

MICRODISPERSIÓ I ESPECIACIÓ DE PLANÀRIES D'AIGÜES DOLCES A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL: EL PAPER DE LA FRAGMENTACIÓ I LA MIGRACIÓ DE MICROPLAQUES

Rebut: desembre 1979

Jaume Baguñà,* Emili Saló * i Rafael Romero *

SUMMARY

Short-range dispersal and speciation of fresh-water planarians in the Western Mediterranean area: The role of microplate fragmentation and migration

The dispersal and speciation of fresh-water planarian triclads (Platyhelminthes; Turbellaria) in the Western Mediterranean area has been studied according to cytotaxonomical, phylogenetic and paleogeographic data. It is assumed that due to their lack of dispersal power the present distribution of fresh-water planarians must reflect the tectonic and climatic changes that happened during the past history of the area. The fact that microplates have played an important role in the tectonic evolution of the Western Mediterranean have lead us to propose an hypothesis of planarian dispersal and speciation based on fragmentation and migration of microplates during late Oligocene and Miocene periods. This hypothesis is based too on the phylogenetic systematic background known at present. Moreover, the more than probable changes in triclad distribution brought about by climatic changes like the Messinian saline crisis and the Pleistocene glacial periods are also considered.

The hypothesis proposed has explanatory power, internal consistency, predictive power, and potential for falsification, all of which makes good sense for a biogeographical hypothesis. Nevertheless, alternative hypothesis like dispersal through man activities or dispersal by migration through river basins during the Messinian desiccation periods are also discussed.

I. INTRODUCCIÓ

Els triclades d'aigües dolces són organismes d'interès per a estudis zoogeogràfics a causa del seu escàs poder de dispersió. L'absència d'ous o estadis embrionaris resistent i la fragilitat dels adults permeten suposar que els clàssics agents de

dispersió passiva (ocells, vents, corrents, etcètera) han tingut un paper gairebé nul en el procés de dispersió d'aquests organismes (BALL & FERNANDO, 1969). En conseqüència, la dispersió dels triclades d'aigües dolces seria deguda fonamentalment a la mateixa activitat d'aquests organismes en els cursos d'aigües dolces, essent

* Departament de Genètica. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

les masses d'aigües salades una barrera insuperable.

En favor d'aquesta hipòtesi hi ha les diferències entre les faunes de triclades d'aigua dolça d'ambdues bandes del canal de la Mànega, dels estrets de Menai (Galles del nord), del golf de Sant Llorenç (Canadà) i dels estrets de Skagerrak i Kattegat (REYNOLDSON, 1966). Hi ha, però, dos exemples de dispersió passiva de triclades d'aigües dolces. L'un n'és la introducció de *Dugesia tigrina* (Girard) a Europa i Japó des de Nord-amèrica a principis de segle; l'altre, la introducció recent de *Dugesia polychroa* (O. Schimdt) des d'Europa a Nord-amèrica. En ambdós casos, el responsable ha estat sense cap dubte l'home, i més específicament el creixent intercanvi comercial de peixos i plantes aquàtiques. Tot i així, el fet de que hi hagi diferències tan clares en les faunes de triclades a banda i banda de braços de mar tan estrets, on l'activitat humana ha estat molt intensa des de fa segles, fa pensar que la distribució actual dels triclades d'aigües dolces és un bon índex per conèixer la seva història passada.

A la Mediterrània Occidental, la distribució de les principals espècies de triclades ha estat estudiada principalment per Benazzi i la seva escola (BENAZZI, 1957; 1960, 1969; BENAZZI & BENAZZI-LENTATI, 1976; LEPORI, 1955), en especial en referència a les espècies del grup *Dugesia lugubris* s.l. i *Dugesia gonocephala* s.l., i en menor escala a les espècies del gènere *Polycelis*. La causalitat de la distribució actual no ha estat, però, tractada per Benazzi i col·laboradors. El fet que la Mediterrània Occidental hagi estat el centre de moviments tectònics i orogènics importants durant el terciari i el quaternari, així com de canvis climàtics dràstics en el decurs d'aquestes eres, fan d'aquesta àrea un lloc ideal per tractar de lligar la biogeografia d'aquestes espècies amb els canvis climàtics i tectònics esdevinguts.

