un vuelo 'interdispersivo' (MacLeod y Donelly, 1963). Además, esto no parece probable habida cuenta que esta especie muestra una fuerte atracción por el entorno donde se desarrolla la vida del ganado, como ocurre en otras especies (Hepburn y Nolte, 1943; Norris, 1959; Shorey y col., 1969).

TABLA 88: DISPERSION POST-EMERGENCIA EN ALGUNOS MUSCOMORPHA

ESPECIE	DISTANCIA	AUTOR
L. cuprina	2.000-3.000 m	Norris, 1959
L. cuprina	6.000 m máximo	Gilmour y col., 1946
C. hominivorax	3.000 m	Brenner, 1984
C. albiceps	37.500 m	Braack y Retief, 1986
C. marginalis	63.500 m	Braack y Retief, 1986
W. magnifica	160-2.500 m	Ternovoy, 1960-b
W. magnifica	150-3.500 m	Valentyuk, 1972
W. magnifica	200-3.000 m	GRANADA, 1990

Las diferencias observadas en cuanto a la dirección seguida por los adultos en la dispersión (Tabla 39; Fig. 125) no parecen establecer una orientación concreta predominante, aunque ligeramente tienden a volar en dirección Sur (SE y SO, con un 60,52%). No ocurre esto con los lugares de captura, en los que se muestra, una vez más, la vinculación de *W. magnifica* por sus hospedadores (100% de las capturas). Esto sí podría justificar el hecho de que, al igual que ocurre en los estudios de Ternovoy (1960-b) y Valentyuk (1972), muchos adultos queden muy próximos al punto de emergencia adulta.

SUPERVIVENCIA DE LA FASE ADULTA

La dificultad que implica el seguimiento de la evolución de poblaciones naturales de dípteros (debido a su actividad, capacidad de desplazamiento, fluctuaciones y tasa de recambio generacional), es una de las motivaciones fundamentales por las que, para evaluar la supervivencia máxima o la vida media de un díptero adulto, se recurra a su cultivo en condiciones de laboratorio. Los valores obtenidos mediante este cultivo van a ser una medida fiel, pero teórica, de lo que puede ocurrir en la naturaleza. En la actualidad se ha reproducido en el laboratorio el ciclo del adulto de muchas especies de 'Muscomorpha'. Indiscutiblemente, el laboratorio facilita la fijación de unas condiciones nutricionales y ambientales presumi-

blemente adecuadas a su desarrollo, pero elimina el concurso de diversos factores aleatorios (disminución puntual de recursos tróficos, cambios negativos en las condiciones ambientales, presión de depredación, etc) que deberán influir en la supervivencia del adulto.

Aceptando que en nuestras experiencias se han conjuntado todos aquellos factores de cultivo que no incidan negativamente sobre los datos obtenidos (volumen de aire disponible, fotoperiodo, alimentación, humedad relativa, temperatura, aireación, etc.)(Ford, 1936; Zumpt, 1965; Eschle y DeFoliart, 1965; Valentyuk, 1969; Burgess y col., 1972), los resultados obtenidos para *W. magnifica* nos muestran, en términos absolutos, una supervivencia máxima de 57 días, una mínima de 1 día y una vida media adulta de 19,35 días, con notables oscilaciones en relación al sexo y el ciclo anual (Tabla 40, 41; Fig. 126, 127).

Considerando el factor sexo en relación a la supervivencia adulta, podemos observar que mientras la supervivencia mínima para machos y hembras fué de 1 día, los valores máximos para machos fueron estimados en 39 días y para las hembras en 57 días, hecho que se muestra en contraposición con las reglas generales en 'Muscomorpha' (Zumpt, 1965; Teskey, 1981), si no se hubiesen tratado de hembras estériles en su totalidad. El valor medio de la supervivencia en el caso de los machos es significativamente superior al de las hembras, con 26,1 y 15,97 días respectivamente. Estos valores deben resultar razonables, habida cuenta que en Sarcophagidae y Calliphoridae, las hembras mueren una vez realizada la puesta (Zumpt, 1965), por lo que la vida media global de las hembras se reduce considerablemente.

Los valores de supervivencia adulta obtenidos en nuestro estudio, ligeramente superiores a los obtenidos por Valentyuk (1969), se hallan enmarcados dentro de los valores medios obtenidos para otras especies del género (Ford, 1936; James y Gassner, 1947; Eschle y DeFoliart, 1965; Burgess y col., 1972).

No obstante, y analizando la Tabla 89 podremos ver que la duración de la vida adulta en los 'Muscomorpha' es un parámetro extraordinariamente diverso, que podrá oscilar desde los 106 días de *Musca vetustissima* (Vogt, 1987), hasta los 6 días de *Metacuterebra apicalis* (Leite y Williams, 1988).

TABLA 89: DURACION DE LA VIDA ADULTA EN LOS MUSCOMORPHA

Especie	Duración Vida Adulta	Autor
Musca vetustissima	28-106 dias.	Vogt, 1987
Lucilia cuprina	24-70 dias	Monzu, 1983
Stomoxys calcitrans	13-38 días	Mello y García, 1988
Phaenicia sericata	15-40 días	Zumpt, 1965
Sarcophaga carnaria	20-40 días	Draber-Monko, 1973
Musca autumnalis	20-25 días	Pickens y Miller, 1980
Wohlfahrtia pattoni	21-28 días	Burgess y col., 1972
Wohlfahrtia vigil	20-30 días	Ford, 1936
Wohlfahrtia opaca	18-30 días	James y Gassner, 1947
Wohlfahrtia magnifica	17-25 días	GRANADA, 1990
Wohlfahrtia magnifica	15-17 días	Valentyuk, 1969
Dermatobia hominis	8-19 días	Sancho, 1988
Metacuterebra apicalis	6 días	Leite y Williams, 1988

Con relación al ciclo anual (Tabla 41; Fig. 127-I, II), la vida media del adulto sufre un ligero incremento en Julio (25,4 días), para, desde aquí, ir paulatinamente reduciéndose hasta llegar a Septiembre, mes en el cual la vida media adulta se ha reducido a la mitad (12,4 días). Por tanto, se observa una tendencia general a una reducción de la vida media adulta conforme avanza el ciclo anual, aún cuando las condiciones ambientales sean muy favorables para prolongar la supervivencia adulta, como se puede observar para el caso del mes de Agosto.

Realizando un análisis discriminativo por sexos en relación al ciclo anual, podemos ver que la tendencia presentada por machos y hembras a lo largo del ciclo son netamente diferentes, ya que la vida media de los adultos machos tiende a reducirse paulatina y uniformemente, desde los 29,4 días de Junio, hasta los 22,5 días en Septiembre (Tabla 41). La tendencia de las hembras, tras un incremento discreto de Junio a Julio (de 18,2 a 19,2 días), se reduce bruscamente a la mitad en el mes de Septiembre (10 días de vida media) (Tabla 41). Como anteriormente se observó, la estrategia reproductora presentada por *W. magnifica*, en el sentido de incrementar el número de machos en Septiembre para asegurar un número adecuado de

cópulas, se ve reforzado con una vida media de machos significativamente mayor a las hembras. Parece razonable que dicha estrategia reproductora se desarrolle temporal y cuantitativamente (más machos y con una vida media mayor).

Un análisis cronológico del cultivo (Tabla 40; Fig. 126), nos muestra que la mortalidad no es uniforme durante el ciclo de vida, con tres incrementos puntuales muy importantes de cara a la supervivencia adulta. La curva de mortalidad refleja claramente estos incrementos, de tal modo que el primero de ellos está situado en los primeros cinco días de vida adulta, y supone un 30% de mortalidad total. Desde este momento, la curva se hace más suave hasta llegar al segundo punto de incremento de la mortalidad, situado hacia el día 20 de cultivo, en el cual el número de adultos presentes en el cultivo queda por debajo del 50% respecto del inóculo poblacional inicial. Este segundo punto se corresponde con el límite superior de la vida media del adulto de *W. magnifica*. El tercer punto de incremento de la mortalidad se corresponde con los 30 días de cultivo, a partir del cual quedan muy pocos adultos vivos (alrededor del 3,25% del total)(Fig. 126).

De los tres puntos de mortalidad observados en el ciclo de vida de *W. magnifica*, sólo encontramos una correlación causa-efecto para el primero de ellos. En concordancia con Valentyuk (1969), Burgess y col. (1972), y, Mello y García (1988), la mortalidad observada en los primeros días de cultivo, deberá obedecer a una mortalidad normal en poblaciones naturales de dípteros, además que deberá influir, aunque en menor grado, una mortalidad debida a la adaptación de los adultos a las condiciones de cultivo.

La supervivencia presentada por machos y hembras sigue un paralelismo notable, aunque sus principales puntos de incremento en la mortalidad difieren claramente. De este modo, en los machos, tras una mortalidad muy elevada en los primeros 5 días de cultivo, se sucede un prolongado periodo de vida en el cual la mortalidad se situa en niveles bajos, inferiores al 4% en promedio. Tras este periodo de 'estabilidad' se sucede, aproximadamente hacia el día 30 de cultivo, una verdadera mortalidad en masa de los machos (Tabla 40; Fig. 126). Para el caso de las hembras, tras sufrir al igual que los machos una mortalidad muy elevada en los primeros días de cultivo, el periodo de 'estabilidad' sólo llega al día 20, en el que se produce una reducción drástica de las hembras adultas presentes (24,75%) (Tabla 40).

El diferente comportamiento en machos y hembras justifica las tres inflexiones observadas en la curva de supervivencia, debién-

dose el primer punto a la mortalidad de machos y hembras, el segundo en su práctica totalidad a la mortalidad de las hembras y el tercero debido casi exclusivamente a los machos.

Consecuentemente a la oscilación anual de la vida media del adulto de *W. magnifica*, se produce una modificación de la oscilación cronológica en el ciclo adulto de esta especie (Tabla 41). Así, mientras en Junio y Julio, el cultivo de adultos se mantiene numéricamente por encima del 50% hacia el día 20, en Agosto y Septiembre en igual periodo sólo se mantienen vivos el 39,25 y 30,25% de adultos respectivamente. Por sexos, se observa una tendencia idéntica a la observada para el análisis total, por lo que se puede pensar que el ciclo anual no interfiere con la cronología de la mortalidad natural de machos y hembras.

COPULA Y PUESTA

Una vez en la época 'favorable', las «generaciones transinvernantes» de los dípteros, en general, se procuran la toma de proteínas necesarias para la maduración sexual, la cual se puede producir a las pocas horas e incluso días, tras la emersión. En el caso concreto de los 'Muscomorpha', la similitud morfológica de la genitalia externa hace que el proceso de cópula sea muy similar a todo el grupo (Hennig, 1948; Teskey, 1981; Richards y Davies, 1984), y, aunque las variaciones registradas vienen en el sentido del tipo de pauta seguido para proceder a la cópula, puede decirse que, en general, ésta es muy simple. Anualmente las cópulas se producen con el comienzo de las primeras generaciones adultas y se suceden ininterrumpidamente hasta el final del ciclo anual. Las puestas que se derivarán de estas cópulas parecen seguir dos estrategias claramente diferenciadas, ya se traten de especies ovíparas o larvíparas (Oldroyd, 1973), y dependerán a su vez de los hábitos saprosarcófagos o parásitos de las diversas especies.

Todos los autores coinciden en señalar que la madurez sexual en los 'Muscomorpha' se produce a las pocas horas tras la emersión del puparium (Zumpt, 1965; Richards y Davies, 1984), pero, además, algunos autores han demostrado que para la maduración sexual y el desarrollo ovárico de las hembras de Calliphoridae es necesario el concurso de una alimentación con agua y proteínas (Barton-Browne, 1958, 1962, 1976, 1979, 1980). En las familias Sarcophagidae y Calliphoridae, de una forma genérica, se ha argumentado el hecho de que los machos no precisan del concurso de proteínas

en su alimentación para madurar sexualmente (Mackerras, 1933; Webber, 1958; Norris, 1959), aunque se piensa que para las hembras sea estrictamente necesario.

En *Wohlfahrtia magnifica* (Tabla 42), cultivos alimentados únicamente con un sustrato de mantenimiento (a base de agua azucarada), nos muestran que las hembras no maduran sexualmente y por tanto no hay puestas. No ocurre esto con los machos, que se muestran activos desde el principio. Sin embargo, cuando se producía una pequeña ingesta de proteínas provenientes de la hemolinfa de los individuos muertos (no retirados del cultivo en otra experiencia), y que era succionada por los adultos vivos, provocaba que el 2,28% de las hembras realizasen la puesta, aún en ausencia de sustratos proteicos, desde los primeros días de cultivo.

Por otro lado, en cultivos donde se dispone de un sustrato de mantenimiento más un sustrato proteico, las primeras puestas (3,9%) se producen en los primeros 5 días de vida, periodo que coincide con la maduración sexual observada en *Musca autumnalis* (Pickens y Miller, 1980), *Musca domestica* (Elvin y Krafsur, 1984) y *Lucilia cuprina* (Barton-Browne, 1962; Woodburn y Vogt, 1982). En otra experiencia, al retrasar la incorporación al cultivo de los sustratos proteicos en 5 ó 10 días, se observó el retraso simultáneo de la maduración sexual en 5 a 8 días (Tabla 42). A modo de test de comprobación, se pudo observar que el aporte de proteínas animales (procedentes de carne de vacuno y ovino) tuvieron un índice de apetencia de entre el 96 y el 100%, ya que los adultos presentes se alimentaron de ellos en las 4 primeras horas tras su introducción en el cultivo. Por ello cabe pensar que la no maduración sexual observada no debe ser atribuida a carencias en la dieta.

En el cultivo de *W. magnifica* (Tabla 43; Fig. 128), aunque ya fueron observadas cópulas en el primer día de vida (4,32%), la mayoría de ellas se produjeron entre los dias 3º y 9º de cultivo (92,10%), hecho que podría ser extrapolado a las poblaciones naturales de esta especie. En esta estrategia coincide con otras especies de *Wohlfahrtia* (Burgess y col., 1972) y con una gran mayoría de 'Muscomorpha' (Zumpt, 1965), haciendo la salvedad de que el contacto macho-hembra en la naturaleza no se debe producir con igual facilidad que en cultivos de laboratorio.

Por otra parte, los machos presentan actividad copuladora desde las primeras horas de vida, intensificándose notablemente en el transcurso del primer día de vida, produciéndose, como ya observaran Burgess y col. (1972) y Draber-Monko (1973), un auténtico 'stress' en las colonias de laboratorio. Este hecho, de alguna manera, justifica-

ría el que, aunque no se produzca una emersión simultánea de cada una de las distintas generaciones anuales de *W. magnifica*, la notable actividad de los machos debe provocar efectos muy similares, en cuanto a su eficacia en la cópula, a los observados en laboratorio. Esta actividad copuladora de los machos les hace copular con otros machos y hembras muertos, hecho que ya ha sido observado en otros Sarcophagidae (Draber-Monko, 1973; Burgess y col., 1972), y que ha resultado ser muy común en nuestro estudio (40% de los machos estudiados). Este comportamiento se produce en los primeros días de cultivo, y pudiera estar influido por la adquisición de una sensibilidad visual más temprana en machos que en hembras, como ocurre en *Cochlyomyia hominivorax* (Goodenough y col., 1978).

Pese a que las observaciones de la pauta seguida para la cópula puedan dar lugar a una interpretación subjetiva del proceso, la acumulación de observaciones repetitivas individual y temporalmente durante el estudio (350 cópulas completas), hace que se pueda pensar que los pasos expuestos resuman la actividad total para *W. magnifica*.

Aunque se puedan diferenciar tres fases en el proceso de cópula no queremos por ello que se pueda pensar en la existencia de una pauta elaborada en *W. magnifica*, como ocurre en otros muchos dípteros (Zumpt, 1965; Gebauer y col., 1974; Sugar, 1976) (Tabla 44; Fig. 129). Este tipo de cópula debe ser denominado como 'simple' (Seguy, 1941), sin existir ningún tipo de cortejo previo (al menos con manifestación externa aparente), y sin que existan comportamientos específicos previos al proceso de cópula, como las «estaciones de vigilancia» (observadas por G. Illot y col. -1978-) en *C. hominivorax*, e indicio alguno de poligamia (frecuente en otros Sarcophagidae -Berndt y Groth, 1970-).

La duración de la cópula se ha mostrado en nuestro estudio como un carácter muy variable (Tabla 45), pues se han observado cópulas con una duración inferior a 1 minuto y otras que han superado los 10 minutos. No obstante, atendiendo a la frecuencia de observación, cópulas entre 3 y 7 minutos son las más frecuentes (66,26%), por lo que las cópulas inferiores a 1 minuto de duración pueden ser cópulas inefectivas.

La Fenología de puesta (Tabla 43; Fig. 128), muestra que hasta el día 3º de cultivo no se producen las primeras puestas (2,76%), si bien la mayoría de ellas se producen entre los 6 y 9 días de vida (73,73%). Entre los 12 y 15 días se reducen a un 23,03%. A partir de este momento no se registra actividad de puesta alguna

hasta el final de la vida adulta. Cabe, por tanto, aducir aquí un razonamiento análogo al realizado para la actividad de cópula, en el sentido de observar que la actividad de puesta se restringe prácticamente a los primeros 15 días de vida adulta (la actividad de cópula fué fijada desde el día 3º al 9º), dependiendo, en la naturaleza, de la disponibilidad de agua y proteínas necesarias para la maduración sexual de las hembras. Por el desfase cronológico observado entre cópula-puesta, se puede pensar que la maduración ovárica en *W. magnifica* es un proceso que puede durar entre 2 y 6 días.

Como ya observara Oldroyd (1973) la puesta en dípteros ovíparos y larvíparos sigue pautas divergentes pues al contrario que en las especies ovíparas, en las que la puesta se produce en escaso margen de tiempo y la práctica totalidad de la puesta es depositada en 1 ó 2 veces, en las especies larvíparas la maduración secuencial de las larvas a lo largo del útero materno influirá directamente en la secuencia de puesta y en el tamaño de la misma. Es por esto que las puestas se suceden con un intervalo más largo que el correspondiente a las cópulas, entre 7 y 9 días más para el caso de *W. magnifica*, solapándose tiempos de cópula y puesta en los 10 primeros días de vida (Tabla 43; Fig. 128).

En contraposición a la larga duración de la cópula, la duración de la puesta en *W. magnifica* se sucede con rapidez, ya que, aunque el proceso dure entre 30 segundos y 2 minutos y 30 segundos, el 58,95% de las puestas se efectúa entre 1'30'' y 2', lo que implica una expulsión rápida de las larvas I sobre el sustrato de puesta (Tabla 46). Pero, es más, la duración de la puesta en el laboratorio es significativamente más prolongada que la duración de la puesta sobre un hospedador en condiciones naturales, reduciéndose el tiempo empleado en algo más de la mitad (casi el 89% de las puestas se efectuan entre 30'' y 1'). Esta reducción notable del tiempo empleado en la puesta debe obedecer a que el hospedador ofrece una 'resistencia' a ser parasitado, por lo que la hembra de *W. magnifica* deber buscar la máxima efectividad en la expresión número de larvas puestas/ tiempo empleado en la puesta. Estas observaciones podrían indicar que las hembras de esta especie planifican en el tiempo el proceso de larviposición.

Adhiriéndonos a la opinión de Grunin (1953) y Zumpt (1965), pensamos que es difícil discernir el tamaño de puesta en dípteros larvíparos y parásitos obligados de vertebrados (organismos de una gran capacidad de percepción y dominio del entorno), ya que el tamaño de puesta observado no coincide con el potencial biótico de la especie. Es por ello que parece necesario discernir las diferencias entre tamaño de puesta, observado en pruebas de campo y laboratorio

(Tabla 47) y el potencial biótico de *W. magnifica*, observado por disección abdominal (Tabla 48).

En nuestro estudio, el tamaño de puesta, tuvo un mínimo de 6 larvas/puesta y un máximo de 63 larvas/puesta, situándose sus valores promedio en 40 larvas/puesta (Tabla 47), que son normalmente depositadas entre 3 y 6 tandas de puesta.

Sin embargo, el potencial biótico de *W. magnifica* se halla situado entre 80 y 100 larvas/hembra como promedio (57,14%) (Tabla 48). Este valor está muy por debajo de lo expuesto por Portschinsky (1916), Seguy (1941) y Gil Collado (1960) que lo sitúan entre 120 y 170 larvas/hembra. Varios hechos podrían intentar justificar este desfase de valores, pero a la luz de la bibliografía consultada parece probable que Portschinsky (1916) por analogía, asociara el tamaño de puesta de *W. magnifica* al presentado por *Sarcophaga carnaria* (Portchinsky, 1892-citado en Draber-Monko, 1973-) y los otros autores basaran sus opiniones en éste autor. Es por esto que pensamos que el potencial biótico de *W. magnifica* es menor al reseñado en la bibliografía del tema.

Como se puede observar en la Tabla 90, el potencial biótico en 'Muscomorpha' es muy variable numéricamente, tanto en especies ovíparas como en aquellas otras larvíparas, aunque pueda mostrarse como un carácter poco variable si atendemos al género estudiado (Zumpt, 1965).

Sin embargo, al analizar esta Tabla 90, podemos ver que aunque el potencial biótico es un carácter dependiente del género, independiente relativamente del carácter ovíparo o larvíparo del díptero que se trate, sí parece que el número de tandas de puesta es significativamente mayor en el caso de las especies parásitas. Esto parece consecuente con el razonamiento anterior, ya que el adulto realiza la ovo- o larviposición sobre un hospedador que presenta una reacción de inquietud ante el parásito, y como ejemplo lo suficientemente gráfico podemos aducir la reacción de estampida de los Bovidae frente al ataque parasitario de *Hypoderma* sp. (Gebauer y col., 1974).

TABLA 90: POTENCIAL BIOTICO EN LOS MUSCOMORPHA.

ESPECIE	POTENCIAL BIOTICO	M	TANDAS DE PUESTA	AUTOR
L. cuprina(O)*	1000	1000	(10-25)	Monzu, 1983
Ph. sericata(O)	2000-3000	2500	(9-10)	Zumpt, 1965
C. vicina(O)	500-1000	500	(3- 4)	Erzinclioglu y Davies, 1984
C. antropophaga(O)*	300-500	400	(2)	Zumpt, 1965
C. bezziana(O)*	1000	1000	(12-20)	Zumpt, 1965
G. pecorum(O)*	1300-2400	1800	(10-15)	Zumpt, 1965
M. autumnalis(O)	230	250	(10)	Killough y McClellan, 1965
S. calcitrans(O)	412	412	(3- 7)	Mello y García, 1988
D. hominis(O)*	30- 40	35	(3- 6)	Sancho, 1988
P. argyrostoma(L)	349- 460	404		Zhody y Morsy, 1982
S. haemorrh. (L)*	30- 64	45	(1- 2)	Zumpt, 1965
Ph. picta(L)*	40- 150	100	(8-20)	Zumpt, 1965
C. auribarbis(L)*	200- 500	350		Zumpt, 1965
R. purpureus(L)*	700- 800	750	(8-40)	Zumpt, 1965
O. ovis(L)*	500	500		Zumpt, 1965
W. magnifica(L)*	80- 100	96	(2- 6)	GRANADA, 1990

(O) = especie ovípara (L) = especie larvípara
M = Estima media de puesta * especies parásitas

Sabiendo que el 69% de los machos de *W. magnifica* realizan cópulas (Tabla 43)(registrándose por tanto un 31% de esterilidad masculina) y que sólo el 58,97% de las hembras realizan puestas (Tabla 43)(con un 41% de esterilidad femenina); todo ello con una tasa de esterilidad específica del 36%; y conociendo el potencial biótico de la especie, estimado en promedio de 96 larvas/hembra, podremos calcular la Tasa de Fecundidad para *W. magnifica*. Esta tasa de fecundidad arroja valores teóricos de 56,64 larvas/hembra estando en proporción de sexos de 1:1 (Tabla 49).

Además, si tenemos en cuenta que el cálculo de la tasa de fecundidad en *W. magnifica* es un valor teórico (56,64 larvas/hembra) que representaría el máximo de descendientes producidos por hembra, y lo relacionamos con el tamaño medio de puesta observado en condiciones naturales (40 larvas/puesta, Tabla 47), podemos realizar una estima de la tasa de fecundidad teórica mínima en la naturaleza, si existen condiciones de mortalidad de la hembra tras la primera puesta, y que puede ser calculada en 23,6 larvas/hembra (Tabla 49). Paralelamente, a la luz de los trabajos de Pickens y Miller (1980) en los que observan que puede existir una limitación espacio-temporal de los recursos tróficos necesarios para la maduración sexual de las hembras, cabría pensar que la tasa de fecundidad real de *W. magnifica* puede ser aún menor en la naturaleza.

RELACIONES PARASITO-HOSPEDADOR DURANTE LA PUESTA

La puesta en los 'Muscomorpha' parásitos obligados, ya sean ovíparos o larvíparos, se produce en unas condiciones netamente diferentes a las existentes en la puesta de aquellos saprosarcófagos, ya que el hospedador normalmente intenta dificultar el proceso, no solamente oponiendo una serie de mecanismos estructurales (Arthur, 1976), sino que se presentan en éstos unas pautas de comportamiento más o menos compleja, a partir de un reconocimiento específico. Estos obstáculos han sido solventados de diversas maneras por los dípteros, desde proyectar huevos y larvas sin posarse en el hospedador, típico de la familia Oestridae (Zumpt, 1965), hasta la colocación de huevos en partes de la anatomía del hospedador muy alejadas de lo que será su ubicación definitiva, típico de Hypodermatidae (Zumpt, 1965). No obstante, en líneas generales, el tamaño de puesta se reduce y el número de tandas de puesta se incrementa significativamente en aquellos dípteros parásitos.

El efecto catastrófico de las miasis en razas ovinas importadas (Rommey Marsh, Corriedale, Polwarth, etc) (Lehrer y col., 1988) debe radicar, entre otras razones, en que estos hospedadores no saben reconocer específicamente a este díptero parásito. Por el contrario, el índice de parasitación para los hospedadores en nuestro estudio alcanza unos valores muy inferiores a los observados por Lehrer y col. (1988), ya que el mutuo reconocimiento parásito-hospedador desencadenará por parte del segundo una serie de movimientos de defensa frente a *W. magnifica*.

Numerosos autores han demostrado la íntima relación que guardan muchos 'Muscomorpha' y el ganado doméstico, ya sea para parasitarlo o para alimentarse de sus cadáveres y heces (Monnig y Cilliers, 1944; Norris, 1959; Moule, 1951; Braack y de Vos, 1987; Rechav, 1989), observaciones, que según nuestros datos, son extrapolables a *W. magnifica*. Por ello, y aún aceptando que los contactos parásito-hospedador son breves y periódicos, los daños ocasionados por este parasitismo al hospedador (Zumpt, 1965; James, 1982; Timm y Lee, 1982; Lehrer y col., 1988; Cogley, 1989), muchas veces no son tan graves o mortales como cabría esperar (Anderson y May, 1982; Ruíz-Martínez y col., 1987), ya que miles de años de contactos continuados durante el periodo anual favorable de esta especie, han debido modificar el comportamiento de defensa frente al ataque parasitario.

En nuestro estudio (Tabla 50-a, 50-b), tanto *Ovis aries* como *Capra hircus*, pese a ser Bovidae de etologías muy diferenciadas, presentan una pauta de comportamiento común ante la presencia de *W. magnifica*, identificable y netamente diferenciada de la que presenta frente al resto de moscas del ambiente antropozoógeno (salvo en la pauta denominada "sacudirse", que es común frente a cualquier díptero). La pauta presentada por el hospedador (en un 80% de los indivíduos observados), puede ser esquematizada en 5 pasos, y es prácticamente común a los dos géneros estudiados pudiendo resumirse en actitud de "defensa".

Frente a la reacción del hospedador, que es inmediata y que se acentúa notablemente en el caso de los hospedadores previamente parasitados (reinfectaciones), *W. magnifica* presenta una pauta simple, esquematizada en 6 fases, pero que conjuntamente puede ser calificada como comportamiento de "acoso" (Tabla 50-a), siendo muy generalizada a todos los adultos de esta especie (100% de los casos observados).

Ambas pautas de comportamiento parásito-hospedador han quedado expuestas cualitativamente, pero para cuantificar estos datos se ha evaluado lo que hemos denominado 'éxito del ataque parasitario' (Tabla 50-b) a través de 1180 contactos parásito-hospedador, analizando el número de puestas, horas de puesta y número de larvas.

Del análisis de 1180 contactos parásito-hospedador, pudimos observar que la pauta de defensa que el hospedador ofrece ante *W. magnifica* es muy eficaz, pues sólo en el 26,69% de los contactos se produce una puesta, aunque, por contra, el parásito obtiene un elevado rendimiento pues logra colocar unas 40,10 larvas/hora de contacto (Tabla 50-b).

Basándonos en los valores obtenidos (Tabla 50-b), podemos deducir que el éxito de puesta de *W. magnifica* es netamente superior en el caso de hospedadores previamente parasitados (reinfectados)(33,63%) que cuando produce miasis primarias (12,6%). Además, estas diferencias se acentúan si atendemos al número de larvas puestas, mayor en el caso de las reinfectaciones (93,83%) (Foto 78, 79) que en el caso de miasis primarias (6,71%) (Foto 80, 81) (aunque esto pueda parecer paradójico, debido a que la reacción de estos hospedadores es más acentuada). Por el contrario, el rendimiento en la larviposición, expresado en larvas/hora de puesta, no presenta diferencias tan acusadas (41,53 y 26,25 larvas/hora, respectivamente). Esto nos induce a pensar que, efectivamente, las hembras grávidas de *W. magnifica* se sienten muy atraídas por el «foco oloroso» que representa una miasis reinfectada (Barton-Browne y Rogoff, 1958), en mayor medida que hacia una parte del cuerpo de su hospedador no alterada, ejerciendo de elemento atractivo significativamente menos poderoso que el anterior (Eiseman y Rice, 1987). Ya que *W. magnifica* necesita invertir casi 10 veces más de tiempo, para efectuar 5 veces más puestas en reinfectaciones que en miasis primarias (Tabla 50-b), cabe pensar que el hospedador está, efectivamente, hipersensibilizado frente al parásito y por ello opondrá una resistencia mayor a ser parasitado. Pese a ello, se ha comprobado que esta especie es significativamente más atraída hacia las reinfectaciones (por el olor que estas desprenden), donde logran poner 15 veces más larvas que en las miasis primarias.

Según la localización en el hospedador, *W. magnifica* obtiene un rendimiento en número de puestas mayor en el caso de las extremidades (39,26%) (Foto 80) y zona auricular (28,77%) (Foto 81) que en la genitalia (24,36%), aunque la mayoría de los ataques parasitarios se centran en esta última localización (80%) (Foto 78, 79). Pero al observar el rendimiento en larvas/hora de contacto, las proporciones se invierten, arrojando valores marcadamente significativos en el caso de la zona auricular (53 larvas/hora), valor que parece lógico pues se trata de una zona corporal muy expuesta y accesible al parásito (Tabla 50-b).

La incidencia de *W. magnifica* sobre las razas autóctonas estudiadas, ya fue anticipada en anteriores estudios aportando datos de prevalencia parasitaria en muestreos de una toma por grupo estudiado (Ruíz-Martínez, 1985; Ruíz-Martínez y col., 1987). Los valores obtenidos arrojaban porcentajes no superiores al 5% sobre el total observado, datos que teóricamente indicaban una baja incidencia sobre la ganadería ovina y caprina del Sur peninsular pero que no muestran la incidencia anual de esta especie, factor que

pensamos podría evaluarse tras un seguimiento intensivo de cada grupo de ganado. La alternancia anual del manejo del ganado, que provoca el que un mismo grupo de ganado se halle en el periodo de cópulas en un año y de partos en el siguiente, y sabiendo que la transición Julio-Agosto es el periodo de máxima prevalencia (Ruíz-Martínez y col., 1987), se procedió a seguir diversos grupos de ganado durante 2 años durante dicho periodo, con lógicas oscilaciones numéricas en cada grupo y distinta proporción de sexos.

Los datos obtenidos apuntan unos valores considerablemente más elevados en *Ovis aries* que en *Capra hircus* (valores teóricos sobre 1000 situados entre 255-350 frente a 83-299). No olvidando que el manejo de cada grupo de ganado tendrá una indudable influencia sobre el índice de parasitación, y aceptando la existencia de casuísticas puntuales que puedan provocar un mayor número de miasis en un grupo que en otro, cabe pensar a la luz de los datos obtenidos que en ganado caprino, a excepción de las razas Granadino-Murciana y Blanca Celtibérica, el resto de razas se ven sometidas a un índice de parasitación muy similar, afectando fundamentalmente a machos (entre el 80 y 95%), con un índice muy superior al presentado por las hembras (entre el 12 y el 19%).

Igualmente ocurre con *Ovis aries* en lo referido al sexo, ya que los machos de todas las razas estudiadas (entre el 80 y el 100% de los machos presentes se ven afectados al menos una vez durante el periodo de estudio), se ven mucho más afectados que las hembras (entre el 9 y el 24%). No aparecen diferencias significativas entre las diversas razas estudiadas, afectando *W. magnifica* a todas en términos muy similares.

Estos hechos demuestran que *W. magnifica* es un parásito muy adaptado para producir miasis cutáneas en nuestras razas autóctonas caprinas y ovinas, y que pese a que el hospedador presente una pauta de defensa muy elaborada ante el ataque parasitario, el porcentaje de miasis observadas puede considerarse como elevado. No parecen presentarse diferencias entre razas presentes en el área de estudio durante todo el año y aquellas otras que se presentan durante un periodo temporal.

Si aceptamos estos hechos, deberemos estar de acuerdo con Lehrer y col. (1988) al opinar que el efecto sobre razas importadas, que no han estado previamente en contacto con este parasito, puede ser considerado como catastrófico, salvo que las razas importadas estén sometidas a un regimen de explotación intensivo y con cuidados suficientes.

Fase Hospedador (Larva)

Una vez concluida la larviposición por parte de la fase adulta de *W. magnifica*, comienza la fase hospedador, la etapa estrictamente parásita del ciclo biológico, en la cual las larvas se nutren rápidamente para adquirir un desarrollo veloz que les lleve a la fase suelo.

ANCLAJE EN EL HOSPEDADOR

Después de producirse la larviposición por parte del adulto, el modo en que se produzca el anclaje de la larva I al hospedador va a determinar su supervivencia, habida cuenta que la eficiencia con la que se produzca este anclaje hará a la especie más o menos competitiva. Esta primera fase del desarrollo supone un punto crítico en el desarrollo larvario (Hennig, 1952).

Muchos autores incluyeron a *W. magnifica* dentro del grupo de dípteros productores de miasis secundarias, es decir, en aquellos que necesitan de un invasor previo, ya que se suponía que no era capaz de penetrar tejidos intactos (Gil Collado, 1932; Gómez Fernandez, 1951; Leclerq, 1969; Zumpt, 1965). Sin embargo, Hadani y col. (1971) apuntaron la posibilidad que esta especie fuese capaz de invadir y perforar tejidos intactos, opinión a la que se adhirieron posteriormente Schumann y col. (1976). James (1982) realiza una clasificación de las principales miasis en 6 tipologías. Dentro de éstas diferencia las denominadas wohlfahrtiosis traumática y wohlfahrtiosis cutánea, implicando con ello a *W. magnifica* en dos de los seis tipos más representativos de miasis primarias. Posteriormente Ruíz-Martínez y col. (1985, 1987, 1989) demostraron através de sus estudios sobre su epidemiología y adaptaciones morfológicas que *W. magnifica* es un díptero productor de miasis primarias y que éste es su medio normal de invasión parasitaria.

La fase previa al establecimiento en el hospedador consiste en la búsqueda, por parte de la larva I, de un punto en éste para anclarse. Esta fase puede, a su vez, subdividirse en un desplazamiento hacia su punto de anclaje, más un primer contacto con la cutícula del hospedador. El estudio de esta primera fase fue realizado en base a las distancias recorridas y en cuanto a la observación de aquellos lugares (piel intacta, repliegues epidérmicos, folículos pilosos, infectaciones ya establecidas, etc.)

que potencialmente pueden ser invadidos por estas larvas.

En líneas generales, pese a la resistencia opuesta por el hospedador, la hembra grávida logra poner las larvas I muy cerca del punto donde, posteriormente, se localizará la miasis con una distancia que oscila entre 1 y 6 centímetros (Tabla 52), aunque el 77,5% de las puestas fueron realizadas entre 1 y 3 cm de su objetivo, distancia que puede ser considerada de elección por parte de las hembras de *W. magnifica*. Teóricamente, el incremento de la distancia a la que sean depositadas las larvas influirá en el éxito de anclaje de las mismas, y efectivamente se puede observar (Tabla 52) que a mayor distancia del objetivo la capacidad de anclaje de estas larvas sufre descensos discretos, pero en ningún modo significativos, quizá influidos por el pequeño número de larvas que las hembras depositan a distancias entre 4 y 6 cm del punto de anclaje teórico. Por tanto, en condiciones naturales, las hembras suelen depositar las larvas a distancias que suponen una mortalidad larvaria entre 0 y 20%, aunque lo más frecuente es que a la distancia usual (entre 1 y 3 cm, con el 77,5% de las observaciones), la mortalidad larvaria no supere el 15%. Por ello cabe pensar que la estrategia de puesta va orientada a que la distancia a recorrer por las larvas sea la menor posible en razón a minimizar la mortalidad larvaria.

Experimentalmente (Tabla 53), colocando pequeños lotes de larvas a distancias conocidas del punto del hospedador susceptible de ser parasitado, podremos observar que la distancia normal de puesta obtenida en condiciones naturales puede ser elongada hasta los 10 cm, punto a partir del cual la supervivencia larvaria se reduce considerablemente. No se ha encontrado un intervalo de desplazamiento tan amplio como el obtenido por Sancho (1988) para *Dermatobia hominis* En nuestro estudio se ha obtenido una distancia máxima de 12 cm hasta el punto donde se produce la miasis. Esta distancia teórica de desplazamiento (12 cm como máximo) supone para la larva I un recorrido (con un dirección concreta) equivalente a 60 veces su longitud corporal.

El anclaje al hospedador se produce de una manera preferencial en el 100% de los casos observados sobre repliegues epidérmicos, base y folículo piloso y perforando directamente la piel, al igual que James y Gassner (1947) observaron en *W. opaca*. Estos lugares de anclaje también son comunes a los utilizados por otros dípteros miasígenos que son invasores primarios de tejidos y lesiones en sus hospedadores, como *Lucilia cuprina* (Monzu, 1983; Dalwitz, 1987; Sandeman y col., 1987), *Chrysomyia bezziana* (Zumpt, 1965) y *Metacuterebra apicalis* (Leite y Williams, 1988), aunque todos los autores coinciden en señalar que la penetración directa de la

piel del hospedador es la vía menos utilizada en todas las especies, opinión que coincide con nuestras observaciones (Tabla 52), ya que aunque esta epidermis se corresponda con la de las mucosas del hospedador en la mayoría de los casos, los 'Muscomorpha' tienen graves dificultades para perforarla (Arthur, 1976).

En nuestro estudio el anclaje de la larva I se produce fundamentalmente en repliegues epidérmicos y pelos (84,62%), bajando significativamente el número de larvas que se anclan perforando la piel del hospedador (15,39%). Esta situación, observada en el caso de miasis primarias, se modifica sustancialmente en el caso de reinfectaciones, ya que el 41,18% de las larvas I buscan anclaje en las inmediaciones y periferia del foco larvario, quedando el 58,82% restante ancladas en repliegues epidérmicos y base de pelos (Tabla 52).

Una vez las larvas han seleccionado su lugar de anclaje idóneo, existe una etapa de establecimiento dentro de los mismos. El éxito en esta etapa se puede evaluar en función de patrones tales como: niveles de supervivencia larvaria y, posteriormente, la disposición y organización de las larvas en el foco miasígeno. Los niveles de supervivencia larvaria, expresados en número de larvas I que logra anclarse, pueden explicar la tendencia de la larva I a buscar estos lugares de anclaje. Tanto repliegues cutáneos, como folículos pilosos permiten el anclaje y desarrollo de entre el 83,33 y el 87,5% del total de larvas puestas, y, aún más, el anclaje en el foco miasígeno ya establecido permite la supervivencia del 92,86% de larvas. Los niveles más bajos los presentan aquellas larvas que intentan perforar la cutícula del hospedador (25%), siendo el cómputo global de supervivencia en reinfectaciones más viable (88,23%), que en el caso de miasis primarias (76,92%), aunque en ambos casos el índice de supervivencia es muy alto.

El anclaje preferencial presentado por las larvas de *W. magnifica* está en concordancia con los mecanismos de anclaje y de nutrición generales a los 'Muscomorpha' (Hennig, 1948; Barnard, 1977). No obstante, en el caso de vertebrados superiores, con una serie de mecanismos de resistencia a la parasitación (Arthur, 1976), son necesarios una serie de mecanismos adaptativos, con su correspondiente expresión en la morfología larvaria, que puedan explicar el proceso miasígeno. Según nuestra opinión, además de que la larva I presente unos mecanismos estructurales que son suficientes para asegurar un anclaje efectivo al hospedador (Ruiz-Martínez y col., 1989), y que la hembra grávida disponga de los mecanismos ecológicos precisos para realizar la larviposición muy cerca del punto susceptible de ser parasitado, las larvas intentarán anclarse

en aquellos puntos donde la defensa del hospedador es más débil. Si, como sabemos, *W. magnifica* es un díptero productor de miasis fundamentalmente localizadas en mucosas (ocular, bucal, nasal, anal y genital) (Ruíz-Martínez y col., 1987), zonas, a todas luces, más débiles al ataque parasitario, y además las larvas buscan aquellos puntos de estas localizaciones que menos impedimentos oponen a su anclaje (repliegues epidérmicos y folículos pilosos), podemos pensar que la tendencia de las larvas es autofacilitarse el anclaje efectivo a su hospedador y con ello incrementar la supervivencia larvaria.

Tanto en 'Muscomorpha' saprosarcófagos como en miasígenos, la tendencia a concentrarse agrupados en sus lugares de alimentación les reporta indudables ventajas nutricias, energéticas y de supervivencia (Fiedler, 1951; Denno y Gothram, 1976; Traxler, 1977; Barnard, 1979). Estos agrupamientos, denominados «focos miasígenos» (Isimbekov y Zhumabekov, 1983), se producen desde las primeras etapas de crecimiento larvario y se mantienen hasta el final del desarrollo. Puede decirse que esta tendencia a agruparse es tan fuerte, que la viabilidad del desarrollo larvario se reduce notablemente cuando se cultivan por separado experimentalmente. En *Wohlfahrtia magnifica*, con el inicio de la infestación, son una o pocos larvas las que comienzan a penetrar los tejidos del hospedador, y en un breve plazo de tiempo puede observarse a la totalidad de larvas depositadas alimentándose del mismo punto del hospedador, formando un foco miasígeno.

Haciendo un estudio de los focos miasígenos podemos ver que el número máximo de larvas por foco miasígeno fue de 360, mientras que el mínimo fue de 4 y el número medio de 127 (Tabla 54). No parece existir relación alguna entre el número de larvas por miasis y el número de larvas/foco, en relación al número de focos presentes por miasis, que suele oscilar entre 1 y 4, cuando teóricamente a mayor número de focos se dispondría de mayor espacio erosionado para albergar larvas. Sin embargo, sí parece existir una relación clara entre las dimensiones del foco y el número de focos por miasis observada, ya que las miasis con un sólo foco son más grandes proporcionalmente que aquellas que tienen 4 focos ($r = -0.869$; $p < 0,05$), con unas dimensiones medias por foco de 40 x 26 mm.

Realizando un análisis del foco miasígeno con respecto a los estadios de desarrollo que lo componen, podemos ver que los focos mayores están constituidos mayoritariamente por el estadio III, y los menores son los correspondientes al estadio I (Tabla 54), datos que parecen razonables si tenemos en cuenta el incremento de tamaño que se produce desde el inicio al final del desarrollo larvario.

Normalmente, esta relación dimensiones/nº de larvas se sitúa dentro del intervalo observado por Yasuda (1940), Ternovoy (1960), Hadani y col. (1971), Schumann y col. (1976) e Isimbekov y Zhumabekov (1983), en vertebrados domésticos tan dispares de tamaño como camellos y ovejas. No obstante observamos que el intervalo medio de larvas por miasis obtenidas por Isimbekov y Zhumabekov (1983) para camellos (134-314 larvas/miasis) son netamente superiores a las obtenidas en nuestro estudio.

En las miasis por *W. magnifica* los focos miasígenos no se hallan únicamente compuestos por un estadio de desarrollo, sino que, normalmente, cuentan con tantos estadios como reinfectaciones se hallan sucedido en el tiempo (Foto 82, 83). En la Tabla 55 tras definir 3 posiciones espacialmente muy diferenciadas (central, intermedia, periferica), se puede observar que disposición de los estadios en los focos miasígenos va a depender del número y antigüedad de los focos que constituyen la miasis y si se trata de una miasis primaria o una reinfectación. De este modo, a excepción de un único foco miasígeno en una miasis primaria, los estadios I e interestadio I-II ocupan posiciones preferentemente periféricas, ya que debe existir un desplazamiento espacial a favor de estadios de desarrollo más avanzados, mientras qu los estadios II e interestadio II-III tienen a situarse preferencialmente en posiciones centrales y laterales. Esta disposición espacial es aún más acusada en el caso del estadio III, ocupando siempre posiciones centrales (Fig. 131, 132, 133).

DESARROLLO LARVARIO

Una vez se ha producido el anclaje al hospedador y una vez que las larvas, agrupándose en focos miasígenos, han conquistado lugares propicios para la nutrición, comienza un proceso acelerado de ingesta y cambio morfológico cuyo objetivo es alcanzar el tamaño mínimo para pasar a la fase pupa. Esta etapa, que algunos autores opinan que se inicia desde el momento en que se ha agotado el vitelo que nutre a la larva I y ésta debe procurarse alimento para seguir creciendo, se denomina desarrollo larvario o postembrionario, durante el cual las larvas pasan por diversas mudas larvales o interfases (Hennig, 1952; Richards y Davies, 1984).

Según nuestro estudio (Tabla 56; Fig. 134), el desarrollo larvario de *W. magnifica*, entendido desde el momento en que la hembra grávida realiza la larviposición hasta que la larva III postalimentaria se desprende del hospedador para proceder a la pupación,

tiene una duración máxima de 158 horas (6,58 días), una mínima de 112 horas (4,67 días) y un tiempo medio de desarrollo que se sitúa alrededor de las 134 horas (5,58 días). Los tiempos de desarrollo larvario obtenidos en nuestro estudio se corresponden con los aportados por Portschinsky (1884, 1916), Seguy (1941), Gil Collado (1960) y Hadani y col. (1971), muy por encima de los obtenidos por Valentyuk (1969) que los sitúa en 3-4 días. Estas cifras nos parecen excesivamente reducidas, ya que apoyando la opinión de Ternovoy (1960), la duración de la fase larvaria de *W. magnifica* siempre debe estar situada por encima de los 4 días de desarrollo.

En 'Muscomorpha' existen dos estrategias claramente definidas en cuanto a la duración de la ontogenia larvaria. Una sería la representada por aquéllos cuya curva de crecimiento es muy acelerada en pos de alcanzar un tamaño mínimo de pupación viable (Dowding, 1968; Levot y col., 1979). En ellos se produce el desarrollo larvario en pocos días como una adaptación ecológica en la cual se adquiere un periodo de alimentación corto, una curva de crecimiento rápido, enzimas digestivas muy potentes, nivel metabólico alto y un pequeño número de estadios de desarrollo (Roback, 1951-citado por Levot y col., 1979-, Zdarek y Sláma, 1972). Esta estrategia de desarrollo quedaría bien definida para Muscidae, Calliphoridae y Sarcophagidae, cuyos hábitos de vida van desde saprosarcófagos hasta parásitos facultativos y obligados.