El nostre estudi es referirà, doncs, a la causalitat de l'actual distribució de les espècies del grup *Dugesia lugubris* s.l., a les del grup *Dugesia gonocephala* s.l., ambdós pertanyents a la família *Dugesidae*, així com a la distribució de les espècies del gènere *Polycelis* de la família *Planariidae*, en l'àrea de la Mediterrània occidental.

II. RELACIONS FILOGENÈTIQUES DELS GRUPS ESTUDIATS

Per explicar una distribució actual i abans de formular una hipòtesi biogeogràfica, cal conèixer dins del possible les relacions filogenètiques dels grups a estudiar.

a) Nivell de família

Les relacions filogenètiques a nivell de família es mostren a la figura 1A (BALL, 1974a). Segons aquest esquema, la família *Planariidae* és clarament més avançada que la família *Dugesidae*. En això estan d'acord la majoria d'autors.

b) Nivell de gèneres i subgèneres

En aquest cas, la família *Planariidae* no més és representada per un gènere, *Polycelis*. En canvi, la família *Dugesidae*, representada també per un sol gènere, *Dugesia*, presenta dos subgèneres: *Schmidtea*, que comprèn les espècies del grup *Dugesia lugubris* s.l., i *Dugesia*, que comprèn les espècies del grup *Dugesia gonocephala* s.l. Aquesta nova classificació ha estat proposada per BALL (1974a) i és avui dia acceptada per bon nombre d'autors. Conseqüentment, totes les espècies del grup *Dugesia lugubris* s.l. seran anomenades amb la terminologia *Dugesia* (*Schmidtea*) *lugubris*, mentre que les del grup *Dugesia gonocephala* s.l. seran anomenades *Dugesia* (*Dugesia*) *gonocephala*. Des d'un punt de vista filogenètic i segons les dades més recents (BALL, 1977), el subgènere *Schmidtea* és considerat més primitiu que el subgènere *Dugesia*.

c) Nivell d'espècies

Dins de la família *Dugesidae*, el subgènere *Dugesia* presenta un nombre força gran d'espècies distribuïdes per la Mediterrània Occidental. Algunes de les espècies estan fins i tot subdividides en races (taula 1). Des d'un punt de vista filogenètic, es considera que *Dugesia* (*D.*) *gonocephala* s.s. ($2n=16$) és l'espècie-soca de la qual han anat derivant les diferents espècies que trobem a les illes (fig. 1B).