La segunda estrategia de desarrollo sería la representada por aquellos otros 'Muscomorpha', parásitos obligados casi en su entera totalidad, en los cuales la curva de crecimiento es muy lenta y el tamaño mínimo de pupación viable se alcanza tras largos meses de desarrollo (Sicart y col., 1958; Gebauer y col., 1974; Sugar, 1976; Sayin, 1977), característico de Gastèrophillidae, Oestridae e Hipodermatidae (Zumpt, 1965).

En concordancia con estos hechos parece razonable incluir a *W. magnifica* en el primer grupo. No obstante, la duración del desarrollo larvario puede variar entre ciertos límites dependiendo, directamente de la temperatura en el caso de los saprosarcófagos (entre 3 y 27 días)(Davies, 1948; Zhody y Morsy, 1982-a; Zajonc, 1983), debido a que el medio ambiente de las larvas se halla sujeto a las oscilaciones ambientales de temperatura. Así, en opinión de Dasgupta y Roy (1969) las especies saprosarcófagas reducen notablemente su tiempo de desarrollo larvario al ser depositadas sobre hospedadores homeotermos. Este tipo de organismos procuran a las larvas un medio ambiente en el cual la temperatura se mantiene constante y siempre en términos elevados a lo largo del ciclo de desarro-

llo. Por ello cabe pensar que, aún dentro de la primera estrategia de desarrollo, la adquisición del parasitismo en *W. magnifica* le debió de suponer una ventaja adicional que provocó la reducción del tiempo de su desarrollo larvario. Es más, dentro del género *Wohlfahrtia*, las únicas dos especies parásitas obligadas, *W. magnifica* y *W. vigil* poseen el menor tiempo de desarrollo larvario, muy probablemente debido a su desarrollo sobre hospedadores homeotermos (Ford, 1936; Walker, 1937; James y Gassner, 1947; Eschle y DeFoliart, 1965; Burgess y col., 1972; Teskey, 1981). Este fenómeno también ha debido producirse en otras especies, tal es el caso de algunos Calliphoridae parásitos, como puedan ser *Chrysomyia bezziana* y *Lucilia cuprina* (Zumpt, 1965).

Analizando el éxito del desarrollo larvario en *W. magnifica* (Tabla 56; Fig. 134), podemos ver que sólo el 46,72% de las larvas I depositadas por la hembra grávida son capaces de mantenerse y completar su desarrollo hasta caer al sustrato y pupar. Aceptando que las condiciones ambientales no tienen influencia (pues se desarrollan sobre hospedadores homeotermos), las causas que la supervivencia larvaria se reduzca a algo menos de la mitad habrá que buscarlas en una posible defensa inmunitaria por parte del hospedador (Gebauer y col., 1974; Arthur, 1976; Marchenko y Marchenko, 1988), pero esta defensa que es eficaz en el caso de Oestridae e Hipodermatidae, parásitos dérmicos y cavitarios, es, sin embargo, muy relativa contra un parásito cutáneo como es *W. magnifica* (-I. O'Donnel, N. Monzu, R. Sandeman, comunicaciones personales-). Paralelamente, no cabría rechazar otra razón que pudiese explicar la mortalidad larvaria: los fenómenos de competencia intraespecífica de los que posteriormente hablaremos.

Según la Figura 134, podemos ver que la curva de mortalidad tiene una pendiente muy acusada en las primeras fases de desarrollo (estadio I e interestadio I-II)(con el 40% de la mortalidad total observada), y que son estas las fases determinantes fundamentales del éxito en el desarrollo larvario (Tabla 56). A partir de este momento la curva de mortalidad se atenúa considerablemente para los estadios II y III (en niveles que no sobrepasan el 6% del total presente). Es de destacar que los interestadios I-II y II-III son fases muy críticas en el desarrollo, donde la pendiente se acentúa notablemente por un incremento notable de la mortalidad en ambos puntos. Tanto es así que aglutinando los valores de mortalidad observados en el estadio I y en los dos interestadios larvarios, constituyen algo más del 84% del total observado.

De todos modos, en nuestro estudio, se ha observado una clara

relación entre tasa de mortalidad y densidad larvaria, de tal modo que ambos factores se hallan correlacionados positivamente (r_s= +0.899, $p < 0.05$). Esta correlación lineal positiva implica que, a incrementos de densidad de larvas alimentándose en un mismo foco miasígeno le corresponden incrementos significativos de la tasa de mortalidad, de tal modo que en focos miasígenos de entre 10 y 30 larvas la tasa de mortalidad no supera el 34%, mientras que en focos con más de 130 larvas presentes la tasa de mortalidad casi se duplica (60,6%) (Tabla 57; Fig. 135). Por todo ello, nuestras observaciones apuntan a que un descenso de la tasa de supervivencia larvaria esta fundamentalmente influida por el incremento de la densidad.

Otros estudios, contemplan también el efecto densidad en la supervivencia larvaria, pudiendo reducirse dicha supervivencia para *Haematobia irritans* en un 20% (Schmidt y col., 1972), siendo este efecto densidad muy común en miasis producidas en la naturaleza. En aquellas especies parásitas facultativas o saprosarcófagas, además de que la mortalidad huevo-larva I puede ser elevada (hasta del 15% en *Fannia* spp. -Meyer y Mullens, 1988-), tanto el efecto densidad como la disminución del recurso trófico disponible, caso de *Calliphora vicina* (Shaheim, 1986), o la variación de la temperatura ambiental, pueden repercutir gravemente en la supervivencia, como es el caso de *Fannia* spp. (Meyer y Mullens, 1988) y *Musca autumnalis* (Butler y Lopez, 1980).

Estas observaciones concuerdan con el tamaño normal de puesta de *W. magnifica* (n= 40)(Tabla 47). Esto podría indicar la tendencia a no incrementar la densidad larvaria por foco miasígeno por parte de este parásito, ya que un número reducido de larvas incrementará la supervivencia de éstas. Sin embargo, las múltiples reinfestaciones y la producción secuencial de larvas (por un proceso de maduración uterina característico de larvíparos), podría aparentemente deberse a una imposición de la estrategia individual frente a la específica. No obstante, el hecho comprobado de que se produce un incremento sustancial de la densidad larvaria, y consiguientemente un incremento paralelo de la mortalidad, apunta a que estamos ante una estrategia de competencia intraespecífica que tendiera a seleccionar los individuos más aptos para el mantenimiento de la especie.

La intervención de los diferentes estadios e interestadios en el tiempo total de desarrollo es muy diferente, pues, si bien, en el caso del estadio I e interestadio II-III los valores máximos y mínimos no se alejan significativamente de la media, diversas condiciones pueden provocar que para el caso de los estadios II y III los valores máximos y mínimos de sus tiempos de desarrollo se hallen alejados

notablemente de la media (Tabla 56; Fig. 134), estadios que por otra parte son los más largos dentro del tiempo total de desarrollo (30 y 30,5% respectivamente).

Parece ser que en *W. magnifica*, no existe una sincronización rigurosa del desarrollo postembrionario, ya que los tiempos máximos y mínimos de desarrollo para cada estadio e interestadio presentan intervalos de variación, muchas veces amplios (Tabla 58). La sincronización o desincronización del desarrollo no parece incidir significativamente en la supervivencia media de cada fase de desarrollo, pues la tasa de mortalidad es muy similar a la observada en el cómputo global. La relativa sincronización/desincronización del desarrollo larvario parece ser normal en *W. magnifica* ya que va a depender de la capacidad individual metabólica (Wigglesworth, 1950) y del tiempo en que todas las larvas formen el foco miasígeno, sobre todo en los primeros momentos tras la larviposición. Sí es de destacar el que se han observado frecuentes casos de gigantismo o hiperdesarrollo, como ya observaran Ternovoy (1960), Valentyuk (1969) y Hadani y col. (1971), aunque lo cierto es que numéricamente son irrelevantes dentro del conjunto estudiado (0,003%).

Como comentábamos anteriormente, durante el desarrollo larvario de *W. magnifica* la tasa de mortalidad es muy elevada en los primeros estadios. Paralelamente al estudiar la sincronía/desincronización de este desarrollo larvario se puede observar que la tasa de mortalidad diaria (Tabla 58) sigue la misma tendencia, produciéndose el 41,06% de las muertes en los dos primeros días de desarrollo postembrionario, sin sobrepasar en cualquiera de los restantes días de crecimiento el 6%, ante lo que cabe pensar que el momento crítico del desarrollo larvario en *W. magnifica* puede ser situado en los dos primeros días de vida.

En resumidas cuentas, puede parecer que la tasa de mortalidad de *W. magnifica* (53,28%)(Tabla 56, 58) es elevada si la comparamos con la tasa obtenida en otros estudios, tales puedan ser en *W. pattoni* (Burgess y col., 1972) y *C. hominivorax* (Peterson y Candido, 1987), cuyos valores de supervivencia se acercan al 90%. No obstante, cabe pensar que estos valores obtenidos en el laboratorio deban reducirse considerablemente en condiciones naturales.

Parece cierto que en muchas especies parásitas obligadas la supervivencia larvaria se ha estimado incorrectamente, a nuestro juicio, como ocurre en *Oestrus ovis*, que en opinión de Breev y Sultanov (1975) estiman que sobreviven el 80% de las larvas implanta-

das, al no tener en cuenta las pérdidas desde huevo a larv. I (que suelen coincidir con las mayores tasas de mortalidad para esta especie), ni el estado inmunitario del hospedador, que en opinión de Marchenko y Marchenko (1988) suele incidir rebajando la tasa de supervivencia desde el 63% hasta el 0,5%, según se trate de hospedadores inmunodeprimidos o inmunoestimulados.

Por tanto, y a la luz de la bibliografía consultada, la mortalidad observada en *W. magnifica* no debe parecer elevada, ya que casi el 50% de larvas puestas llegan a la etapa de larva III postalimentaria, y a partir de este momento dependerán de que las condiciones ambientales en la fase suelo no sean muy desfavorables.

ESTUDIOS SOBRE MPETENCIA LARVARIA

En los 'Muscomorpha' la competencia intra- e interespecífica se va a establecer en dos sentidos fundamentalmente, competencia por el alimento y competencia por el espacio (Nicholson, 1950). Ambos términos muy interrelacionados en el caso de los dipteros miasigenos.

La competencia por el alimento se establece, normalmente, en especies cadavéricas, pues el recurso trófico no siempre es "ilimitado", ya sea porque el número de generaciones que sobre él se nutren sea muy elevado o porque la disponibilidad total trófica es limitada ya para la primera generación, y por ello la competencia va creciendo en razón directa al agotamiento del recurso. En las especies miasígenas suele existir una competencia alimentaria en menor grado, pues el número de generaciones que se alimenta sobre el mismo recurso trófico en un instante suele ser pequeño y porque el recurso, representado por un hospedador vertebrado, es muy superior a los requerimientos y se renueva una vez cesa la parasitosis; además, no hay que olvidar que la estrategia de este grupo de dípteros no tiende a agotar el recurso alimentario (Levot y col., 1979).

La competencia por el espacio se establece en la búsqueda de los lugares más propicios u óptimos para la toma de alimento, o porque el acceso al alimento está seriamente dificultado (Ullyet, 1950), habida cuenta que los 'Muscomorpha' presentan una marcadísima tendencia a agruparse y formar focos larvarios para de este modo incrementar el volumen de ingesta (Fiedler, 1951). Esta competencia va a estar influida fundamentalmente por el tamaño de puesta, número de generaciones sucesivas que luchen por un espacio común y

disponibilidad total de lugares adecuados para el desarrollo de las larvas. Aunque la competencia por el espacio es muy fuerte en aquellos dípteros cadavéricos, en miasígenos es aún mayor, pues en general los lugares propicios para la alimentación son muy limitados (Zumpt, 1965).

1- COMPETENCIA INTRAESPECIFICA:

La competencia que se establece entre los estadios larvarios de *W. magnifica* suele comenzar desde el mismo momento de la larviposición, y dependiendo del punto seleccionado por las larvas la tasa de mortalidad va a incrementarse en el momento del anclaje (TABLA). De este modo resultarán "larvas más competitivas" aquellas que logren anclarse en un lugar óptimo para el ulterior desarrollo de las mismas. Aunque sabemos que el éxito de anclaje larvario va a depender de la distancia a la que las larvas sean depositadas, no hay que olvidar que también influye el hecho de que éstas sean depositadas sobre una zona ya reinfectada o que se trate de una miasis primaria. Todo ello se halla en concordancia con la opinión de Nicholson (1957), pues según él, en *L. cuprina* la competencia se establece desde el adulto por las elección del lugar de puesta, ya que de su elección va a depender en gran medida la supervivencia larvaria.

En este punto, y teniendo en cuenta la tasa de mortalidad en cada fase de desarrollo (Tabla 56; Fig. 134), podremos inferir que es en sus primeras fases donde la curva de mortalidad es más acusada y podemos considerar a estas primeras fases como el punto crítico de todo el desarrollo larvario de *W. magnifica*. Si aceptamos que el lugar propicio de anclaje en el hospedador es limitado, la tendencia a agruparse en focos larvarios (Fiedler, 1951; Denno y Gothran, 1976) es muy acusada y, además, debido a la escasa duración y resistencia de estos primeros estadios (Roback, 1951-citado por Levot y col., 1979-; Zdarek y Slama, 1972), podemos pensar que la etapa "búsqueda-anclaje-lugar propicio-alimentación" que se produce durante el primer estadio larvario va a ser la ecuación que determine en gran medida la supervivencia de la larva.

Dado que el hospedador ofrece unas disponibilidades de alimento suficientes, a la vista del tamaño de puesta (Tabla 47) y del tamaño y número de focos miasígenos (Tabla 54), cabe pensar que la competencia intraespecífica en *W. magnifica* está fundamentalmente influida por el espacio. Esta competencia por el espacio queda suficientemente ilustrada si observamos la distribución espacial de los diferentes estadios componentes del foco miasígeno, en el cual se

observa con claridad una disposición característica por estadios de desarrollo, o lo que es lo mismo, por generaciones sucesivas (Tabla 55).

Es muy probable que la mortalidad observada en el desarrollo larvario se deba a fenómenos de competencia, principalmente espacial, ya que habría que descartar el efecto temperatura, tan influyente en otros dipteros (Davies, 1948; Dasgupta y Roy, 1969; Zhody y Morsy, 1982-a; Zajonc, 1983), al tratarse de una vida en un hospedador homeotermo y también podría rechazarse una posible mortalidad larvaria debida a una defensa inmunitaria por el hospedador (Gebauer y col., 1974; O'Donnel y col., 1981; Sandeman y col., 1983; -O'Donnel, com. pers.-).

Esta competencia intraespecífica por el espacio (Nicholson, 1950; Ullyet, 1950; Denno y Gothran, 1976) en primera instancia, y por el alimento como consecuencia secundaria (Moon, 1980; Shahein, 1986), se incrementa proporcionalmente al incremento de la densidad (Nicholson, 1953; Schmidt y col., 1972), fenómeno que ocurre en nuestro estudio (Tabla 57). Sirva como ejemplo los datos obtenidos por Holdaway (1930) para *L. cuprina*, en los que sobre 50.000 larvas cultivadas en una cabeza de oveja se obtuvieron 231 adultos.

2- COMPETENCIA INTERESPECFICA:

La competencia interespecífica va a seguir los patrones generales expuestos anteriormente, pero va a depender, de las especiales características adaptativas que presenten los distintos 'Muscomorpha' sometidos a comparación. Teóricamente la especialización presentada por aquellas especies cadavéricas, miasígenas facultativas u obligadas, quedarán de manifiesto al explotar conjuntamente dicho recurso trófico, ya sea un hospedador vivo o un cadáver, aunque también va a depender del momento en que esta competencia espacio-alimentaria se establezca, es decir en condiciones sincrónicas o diacrónicas.

Para el estudio de la competencia interespecífica se dispusieron de varios cultivos de *Ph. sericata*, Calliphoridae miasígeno facultativo, por su capacidad de producir miasis secundarias, como queda de manifiesto en los estudios de Ternovoy (1960), Ruíz-Martínez y col. (1987) y los de Veselkin y col. (1989). Otro Calliphoridae seleccionado fué *Calliphora vicina*, díptero productor de miasis ocasionales (Nielsen, 1984), y un Sarcophagidae, *Sarcophaga carnaria*, díptero saprosarcófago, que en la cuenca mediterránea muy raramente produce miasis, siquiera accidentales

(Soos y Papp, 1986), pero que se muestra muy competitivo en estudios de competencia interespecífica (Blackith y Blackith, 1984) (Fig. 139).

En la competencia establecida sobre miasis primarias y reinfectaciones (Tabla 59, 60; Fig. 136, 137), *W. magnifica* se muestra como una especie muy adaptada a la parasitación, con una tasa de mortalidad normal discretamente más elevada que en su desarrollo larvario.

Ph. sericata es eliminada por *W. magnifica* en todos los casos, ya sea implantando huevos o larvas, por lo que no cabe atribuir a su caracter ovíparo su eliminación en todos los casos de competencia en una miasis primaria. Su mortalidad se situa por encima del 50% ya en el interestadio I-II (X^2= 16,6 ; p<0,01) (Tabla 59, 54). De igual modo ocurre en las reinfectaciones para el caso de implantar huevos, aunque en este caso el 65% de las larvas han logrado pasar al interestadio I-II (X^2=44,68 ; p<0,01)(Tabla 62). En general, tras la competencia establecida en las primeras fases, en las que el comparativamente debil aparato cefalofaríngeo de *Ph. sericata* nunca les permite horadar la piel intacta, limitándose a aprovechar loa huecos creados por *W. magnifica*, el estadio II es la fase en la cual han sido eliminadas la práctica totalidad de las larvas de *Ph. sericata*.

En el caso de *C. vicina* (Tabla 59, 60; Fig. 136, 137) la competencia con *W. magnifica* determina una reducción numérica aún más drástica de la primera especie que para el caso anterior, eliminándose la gran mayoría de larvas en el estadio I (X^2= 30,14; p<0,01 - X^2= 57,03; p<0,01).

Cuando *W. magnifica* entra en competencia conjunta con las dos especies de Calliphoridae en una miasis primaria o en una reinfectacción, se observa como éstas son igualmente eliminadas a partir de iniciarse la competencia, en el estadio I, presentando valores de mortalidad muy similares tanto para la miasis primaria como para el caso de las reinfectaciones (Tabla 59, 60).

Sin embargo, en los estudios de competencia con *S. carnaria*, aun produciéndose una eliminación total a lo largo del desarrollo larvario, se observa que este Sarcophagidae está considerablemente más dotado para resistir la competencia establecida en las primeras fases de desarrollo, pues el interestadio I-II determina la supervivencia del 60% en miasis primarias y del 45% en reinfectaciones (Tabla 59, 60; Fig. 136, 137), reduciendose notablemente a partir del estadio II (X^2= 4,03; p<0,1 - X2= 9,64; p<0,01).

Al estudiar la posible competencia entre *W. magnifica* y las tres restantes especies conjuntamente (Tablas 59, 60), se puede observar que aunque la especie parásita obligada reduce sus porcentajes de supervivencia respecto a las experiencias anteriores, consigue unos niveles cercanos al 50%, siempre algo mayores en reinfectaciones (55%) que en miasis primarias (46,67%), quedando con una tasa de mortalidad del 100% el resto de especies, *Ph. sericata* y *C. vicina* desde el estadio I y I-II y *S. carnaria* a partir del estadio II.

La situación observada con anterioridad, en miasis primarias y reinfectaciones, se transforma totalmente al observar los resultados de la competencia interespecífica entre estas cuatro especies al nutrirse conjuntamente de un cadaver (Tabla 61; Fig. 138), ya que en todos los casos *W. magnifica* se muestra como una especie que es incapaz de sobrevivir sobre este recurso, siempre y cuando entre en competencia con otras especies.

Hay que apuntar que Ford (1936) en *W. vigil* y James y Gassner (1947) sobre *W. opaca* observaron que el estadio III era capaz de sobrevivir sobre cadáveres. En *W. magnifica* (Tabla 63), se puede dar la misma circunstancia a la luz de nuestro estudio, ya que aunque el desarrollo larvario completo es inviable sobre un tejido muerto, únicamente cuando se implantó sobre un cadáver estadio III es capaz de sobrevivir en éste y dar lugar a la larva III postalimentaria en el 28% de las ocasiones.

Este aspecto podría ser considerado desde dos puntos de vista. Uno de ellos contemplaria el que esta especie se haya adaptado a la vida parásita recientemente, y en su favor estaría el hecho de su escasa especificidad de hospedador (Zumpt, 1965; Anderson y May, 1982); no obstante esto parece poco probable ante sus exigencias nutricias (Ternovoy, 1968) y su éxito de supervivencia en cadáveres. El otro punto de vista podría consistir en considerar que el hecho de que la larva III pueda prosperar en cadáveres pueda suponer una adaptación ecológica de la especie, pues su hospedador puede morir; en su favor cabría opinar que existen numerosos desajustes parásito-hospedador que provocan la muerte de éste último (Ternovoy, 1960; Dobson, 1985; Ruíz-Martínez y col., 1987), y dado el desarrollo larvario que presenta *W. agnifica*, es probable que gran parte de la descendencia pueda sobrevivir hasta la fase pupa, gracias a esta 'resistencia' de la larva III.

Comenzando la competencia tanto en fase larva como en fase huevo, *Ph. sericata* y *C. vicina* se muestran como especies

muy adaptadas a la vida sobre cadáveres, mentras que *W. magnifica* no sobrevivirá más allá del estadio I-II (15-33,33%)(X^2= 39,87; p<0,01 - X^2= 58,81; p<0,01), datos que se repiten al estudiar la competencia establecida por las tres especies.

Para el caso de la competencia con *S. carnaria* establecida sobre el cádaver, se pudo observar cómo *W. magnifica* no llega a completar en ningún caso el primer estadio larvario (Tabla 61; Fig. 138)(X^2= 108,42; p<0,01).

Cuando son implantadas las 4 especies conjuntamente sobre un cadáver (Tabla 61), la supervivencia de *W. magnifica* se hace igual a 0 desde el primer estadio de desarrollo, reduciéndose la supervivencia de los dos Calliphoridae al 41,6% y 20% respectivamente. En este tipo de competencia establecida sale favorecido el segundo Sarcophagidae, *S. carnaria*.

Para el caso de la competencia establecida sobre tejidos vivos del hospedador (miasis primaria y reinfectaciones), la tendencia de las 4 especies se repite en todos los pares de competencia ensayados, así como en el total (Tabla 62). Cabría pensar que *W. magnifica* presenta una adaptación a la vida parásita bastante superior a los dos Calliphoridae y el Sarcophagidae estudiados. Esta situación se invierte completamente cuando se observa la competencia sobre cadáveres, en la que *W. magnifica* presenta una tasa de supervivencia 0, mientras que la tasa de supervivencia de *S. carnaria* es muy superior a la mostrada por *Ph. sericata* y *C. vicina*, pudiendo establecerse una gradación de mayor a menor competitiva en este orden: *S. carnaria* > *Ph. sericata* > *C. vicina* > *W. magnifica* (Fig. 139).

En opinión de MacKerras y Freney (1933) los dípteros miasígenos obligados requieren para su supervivencia suero, sangre y elementos liposolubles como el colesterol (Hobson, 1935), elementos nutrititivos que se encuentran degradados o alterados en el cadáver. Estos requerimientos deben ser los determinantes para que la supervivencia larvaria de *W. magnifica* esté restringida a 0 en este tipo de recurso trófico, máxime cuando además entra en competencia con especies muy bien adaptadas a estos medios de descomposición orgánica. Por el contrario, las adaptaciones morfológicas a la vida parasitaria (Ruíz-Martínez y col., 1989) exhibidas por *W. magnifica* la hacen muy competitiva cuando se trata de tejidos intactos de un hospedador, ya que por un lado, para este tipo de medios su curva de crecimiento rápido (Levot y col., 1979) y por

otro, el hecho de que los ganchos bucales de Sarcophagidae estén mucho más adaptados a estos medios determina su triunfo en la competencia establecida con los Calliphoridae (Denno y Gothran, 1976).

En el caso de la competencia establecida entre *W. magnifica* y *S. carnaria* (Tabla 59, 60), el elemento determinante debe de ser el desarrollo del sistema bucal de la larva I de la primera en comparación con la segunda especie, hecho que influye decisivamente sobre su curva de crecimiento y supervivencia. Es probable que existan fenómenos de agresión larvaria de estos Sarcophagidae hacia los dos Calliphoridae con los que entran en competencia, habida cuenta de que se trata de un proceso normal en esta familia (Blackith y Blackith, 1984), y debe suponer un elemento más en el análisis del éxito de los larvíparos frente a los ovíparos.

Pero además, fijándonos en la supervivencia de *S. carnaria* respecto de la de *Ph. sericata* y *C. vicina*, vemos que es muy superior, quizás ello sea debido a que al tratarse de una especie larvipara, el desfase de desarrollo existente vaya siempre en favor de la primera (Shahein, 1986), sin olvidar que el sistema de ganchos del Sarcophagidae es mucho más eficaz en la alimentación (Denno y Gothran, 1976).

La competencia, como manifestación de la lucha por la supervivencia, en la cual dos o más especies ejercen entre sí una influencia negativa a causa de que sus demandas mutuas superan a los recursos comunes presentes (espacio y alimento) (Bakker, 1967) va a fundamentarse en todos aquellos caracteres que favorecen a una especie en perjuicio de una segunda (adaptación, curva de desarrollo, capacidad de anclaje, etc). Por todo esto, parece razonable admitir que *W. magnifica* presenta todas estas características orientadas a la vida parasitaria, y se muestra muy eficaz en la competencia establecida con especies miasígenas facultativas, ocasionales y saprosarcófagas. Por el contrario no es capaz de sobrevivir entrando en competencia, ni tampoco sola, sobre cadáveres, por existir una serie de elementos nutritivos carenciales, en opnión de Ternovoy (1968) uno de ellos debe ser la rivoflavina. Además hay que pensar que no presenta un sistema de regulación gaseosa de los espiráculos adecuada a este tipo de vida, y que, al menos, en sus primeras fases de desarrollo, no soporta oscilaciones bruscas de la temperatura lógicas en un cadáver.

Fase Suelo (Pupa)

CAIDA AL SUELO DE LA LARVA III POSTALIMENTARIA Y FORMACION DEL PUPARIUM

En dípteros Cyclorrhapha la elevada actividad metabólica y el reducido tiempo empleado en crecer y mudar va encaminado a obtener un tamaño mínimo de pupación que sea viable (Robback, 1951), que asegure, de algún modo, la continuidad del ciclo biológico. *W. magnifica*, como díptero de este grupo, enfoca su desarrollo larvario a la adquisión de este 'tamaño mínimo para pupar'. En *Cochlyiomyia hominivorax* se sabe que el peso de las larvas determina el tamaño del adulto y el posterior tamaño de la puesta a cargo de los adultos resultantes (Hightower y col., 1972), conociéndose, además, que la reducción de peso larvario está correlacionada directamente con tamaños de puesta reducidos (Crystal, 1970). Por tanto, teóricamente *W. magnifica* como especie debe tender a adquirir el máximo peso posible en su etapa larvaria para que de este modo los adultos resultantes de estas larvas se acerquen al potencial biótico típico de la especie, pero si alguna causa interrumpe el paso desde el periodo crítico alimentario hasta el final del periodo alimentario (Levot y col., 1979), la especie dispone de mecanismos que aseguren un porcentaje suficiente de supervivencia larval-pupal

En nuestro estudio (Tabla 64; Fig. 140), se ha observado que el peso mínimo para proceder a una pupación con garantías de éxito se situa entre 80 y 100 (± 12) mg, tamaño que coincide con el mínimo observado en pruebas en las que se ha procurado que las larvas se desprendan de la miasis sin forzar su abandono (16,38%). En el intervalo de 100 a 140 mg de peso corporal (correspondiente a 20-24 mm de longitud corporal) se sitúa el 83,19% de las larvas III postalimentarias examinadas, que son por otra parte los tamaños en los que la mortalidad no supera el 7% (6,67 y 4% respectivamente).

Aunque, normalmente, las larvas entre 60 y 80 mg no se desprenden de la miasis (0,43%), experimentalmente se ha visto que son capaces de presentar una tasa de mortalidad no superior al 44% (Tabla 64), lo que implica que, aunque existan causas que interrumpan su desarrollo, en este tamaño las larvas son capaces de llevar a cabo una pupación viable traducida en una supervivencia total de algo más de la mitad de sus efectivos.

La tasa de mortalidad observada es la debida a aquellos individuos que no son capaces de realizar un desarrollo pupal adecuado y a aquellos otros que, aún habiéndo efectuado un desarrollo pupal, no consiguen llegar a ser adultos viables. Esto mismo ocurre con el tamaño de larva situado entre 40 y 60 mg, aunque en este caso la mortalidad total es del 80%, y en esta fase influye la inviabilidad de los adultos obtenidos. No hay posibilidad de que se produzcan adultos en el intervalo de peso desde 20 a 40 mg, aunque entre el 16 y el 47% de las ocasiones se puede llegar a formar el puparium.

Parece ser que en *W. magnifica* el tamaño mínimo de pupación viable se establece por debajo de la media en peso (87 ± 7,8 mg), pero es a costa que la supervivencia larval-adulta se reduzca considerablemente. En aquellos casos en que esto se logra, cabe pensar que los mecanismos propuestos por Levot y col. (1979), Hightower y col. (1972) y Crystal (1970) tengan su efecto, y la tasa reproductora de los adultos obtenidos por debajo de 80 - 100 mg sea muy baja.

Aunque la tendencia observada en esta especie es que las larvas III postalimentarias se desprendan de la miasis con un peso óptimo que suele situarse entre 100 y 120 mg (42,28%), intervalo que debe coincidir con la etapa de «post-crecimiento más rápido» (Levot y col. 1979). No hay que olvidar que existe un buen porcentaje de larvas (43,91%), que se desprenden con un peso corporal aún superior (120-140 mg).

Este doble proceder de *W. magnifica* bien pudiera estar orientado, por una parte, a obtener individuos con el potencial reproductor más elevado posible en esta especie, si aceptamos que el peso larvario sigue una relación lineal con el tamaño de puesta (Crystal, 1970; Hightower y col., 1972). Por otra, la existencia de larvas que con un peso corporal muy bajo sean capaces de llevar a cabo una pupación relativamente viable (entre el 20 y el 56,66% de supervivencia total), indicaría que esta especie posee además mecanismos comunes en otros 'Muscomorpha' saprosarcófagos, en el sentido de alcanzar un tamaño mínimo de pupación que haga viable a la especie ante cambios drásticos en su desarrollo (Bakker, 1967) (muerte del hospedador, estirpación de larvas a cargo del ganadero, etc) y significará un notable grado de adaptación y competitividad (Robback, 1951).

Teniendo en cuenta los criterios morfológicos de Scholl y col. (1989) y nuestros estudios sobre morfología al microscópio óptico de *W. magnifica* (Ruíz-Martínez y col., 1989), es

posible predecir el momento aproximado en que la larva III madura se va a desprender de la miasis para caer al suelo y proceder así a la metamorfosis pupal. Este proceso, comienza con una retrotracción de la larva hasta su contacto con el suelo, representa una duración cronológica muy corta (Tabla 65), nunca inferior a 20 segundos ni superior a 1 minuto y 30 segundos, aunque en todos los casos la mayoría de las larvas III postalimentarias se desprenden de la miasis entre 30 segundos y 1 minuto (63,3%).

Por otra parte, la densidad del foco miasígeno no parece tener una influencia decisiva sobre el tiempo empleado por la larva madura en desprenderse y caer al sustrato, ya que miasis con un pequeño número de larvas (20≤ n ≤ 60) presentan unos porcentajes muy similares a miasis con una elevada densidad (n > 100)(Tabla 65).

Muchos autores coinciden en señalar la 'relativa' abundancia de larvas y pupas en los establos y apriscos donde descansa el ganado (Portschinsky, 1884; Valentyuk, 1969, 1970; Hadani y col., 1971), achacando estos resultados a que son los únicos lugares donde existen probabilidades de encontrar estas fases de desarrollo. Siguiendo los criterios de muestreo de Schoemburg y Little (1986) para el muestreo estadístico de larvas en estiércol y aplicándolo en nuestro estudio a las pupas, se pudo observar que estas afirmaciones eran correctas, por lo que compete aquí realizar observaciones que arrojen luz sobre estos hechos.

El total de horas (medidas sobre 200 hospedadores), de reposo supuso una media de 13,30 horas/día (57,08%) frente a 10,30 horas/día en movimiento (42,92%). Dado que el 'reposo' se supedita prácticamente a la estancia en el establo/aprisco (9,30 horas) y en el 'sestero' (4 horas), se ha denominado genéricamente como "otros" los movimientos de pastoreo entre establo-sestero-sestero-establo (10,30 horas) (Tabla 66; Fig. 141).

Del seguimiento de 3 ejemplares de *O. aries* se obtuvo que el número de larvas que se desprenden de la miasis cuando el hospedador se halla en movimiento no llega a la cuarta parte del total (17,27%), mientras que el número de larvas III que lo hacen cuando el hospedador esta en reposo es muy elevado (83,73%)(Tabla 66; Fig. 141). Centrándonos en el número de larvas que se desprenden en los lugares de reposo, se observó que el porcentaje de las mismas que se desprende en el establo/aprisco (52,52%) es muy superior al correspondiente de las que lo hacen en el 'sestero' (30,21%). Pero estos porcentajes absolutos habría que interpretarlos de una forma relativa, pues si tomamos los porcentajes de larvas que se desprenden

de la miasis en relación al número de horas de descanso en uno y otro lugar, veremos que el número de larvas por hora es muy similar en ambos.

Aunque cabe aceptar que las larvas de *W. magnifica* poseen un equipo sensorial con abundantes mecanorreceptores, desconocemos cómo las larvas seleccionan la posición de reposo/movimiento de su hospedador para proceder a desprenderse de la miasis, pero lo cierto es que, según nuestros datos, existe una marcada preferencia por desprenderse de la miasis cuando el hospedador está en reposo. Sin embargo, sí se pueden elucubrar algunas explicaciones en cuanto a los porqués de la cuestión. Entre otras razones, podría aducirse que las larvas al desprenderse sobre apríscos/sesteros incrementan la probabilidad de disponer de un sustrato adecuado para profundizar en el suelo, en el cual, las condiciones ambientales sean las más favorables (no olvidemos el efecto de regulador ambiental que ejerce el suelo) y quizás tambien a salvo de enemigos (Hymenoptera, Aves, Coleoptera, etc) y proceder así a una pupación con garantías de éxito. Este efecto supondría un mecanismo muy adaptativo para la especie al favorecer el éxito de esta fase suelo del ciclo biológico de *W. magnifica*.

Una vez que la larva III postalimentaria ha contactado con el suelo, la tendencia en todos los casos, como en el resto de los 'Muscomorpha' (Zumpt, 1965; Teskey, 1981) es profundizar inmediatamente en él, tras un breve desplazamiento más o menos superficial. Parece muy evidente que en esta fase, las larvas representan una fuente de alimento muy apreciada por Staphylinidae (Hymenoptera), Histeridae (Coleoptera) y diversas especies de Aves insectívoras (Waterhouse, 1947; Norris, 1959), pero es que, además, dado que el ciclo anual de *W. magnifica* transcurre en la época 'seca', la cutícula larvaria no resiste grandes condiciones de deshidratación como las que se dan en este periodo (Abasa, 1972). Ambas imposiciones hacen que la tendencia de la larva al contactar con el suelo sea tan acusada.

En nuestro estudio (Tabla 67; Fig. 142), se puede comprobar que, aunque puedan desplazarse hasta 5 metros lineales desde el hospedador de donde proceden (1,26%), este dato no es significativo, produciéndose un desplazamiento medio de hasta 0,5 metros (79,75%). Estos valores indican la fuerte tendencia exhibida a profundizar rápidamente en el sustrato, con una dispersión 'superficial' de larvas que nunca supera el 10%.

Ello no quiere implicar el que esta especie posea una escasa

capacidad de desplazamiento en búsqueda de un sustrato adecuado para formar la pupa, ya que en otra experiencia se situó al hospedador en un recinto en el cual, el 80% de la superficie (Tabla 68; Fig. 143), fue teóricamente 'inadecuada' para la formación del puparium (suelo de hormigón y cemento). Teniendo en cuenta que la probabilidad de tomar cualquier dirección al azar es la misma, y que la distancia mínima de desplazamiento en línea recta hasta el sustrato propicio supone un desplazamiento de unas 400 veces su longitud corporal, o lo que es lo mismo, de unos 50 minutos a 1 hora y 30 minutos sin contactar con el suelo y sobre una superficie altamente deshidratada, los datos obtenidos fueron realmente llamativos. Tras 42 horas, el 78,3% restante fué capaz de realizar un desplazamiento y contactar con el sustrato apropiado y formar la pupa (Fig. 143), sólo el 15% de los individuos habian muerto o desaparecido, y un 6,7% habian formado el puparium sobre el sustrato 'inadecuado'.

INFLUENCIA DEL SUSTRATO EN LA FORMACION DEL PUPARIUM Y METAMORFOSIS PUPAL

Parece indudable que la supervivencia pupal-adulta va a depender en gran medida de las características, composición y estructura del sustrato donde se produzca la metamorfosis pupal (Waterhouse, 1947; Norris, 1959). Pero no sólo el sustrato va a ejercer las funciones de elemento amortiguador de las oscilaciones ambientales que puedan afectar a la pupa y de elemento protector frente a depredadores, sino que además, de sus características estructurales, manejo y condiciones ambientales a que se vea sometido este sustrato donde se produce la pupación, va a depender la supervivencia de la pupa y la emersión del adulto (Monzu, 1983), para así cerrar el ciclo biológico de *W. magnifica*.

Independientemente de la profundidad que se alcanze para pupar, en nuestro estudio (Tabla 69) se ha observado que el tiempo empleado por la larva III postalimentaria en migrar y buscar un lugar idóneo para pupar y transformarse en una pupa blanca (Fraenkel y Baskharan, 1972; Sivasubramanian y Biagi, 1983) oscila entre 24 y 120 horas.

En las pruebas de campo efectuadas la presencia o no de obstáculos no parece tener una influencia muy significativa en el tiempo empleado en esta primera etapa de la pupación (75 y 85% respectivamente, a las 24 horas), observándose un intervalo situado entre 24 y 72 horas para que la práctica totalidad de las larvas se hallen en fase de 'pupa blanca' (Sivasubramanian y Biagi,

1983)(Tabla 69).

En el laboratorio (Tabla 69) se intentó conocer la influencia de la densidad en la primera fase de la pupación, variando para ello la disponibilidad de sustrato por larva presente (desde 6g/larva a 200 g/larva). Aunque cabe apuntar el que esta primera etapa de pupación puede prolongarse hasta las 120 horas, lo cierto es que la adquisición de la pupa blanca es un proceso independiente de la densidad, pues entre el 62,22% y el 68,88% de las larvas III ha comenzado a pupar en las primeras 24 horas.

Esta primera etapa pupal abarca el tiempo empleado por la larva III postalimentaria en alcanzar su profundidad máxima, más el tiempo empleado en situarse e inmovilizarse y comenzar a pupar. El tiempo empleado por las larvas en alcanzar la profundidad máxima y en producirse una estratificación de las diferentes larvas en profundidad (ya que nunca son observadas juntas, existiendo un espacio mínimo 'individual' para proceder a pupar), dependerá de la estructura general del sustrato. Es más, mientras que la adquisición de la máxima profundidad en un sustrato homogéneo es un hecho para algunas larvas, en el sustrato heterogéneo nunca se llega a la máxima profundidad teórica.

Algunos autores mantienen que en la profundización en el sustrato de la larva III postalimentaria se produce una tendencia muy clara a adquirir todo el gradiente en profundidad posible (Gan, 1953; Valentyuk, 1969, 1970), aunque en la naturaleza pocas veces se puede alcanzar la máxima profundidad. Todo esto, junto a las opiniones de Hennig (1948) sobre el gasto energético empleado en la locomoción de las larvas de dípteros y la fotofobia exhibida por los 'Muscomorpha' (Teskey, 1981), parece indicar que un sustrato adecuado exigirá poco esfuerzo por parte de las larvas maduras en penetrarlo y situarse a una profundidad prudencial, que evite cambios ambientales perjudiciales y peligros de depredación (Norris, 1959).

En su medio natural, las larvas maduras de *M. magnifica* disponen de un sustrato por lo general compuesto por estiércol seco más o menos compactado, siendo en todos los casos muy complicado determinar su estructura general y su organización en profundidad. Al estudiar cómo se distribuyen las pupas en profundidad en condiciones de campo, se pudo observar que el 64% de las mismas se situaron en el intervalo 15-20 cm, es decir la máxima que permitió el área de observación. Entre 10 y 15 cm de profundidad se hallaron situadas el 24% de las pupas y el resto fueron observadas muy superficialmente, dispuestas a 5-10 cm desde la superficie del sustrato.

Estos datos se alejan considerablemente de los observados por Valentyuk (1969, 1970), en los cuales la profundidad máxima observada fué de 15 cm, estando la media entre 5,5 y 6,5 cm, sin tener en cuenta el grado de compactación del terreno sometido a estudio (Tabla 70).

En pruebas de laboratorio se observó que las larvas de *W. magnifica* eran capaces de penetrar en profundidad hasta 60 cm, aunque estos valores sufrían grandes oscilaciones dependientes de la naturaleza y estructura del sustrato. Así, en un sustrato de estiércol granulado fino con una estructura homogénea (Tabla 71; Fig. 144), aunque se alcanzaban con cierta frecuencia los 60 cm (7,87%), el intervalo de profundidad normal en el que se disponían las pupas era entre 40 y 50 cm (43,62%), existiendo un gradiente de pupas situadas a partir de 20 cm (14,68%). El éxito de la metamorfosis pupal fue prácticamente el mismo para todas las pupas, independientemente de la profundidad a la que se situasen, con la salvedad de que en las pupas situadas a mayor profundidad se obtuvieron porcentajes algo menores de adultos viables (81,10% frente a un 94,20-100% de adultos viables para los restantes gradientes de profundidad).

Los dos tipos de sustratos heterogéneos ensayados nos indican con claridad la marcada influencia que ejercen sustratos compactos y difíciles de penetrar en la migración en profundidad llevada a cabo por las larvas maduras para proceder a la pupación. De este modo, se pudo observar (Tabla 72, 73; Fig. 145, 146) como la intercalación de capas de 'suelo duro' limitan la distribución en profundidad de una manera drástica, no situándose por debajo de estos más alla del 10% de las larvas estudiadas.

Conociendo los mecanismos de evaginación del ptilinium en los 'Muscomorpha' (Laing, 1935) y las presiones desarrolladas por el adulto en su salida del puparium (Zdarek y Friedman, 1986), parece razonable admitir que la limitación en profundidad parece ir más encaminada a no entorpecer drásticamente la posterior emersión del adulto, que a que existan verdaderas dificultades de penetración por parte de estas larvas. Ello no quiere decir que, efectivamente, la naturaleza y estructura del sustrato sean los elementos decisivos en la distribución en profundidad de las larvas de *W. magnifica*.

En cuanto a la naturaleza del sustrato de pupación, se puede argumentar que en los Muscomorpha existe una gran diversidad en cuanto al grado de tolerancia frente a distintos sustratos, desde aquellas especies que pueden pupar con escasez o en ausencia de sustrato, como *Lucilia sericata* (Zajonc, 1986), hasta especies que pueden pupar dentro de su hospedador, como *Ph. picta*

(Minar, 1984).

Al someter a diversos lotes de larvas a varios ensayos sobre sustratos de pupación experimentales (Tabla 74; Fig. 147) se pudo observar que aunque la ausencia de sustrato rebaja la supervivencia larval-adulta (33,33%), las escasas pupas formadas poseen una alta tasa de supervivencia (83,3%). La Tasa de supervivencia de un sustrato artificial,como es la escayola, es muy baja (26,7%), mientras que la de sustratos como papel triturado (86,7%), serrín (93,33%) y estiércol (96,7%) son muy altas. Es muy probable que este tipo de sustratos, con un grado de porosidad elevado, sean óptimos para el desarrollo pupal, mientras que sustratos muy compactados, con escasa porosidad (y por tanto escaso intercambio gaseoso) como es la escayola, no sean propicios para esta fase del ciclo biológico.

En la metamorfosis pupal no sólo influye la estructura y naturaleza del sustrato donde se desarrolle ésta, sino que según nuestros datos (Tabla 75; Fig. 148), el estado de hidratación del mismo es fundamental. De este modo, al ensayar un sustrato homogéneo de estiércol con diversos grados de hidratación, se pudo ver que mientras que la pupación se desarrolla normalmente entre el 20 y el 65% de Humedad relativa, la supervivencia larval-adulta desciende al 76,67% al incrementarse al 90% de HR, y es muy reducida al tratarse de un sustrato prácticamente encharcado (100% de HR)(26,67%). Parece razonable pensar en que el grado de hidratación del sustrato va a ejercer una poderosa influencia sobre el proceso de formación de la pupa. En el caso de sustratos altamente deshidratados se registra una disminución del peso adulto, ya que las pupas perden agua en este tipo de sustratos (Abasa, 1972; Gilby y Rumbo, 1980). Por el contrario, sustratos con agua intersticial dificultan la respiración de la pupa (Rumbo, 1979) y favorecen la proliferación de hongos que puedan atacarla y dificultar, o como en este caso, limitar muy notablemente su tasa de supervivencia (Gilby y Rumbo, 1980), sin olvidar la alteración de la textura del sustrato a causa de un exceso de humedad..

Pero la influencia del sustrato sobre la pupación no sólo se restringe a la profundidad que alcanzen las larvas en él, sino que la presencia en este sustrato de objetos voluminosos, en opinión de Portschinsky (1884) y Gan (1953), va a determinar el que una gran parte de las pupas se sitúen muy cerca o en la periferia de estos objetos. En pruebas de campo (Tabla 76) este extremo parece correcto pues aún suponiendo el volumen de grandes objetos (0,2 m^3), un tercio del volumen total del sustrato analizado (0,6 m^3), el 63,33% de las pupas fueron observadas dispuestas en la

inmediata periferia de estos obstáculos. Del mismo modo, en pruebas de laboratorio (Tabla 77) se pudo comprobar que las pupas se hallaban situadas preferentemente junto a grandes objetos (31,67%), paredes (13,33%) y fondo del recipiente utilizado (35%), elementos todos ellos que de alguna manera fueron seleccionados para formar la pupa en sus proximidades, y sólo un 20% de las pupas analizadas se hallaron fuera de la proximidad de estos obstaculos.

La naturaleza y estructura del sustrato también parece influir sobre la posición en que se produce la formación del puparium, ya que en pruebas de laboratorio realizadas con un sustrato homogéneo, el 97,11% de las mismas se hallaban situadas en posición horizontal, o lo que es lo mismo perpendicularmente a su hipotética dirección de salida (Tabla 78; Fig. 149), mientras que en sustrato heterogéneo de grano grueso, el 50% de las pupas fueron halladas en posición inclinada y el 35,67% en posición horizontal (Tabla 79; Fig. 149).