El subgènere *Schmidtea* ha estat estu-

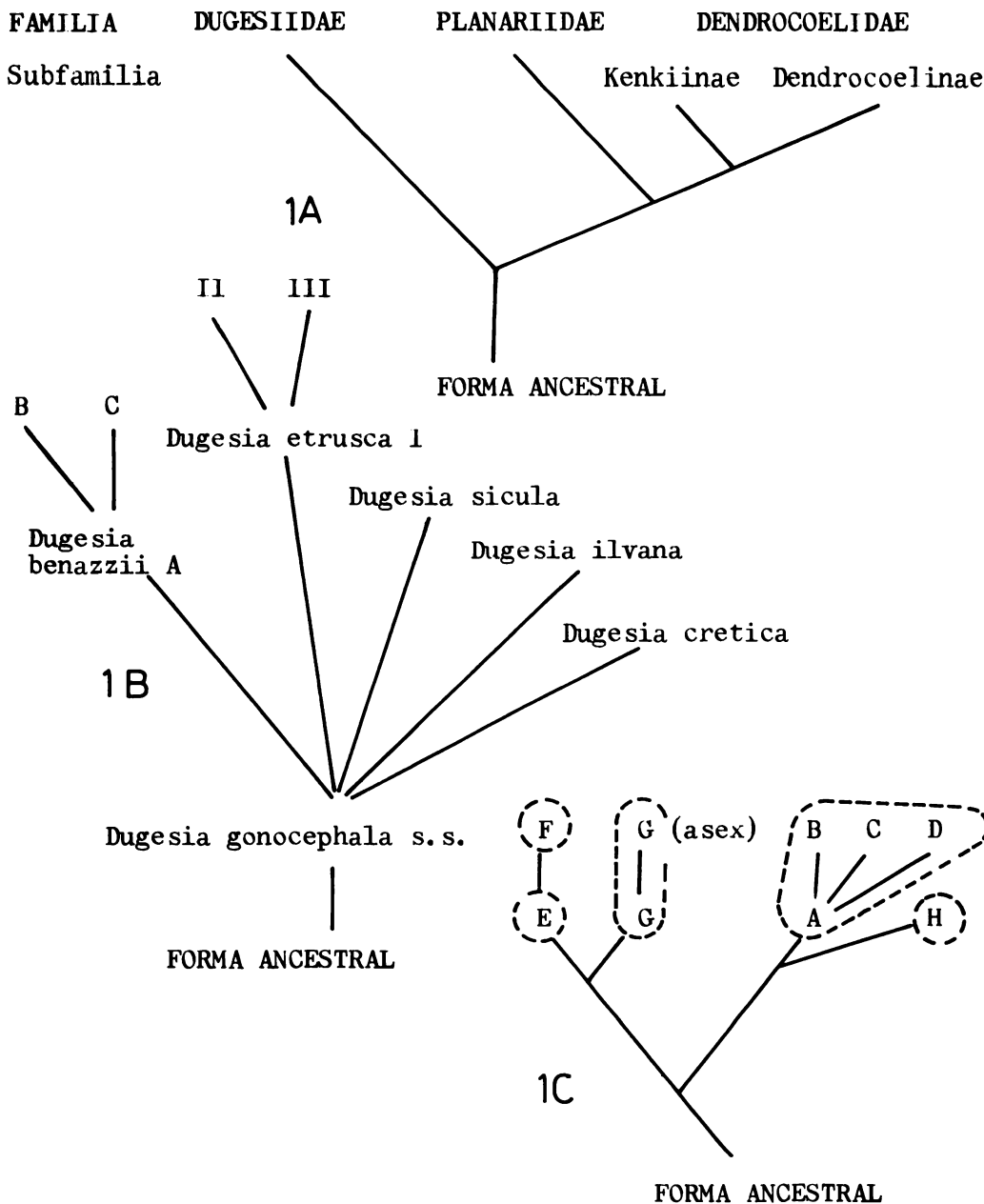


FIG. 1A. Relacions filogenètiques entre les famílies i subfamílies dels tricladès paludícoles (segons BALL, 1974*^a).
Phylogenetic relationships of the families and subfamilies of Tricladida Paludicola (after BALL, 1974*^a).

FIG. 1B. Relacions filogenètiques proposades per a les espècies (i races) del subgènere *Dugesia*.
Suggested phylogenetic relationships of the species (and races) of the subgenus *Dugesia*.

FIG. 1C. Relacions filogenètiques proposades entre els biotips del subgènere *Schmidtea*. Els biotips encerclats (traçat discontinu) corresponen a una espècie (descrita o no) (vegeu taula 2 i text).
Suggested phylogenetic relationships of the biotypes of the subgenera *Schmidtea*. The encircled biotypes (dashed lines) belong to one species (described or to be described) (see table 2 and text).

TAULA 1. Espècies i races del subgènere *Dugesia* (segons BENAZZI & BENAZZI-LENTATI, 1956).
Species and races of the subgenus *Dugesia* (after BENAZZI & BENAZZI-LENTATI, 1976).

Espècie	Races	Cariotip	Reproducció	Distribució
<i>Dugesia (D.) gonocephala</i> s.s.		2n=16	Amfigònica, meiosi normal	Europa continental
<i>Dugesia (D.) benazzii</i>	A	2n=16	Amfigònica, meiosi normal	Còrsega, Sardenya, Capraia, Molara, Tavolara
<i>Dugesia (D.) benazzii</i>	B	3n=24	Pseudogàmica, meiosi normal	Còrsega, Sardenya
<i>Dugesia (D.) benazzii</i>	C	4n=32	Pseudogàmica, ameiotica	Sàsser (Sardenya)
<i>Dugesia (D.) etrusca</i>	I	2n=16	Amfigònica, meiosi normal	Grosseto (Itàlia)
<i>Dugesia (D.) etrusca</i>	II	2n=16	Amfigònica, meiosi normal	Siena (Itàlia)
<i>Dugesia (D.) etrusca</i>	III	2n=16	Amfigònica, meiosi normal	Livorno (Itàlia)
<i>Dugesia (D.) sicula</i>		2n=18	?	Sicília, Elba, Marettimo
<i>Dugesia (D.) ilvana</i>		2n=16	Amfigònica	Elba
<i>Dugesia (D.) cretica</i>		2n=16	?	Creta

TAULA 2. Espècies i biotips del subgènere *Schmidtea*.
Species and biotypes of the subgenus *Schmidtea*.

Espècie	Biotip	Cariotip	Reproducció	Distribució
<i>Dugesia (S.) polychroa</i>	A	2n=8	Amfigònica, meiosi normal	Europa continental, Còrsega, Sardenya
<i>Dugesia (S.) polychroa</i>	B	3n=12	Pseudogàmica, meiosi normal	Europa continental, Irlanda, Anglaterra
<i>Dugesia (S.) polychroa</i>	C	3n=12	Pseudogàmica, ameiotica	Itàlia, Sicília
<i>Dugesia (S.) polychroa</i>	D	4n=16	Pseudogàmica ameiotica	Itàlia, Sud de França
<i>Dugesia (S.) lugubris</i>	E	2n=8	Amfigònica, meiosi normal	Europa continental, Irlanda, Anglaterra
<i>Dugesia (S.) lugubris</i>	F	2n=6	Amfigònica, meiosi normal	Europa continental
<i>Dugesia (S.) mediterranea</i>	G	2n=8	Amfigònica, meiosi normal	Còrsega, Sardenya, Sicília
<i>Dugesia (S.) mediterranea</i>	G	2n=8	Asexualada	Barcelona
<i>Dugesia (S.)</i> ?	H	2n=8	?	Illa de Corfú

diat principalment per BENAZZI i la seva escola. Han estat descrits set biotips (anomenats de l'A a la G) que formen quatre espècies bàsiques de les quals han estat descrites tres. Caldria afegir un 8è. biotip (que podríem anomenar H) trobat recentment a l'illa de Corfú (Grècia) (BALL, 1979), i que amb tota probabilitat devia formar una cinquena espècie (taula 2). Des d'un punt de vista filogenètic, les relacions entre aquestes espècies no són encara gaire clares, si bé basant-nos en dades de l'estructura de l'aparell copulador i de bioquímica i immunogenètica comparada (BAGUÑA, 1973), podem suposar una afinitat més gran entre *Dugesia (S.) lugubris* (O. Schmidt) i *Dugesia (S.) mediterranea* (BENAZZI et al., 1975) que entre cada una d'aquestes i *Dugesia (S.) polychroa* (O. Schmidt). Pel que respecta al biotip F (encara no elevat a la categoria d'espècie), el seu origen és clarament a partir de l'E per fusió robertsoniana (BENAZZI & PUCCELLI, 1973), és a dir, seria molt afí a *Du-*

gesia (S.) lugubris. Finalment, el biotip «H», si bé diferent de qualsevol dels altres a nivell cariològic, té clares afinitats a nivell de l'aparell copulador amb *Dugesia (S.) polychroa*. Del conjunt d'aquestes dades podem proposar l'esquema filogenètic de la figura 1C.