DURACION DE LA ETAPA PUPAL

En líneas generales, la duración de la etapa pupal en los 'Muscomorpha' se haya fijada desde que la larva III postalimentaria sufre un proceso de apólisis larval y forma el puparium, hasta que los adultos emergen de este puparium para iniciar la fase aérea del díptero (Zumpt, 1965). Los dípteros como insectos holometábolos tienden a recuperar la morfología adulta durante una complicada metamorfosis pupal dividida en diversas fases (Fraenkel y Baskharan, 1972; Sivasubramanian y Biagi, 1983). Estas fases de la pupación denotan una serie de cambios morfológicos muy complicados que son el reflejo de una serie de modificaciones bioquímicas aún mayores (Denlinger, 1972-c; Ohtaki y Takahashi, 1972), requiriendo las primeras etapas de desarrollo un tiempo proporcionalmente más prolongado que las etapas finales (Sivasubramanian y Biagi, 1983), cuya sumatoria dará el tiempo total empleado en la pupación, ya que tanto la formación del puparium como la emersión del mismo son tiempos relativamente insignificantes dentro de este total.

En condiciones estándar (25ºC y 65% de HR) (Denlinger, 1972-a) la duración de la metamorfosis pupal en *W. magnifica* oscila entre un mínimo de 220 y un máximo de 350 horas (desde 9,58 a 14,58 días)(Tabla 80), aunque habría que hacer la salvedad que estos parámetros se hallan significativamente alejados de la media, que puede situarse entre 280 y 300 horas (12,08 a 12,50 días). Analizando el tiempo empleado en la pupación en relación al sexo, podemos ver

que las hembras, si bien con un pequeño porcentaje, son las únicas capaces de desarrollarse hasta adultos en un tiempo situado por debajo de las 250 horas (entre el 1,32 y el 2,19/, respectivamente) (Tabla 80), mientras que en torno a la media los porcentajes de machos y hembras obtenidos son equiparables, no mostrando ninguna tendencia en cuanto al sexo al examinar los tiempos máximos de desarrollo pupal.

Al relacionar la duración de la fase pupal con el ciclo anual de *W. magnifica* (Tabla 81;Fig. 150) podemos ver que entre Junio y Septiembre se producen modificaciones muy apreciables del tiempo empleado para pupar, ya que mientras en Junio el 82,5% de los adultos emergen tras un periodo situado entre 300 y 330 horas (12,92-13,75 días), en Agosto el 81,5% de ellos lo hicieron entre las 260 y 290 horas (11,25-12,08 días) y en Septiembre las proporciones correspondientes fueron del 73,2% de adultos emergidos tras una pupación que osciló entre las 310 y 350 horas (13,33-14,58 días). Con estos datos se puede apeciar que Agosto es el mes del ciclo anual de *W. magnifica* en el cual la pupación se efectúa en menor tiempo, oscilando entre las 10 y 40 horas menos que la correspondiente en Junio y entre 50 y 90 horas menos que en Septiembre. Además, otra diferencia significativa observada es que mientras en Junio y Septiembre no se registraron tiempos de desarrollo pupal inferiores a las 260 horas, en Agosto apenas se produce este desarrollo por encima de las 300 horas.

Todo ello nos hace pensar que la medición del tiempo empleado en la metamorfosis pupal, o debe hacerse siempre en condiciones estándar (Denlinger, 1972-a; Fraenkel y Baskharan, 1972; Sivasubramanian y Biagi, 1983), o debe tenerse muy en cuenta las condiciones ambientales y de sustrato presentes en el periodo estudiado, pues la variabilidad que puede presentarse es de hasta varios días. No hay que olvidar que aún en estas condiciones estándar la emersión puede sufrir oscilaciones de hasta 5 días (no obstante lo normal es que no se presenten variaciones superiores a las 30 horas, ó 1,25 días).

Al comparar nuestros datos con los obtenidos para esta especie por Portschinsky (1884) podemos ver que, aunque las tasas de mortalidad pupal-adulta son prácticamente idénticas, la duración de la metamorfosis pupal aportada por este autor es netamente superior, tanto por su límite inferior como superior, a lo obtenido en nuestro estudio, lo que bien pudiera ser debido a las razones expuestas anteriormente, pues no se detalla en sus estudios la climatología con la que realizó sus experiencias. Con este mismo criterio pueden ser comparados nuestros resultados con los de Gan (1953), Kadhyrova (1958), Valentyuk (1969, 1970) y Ternovoy (1960, 1982). Sin embargo,

nuestros datos se ajustan notablemente a los aportados por Hadani y col. (1971) para Israel, lo que, por otra parte nos hace sospechar el que pueda existir una relación entre el tiempo empleado para la pupación y un teórico gradiente latitudinal-longitudinal.

Por los datos disponibles, el tiempo de pupación dentro del género *Wohlfahrtia* oscila entre los 19-24 días empleados por *W. opaca* (James y Gassner, 1947), los 20 días de *W. vigil* (Eschle y DeFoliart, 1965) y los 12-13 días de *W. pattoni* (Burgess y col., 1972) y *W. magnifica*. Como podemos observar sólo James y Gassner (1947) sitúan el tiempo de pupación dentro de un intervalo de variación de hasta 5 días, parámetros que coinciden con los obtenidos en nuestro estudio. Todo ello parece indicar que se puede aceptar un intervalo de variación similar para las restantes especies del género, sin, quizá, sufrir errores significativos.

Aunque tanto para *H. bovis* e *H. linneatum* (Pfadt y col. 1975) como para *O. ovis* (Breev y col. 1980) la alternancia de temperatura ambiental influye sobre el desarrollo pupal acelerándolo, este carácter no debe ser extrapolado a *W. magnifica*, ya que los meses de mayor alternancia de temperaturas día-noche (Junio y Septiembre) no hacen más que retardar el tiempo de desarrollo pupal. En Agosto, mes en el cual la alternancia es menor, aunque muy elevada como tónica general, el tiempo empleado en pupar se reduce notablemente. Ante estos hechos cabe pensar que en esto interviene el carácter termófilo de *W. magnifica*, manifestado por su tendencia a distribuirse por latitudes cálidas del hemisferio Norte (Zumpt, 1965; Soos y Papp, 1986).

En resumidas cuentas, todo parece indicar que la duración de la etapa pupal en *W. magnifica* sigue la tónica general observada para los 'Muscomorpha', pues especies tan lejanas como *P. silenus* (Sayin, 1977) (Oestridae), *D. hominis* (Sancho, 1988) (Cuterebridae) y *C. vicina* (Zumpt, 1965), presentan tiempos de pupación muy similares, aunque con estrategias anuales muy diversas.

Pero del desarrollo pupal cabe extraer algunas consecuencias más. Una de ellas sería que, de acuerdo con Portschinsky (1884) y Valentyuk (1969, 1970), la supervivencia pupal-adulta se halla normalmente situada por encima del 90%, cifra realmente elevada dentro de los 'Muscomorpha' (80% en *D. hominis*; 60-70% en *H. bovis*, *H. linneatum*, 65% en *C. fontinella*), siendo también elevada dentro del género *Wohlfahrtia* (65% para *W. vigil*).

Otra sería que, aunque la proporción entre machos y hembras

sufría oscilaciones con respecto al ciclo anual (como ya se apuntó en el capítulo correspondiente), las proporciones facilitadas por Hadani y col. (1971) de 1:1 son diferentes a las obtenidas en nuestro estudio, siendo en líneas generales la proporción número de machos y número de hembras es alrededor de 0,8-0,9 : 1,1-1,2, lo que denotaría la variabilidad natural a que están sometidas todas las reglas generales expuestas en la biología de artrópodos.

DIAPAUSA PUPAL

En los insectos existen diversos medios de resistir condiciones externas no favorables a su desarrollo. Entre ellas, uno de los más sobresalientes es la 'quiescencia' o 'dormancia', proceso consistente en reducir un determinado número de funciones vitales a la espera del paso de dichas condiciones adversas (Andrewartha, 1952). Un estado diferente a la 'dormancia' es la diapausa. Este mecanismo, por el cual un insecto es capaz de reducir al mínimo sus funciones vitales y permanecer prácticamente aislado de su medio externo durante la etapa más desfavorable de su ciclo biológico, no acaba inmediatamente después de cesar las condiciones adversas que lo produjeron y restablecerse las favorables (Ring, 1967). Este mecanismo adaptativo hay que interpretarlo como un desarrollo gradual, ya que, aunque bajas, las funciones vitales del insecto lo hacen desarrollarse muy lentamente, por lo que sería más correcto hablar de 'estados de desarrollo de la diapausa' (Andrewartha, 1952).

En dípteros 'Muscomorpha', es en la fase pupa donde se puede producir una verdadera diapausa, reconociéndose como un proceso normal para la práctica totalidad de dípteros, ya sea durante la etapa crítica interanual o en las fases desfavorables intraanuales, resumidos ambos procesos por el establecimiento de condiciones desfavorables, tanto por defecto como por exceso.

No cabe duda que la diapausa pupal supone un mecanismo biológico sumamente adaptativo que determina la pervivencia interanual de generaciones de dípteros en condiciones ambientales totalmente desfavorables para la especie y que en fase adulta serían totalmente inviables. Aunque algunos autores opinan que el factor ambiental predominante en el desencadenamiento de este proceso debe ser la temperatura (Cragg y Cole, 1952), otros piensan que es el fotoperiodo (Danilewsky, 1960). La mayoría actualmente han observado que la influencia conjunta de ambos factores es la determinante del proceso (Fraenkel y Hsiao, 1966; Ring, 1967-a, 1976-b, 1968, 1971;

Denlinger, 1972-a, 1972-b, 1972-c, 1984).

En *W. magnifica*, el periodo anual desfavorable transcurre en forma de diapausa pupal (Gan, 1953; Kadhyrova, 1958; Valentyuk, 1969, 1970; Ternovoy, 1982), cuya duración dependerá en gran medida de la latitud y longitud geográfica donde se realizen las observaciones. Pero dada la amplia distribución de esta especie (Salem, 1938; Soos y Papp, 1986), en general, siempre se halla restringida al periodo invernal (Ternovoy, 1982), quizá por ser una especie muy bien adaptada a climas semiáridos y esteparios, por lo cual no es excesivamente sensible a las altas temperaturas (Kakharova, 1972).

Durante los años 1985-1987 en la zona de estudio (Tabla 82; Fig. 151) no se han observado larvas en diapausa hasta los meses de Octubre y Noviembre fundamentalmente, con valores significativamente similares (83,33 y 88,89% respectivamente). Estos periodos tienen una característica común: en ellos la temperatura media mensual baja ostensiblemente (por debajo de 19ºC - Tabla 30) y del mismo modo desciende el fotoperiodo por debajo de 11 horas (L:O). Por ello, y teniendo en cuenta las opiniones de Cragg y Cole (1951), Danilewsky (1960) y Ring (1967-a, 1967-b, 1967-c, 1971), cabe suponer que son éstos elementos ambientales los que disparan el proceso, y que pueden ser acotados en el sentido de una temperatura por debajo de 20ºC y un fotoperiodo inferior a 12 horas de luz/día, factores que podrían constituir las condiciones de inducción de diapausa pupal de *W. magnifica* en la zona de estudio.

En todos los casos, a partir del mes de Octubre los porcentajes de diapausa en el total de larvas examinadas es notablemente mayoritario (entre el 75,55% y el 88,89%) (Tabla 82), por lo que, en condiciones climáticas normales para el mes, éste es en el cual las generaciones de larvas diapaúsicas hacen su aparición, siendo además mayoría en el conjunto observado (Fig. 151). De acuerdo con las opiniones de Ternovoy (1982), *W. magnifica*, al igual que otros 'Muscomorpha' debe presentar una inducción maternal de la diapausa (Ring, 1967-b, 1968, 1970), que es provocada por las hembras grávidas antes de que las condiciones ambientales sean lo suficientemente adversas como para poner en peligro la supervivencia de las 'últimas generaciones adultas anuales' (Moule, 1951; Norris, 1959; Nourteva, 1964; Ring, 1966; Monzu, 1983). Por todo ello, en nuestro estudio, las últimas capturas anuales (Tabla 24, 26) suponen generaciones diapaúsicas, con una tasa de renovación prácticamente nula.

Sin embargo, aunque Septiembre es un mes en el que normalmente las condiciones ambientales son favorables para el desarrollo (ta

media de 24,4ºC y Fotoperiodo de 12,5 horas/día L:O), y los índices de captura de adultos aún son elevados (Tabla 82), diversas alteraciones ambientales, tales como puedan ser un incremento de la pluviometría y un descenso acusado (aunque fuere puntual) de la temperatura media diaria, por debajo de 22º (como se pudo observar en Septiembre de 1987), desencadenan un porcentaje de diapausa que puede suponer hasta un 22,22% (Tabla 82). No obstante hay datos que confirman la variación de estos valores respecto a la latitud, pues Gan (1953), Kadhyrova (1958), Valentyuk (1969, 1970) y Ternovoy (1982) en diversas zonas de la Unión Soviética observan que el porcentaje de pupas diapaúsicas en Septiembre se eleva al 60%.

Si mantenemos que aquellos meses de Septiembre con un fotoperiodo de 12,5 horas pueden registrar alteraciones notables de temperatura, podremos pensar que la temperatura debe ser el único factor responsable del nivel de diapausa registrado. No obstante, Ternovoy (1982) opina que la reducción del fotoperiodo por debajo de 14 horas es el factor determinante en la producción de diapausa en Ukrania y Kazakistán (Unión Soviética). Pensamos que este autor minusvalora el efecto de la temperatura (observado por Ring, 1967-b, 1967-c, 1971; Fraenkel y Hsiao, 1966; Denlinger, 1972; Adenokun y Denlinger, 1984), y sigue las opiniones de Denlinger (1972-c), en el sentido de atribuir el punto crítico de producción de diapausa a la transición 14-13 horas de luz, observado por este autor para *Sarcophaga bullata*, y atribuirselo a *W. magnifica*.

En general, se sabe que aquellas especies cuyo ciclo anual es muy largo presentan un mayor rango de tolerancia ante cambios bruscos ambientales, y necesitan de una reducción del fotoperiodo muy acusada para inducir maternalmente la diapausa (Norris, 1959; Ring, 1968; Pickens y Miller, 1980; Denlinger y Shukla, 1984). Nuestro estudio pone de manifiesto que 12,5 horas de fotoperiodo para *W. magnifica* es el límite mínimo aceptable para la especie sin entrar en diapausa (Tabla 85), y basta que la temperatura media mensual descienda discretamente para que el efecto asociado de ambos factores dispare la producción de diapausa (como defienden Butler y col., 1978; Raina y Bell, 1978; Bartelt y col., 1980). Aceptando que la razón primera de la diapausa es incremtar la supervivencia durante la época desfavorable anual, la correlación de temperatura y fotoperiodo observada en nuestro estudio permite a la especie prepararse para los cambios ambientales adversos, que anticipados al invierno, pueden producirse en meses de climatología irregular como son Septiembre y Octubre (Tabla 82; Fig. 151).

Segun nuestros trabajos sobre el ciclo anual de *W. magnifica* (Tabla 30, 31), las generaciones transinvernantes llevan

a cabo una diapausa pupal que suele oscilar entre 5 y 7 meses, dependiendo de la climatología de fin y comienzo de año. Ternovoy (1982) observa una mortalidad cercana al 30% para estas generaciones en diapausa que pasan alrededor de 6 meses en el suelo.

En la Tabla 83 se observa que al realizar una diapausa a 6ºC (± 2)ºC durante 5 meses, la supervivencia adulta se acerca al 66%, mientras que si esta misma diapausa la elongamos en un mes más, es decir, con un total de 6 meses de diapausa, la mortalidad se eleva significativamente, sobreviviendo el 42,86% (Fig. 152). En promedio la diapausa pupal en *W. magnifica* supone que el 54,28% de las pupas con carácter transinvernante, van a dar adultos viables que emergerán en la época favorable, valor de supervivencia que hay que considerar como bajo. Habida cuenta que las condiciones de temperatura y humedad relativa impuestas en el laboratorio son parámetros prácticamente constantes, no se producen con las alternancias típicas en la naturaleza, y por ello nuestros datos podrían ser extrapolados a los de Ternovoy (1982) que obtiene una supervivencia cercana al 70%.

Efectivamente, estas condiciones ambientales constantes parecen reducir en términos generales la supervivencia tras la diapausa, pues numerosos autores han demostrado la influencia positiva ejercida por aquellas condiciones ambientales alternantes en el desarrollo de la pupa (Pfadt y col., 1975; Butler y col., 1976; Breev y col., 1980; Zajonc, 1986, 1987).

Se sabe que, momentáneamente, la temperatura puede reducirse de una forma considerable, y que en muchas especies se produce un incremento de la motalidad ante descensos bruscos de temperatura (Adenokun y Denlinger, 1984). Sin embargo, estas fuertes oscilaciones de la temperatura del suelo no se producen en la zona mediterránea, por lo que *W. magnifica* como especie ligada a las latitudes templadas del Paleártico, parece responder a descensos de temperatura por debajo de -8 (± 2)ºC, que hacen inviable la diapausa en todos los casos observados (tasa de mortalidad del 100% tras un mes).

Remitiéndonos de nuevo al ciclo anual de esta especie (Tabla 30, 31), podemos observar que existe un paralelismo notable entre las condiciones ambientales de los meses donde se produce la diapausa invernal y aquéllos que sirven para restablecer y dar comienzo al ciclo anual. Si bien un fotoperiodo de 12,5 horas y una temperatura por debajo de 20ºC provocan la producción de diapausa en el final del ciclo anual, una temperatura por encima de 21ºC y un fotoperiodo de 12 horas son los desencadenantes de la ruptura de la

diapausa y comienzo para las primeras generaciones del ciclo anual. El desfase de tiempo entre el restablecimiento de las condiciones ambientales apropiadas y nuestras primeras capturas anuales hay que atribuirlo a un periodo de tiempo en el que se produce la ruptura de la diapausa, y efectivamente, todos los autores coinciden en señalar que la ruptura de la diapausa no se produce con el mero restablecimiento de aquellas condiciones favorables, sino que, además, estas deben sucederse durante un cierto tiempo e incrementar los valores críticos (Pfadt y col., 1975; Butler y col., 1978; Breev y col., 1980; Bartelt y col., 1981; Gnagey y Denlinger, 1984; Zajonc, 1986).

Para estudiar las condiciones del binomio temperatura-tiempo necesario para romper la diapausa se diseño una experiencia consistente en mantener durante 4 meses pupas en diapausa en dos intervalos, desde 0 a + 4ºC y desde 0 a -4ºC (Tabla 84, 85). Los resultados de esta experiencia apuntan a que en condiciones normales de suelo (de 0 a +4ºC) se necesitan entre 14 y 21 dias y 24-26ºC para que se produzca el 59,62% de emersión adulta. En igual periodo y temperatura, de las pupas sometidas a un ambiente más desfavorable (0 a -4ºC) han eclosionado hasta el 68,08%, pero la mortalidad pupal es muy superior en este caso y el desfase en la eclosión es tambien mayor. Por todo ello, parece que una diapausa producida en condiciones ambientales moderadas (próximas a las que se llevan a cabo en la naturaleza) incrementa los niveles de supervivencia total (56,67%), mientras que la llevada a cabo en condiciones más desfavorables incrementan su tasa de mortalidad (supervivencia del 19,17%)(Tabla 85), y no hay que olvidar que el fin último de la diapausa es facilitar la supervivencia a la especie en la epoca anual más desfavorable.

Bibliografía

Biología

BIBLIOGRAFIA

ABASA, R.O. (1972). Water and fat content of immature and adult *Sarcophaga bullata* (Diptera: Sarcophagidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 65(2): 396-399.

ADEDOKUN, T.A. y DENLINGER, D.L. (1984). Cold-hardiness: a component of the diapause syndrome in pupae of the flesh flies *Sarcophaga* (*S. crassipalpis* and *S. bullata*). *Physiol. Ent.*, 9(4): 361-364.

ALVAREZ y MATE, F. (1944). Un caso de miasis estrosa nasal. *Med. Esp.*, 12: 296.

ANDERSON, RM y MAY, R.M. (1982). Coevolution of host and parasites. *Parasitology*, 85: 411-417.

ANDERSON, J.R. (1989). Use of deer models to study the larviposition by wild nasopharyngeal botflies (Diptera: Oestridae). *J. Med. Entomol.*, 26(3): 234-236.

ANDREWARTHA, H.G. (1952). Diapause in relation to ecology of insects. *Biol. Rev.*, 27: 50-101.

ARTHUR, D.R. (1976). *Intereactions between arthropod ectoparasites and warm blooded hosts.* en: Ecological Aspects of Parasitology, C.R. Kennedy (Ed.), Cambridge.

BAEZ, M. (1980). El género *Wohlfahrtia* en las Islas Canarias. Taxonomía y Distribución (Diptera: Sarcophagidae). *Nouv. Rev. Ent.*, X(4): 351-357.

BAEZA CUELLAR, R. (1932). Miasis por *Wohlfahrtia*. *Rev. Med. Madrid*, 3(9).

BAKKER, K. (1967). An analysis of factors which determine the successs in competition for food among larvae of *Drosophila*

melanogaster. *Arch. néerl. Zool.*\, *14*: 200-281.

BAKRI, G. (1959). On the preferred temperatures and humidities of the larvae of the three species of Calliphora (C.erythrocephala, C. vomitoria and *C. uralensis). Z. angew. Zool.*, 46(4): 495-511.

BARNARD, D.R. (1977). Skeletal-muscular mechanismes of the larva of *Lucilia sericata* (Meig.), in relation to feeding habits (Diptera: Calliphoridae). *Pan-Pacific ent.*, 53(6): 223-229.

BARROS, J. (1945). Los Barros Bovinos. *Ciencia Vet.*, 6(118): 84.

BARTELT y col. (1981). Citado en McINNIS y col. (1983).

BARTON-BROWNE, L. (1958-a). The relation between ovarian development and mating in *Lucilia cuprina*. *Aust. J. Sci.*, 20(8): 239.

BARTON-BROWNE, L. (1958-b). The choice of communal oviposition sites by the Australian Sheep Blowfly, *Lucilia cuprina*. *Aust. J. Zool.*, 6: 241-247.

BARTON-BROWNE, L. y ROGOFF, W.M. (1958). The 'Sheep Factor' and oviposition in *Lucilia cuprina*. *Aust. J. Sci.*, 21(6): 189-190.

BARTON-BROWNE, L. (1960). The role of olfaction in the stimulation of oviposition in the blowfly *Phormia regina*. *J. Insect Physiol.*, 5(1): 16-22.

BARTON-BROWNE, L. (1962). The relationships between oviposition in the blowfly *Lucilia cuprina* and the presence of water. *J. Insect Physiol.*, 8(1): 383-390.

BARTON-BROWNE, L.; BARTELL, A.J.M.; VAN GERWEN, A.C.M. y LAWRENCE, C.A. (1976). Relation between protein ingestion and sexual receptivity in females of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina*. *Physiol. Ent.*, 1: 235-240.

BARTON-BROWNE, L. (1979). The behaviour and nutritional requirement of adult *Lucilia cuprina*. Posibilities for modification. *Nac. Symp. Sheep Blowfly and Flystrike in sheep*, N.S.W., Sydney, 45-57.

BARTON-BROWNE, L.; VAN GERWEN, A.C.M. y BARTELL, R.S. (1980). Effects

of the ingestion of components of a protein-rich diet on the sexual receptivity of females of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina*. *Physiol. Ent.*, 5: 1-6.

BATSCHELET, E. (1984). *Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhytms*. AIBS Monographs, 35 pp.

BAUMGARTNER, D.L. y GREEMBERG, B, (1985). Distribution and medical ecology of the blowflies (Diptera: Calliphotidae) in Peru. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78: 565-587.

BERNDT, K.P. y GROTH, V. (1970). *Studies on the significance of the sexual behaviour of synanthropic diptera in stablishment of chemosterilant. Angew. Parasitol.*, 11(4): 193.

BLACKITH, R. y BLACKITH, R. (1984). Larval agression in Irish flesh-flies (Diptera: Sarcophagidae). *Irish Nat. J.*, 21(6): 237-238.