Donat que les espècies del gènere *Polycelis* de la família *Planariidae* no han estat descrites a les illes de la Mediterrània Occidental no tractarem de les seves relacions filogenètiques; tan sols constatarem que les espècies descrites són *Polycelis tenuis*, *P. nigra* i *P. felina*, totes elles de distribució continental.

III. DISTRIBUCIÓ GEOGRÀFICA

La distribució a la Mediterrània Occidental de les espècies del subgènere *Dugesia* es mostra a la figura 2. S'observa clarament que l'espècie-soca, *Dugesia (D.) gonocephala* s.s. es troba al continent i

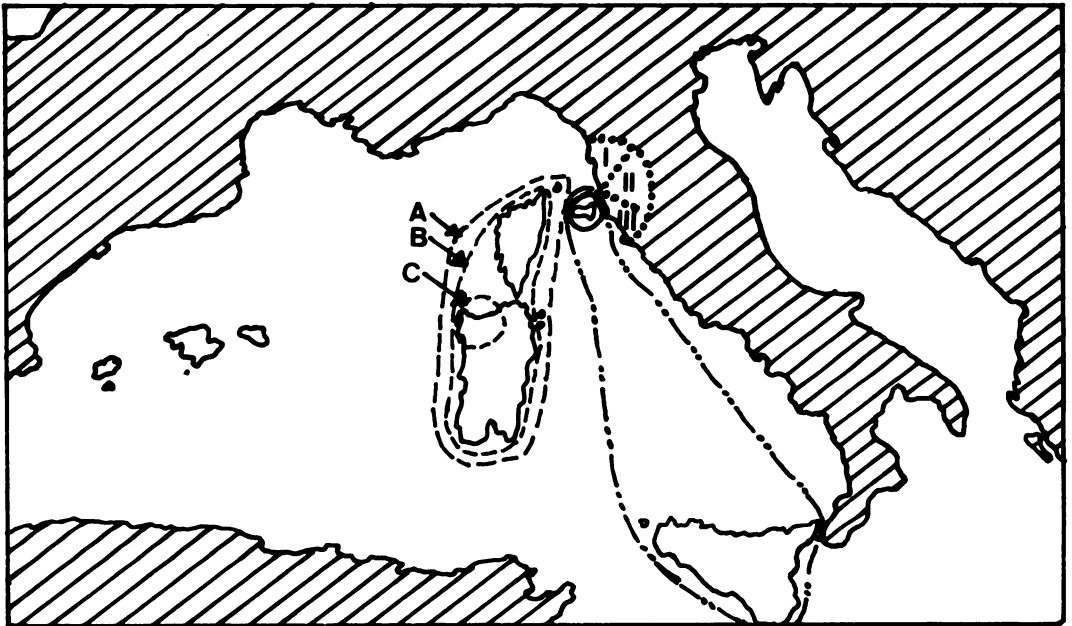


FIG. 2. Distribució geogràfica de les espècies i races (veure taula 1) del subgènere *Dugesia* presents a la Mediterrània occidental.
Geographical distribution of the species and races of the subgenus *Dugesia* present in the Western Mediterranean area.

Dugesia gonocephala s.s. (ratllat; hatched area)
Dugesia benazzii A, B i C. - - - - -
Dugesia ilvana _____

Dugesia sicula
Dugesia etrusca I, II i II
.....

manca a les illes, mentre que en aquestes ha estat reemplaçada per una munió d'espècies i races gairebé pròpies de cada illa que a la vegada no es troben al continent.

La distribució de les espècies del subgènere *Schmidtea* es mostra a la figura 3. És interessant remarcar la distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* (biotip G), present a Còrsega, Sardenya, Sicília i Barcelona (BENAZZI *et al.*, 1970, 1972, 1975). També és interessant remarcar el fet que tot i ésser més afí a *Dugesia (S.) mediterranea*, *Dugesia (S.) lugubris* presenta una distribució completament disjunta de la d'aquella. Per contra, *Dugesia (S.) polychroa*, tot i ésser filogenèticament més allunyada de *Dugesia (S.) mediterranea*, presenta localitats comunes de distribució (Còrsega i Sardenya, biotip A; Sicília, biotip C).

La distribució de les espècies del gènere *Polycelis* es presenta en conjunt (fig. 4), donada l'absència d'aquestes espècies a les illes.

IV. PROBLEMÀTICA PLANTEJADA

Donades les pressumptes relacions filogenètiques i la distribució geogràfica actual, els principals problemes plantejats per l'actual distribució d'aquestes espècies a la Mediterrània Occidental són:

- 1) la peculiar distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* i la disjunció entre l'àrea de distribució d'aquesta espècie i la de *Dugesia (S.) lugubris*;
- 2) l'especiació i distribució de les espècies del grup *Dugesia (D.) gonocephala* s.l.;
- 3) l'absència de les espècies del gènere *Polycelis* a les illes.

Descartada la hipòtesi de distribució deguda als agents habituals de dispersió passiva, i deixant a part de moment la hipòtesi de dispersió activa deguda a l'activitat humana, la distribució actual ha d'ésser

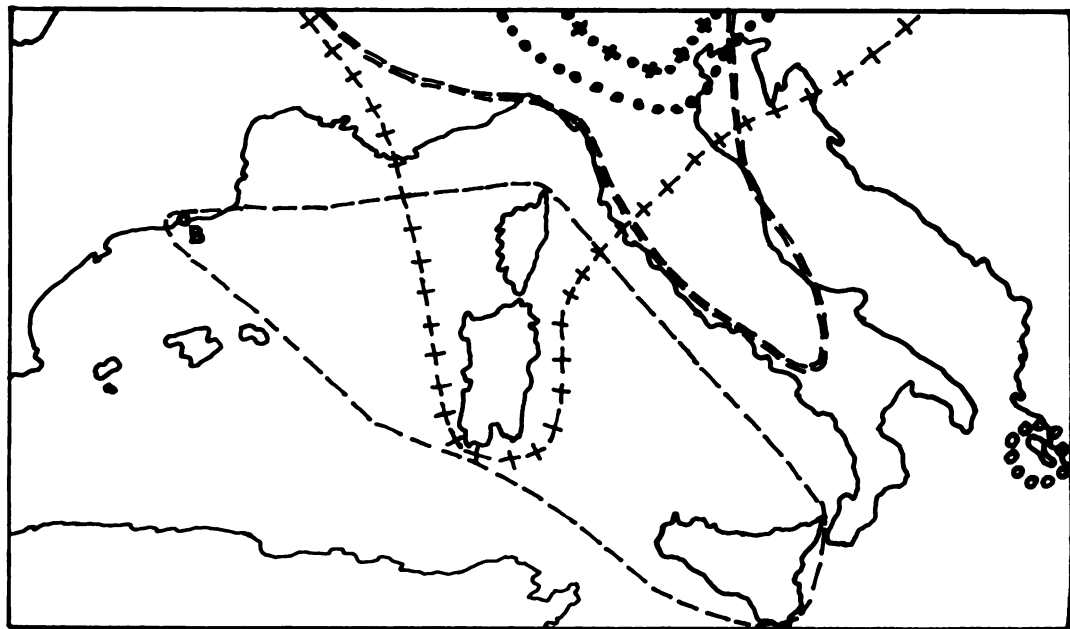


FIG. 3. Distribució geogràfica dels biotips del subgènere *Schmidtea* presents a la Mediterrània occidental. Els biotips C i D, de distribució força més restringida, no es mostren per claredat de l'esquema. (B: Barcelona.)