BRAACK, L.E.R. y RETIEF, P.F. (1986). Dispersal, density and habitat preference of the blowflies *Chrysomyia albiceps* (Wd.) and *Chrysomyia marginalis* (Wd.)(Diptera: Calliphoridae). *Onderstepoort J. vet. Res.*, 53: 13-18.

BRAACK, L.E.O. y De VOS, V. (1987). Seasonal abundance of carrion frequenting blowflies (Diptera: Calliphoridae) in the Kruger National Park. *Onderstepoort J. vet. Res.*, 54: 591-597.

BREEV, K.A. y SULTANOV, F.R. (1975). On some peculiarities in the development of the larvae of the sheep nostril fly *Oestrus ovis* L. (Diptera: Oestridae). *Parazitol.*, 9(1): 47-56.

BREEV, K.A.; ZAGRETINOV, R. y MINAR, J. (1980). Influence of constant and variable temperatures on pupal development of the sheep blowfly (*Oestrus ovis* L.). *Parazitologiya*, 27(4): 359-365.

BRENNER, R.J. (1984). Dispersal, mating and oviposition of the screw-worm (Diptera: Calliphoridae) in Southern Mexico. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 779-788.

BURGESS, N.H.R.; McDERMOT, S.N. y CHETWYN, K.N. (1972). A laboratory culture of *Wohlfahrtia pattoni*. *Trans. R. Soc. Trop. Med. & Hyg.*, 65: 800-801.

BUTLER, G.D.; HAMILTON, A.G. y GUTIERREZ, A.P. (1978). Pink Bollworm: diapause induction in relation to temperature and photophase. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71(2): 202-204.

BUTLER, G.D. y LOPEZ, J.D. (1980). *Trichogramma pretiosum* development in two host in relation to constant and fluctuating temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73(6): 671-673.

BUXTON, P.A. (1931). The measurement and control of atmospheric humidity in relation to entomological problems. *Bull. ent. Res.*, 22: 431-447.

CAPEL, J.J. y ANDUJAR, F. (1978). Mapa Pluviométrico de Andalucía. *Paralelo*, 37(1978): 197-207.

CARBALLAL PALMEIRO, J. (1945). Los "barros", enfermedad del ganado vacuno. *Ciencia Vet.*, 6(116): 143.

CARBALLEIRA TELLA, D.; ALONSO GOMEZ, J.M.; DIAZ GONZALEZ, F.; PLATERO GARCIA, A. y ALONSO, J.M. (1964). Campañas de lucha contra la hipodermosis bovina llevadas a cabo en la provincia de Lugo, en los años 1963-1964 por la Dirección General de Ganaderia. *Avigan*, 144: 33-40.

CASTRESANA GUINEA, A. (1947). Miasis ocular. *Arch. Soc. Oft. Hisp. Amer.*, 7(2): 163.

CATTS, H.H. (1964). en: Killough y McClellan (1965).

COGLEY, T.P. (1989). Effects of migrating *Gasterophillus intestinalis* larvae Diptera: Gasterophillidae) on the mouth of the horse. *Vet. Parasitol.*, 31: 317-331.

COMPAIRE FERNANDEZ, C. (1964). Estudio previo sobre la incidencia de la hipodermosis bovina en la provincia de Segovia y estimación de las pérdidas. *Avigan*, 133(140): 50.

CORDERO DEL CAMPILLO, M. y FERNANDEZ GONZALEZ, D.J. (1962). Experiencia de campo con "Ruelene", fosforado sistémico contra la hipodermosis bovina. *An. Fac. Vet. León*, 8(8): 39-48.

CORDERO DEL CAMPILLO, M. (1962). Ensayos con "Neguvon" y "Trolene" sobre ganado vacuno. I. Efecto del tratamiento sobre la producción láctea. II. Prueba de campo con "Trolene" y observaciones sobre el ciclo estacional de *Hypoderma bovis* en la provincia de León. *An. Fac. Vet. León*, 8(8): 11-36.

CORDERO DEL CAMPILLO, M. y ALLER GANCEDO, B. (1974). Las Zoonosis en el Medio Rural. *II Congreso de Medicina Rural*, León, 1974, 5-46.

CORDERO DEL CAMPILLO, M. y col. (1980). *Indice-Catálogo de los Zooparásitos Ibéricos*. XI. Dipteros. Ministerio de Sanidad y Seguridad Social, Madrid, 385-457.

COUSIN, T. (1932). en: Tauber (1938).

CRAGG, J.B. y COLE, P. (1952). Diapause in *Lucilia sericata* Mg. (Diptera). *J. exp. Biol.*, 29(4): 600-604.

CRYSTAL, M.M. (1970). Size and weight of pupae and adults on laboratory reared screwworm flies. *J. econ. Entomol.*, 63: 551-554.

CRYSTAL, M.M. y GUILLOT, F.S. (1973). Flight of teathered screwworm flies in relation to ovarian development. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71(2): 243-246.

DALLWITZ, R. (1987). Density independence of survival in myiasis breeding of *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *Bull ent. Res.*, 77: 171-176.

DANILEWSKY, A.S. (1961). *Photoperiodism and the seasonal development of insect*. Leningrad Univ. Press, 242 pp.

DASGUPTA, B. y ROY, P. (1969). Studies on the behaviour of *Lucilia illustris* Meigen as a parasite of vertebrate under experimental conditions. *Parasitology*, 54: 299-304.

DAVIES, L. (1948). Laboratory studies on the egg of the blowfly *Lucilia sericata* Mg. *J. exp. Biol.*, 25(1): 71-85.

DAVISON, T.F. (1969). Changes in temperature tolerance during the life cycle of *Calliphora erythrocephala*. *J. Insect Physiol.*, 15: 977-988.

DENNO y GOTHRAN (1976). en: Teskey (1981).

DENLINGER, D.L. (1972-a). Induction and termination of pupal diapause in *Sarcophaga bullata* (Diptera: Sarcophagidae). *Biol. Bull.*, 142: 11-24.

DENLINGER, D.L. (1972-b). Seasonal phenology of diapause in the flesh fly *Sarcophaga bullata*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 65(2):

410-414.

D :NLINGER, D.L. (1972-c). Physiology and Ecology of pupal diapause in *Sarcophaga bullata* Parker and *Sarcophaga crassipalpis* Macq. (Diptera: Sarcophagidae). *Diss. Abst. Ent.*, 32(10): 58-46.

DENLINGER, D.L. y SHUKLA, M. (1984). Increased length and variability of the life cycle in tropical Fleshflies (Diptera: Sarcophagidae) that lack pupal diapause. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77(1): 46-49.

DOBSON, A.P. (1985). The population dinamics of competition between parasites. *Parasitology*, 91: 317-347.

DONNELLY, J. (1958). Methods for the study of blowfly populations. III. The tate and distribution of P^{32} in blowflies labelled in the larval stage. *Ann. Appl. Biol.*, 46(2): 243-253.

DOWDING, V.M. (1968). The feeding mechanism and its ecological importance in larvae of Cyclorrhaphan Diptera. *13 th Int. Congr. Entomol.*, Moscow, Vol. I: 372.

DRABER-MONKO, A. (1973). Einige Bemerkungen über die Entwicklung von *Sarcopha carnaria* (L.) (Diptera: Sarcophagidae). *Polsk. Pismo Entomol.*, 43: 301-308.

EISEMAN, C.H. y RICE, M.J. (1987). The origin of sheep blowfly *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae), attractants in media infested with larvae. *Bull. ent. Res.*, 77: 287-294.

ELVIN, M.K. y KRAFSUR, E.S. (1984). Relationship between temperature and rate of ovarian development in the house fly *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 50-55.

ESCHLE, J.C. (1964). Biology and control of *Wohlfahrtia vigil* (Walker). *Diss. Abst.*, 25(6): 3757.

ESCHLE, J.C. y DeFOLIART, G.R. (1965). Rearing and Biology of *Wohlfahrtia vigil* (Diptera: Sarcophagidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 58: 849-855.

ESTEBAN MUÑOZ, C. y TEJON TEJON, D. (1986). *Catálogo de razas autóctonas Españolas. I. Especies Ovina y Caprina.* Ministerio

de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, 229 pp.

FIEDLER, O.G.H. (1951). Die Nahrung der myiasis-fliegenlarven auf dan Wollschaf. *Z. Angew. Ent.*, 33(1-2): 142-150.

FORD, N. (1932). en: Ford (1936).

FORD, N. (1936). Further observations on the behaviour of *Wohlfahrtia vigil* (Walker) with notes on the collecting and rearing of the flies. *J. Parasitol.*, 22: 309-328.

FORNIELLES ULIVARRI, F. y GIL COLLADO, J. (1962). Estudio de dos casos de miasis ocular interna por larvas de *Hypoderma*. *Med. Trop.*, 38: 250-260.

FRAENKEL, G. y HSIAO, C. (1966). Pupal diapause in *Sarcophaga faculata* (Diptera). *Am. Zool.*, 6(4): 576-577.

FRAENKEL, G. y BHASKARAN, G. (1973). Pupariation and pupation in Cyclorrhaphous flies (Diptera): terminology and interpretation. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 61: 418-422.

FRINGS, H. (1941). Rearing blowflies in the laboratory. *J. econ. Ent.*, 34(2): 317.

GALLEGO BERENGER, J. y VENDRELL, E. (1954). Un nuevo caso español de "Miasis forunculosa" por *Hypoderma bovis*. *Med. Clínica*, XXIII: 315-318.

GAN, E.I. (1953). The fly *Wohlfahrtia magnifica* Schin. *Tashken Acad. Sci. Uzbek. SSSR Press*, 1953: 1-47.

GARCIA GARRIDO, J. y MEDINA GARCIA, M. (1946). Miasis rhinoestrus nasalis-ocular en España. *Gac. Méd. Española*, XX: 174-175.

GARCIA PEREZ, A.; MORAN GUTIERREZ, C. y MARTIN PASCUAL, A. (1967). Miasis rampante por *Gasterophillus*. *Actas Derm. Sifil. Madrid*, 58(5-6): 141-146.

GASCA ARROYO, A. (1979-a). Hipodermosis bovina en Córdoba. I. Distribución territorial en la provincia. *II Congr. Nac. Parasitología*, León, p. 148.

GASCA ARROYO, A. (1979-b). Hipodermosis bovina en Córdoba. II. Relación entre edad y grado de parasitación en diferentes comarcas de la provincia. *II Congr. Nac. Parasitología*, León, p.

149.

GASSNER, F.X. (1942). Parasites in fur-bearing animals. *Nat. Fur. News*, 7: 22-23.

GASSNER, F.X. y JAMES, M.T. (1946). Parasitism of foxes by maggots in the Rocky Mountain Region. *Nat. Fur. News*, 7: 29-30.

GEBAUER, O.; EICHLER, W.; BREEV, K.A. y NOGGE, G. (1974). Die beiden Dasselfliegenarten des Rindes (*Hypoderma bovis* and *Hypoderma linneatum*). *Angew. Parasitol.*, 15(2): 1-30.

GIL COLLADO, J. (1960). *Insectos y Acaros de los Animales Domésticos*. Salvat Editores, Barcelona, 591 pp.

GIL ESPAÑA, J. (1945). Miasis ocular por *Oestrus ovis*. *Rev. Española O.N.D.*, 1945: 86.

GILBY, A.R. y RUMBO, E.R. (1980). Watter loss and respiration of *Lucilia cuprina* during development within the puparium. *J. Insect Physiol.*, 26(3): 153-161.

GILMOUR, D.; WATERHOUSE, D.F. y McINTYRE, G.A. (1946). An account of experiment undertaken to determine the natural population density of sheep blowfly *Lucilia cuprina* Wied. *CSIRO Bull.*, 195: 60 pp.

GNAGEY, A.L. y DENLINGER, D.L. (1984). Photoperiodic induction of pupal diapause in the flesh fly *Sarcophaga crassipalpis*: embryonic sensitivity. *J. Comp. Physiol.*, 154: 91-96.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1945-a). Revisión crítica de los casos de oftalmomiasis españolas. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 6: 51-73.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1946-b). La hipodermosis bovina como parasitosis humana. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 6: 225-238.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1950). Notas sobre algunas miasis españolas. *Laboratorio*, 5(59): 428-444.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1952). Estudio de los primeros estadios larvarios de las miasis humanas. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 12: 373-403.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1953). Los primeros estados de las larvas de las miasis humanas en el género *Calliphora* (Diptera y Cyclorrha-

pha). *Rev. Ibér. Parasitol.*, 13: 259-288.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1955). La estrosis óculo-nasal (Thimni) de el hombre en España. causada por el *Oestrus ovis* L. del carnero. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 15: 135-172.

GOMEZ FERNANDEZ, L. (1958). Los primeros estados de las larvas de las miasis humanas en el G. *Phaenicia (Lucilia)* (Diptera, Cyclorrhapha). *Rev. Ibér. Parasitol.*, 18: 19-50.

GOODENOUGH, J.L.; WILSON, D.D. y WHITTEN, C.J. (1978). Visual sensitivity of four strains of screwworm flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71(1): 9-12.

GREEMBERG, B. y SZYSKA, M.C. (1984). Immature stages and biology of fifhteen species of Peruvian Calliphoridae (Diptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 488-517.

GUERRA GRANDE, J.M. (1952). Consideraciones sobre un caso de oftalmoeuliasis externa por *Oestrus ovis*. *Arch. Soc. Oftal. Hisp. Amer.*, XII: 86-89.

GUEVARA BENITEZ, D.; LOPEZ ROMAN, R. y RAMOS ONTIVEROS, F. (1971). Nuevo caso de oftalmomiasis humana por *Oestrus ovis* en Granada. *Rev. Ibér. Parasitol.*, 31: 377-381.

GUILLOT, F.S.; BROWN, H.E. y BROCE, A.B. (1978). Behaviour of sexual active male screwworm flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.i, 71(2): 199-201.*

HADANI, A.; RABINSKY, R.; SHIMSJHONI, A. y VISHINSKY, Y. (1971). Myiasis caused by Wohlfahrtia magnifica (Schi.) in sheep on Golan Heights. *Isr. J. Vet. Med.*, 28(1): 12-20.

HAMMER, O. (1942). Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. Kobenhavn.*, 105: 141-393.

HENNIG, W. (1948). *Die Larvenformen der Dipteren*. I. Akademie-Verlag, Berlin, 185 pp.

HENNIG, W. (1950). *Die Larvenformen der Dipteren*. II. Akademie-Verlag, Berlin, 458 pp.

HENNIG, W. (1952). *Die Larvenformen der Dipteren*. III. Akademie-Verlag, Berlin, 628 pp.

HEPBURN, G.A. y NOLTE, M.C.A. (1943). Sheep blowfly Research. III. Studies on the olfactory reactions of sheep blowflies. *Onderstepoort J. vet. Sci.*, 18(1-2): 27-48.

HERNANDEZ RODRIGUEZ, S.; GUTIERREZ PALOMINO, R. y MARTINEZ GOMEZ, F. (1984). Parasitocenosis of red-deer (*Cervus elaphus*) in Sierra Morena, Córdoba, Spain. *Akademie-Verlag*, Berlín, 429-433.

HIGHTOWER, R.G.; SPATES, G.E. y GARCIA, J.J. (1972). Growth and critical size of pupation for larvae of the screwworm development in fresh wounds. *J. econ. Ent.*, 65(5): 1349-1352.

HIGHTOWER, B.G.; O'GRADY, J.J. y GARCIA, J.J. (1972). Ovipositional behaviour of wild-type and laboratory adapted strains of screwworm flies. *Environ. Entomol.*, 1: 227-229.

HOBSON, R.P. (1933). en: Hobson (1935).

HOBSON, R.P. (1935). Sheep blowfly investigations. II. Substances which induce *Lucilia sericata* (Mg.) to oviposit on sheep. *Ann. Appl. Biol.*, 22: 299-300.

HOLDAWAY, F.G. (1930). Field populations and natural control of *Lucilia sericata*. *Nature*, 126: 648-649.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA (1983). *Hojas Metereorológicas Normalizadas para las provincias de Albacete, Ciudad Real, Córdoba, Granada y Jaén*, INM, Madrid.

ISIMBEKOV, Zh.M. y ZHUMABEKOV, Kh.S. (1983). *Wohlfahrtia* infestation in sheep: epizootiology and pathomorphology. *Veterinariya*, 6: 19-20.

JAMES, M.T. y GASSNER, F.X. (1947). The immature stages of the fox maggot, *Wohlfahrtia opaca* Coq. *J. Parasitol.*, 33: 241-244.

JAMES, M.T. (1982). *Myiasis*. en: *Handbook series in Zoonoses*. Steele, S.H. (Ed.), CRC Press, Florida, 249-259.

JANBAKHS, B.; TIRCARI, S. y AGHAMOHAMMADI, A. (1976). Myiasis in sheep due to *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner) in Iran (Diptera: Sarcophagidae). *J. Ent. Soc. Iran*, 3(1/2): 7-12.

JAUME MORALLES, J. (1965). La hipodermosis bovina en Mallorca.

Avigan, 154: 81-82.

JORDANO BAREA, D. (1946-a). Euliasis conjuntival. *Rev. Inf. Méd. Terap.*, 15: 679.

JORDANO BAREA, D. (1946-b). Oculomiasis por *Rhinoestrus*. *Inf. Méd.*, 1946: 680.

JUNTA DE ANDALUCIA (1987). *Informe Gerenal del Medio Ambiente*. Agencia de Medio Ambiente, Consejería de Obras Públicas y Transportes (Eds.), Sevilla, 452 pp.

KADYROVA, M. (1958). The biology and ecology of flies of the genus *Wohlfahrtia* B.B. 1889. Author's abstract of the Thesis for the Degree of Candidate of Biological Sciences. *Tashkent Acad. Sci. Uzbek. SSR Press*, 1-15.

KASAI, T.; CORDERO DEL CAMPILLO, M.; EUZEBY, J.; GAAFAR, S.; HIEPE, Th. e HIMONAS, C.A. (1988). Standardized Nomenclature of Animal Parasitic Diseases (SNOAPAD). *Vet. Parasitol.*, 29: 229-326.

KASJAKINA, V.I. (1972). The morphology of the stigmes of larvae of some representative Diptera: Brachycera. *Vest. Moscow Univ.*, 2: 9-13.

KILLOUGH, R.A. y McCLELLAN, E.S. (1965). Face fly oviposition studies. *J. econ. Ent.*, 58(4): 716-719.

KILLOUGH, R.A. y McKINSTRY, D.M. (1965). Mating and oviposition studies on the stable fly. *J. econ. Ent.*, 58: 489-491.

KIRPATRIK, J.N. y QUANTERMAN, K.D. (1952). Field studies on the resting habits of flies in relation to chemical control. Part. II. Rural Areas. *Am. J. Trop. Med. & Hyg.*, 1(6): 1026-1031.

KNAPP, F.W.; SUKHAPESNA, V.; LYONS, E.T. y DRUDGE, J.H. (1979). Development of third-instar *Gasterophillus intestinalis* artificially removed from the stomach of horses. *Ann Entomol. Soc. Am.*, 72(3): 331-333.

KRAFSUR, E.S. (1985). Age composition and seasonal phenology of house-fly (Diptera: Muscidae) populations. *J. Med. Ent.*, 22(5): 515-523.

KRAFSUR, E.S.; MOON, R.D. y CHURCH, J. (1985). Age structure and reproductive history of some overwintering Face fly (Diptera:

Muscidae) populations in North America. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78(4): 480-487.

KUNICHKIN, G.I. y KAMZAEV, J.R. (1985). Characteristic of the biology of myiasis flies and basisof methods for their control in Southern Kazahtan. *Vost. Otd. Vaskh.*, 1985: 87-91.

LAING, J. (1935). On the ptilinum of the blowfly (*Calliphora erythrocephala*). *Quart. J. micr. Sci.*, 87: 497-521.

LANG, J.J. y GRAY, G. (1989). Seasonal abundance of *Musca vitripennis* (Diptera: Muscidae) on Terceira, Azores. *J. Med. Ent.*, 26(3): 226-227.

LARSEN, E.B. y THOMSEN, M. (1940). The influence of temperature development of some species of Diptera. *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren.*, 104: 1-75.

LECLERQ, M. (1969). *Entomological Parasitology. The relations between Entomology and Medical Sciences.* Pergamon Press, London, 158 pp.

LEHRER, Z.; LEHRER, M. y VERSTRAETEN, C. (1988). Les myiases causées aux moutons de Rumanie par *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner) (Diptera: Sarcophagidae). *Ann. Med. Vet.*, 132: 475-481.

LEITE, A.C. y WILLIAMS, P. (1988). The life cycle of *Metacuterebra apicalis* (Diptera: Cuterebridae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 83(4): 485-491.

LEVOT, G.W.; BROWN, K.R. y SHIPP, E. (1979). Larval Growth of some Calliphorid and Sarcophagid larvae. *Bull. ent. Res.*, 69: 469-475.

LOPEZ-MARIN, I. (1952). Un caso de wholfahrtiosis conjuntival. *Arch. Soc. Oftal. Hisp.-Amer.*, XII(9): 1045-1056.

LOPEZ y LOPEZ, C. (1956). Hipodermosis bovina. Barros, Berros, Bultos, Cucas, Barbas. *Ciencia Vet.*, 17: 1-35.

LOZANO, J.; COBO, D.N.; VAZQUEZ, E. y BENAVIDES, C. (1985). *Pastizales del Noreste de Granada.* Servicio de Extensión Agraria, Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Granada, 149 pp.

MACIAS y MACIAS, F. (1935). Otro caso de otomiasis por *Wohlfahrtia*

magnifica (Schnier, 1862). *Med. Países Cálidos*, 8: 538.

MACKERRAS, M.J. (1933). Observations on the life-history, nutritional requirements and fecundity of blowflies. *Bull. ent. Res.*, 24: 353-362.

MACKERRAS y FRENEY (1935). en: Norris (1959).

MACKLEY, J.M. y LONG, G.L. (1983). Behaviour of sterile adult screw-worms (Diptera: Calliphoridae) on flowering trees and Shrubs. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76: 839-843.

MACLEOD, J. y DONELLY, J. (1957). Some ecological relationships of natural populations of Calliphoridae blowflies. *J. Anim. Ecol.*, 26: 135-170.

MACLEOD, J. y DONELLY, J. (1962). Microgeographic aggregations in blowfly populations. *J. Anim. Ecol.*, 31(3): 525-543.

MACLEOD, J. y DONELLY, J. (1963). Dispersal and interdispersal of the blowfly populations. *J. Anim. Ecol.*, 32(1): 1-32.

MAIER, C.T. y WALDBAUER, G.P. (1979). Diurnal activity patterns of flower flies (Diptera: Syrphidae) in a Illinois Sand Area. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 72: 237-245.

MANDEVILLE, D.L. (1988). Rearing *Phaenicia sericatai (Diptera: Calliphoridae) on dry cat food with CSMA. J. Med. Ent.*, 25(3): 197-198.

MARCHENKO, V.A. y MARCHENKO, V.P. (1988). Survival of larvae of *Oestrus ovis* L. depending of the state of immune system of the host. *Parazytologiya*, 1988: 27-31.

MARTINEZ GOMEZ, F.; HERNANDEZ RODRIGUEZ, S.; CALERO CARRETERO, R. y BECERRA MARTELL, L.C. (1974). Contribución al conocimiento de los zooparásitos en la provincia de Córdoba. IV. Artrópodos. *III Reunión de Centros de Investigación Ganadera, CSIC*, Córdoba, 335-336.

MARTINEZ GOMEZ, F.; RUIZ SANCHEZ, P.; NAVARRETE LOPEZ-COZAR, I. y MARTINEZ CRUZ, M.S. (1983). Cronología del ciclo de *Hypoderma* en la provincia de Córdoba. *III Cong. Nac. Parasitología*, Barcelona, p.22.

MARTINEZ GOMEZ, F.; GASCA ARROYO, A. y MORENO MONTAÑEZ, T. (1984).

Serología de la Hipodermosis bovina en Andalucía. *IV Reunión Anual de la APE*, Madrid, p. 69.

MARTINEZ GOMEZ, F.; HERNANDEZ RODRIGUEZ, S. y MORENO, T. (1989-a). Hipodermosis: Etiología. *Rev. Bovis*, Nov.-Dic.: 35-54.

MARTINEZ GOMEZ, F.; HERNANDEZ RODRIGUEZ, S. y MORENO, T. (1989-b). Hipodermosis: Patogenia y Diagnóstico. *Rev. Bovis*, Nov.-Dic.: 57-68.

MARTINEZ-GOMEZ, F.; HERNANDEZ RODRIGUEZ, S. y MORENO, T. (1989-c). Hipodermosis: Tratamiento y Profilaxis. *Rev. Bovis*, Nov.-Dic.: 71-86.

McINNIS, D.O.; WENDELL, L.E. y WHITTEN, C.J. (1983). Directional selection and heredability for pupal weight in the screworm *Cochlyomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 76(1): 30-36.

MELLO, R.P. y GARCIA, M. (1988). Comportamento reproductivo de fêmeas de *Stomoxys calcitrans* (L.)(Diptera: Muscidae) criadas isoladamente em laboratorio. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 83(3): 385-390.

MERCK (1970). *Las miasis. Moscas del Ganado.* en: *El Manual Merck de Veterinaria.* Merck & Co. Inc., Rahway, 597-613.

MINAR (1984). en: Soos y Papp (1986).

MEYER, J.A. y MULLENS, B.A. (1988). Development of immature *Fannia* spp. (Diptera: Muscidae) at constant laboratory temperatures. *J. Med. Ent.*, 25(3): 115-171.

MINNICH (1937). en: Meyer y Mullens (1988).

MOHAMMED, S.K. y ABDEL-RAHMAN, H.A. (1986). Seasonal abundance of Sarcophagidae (Diptera) in two localities in Egypt. *Bull. Soc. Ent. Egypt.*, 64: 89-94.

MONNING, H.O. y CILLIERS, P.A. (1944). Sheep blowfly Research. VII. Investigations in the Cape winter-rainfall areas. *Onderstepoort J. Vet. Sci. & Anim. Indust.*, 19(1-2): 71-77.

MONZU, N. (1983). *Flystrike. A Manual for its prevention and control.* Western Australian Department of Agriculture, bull.no. 4101, 64 pp.

MOON, R.D. (1980). Effect of larval competition on Face fly. *Environ. Ent.*, 9(3): 325-330.

MOON, R.D. y KAYA, H.K. (1981). A comparison of methods for assesing age structure and abundance in populations of nondiapausing female of *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae). *J. Med. Ent.*, 18: 289-297.

MOULE, G.R. (1951). The sheep blowfly problem in Quensland. I. Blowflies and their breeding habits. II. Blowflies in relation to their environment. III. The attractiveness of sheep to blowflies. IV. Seasonal conditions in relation to blowfly strike. *Qd. Agric. J.*, 72(3): 169-175.

NAJERA ANGULO, L. (1935). Primer caso de otomiasis por *Wohlfahrtia magnifica* descrito en España. *Med. Países cálid.*, 8: 469.

NAJERA ANGULO, L. (1942). Sobre un caso de oftalmomiasis producida por larvas de *Wohlfahrtia magnifica* Schiner. *Bol. Soc. Española Hist. nat.*, XI(9-10): 493-496.

NAJERA ANGULO, L. (1947). *La Lucha contra las Moscas*. Mon. Dir. Gral. Sanidad, Madrid, 204 pp.

NICHOLSON, A.J. (1950). Competition for food and allied phenomena in sheep blowfly populations. *Phil. Trans. R. Soc. Ser. B*, 234: 77-174.

NICHOLSON (1953). en: Nicholson (1957).

NICHOLSON, A.J. (1957). The self-adjustment of populations to change. *Cold-Spring Harbour Symposia*, 1957: 1-35.

NIELSEN, B.O. (1984). Myiasis i danske fårebesaetninger. *Dansk. vet. Tidsskr.*, 67(15): 1-8.

NORRIS, K.R. (1959). *The ecology of sheep blowflies in Australia*. en: *Biogeography and Ecology in Australia*, Vol. VIII. Commonwealth of Australia (Ed.), Camberra, 514-544.

NUORTEVA, P. (1964). Differences in the ecology of *Lucilia caesar* (L.) and *Lucilia illustris* (Meig.)(Diptera: Calliphoridae) in Finland. *Wiad. Parazytol.*, 10(4-5): 583-587.

O'DONNELL, I.J.; GREEN, D.E.; CONNELL, J.A. y HOPKINS, P.S. (1981). Immunization of sheep with larval antigens of *Lucilia*

cuprina. *Aust. J. Biol. Sci.*, 34: 411-417.

OHTAKI, T. y TAKAHASHI, M. (1979). Induction and termination of pupal diapause in relation to the change of ecdysterone titter in the flesh fly *Sarcophaga peregrina*. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, 25: 369-376.

OLDROYD, H. y SMITH, K.G.V. (1973). *Eggs and larvae of flies*. en: *Insects and other arthropods of Medical importance*, Smith, K.G.V. (Ed.), British Museum (Natural History), London, 289-323.

PARISH, H.E. (1937). Flight test on screwworm flies. *J. econ. Ent.*, 30: 740-743.

PETERSON, R.D. y CANDIDO, A.O. (1987). Larval and Pupal weight relationships of six strains of screwworm (Diptera: Calliphoridae) reared in the laboratory and in wounds. *J. econ. Ent.*, 80(6): 1213-1217.

PFADT, R.E.; LLOYD, J.E. y SHARAFI, G. (1975). Pupal development of cattle grubs at constant and alternating temperatures. *J. econ. Ent.*, 63(3): 325-328.

PICKENS, L.G. y MILLER, R.W. (1980). Biology and control of the house fly *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae). *J. Med. Ent.*, 17(3): 195-200.

PICKENS, L.G. y NAFUS, D.M. (1982). Relationships between patterns of Face fly capture and pasture topography, vegetation and cattle movements. *Envinm. Entomol.*, 11: 843-846.

PICKENS, L.G. y HAYES, D.K. (1984). Evaluation of a new face fly and stable fly (Diptera: Muscidae) trap which segregates the catch of the two species. *Environm. Entomol.*, 13: 1256-1260.

PICKENS, L.G. y HAYES, D.K. (1986). en: Pickens y Miller (1987).

PICKENS, L.G. y MILLER, R.W. (1986). Pyramid trap for monitoring *Musca vitripennis* (Diptera: Muscidae). *J. Med. Ent.*, 23: 112-113.

PICKENS, L.G. y MILLER, R.W. (1987). Techniques for trapping flies on dairy farms. *J. Agric. Ent.*, 4(4): 305-313.

PLANAS GARCIA, E. (1965). Un caso de miasis ótica por larvas de *Rhinoestrus*. *Medicamentos*, 23: 343-344.

POKIDOV, I. (1971). Problems of the ıtrol of wohlfahrtiosis in sheep. *Veterinariya*, 7: 25-31

PORTSCHINSKY, I.A. (1884). On wohlfahrt's fly (*Sarcophila wohlfahrti*) living in the larval stage in body of man and ar nals. A Monograph. *Horae Soc. Ent. Ross.*, 18: 247-314.

PORTSCHINSKY, I.A. (1892). Izledovanija po dvukrylyn nasekorynn Rossii. *Horae Soc. Ent. Ross. St. Petesburg*, 26: 63-131.

PORTSCHINSKY, I.A. (1916). *Wohlfahrtia magnifica* Schin., and allied Russian species. The biology of this fly and its importance to man and domestic animals. *Mem. Bureau Entomology Sci. Comm. Centr. Board of Land Adm. Agric. Petrograd*, XI (9): 108 pp.

RAINA, A.K. y BELL, R.A. (1978). Morphology of the Neurocrine system of the pink Bollworm and histological changes in the neurosecretory cells of the brain during induction, maintenance and termination of diapause. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71(3): 375-477.

RAYMORT (1954). en: Norris (1959).

RECHAV, Y. (1989). Seasonal abundance of Muscidae (Diptera) associated with cattle on the Northern Traansvaal Farm. *J. Med. Ent.*, 26(4): 368-369.

RICHARDS, O.W, y DAVIES, R.G. (1984). *Tratado de Entomología Imm's.* Vol. 1. Estructura, Fisiología y Desarrollo. Ed. Omega S.A., Barcelona, 438 pp.

RICHARDS, O.W. y DAVIES, R.G. (1984). *Tratado de Entomología Imm's.* Vol. 2. Clasificación y Biología. Ed. Omega S.A., Barcelona, 998 pp.

RING, R.A. (1967-a). Photoperiodic control of diapause induction in the larva of *Lucilia caesar* (Diptera: Calliphoridae). *J. exp. Biol.*, 46: 117-122.

RING, R.A. (1967-b). Maternal induction of diapause in the larva of *Lucilia caesar* L. (Diptera: Calliphoridae). *J. exp. Biol.*, 46: 123-136.

RING, R.A. (1968). Termination of diapause in the larva of *Lucilia caesar* (Diptera: Calliphoridae). *Can. J. Zool.*, 46: 335-344.

RING, R.A. (1970). Variations in the photoperiodic reaction controlling diapause induction in *Lucilia caesar* L. (Diptera: Calliphoridae). *Can. J. Zool.*, 49(2): 137-142.

RIVAS-MARTINEZ, S. (1982). Etages bioclimatiques, sécteurs chorologiques et séries de vegetation de l'Espagne méditerranéenne. *Ecol. Medit.*, 8(1-2): 275-288.

ROBACK, S.S. (1951). A classification of the Muscoid Calyptrate Diptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 44: 327-351.

RODRIGUEZ LOPEZ-NEYRA, C. y SANTIAGO ESTEVEZ, M. (1949). Primer caso de uretromiasis por *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner, 1862). *Rev. Iber. Parasitol.*, IX(1): 95-108.

ROF CODINA, J. (1955). La lucha contra los barros o berros. *Bol. Agric. Baleares*, no. 126-130.

ROGOFF, W.M. y BARTON-BROWNE, L. (1958). The oviposition behaviour of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina*. *Procc. X Int. Congr. Entomol.*, Vol. 2: 589-593.

ROHDENDORF, B.B. (1956). Paläarktische Arten der Gattung *Wohlfahrtia* B.B. (Diptera: Sarcophagidae). *Rev. Ent. URSS*, 35: 201-245.

RUIZ-MARTINEZ, I. (1985). *Estudio preliminar de las miasis producidas por Wohlfahrtia magnifica* en el Norte de la provincia de Jaën. Tesina de Licenciatura, Universidad de Granada, 184 pp.

RUIZ-MARTINEZ, I.; SOLER-CRUZ, M.D.; BENITEZ-RODRIGUEZ, R.; MUÑOZ-PARRA, S.; DIAZ-LOPEZ, M. y FLORIDO-NAVIO, A. (1987). Myiasis caused by *Wohlfahrtia magnifica* in Southern Spain. *Isr. J. Vet. Med.*, 43(1): 34-40.

RUIZ-MARTINEZ, I.; SOLER-CRUZ, M.D.; BENITEZ-RODRIGUEZ, R.; PEREZ-JIMENEZ, J.M. y DIAZ-LOPEZ, M. (1989). Postembryonic development of *Wohlfahrtia magnifica* Schin. (Diptera: Sarcophagidae). *J. Parasitol.*, 75(4): 531-539.

RUMBO, E.R. (1979). Oxigen requirements of *Lucilia cuprina* during development whithin the puparium. *Ent. exp. & Appl.*, 26: 67-73.

SAINZ MORENO, L. (1952). Las miasis. Su interés en la higiene pecuaria y sanidad veterinaria. *Veterinaria*, 15(2): 107-124.

SALEM, H.H. (1938). A complete revision of the species of the genus *Wohlfahrtia* B. and B. Diptera, Larvaevoridae, Metopiidae. *Publ. Fac. Med. Egypt. Univ.*, no. 13: 90 pp.

SANCHEZ AGESTA, R. (1945). Miasis ocular por larvas de *Oestrus ovis*. *Arch. Soc. Oftal. Hisp. Amer.*, V: 791-796.

SANCHO, E. (1983). *Dermatobia*, the Neotropical warble fly. *Parasitol. Today*, 4(9): 242-246.

SANDEMAN, R.M.; BOWLES, V.M.; STACEY, I.N. y CARNEGIE, P.R. (1983). Acquired resistance in sheep to infection with larvae of the blowfly *Lucilia cuprina*. *Int. J. Parasitol.*, 16(1): 69-75.

SANDEMAN, R.M.; COLLINS, B.J. y CARNEGIE, P.R. (1987). A scanning electron microscope study of *Lucilia cuprina* larvae and the development of blowfly strike in sheep. *INt. J. Parasitol.*, 17(3): 759-765.

SAYIN, F. (177). Incidence and seasonal activity of *Przhevalskiana silenus* (Brauer) in angora goats in Turkey. *Wiad. Parazytol.*, 23(1-3): 157-159.

SCHMIDT (1972). en: Teskey (1981).

SCHOEMBURG, R.B. y LITTLE, T.M. (1966). A technique for the statistical sampling of *Fannia* larval densities on poultry ranches. *J. econ. Ent.*, 59(6): 1536-1537.

SCHOLL, P.J.; SCHWIN, J.; GHAMMER, K.A. y CHAMBERLAIN, W.F. (1989). Technique for Age-grading late third-instar *Hypoderma linneatum* (Diptera: Oestridae). *J. Med. Ent.*, 26(3): 230-233.

SCHUMANN, H. (1971). Die Gattung *Lucilia* (Goldfliegen). *Angew. Parasitol.*, 12(4), Merkblatt, 18: 1-20.

SCHUMANN, H.; RIBBECK, R. y BEULIG, W. (1976). *Wohlfahrtia magnifica* (Schiner, 1862) als Ursache einer vaginalen Myiasis dei domerstierten zwihöckrigen in der Mongolischen Volksrepublik. *Arch. exp. Vet. Med.*, 30: 799-806.

SEGUY, E. (1941). Etudes sur les mouches parasites. II. Calliphorides. Calliphorides (suite), Sarcophagines et Rhinophorides de l'Europe occidentale et méridionale. Encycl. ent., 21: 436 pp.

SEGUY, E. (1941). Etude biologique et Systématique des Sarcophagines myiasigènes du genre *Wohlfahrtia*. *Ann. Parasitol.*, 18(4-6): 220-232.

SHAHEIN, A. (1986). Effect of intraespecific competition between larvae of *Calliphora erythrocephala* (Meig.) (Calliphoridae: Diptera). *Zeitsch. Angew. Zool.*, 73(2): 245-248.

SHOREY, H.H.; BARTELL, R.J. y BROWNE, L.B. (1969). Sexual stimulation of males of *LUcilia cuprina* (Calliphoridae) and *Drosophila melanogaster* (Drosophillidae) by the odours of aggregation sites. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 62(2): 1419-1421.

SICART, M.; RUFFIE, J. y MEIRA, M. (1958). L'evolution larvaire de *Oestrus ovis* (Linné, 1761). *Ann. Parasitol. Hum et Comp.*, 33: 295-302.

SIVASUBRAMANIAN, P. y BIAGI, M. (1983). Morphology of the pupal stages of the flesh fly *Sarcophaga bullata* (Parker) Diptera: Sarcophagidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, 12(5/6): 355-359.

SMITH, D.C. y PROKOPY. R.J. (1981). Seasonal and diurnal activity of *Phagoletis mendax* flies in nature. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 74: 426-466.

SOOS, D.P. y PAPP, L. (1986). *A Catalog of Palearctic Diptera*.. Vol. 12. Calliphoridae and Sarcophagidae. Akademie Kiadô. Budapest, 1387 pp.

SUENAGA, O. (1963). Ecological studies in flies. 8. Diurnal activities of flies attracted to the fish baited trap. *End. Diss. Bull. Nagasaki Univ.*, 5(2): 136-144.

SUGAR, L. (176). Seasonal incidence of larvae of *Pharyngomyia picta* Meigen 1824 and *Cephenemyia auribarbis* Meigen, 1824 (Oestridae) in red deer)*Cervus elaphus hippelaphus*) in Hungary. *Parasitol. Hung.*, 9: 73-84.

TALEGON HERAS, F. (1964). Tratamiento de la Hipodermosis. *Granja*, 12: 51.

TAUBER, M.J. (1968). Biology, behaviour and emergence rythmum of two species of *Fannia* (Diptera: Muscidae). *Univ. Calif. Publ. Ent.*, 50: 45 pp.

TERNOVOY, V.I. (1960-a). A study of migration of *Wohlfahrtia* flies by the method of radio-labelling. *Zool. Zh.*, 39(8): 31.

TERNOVOY, V.I. (1960-b). Data on ecology of *Wohlfahrtia magnifica* Schi. in the Virgin-soil region of the Kalmyk ASSR. *Zool. Zh.*, 39(8): 1174-1179.

TERNOVOY, V.I. (1961). *Wohlfahrtia* infestation in fine-wooled sheep. *Veterinariya*, 6: 60-61.

TERNOVOY, V.I. (1962). The cultivation of *Wohlfahrtia magnifica* Schin. larvae. *Tr. Vses. Inst. vet. Sanit.*, 21: 84-87.

TERNOVOY, V.I. (1968). The cultivation of *Wohlfahrtia magnifica* Schin. under laboratory conditions. *Tr. Stavropol. Inst. Vet.*, 29: 398-401.

TERNOVOY, V.I. (1982). A study of the diapause in *Wohlfahrtia magnifica* (Diptera: Sarcophagidae). *Rev. Ent. URSS*, LVII: 481-487.

TESKEY, H. (1981). *Morphology and Terminology-larvae*. en: A manual of Nearctic Diptera. Vol.I. MacAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. y Wood, D.M. Department of Agriculture, Ottawa, M[illegible] graph, 27: 65-100.

TRAXLER, F.E. (1977). Developmental anatomy of the cephalopharyngeal apparatous of the first and second instars of *Lucilia sericata* (Meigen) larva (Diptera: Calliphoridae). *N.Y. Ent. Soc.*, 85: 2-17.

ULLYET, G.C. (1950). Competition for food and allied phenomena in sheep blowfly populations. *Phil. Trans. R. Soc. Ser B*, 234: 77-174.

VALENTYUK, E.I. (1969). A contribution to ecological research on *Wohlfahrtia magnifica* Schiner. *Vest. Zool.*, 5: 76-79.

VALENTYUK, E.I. (1970). Biology and ecology of the genus *Wohlfahrtia* B.B. (Diptera: Sarcophagidae). *Acad. Nauk SSSR Inst. Zool.*, 1970: 1-22.

VALENTYUK, E.I. (1972). Sur la biologie de *Wohlfahrtia* (Diptera: Sarcophagidae) du Sud d l'Ukranie. *Paraz. parazit. Tasko. liv.*, 1972: 231-236.

VALLE, F. y DIAZ DE LA GUARDIA, C. (1989). Anotaciones sobre el paisa vegetal de Jaén. Sierra Morena. *Foro de las Ciencias*-en prensa-.

VALLE, F.; GOMEZ, F.; MOTA, J. y DIAZ DE LA GUARDIA, C (1989). *Guía botánico-ecológica del Parque Natural de Cazorla, Segura y las Villas*. Ed. Rueda, Granada, 354 pp.

VASALLO MATILLA, F. (1973). Descripción de la larva de *Hypoderma lineata* en un caso de miasis humana. *Rev. San. Hig. Públ.*, 47: 613.

VESELKIN, G.A.; DOMATSKIY, U.N. y LATKIN, V.M. (1989). Zoophilous flies (Sarcophagidae, Calliphoridae) inducing tissue and skin-myiasis in domestic animals in the USSR. *Parazytol. Osbor.*, 35: 125-144.

VOGT, W.G.; WOODBURN, T.L.; MORTON, R. y ELLEM, B.A. (1983). The analysis and standarsdisation of trap catches of *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *Bull. ent. Res.*, 73: 669-617.

VOGT, W.G.; RUNKO, S. y STARIK, N.T. (1985-a). A wind-oriented fly trap for quantitative sampling of adult *Musca vetustissima* Walker. *J. Aust. ent. Soc.*, 24: 223-227.

VOGT, W.G.; WOODBURN, T.L.; MORTON, R. y ELLEM, B.A. (1985-b). The influence of weather and time of day on trap catches of males and females of *Lucilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *Bull. ent. Res.*, 75: 315-319.

VOGT, W.G. (1986). Influence of weather and time of day on trap catches of blowfly *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *Bull. ent. Res.*, 76: 359-366.

VOGT, W.G. (1987). Survival of female bush flies, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae), in relation to reproductive age. *Bull. ent. Res.*, 77: 503-513.

VOGT, W.G. (1988-a). Trap catches of *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae) and other arthropods associated with cattle dung in relation to height above ground level. *J. Aust. ent. Soc.*, 27: 143-147.

VOGT, W.G. (1988-b). Influence of weather on traps catches of *Chrysomya ruffifaces* (Macquart) (Diptera: Calliphoridae).

J. Aust. ent. Soc., 27: 99-103.

WATERHOUSE, D.F. (1947). The relative importance of live sheep and of carrion as breeding grounds from the Australian sheep blowfly *LUcilia cuprina*. *Bull. econ. Soc. Ind. Res. Aust.*, 217: 31 pp.

WEBBER, L.G. (1955). The relationship between larval and adult size of the australian sheep blowfly *Lucilia cuprina* (Wied.). *Aust. J. Zool.*, 3: 346-353.

WELCH, J.B. (1988). Effect of trap placement on detection of *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae). *J. econ. Ent.*, 81(1): 241-245.

WOODBURN, T.L. y VOGT, W.G. (1982). Atractiveness of merino sheep before and after death to adults od *lUcilia cuprina* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *J. Aust. econ. Soc.*, 21: 131-134.

YAGÜES GARCIA, J. (1935). Dos casos más de miasis ocular. *Arch. Soc. Oftal. Hisp. Amer.*, 35: 147-148.

YASUDA, M. (1940). On the morphology of the larva of *Wohlfahrtia magnifica* Schin. found in the wound of a camel in Inner Mongolia. *J. Chosen nat. Hist. Soc. Keijoo*, 7: 27-40.

ZACHAROVA, N.F. (1961). Ecología y Epidemiología de dípteros sinantrópicos de la familia Sarcophagidae. *Medsk. Parazitol.*, 30: 208-214.

ZAJONC, I. (1983). Notes on the biology of the fly *Lucilia sericata* (Meig. 1826) (Diptera: Calliphoridae). *Biologia*, 38(2): 149-153.

ZAJONC, I. (1986). The effect of the temperature on the biomass output of the house fly (*Musca domestica*) pupae in the excrements of Japanesse Quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Zivoc. Vys.*, 31(11): 1037-1045.

ZAJONC, I. (1987). Production of house fly pupae in excrements of some house animals. *Pol'nohv. Agric.*, 33(3): 238-245.

ZDAREK, J. y SLAMA, K. (1972). Supernumerary larval instars in Cyclorrhaphous Diptera. *Biol. Bull.*, 142: 350-357.

ZDAREK, J.; SLAMA, K. y FRAENKEL, G. (1979). Changes in internal presure during puparium formation in flies. *J. exp. Zool.*, 207: 187-196.

ZDAREK, J. y FRIEDMAN, S. 1986). Pupal ecdysis in flies: mechanisms of evagination of the head and expansions of the thoracic appendages. *J. Insect Physiol.*, 32(11): 917-923.

ZELEDON, R. y SILVA, S. (1987). Attemps to culture the parasitic stage of *Dermatobia hominis* (L.) in vitro (Diptera: Cuterebridae). *J. Parasitol.*, 73(5): 907-909.

ZOHDY, N.Z.M. y MORSY, C.E. (1982-a). On the biology of the grey flesh fly *Parasarcophaga argyrostoma* Rob.-Desv. *J. Egypt. Soc. Parasitol.*, 12(1): 85-95.

ZOHDY, N.Z.M. y MORSY, C.E. (1982-b). Effect of larval and adult diet on the development of *Parasarcophaga argyrostoma*. *J. Egypt. Soc. Parasitol.*, 12(1): 191-198.

ZUMPT, F. (1965). *Myiasis in man and animals in the old world*. Butterworths, Lond., 267 pp.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

1.- El desarrollo postembrionario de *W. magnifica* consta de la sucesión de tres estadios larvarios, I, II y III, y dos interfases de desarrollo, I-II y II-III, que hemos denominado interestadios larvarios. En ellos, las estructuras quitinosas de neoformación se disponen bajo las preexistentes, en un proceso dinámico de cambio morfológico de tal modo que, tras la muda larval, el nuevo estadio dispone de todas las estructuras de anclaje y sostén perfectamente conformadas para su función.

2.- El predominio de la masa esquelética respecto de la visceral en los primeros estadios de desarrollo muestra una tendencia por parte de la especie a asegurar el anclaje y la supervivencia. Por el contrario, la inversión de esta proporción en el estadio III indica una tendencia a asegurar un tamaño de pupación viable. Aún así, la especie dispone de mecanismos para realizar una pupación efectiva con tamaños muy inferiores al óptimo y de este modo hacer viable, al menos, la mitad de los adultos.

3.- El diseño general de la técnica preparatoria de muestras de dípteros productores de miasis para microscopía electrónica de barrido, basada en la utilización de formaldehído al 10% (que se revela como un excelente fijador, sin alterar estructuras), limpieza manual con agua bidestilada-solución salina (que no produce formación de cristales sobre la cutícula), y deshidratación por Punto Crítico para las larvas I y Liofilización para los demás estadios de desarrollo, ha dado excelentes resultados, además de permitir la observación de estructuras con un amplio rango de aumentos y de voltages de aceleración.

4.- De acuerdo con las nuevas tendencias en la taxonomía de los Muscomorpha, se propone una taxonomía de síntesis que combine, mediante estudios al microscopio óptico y electrónico de barrido, el uso de estructuras tradicionales (esqueleto cefalofaríngeo, peritremos anteriores y posteriores), aún con los rangos de variabilidad observados en ellas, con las siguientes estructuras:

a. Distribución y estructura de los dientes preestomales larvarios.
b. Distribución y tipos de sensilas papilares de la cavidad peritremal.
c. Morfología y distribución de sensilas tricoideas en la cavidad peritremal.

Además, estos criterios, aplicables al género *Wohlfahrtia* y por extensión a la familia Sarcophagidae, junto con la morfología y microestructura de los ganchos bucales y armadura espicular, pueden representar un excelente instrumento para jerarquizar especies no parásitas, parásitas facultativas, ocasionales y obligadas.

5.- Se ha realizado el primer estudio morfo-estructural sobre las tres etapas larvarias de *Wohlfahrtia magnifica* y por extensión en primero en los Sarcofágidos Paleárticos.

Se describen por primera vez para las ciencia la microtextura de los ganchos bucales, además de describir, para esta familia, la estructura de los tres complejos sensoriales del pseudocefalon: complejos dorsal, ventral y labial; la cutícula interrumpida a nivel de las hendiduras peritremales anteriores y posteriores y las estructuras circulares de la cutícula.

6.- La morfología funcional nos muestra a *W. magnifica* como una especie altamente adaptada a la vida parasitaria, con estructuras que incrementan su capacidad de anclaje y abrasión de tejidos del hospedador (esqueleto cefalofaríngeo y dientes preestomales larvarios), con otras de protección y sostén de estructuras débiles muy necesarias en su vida larval (anillos quitinosos en complejos sensoriales, anillos circumperiféricos con capacidad de invaginarse, trabéculas peritremales y sensilas tricoideas de la cavidad peritremal), así como un complejo sensorial marcadamente quimio- y mecanorreceptor.

7.- *W. magnifica* es capaz de eliminar competitivamente a otras especies parásitas facultativas, ocasionales y saprófagas, tanto si se desarrolla sobre miasis primarias como si se desarrolla sobre reinfectaciones (competencia interespecífica que se establece fundamentalmente por el espacio en primer lugar, y por el alimento, en segundo lugar). Por el contrario, esta especie se ha revelado con una escasa o nula capacidad de sobrevivir en cadáveres, ya sea sola o en competencia con otras especies, aunque si, ocasionalmente, alguna causa provoca la muerte de su hospedador el estadio III se halla facultado para sobrevivir.

8.- Se analiza por primera vez en *W. magnifica*, y en los

Sarcophagidae Paleárticos, la microflora asociada a la miasis y estadios larvarios que sobre ella se desarrollan. Del total de 31 especies bacterianas aisladas, pertenecientes a 4 familias y 17 géneros, se propone como flora asociada a las larvas de *W. magnifica* las siguientes especies bacterianas: ***Moraxella phenylpyruvica, Bacillus subtilis, Pseudomonas maltophila, S. epidermidis, Peptostreptococcus magnus*** y ***Providentia stuartti.***

9.- Las relaciones ontogenia larvaria-microflora asociada muestran que, paralelamente al desarrollo larvario , se produce un incremento cualitativo de especies bacterianas, con un acentuado punto de inflexión en el primer interestadio de desarrollo (I-II). Esto probablemente sea debido al incremento de ingesta y necesidades nutricias por parte de los estadios finales de *W. magnifica*.

10.- Durante el proceso miasígeno la contaminación con ambientales y fecales es frecuente, y que diversas bacterias saprofitas pueden pasar a ser patógenas. Se triplica la cantidad y diversidad de bacterias coliformes, entéricas, necrosantes y purulentas, lo que supone un agravamiento ostensible del proceso miasígeno.

11.- En las reinfectaciones parece fundamental la emisión de un olor característico de la miasis que actua como un poderoso atractivo para nuevas hembras grávidas de *W. magnifica*. Tanto en miasis como en larvas se han aislado especies bacterianas implicadas en la emisión de sustancias volátiles atractivas: ***Escherichia coli, Streptococcus grupo D enterococcus, Bacteroides fragilis, Bacteroides melaninogenicus, Streptococcus B-hemolítico grupo C, Fusobacterium necrophorum*** y ***Fusobacterium nucleatum***, circunscribiéndose a las larvas: ***Moraxella phenylpyruvica*** y ***Bacillus subtilis.***

12.- ***Wohlfahrtia magnifica*** tan sólo presenta una densidad significativa en las inmediaciones de sus hospedadores debido a que no suele darse en la especie un vuelo de éxodo, sino que al contrario, se produce un vuelo interdispersivo que provoca que las generaciones sucesivas aprovechen un área geográfica restringida a sus hospedadores para perpetuarse.

La entrada por orificios naturales del hospedadores es su medio natural de invasión, desplegando el adulto una elaborada pauta de acoso a su hospedador. En el caso de las reinfestaciones, aunque el hospedador se halla hipersensibilizado, el rendimiento parasitario en larvas puestas por unidad de tiempo es superior al obtenido en la producción de miasis primarias, siendo el número de reinfectaciones muy elevado y la superior mortalidad de las primeras puestas es suplida con una tasa de mortalidad muy inferior en las siguientes

generaciones larvarias.

13.- *W. magnifica* se muestra como una especie de ciclo anual largo, aunque muy adaptable según condiciones ambientales, termófila, diurna, heliófila, eurítopa, euriclina, inactiva en días nublados y con precipitaciones y vientos por encima de 30 km/h. Con un ciclo vital de un mes por generación, y sin que existan condiciones ambientales, tróficas y de hospedador que disturben su tasa de recambio generacional, esta especie produce unas 5 generaciones por año, que invierten algo más de 3/4 partes de su vida adulta en el vuelo, de las que 2/3 están dedicadas a la actividad parasitaria. Con un marcado carácter asinantrópico y con un elevado grado de relación con sus hospedadores habituales.

14.- Como tal díptero Sarcophagidae, *W. magnifica* es considerado como un representante de la estrategia reproductora 'r'. No obstante, su tasa reproductora es muy inferior a la mayoría de los Muscomorpha estudiados. Frente a ello, esta especie dispone de una serie de mecanismos adaptativos orientados a la máxima eficacia parasitaria, y de este modo, incrementar la tasa de supervivencia de las larvas, mecanismos que ya parten desde la puesta a cargo del adulto. La estrategia reproductora adulta hace que maduración sexual, cópula, maduración ovárica y puesta se produzcan en la primera mitad de su vida adulta. La estrategia de desarrollo larvario se halla orientado a obtener un crecimiento muy rápido y alcanzar la fase suelo con la mayor brevedad posible, presentando tres puntos críticos, el estadio I y los interestadios I-II y II-III.

Aún más, pese a que la tasa de fecundidad es baja (entre 24 y 67 larvas/hembra), la efectividad y precisión en la puesta, por un lado, la notable adaptación larvaria que le lleva a obtener una tasa de supervivencia cercana al 40%, por otro, y el desarrollo de una estrecha relación parásito-hospedador en una etapa tan crítica como es el paso a la fase suelo, soslayada por una tendencia de la larva III postalimentaria a desprenderse sobre sustratos que van a favorecer su metamorfosis pupal, hacen que su tasa de recambio intra- e interanualmente esté asegurada.

15.- La metamorfosis pupal de *W. magnifica*, que ocupa casi 1/3 de su ciclo vital asegura una alta tasa de supervivencia. Si las condiciones ambientales se tornan adversas, la diapausa pupal en esta especie le permite soportar condiciones muy adversas (de hasta varios grados bajo cero) durante prolongados periodos (normalmente invernales) y debido a este fenómeno la mitad de las pupas transinvernantes generan adultos interanuales.

16.- Si las condiciones ambientales se muestran adversas en la última fase del año anterior y en las primeras del posterior, la tasa de supervivencia de los adultos transinvernantes será, correspondientemente muy baja, y por ello, la tasa de recambio generacional y el número de adultos a lo largo del año. Esta podría ser una interpretación a la dinámica anual presentada por la especie, apuntada por diversos autores y nos permite intuir el porqué de las marcadas oscilaciones anuales presentadas por *Wohlfahrtia magnifica*.

CONSIDERACION FINAL

Conociendo la tasa de recambio generacional, la duración del ciclo vital y anual de la especie, el número de generaciones anuales, la tasa de mortalidad larval-adulta, la tasa media de fecundidad, las proporciones macho:hembra y sus estrategias anuales, el grado de relación con su hospedador y su densidad, la tasa de esterilidad por sexos, el número de horas empleadas en parasitar y el rendimiento parasitario en larvas por unidad de tiempo, y por último conociendo su capacidad de producir miasis primarias y de inducir a las reinfectaciones sucesivas, podemos calcular cuantos individuos se obtienen a partir de una generación de adultos instantánea y anualmente. También podemos realizar el cálculo opuesto, ya que a partir del número de larvas observadas en grupos de ganado parasitados en una zona concreta, extrapolar al número de adultos presentes en esta zona. Todo ello deben ser instrumentos muy eficaces para adoptar futuras medidas de control en la especie.

Apéndice

Figuras, Tablas e Ilustraciones

APENDICE

Figura 1: distribución de M. magnifica 15
Figura 2-6: Anatomía del Adulto 21
Figura 7-12: Anatomía del Adulto 22
Figura 13-16: Anatomía del Adulto 24
Figura 17-19: Anatomía del Adulto 25
Figura 20-23: Anatomía de la Larva 31
Figura 24-26: Anatomía de la Larva 36
Figura 27: Distribución Razas Ovinas 47
Figura 28: Distribución Razas Caprinas 52
Tabla 1: Censo de Razas autóctonas Caprinas y Ovinas 53
Figura 29: Area de Estudio. Puntos de Muestreo 57
Figura 30-31: Bioclimatología y Vegetación 61
Tabla 2: Pisos Bioclimáticos de la zona de estudio 62
Figura 32-36: Metodología utilizada en Microscopía Optica 104
Figura 37-38: Metodología utilizada en Microscopía Optica 106
Figura 39-42: Morfología del Estadio I 112
Foto 1-2: Segmtos cefálicos del estadio I 114
Figura 43-46: Espículas modificadas de la periferia bucal 116
Foto 3-5: Esqueleto cefalofaríngeo en el Estadio I 118
Figura 47-54: Esqueleto cefalofaríngeo del Estadio I 120
Figura 55-58: Piezas bucales de la larva I 124
Figura 59: Evolución de los ganchos bucales en el Estadio II 126
Foto 6-8: Interestadio I-II y Estadio II 128
Figura 60: Evolución del esqueleto cefalofaríngeo en el Estadio II 129
Foto 9-12: Esqueleto cefalofaríngeo en el Estadio II y II-III 130
Figura 61-69: Piezas bucales del Estadio II y II-III 132
Foto 13-14: Piezas bucales del Estadio III 135
Figura 70-71: Evolución del Esqueleto Cefalofaríngeo y Estadio III 136
Figura 72-77: Espículas del cuerpo 138
Figura 78-80: Diseño espicular en el desarrollo ontogénico 140
Foto 15-17: Bandas de Espículas en Estadios e Interestadios 141
Foto 18-20: Peritremos anteriores Estadio I-Estadio II-III 143
Foto 21-23: Peritremos anteriores Estadio II-III 144
Foto 24-25: Zona Anal y Pelos Finos de Cavidad Peritremal 147
Figura 81-83: Tubérculos Peritremales y Peritremos posteriores 148
Foto 26-28: Peritremos posteriores del Estadio I y I-II 151
Foto 29-32: Peritremos posteriores del Estadio II, II-III y III 152
Tabla 3: Biometría larvaria 154
Tabla 4: Proporcionalidad entre estadios larvarios 156
Tabla 5: Biometría de ciertas estructuras larvarias 157
Figura 87: Diseño Abdominal en Machos 160

Tabla 6: Frecuencias del Diseño Abdominal en Machos 161
Figura 88: Diseño Abdominal en Hembras 162
Figura 89: Frecuencias de variación en los terguitos abdominales 164
Tabla 7: Frecuencias del Diseño Abdominal en Hembras 165
Tabla 8: Envejecimiento Alar. Frecuencias para los diferentes tipos 166
Figura 90: Etapas de Envejecimiento Alar 167
Figura 91: Relación Envejecimiento Alar y Ciclo Anal 169
Tabla 9: Biometría larvaria para diversas especies de Wohlfahrtia 171
Foto 33-34: Estudio metodológico al M. electrónico de Barrido 222
Foto 35-36: estudio metodológico al M. electrónico de Barrido 223
Foto 37-38: Estudio metodológico al M. electrónico de Barrido 234
Tabla 10: Análisis de las técnicas empleadas para MEB 235
Foto 39-42: Estructuras cefálicas 237
Foto 43-46: Ganchos bucales en el Estadio I y I-II 239
Foto 47-50: Ganchos bucales en el Estadio II y III 241
Foto 51-53: Dientes preorales 243
Foto 54-55: Complejo ventral del Segmento Cefálico 245
Foto 56-59: Peritremas anteriores y espículas del cuerpo 247
Foto 60-63: Sensilas del cuerpo 250
Figura 92: Mapeo de las distintas sensilas corporales 252
Foto 66: Cavidad Anal 253
Figura 93: Sensilas Coelocónicas 253
Foto 67-69: Cavidad peritremal y estructuras anejas 255
Figura 94: Sensilas en forma de hoyo 255
Foto 70-73: Sensilas tricoideas de la cavidad peritremal 257
Tabla 11: Sensilas en los Mascomorpha 262
Foto 74: Metodología en la recogida de muestras para microflora 322
Figura 95: Recogida de muestras. Esquema 322
Tabla 12: Microflora en la Genitalia Ovina Normal 332
Figura 96: Microflora en la Genitalia Ovina Normal 332
Tabla 13: Microflora en Genitalia Ovina Miasígena 333
Figura 97: Microflora en Genitalia Ovina Miasígena 334
Tabla 14: Microflora en los Estadios Larvarios 336
Figura 98: Microflora en los estadios larvarios 336
Figura 99: Microflora en el exterior-interior de estadios larvarios 336
Tabla 15: Análisis cualitativo de bacterias en estadios larvarios 337
Tabla 16: Microflora en Genitalia Ovina postmiasígena de 24 y 48 h 338
Figura 100 y 101: Microflora en genitalia ovina postmiasígena 338
Tabla 17: Análisis cualitativo 339
Tabla 19: Flora aerobica y anaerobica en genitalia ovina 340
Tabla 20: Matrices de similitud para la flora aislada 342
Tabla 20: Continuación 343
Tabla 21: Ubicación sistemática de la flora aislada 344
Figura 102: Diversidad bacteriana. Evolución 345

Figura 103: Evolución de la microflora aislada 349
Figura 104: Comportamiento en algunas especies 351
Figura 105: Relación entre el número de especies y la diversidad 354
Foto 75: Recontaminación por *Musca domestica* 355
Figura 106: Comportamiento de algunas especies en el interior-exterior 359
Figura 107: Comportamiento en algunas especies según sublocalización 365
Figura 108: Localización de la Zona de estudio de la Biología 423
Figura 109 y 110: Tipos de trampas utilizadas 425
Figura 111-I-II: Disposición de las trampas 429
Foto 76 y 77: Metodología. Focos Miasígenos 435
Figura 112 y 113: Metodología. Desplazamiento para pupar 439
Figura 114 y 115: Tipos de sustratos ensayados 442
Tabla 24: Captura con trampas de orientación preferencial 449
Tabla 24: Continuación 450
Tabla 25: Frecuencias de captura con este método 451
Figura 116: Frecuencias captura con trampas de orientación preferencial ... 451
Tabla 26: Captura con trampas fijas 452
Tabla 26: Continuación 453
Tabla 27: Frecuencias de captura con trampas fijas 454
Figura 117: Captura con trampas fijas 454
Tabla 28: Captura con hospedadores cebo 455
Tabla 29: Frecuencias de captura 456
Figura 118: Frecuencias de captura con hospedadores-cebo 456
Tabla 30: Captura de adultos con lugares-cebo 457
Tabla 31: Proximidad de *M. magnifica* a sus hospedadores 458
Figura 119: Relación de proximidad a sus hospedadores 458
Tabla 32: Actividad Anual de *M. magnifica* 459
Figura 120: Actividad Anual 459
Tabla 33: Factores ambientales y ciclo anual 460
Figura 121: Influencia de factores ambientales en ciclo anual 460
Tabla 34: Actividad diaria en *M. magnifica* 461
Figura 122: Ritmo circadiano de vuelo y parasitación 462
Tabla 35: Influencia de factores ambientales en la actividad diaria 463
Tabla 36: Emersión adulta del puparium 464
Figura 123: Ritmo de emersión del puparium 464
Tabla 37: Fenología diaria de emersión adulta 465
Figura 124: Fenología diaria de emersión adulta 465
Tabla 38: Despliegue alar y adquisición de vuelo 466
Tabla 39: Dispersión postemergencia 467
Figura 125: Distancia y orientación en la dispersión postemergencia 467
Tabla 40: Supervivencia adulta en laboratorio 468
Figura 126: Supervivencia 468
Tabla 41: Tasa de mortalidad en relación al ciclo anual 469

Figura 127: Mortalidad y ciclo anual 470
Tabla 62: Madurez sexual y disponibilidad de alimento 471
Tabla 63: Periología de cópula y puesta 472
Figura 128: Primeras cópulas y puestas en cultivos de laboratorio 473
Tabla 64: Pautas de cópula 474
Figura 129: Cópula en M. *magnifica* 475
Tabla 65: Tiempo de cópula 476
Tabla 66: Tiempo de puesta 476
Tabla 67: Tamaño de puesta 476
Tabla 68: Potencial Biótico 476
Tabla 69: Tasa de Fecundidad 477
Tabla 70: Relaciones parásito-hospedador durante la puesta 478
Foto 78 y 79: Miasis Genitales con numerosas reinfectaciones 479
Foto 80 y 81: Podomiasis y miasis auricular 480
Tabla 71: Parasitación por razas 481
Figura 130: Porcentaje de parasitación en relación a las razas 481
Tabla 72: Distancia recorrida por la Larva I 482
Tabla 73: Distancia recorrida experimentalmente por la larva I 482
Tabla 74: Pocos larvarios y Número de larvas en M. *magnifica* 483
Foto 82 y 83: Pocos miasígenos 484
Tabla 75: Disposición espacial de los estadios larvarios 485
Figura 131: Disposición espacial Estadio I 485
Figura 132 y 133: Disposición espacial en Estadio II y III 486
Tabla 76: Tasa de mortalidad y tiempo de desarrollo larvario 487
Figura 134: Tasa de mortalidad larvaria 487
Tabla 77: Tasa de mortalidad en relación a la densidad larvaria 488
Figura 135: Tasa de mortalidad y densidad larvaria 488
Tabla 78: Sincronización/Desincronización del desarrollo larval 489
Tabla 79: Competencia interespecífica en Miasis Primarias 490
Figura 136: Competencia en Miasis Primarias 491
Tabla 80: Competencia interespecífica en Reinfestaciones 492
Figura 137: Competencia en Reinfestaciones 493
Tabla 81: Competencia interespecífica en Cadáveres 494
Figura 138: Competencia sobre un cadáver 495
Figura 139: Estudio de la competencia con especies Ovíparas y Larvíparas .. 496
Tabla 82: Comportamiento de las especies estudiadas en competencia 497
Tabla 83: Tasa de mortalidad de M. *magnifica* en cadáveres 497
Tabla 84: Tamaño de Pupación 498
Figura 140: Tamaño Optimo de pupación 499
Tabla 85: Tiempo de desprendimiento de la larva III 500
Tabla 86: Abandono de la miasis por la larva III 501
Figura 141: Momento y Lugar del abandono de la miasis 501
Tabla 87: Distancia recorrida por la larva III antes de pupar 502
Figura 142: Distancia 502

Tabla 68: Capacidad de desplazamiento para pupar 503
Figura 143: Capacidad de desplazamiento para pupar 503
Tabla 69: Tiempo de prepupa y formación del puparium 504
Tabla 70: Profundidad para pupar en pruebas de campo 504
Tabla 71: Profundidad. Sustrato tipo 1 505
Figura 144: Esquema de la experiencia y resultados 505
Tabla 72: Profundidad. Sustrato tipo 2 506
Figura 145: Esquema y resultados de la experiencia 506
Tabla 73: Profundidad. Sustrato Tipo 3 507
Figura 146: Esquema y resultados de la experiencia 507
Tabla 74: Influencia de la naturaleza del sustrato en la pupación 508
Figura 147: Sustrato y metamorfosis pupal 508
Tabla 75: Influencia de la humedad en la pupación 509
Figura 148: Humedad y Pupación 509
Tabla 76: Presencia de obstaculos. Prueba de campo 510
Tabla 77: Presencia de obstáculos. Prueba de laboratorio 510
Tabla 78: Posición de la pupa. Sustrato Organico Granulado Fino 511
Tabla 79: Posición de la pupa. Sustrato Inorgánico Granulado Grueso 511
Figura 149: Posición de la pupa en el sustrato 511
Tabla 80: Duración de la metamorfosis pupal 512
Tabla 81: Duración de Pupación y ciclo anual 513
Figura 150: Pupación y ciclo anual 514
Tabla 82: Diapausa pupal y ciclo anual 515
Figura 151: Diapausa pupal y ciclo anual 515
Tabla 83: Diapausa y Supervivencia adulta 516
Figura 152: Influencia de la diapausa en la supervivencia transanual 516
Tabla 84: Ruptura de la diapausa pupal (40C - 0C) 517
Tabla 85: Ruptura de la diapausa pupal (0C a -4C) 517
Tabla 86: Densidad de diversas especies de Nascomorpha 525
Tabla 87: Duración del ciclo anual en Nascomorpha 529
Tabla 88: Dispersión Postemergencia en Nascomorpha 538
Tabla 89: Duración de la vida adulta en Nascomorpha 580
Tabla 90: Potencial Biótico en Nascomorpha 587