Geographical distribution of the biotypes of the subgenere *Schmidtea* present in the Western Mediterranean area. Biotypes C and D, much less widespread, are not represented for the sake of clarity. (B: Barcelona).

biotip A + + + + +
 biotip B = = = = =
 biotip E
 biotip F · + · + · + ·
 biotip G - - - - -
 biotip H 0 0 0 0 0 0 0

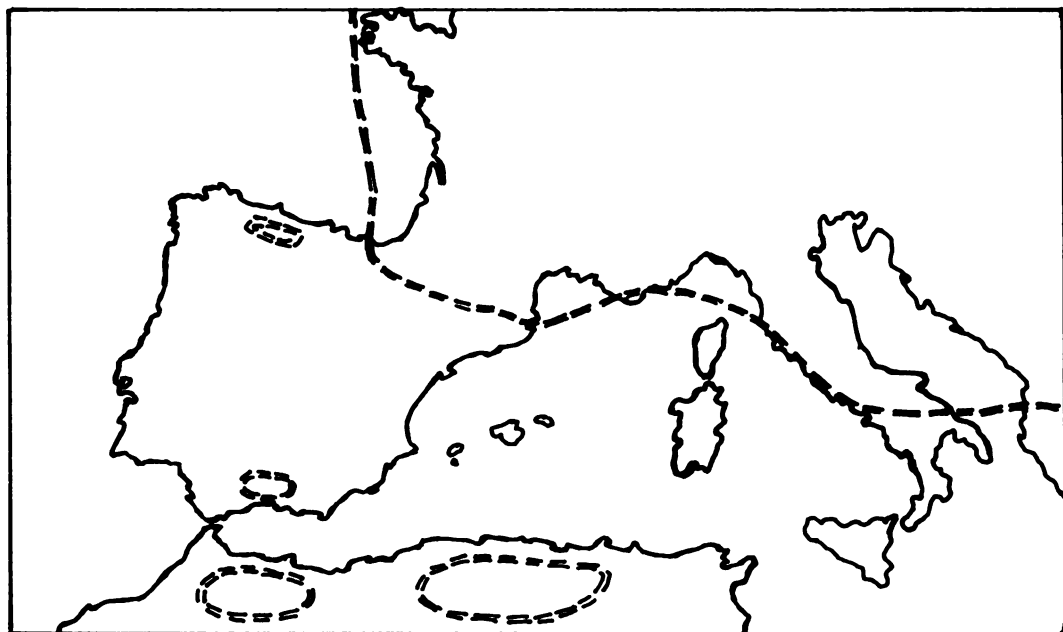


FIG. 4. Distribució geogràfica del gènere *Polycelis* a la Mediterrània occidental (doble traçat discontinu).
Geographical distribution of the genera *Polycelis* in the Western Mediterranean area (dashed lines).

ser deguda a l'història geològica i tectònica de la zona i als canvis climàtics esdevinguts en ella en èpoques pasades. En conseqüència, cal formular una hipòtesi biogeogràfica basada en la distribució actual, els canvis tectònics i els canvis climàtics. Per a ésser vàlida, aquesta hipòtesi ha d'ésser consistent, ha de poder-se demostrar errònia d'acord amb noves dades, i ha de tenir cert valor predictiu.

Abans, però, de formular una hipòtesi d'aquest caire cal fer esment dels canvis tectònics i climàtics esdevinguts en l'àrea d'estudi des d'el terciari.

V. CANVIS TECTÒNICS I CLIMÀTICS A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL DURANT EL TERCIARI I EL QUATERNARI

a) Canvis tectònics

Durant el terciari, i més concretament en l'oligocè i el miocè, la Mediterrània Occidental presentà canvis tectònics molt importants. Principalment, aquests canvis varen produir la fragmentació de mas-

ses continentals que donaren lloc a microplaques que, transportades en sentit rotacional contrari al de les busques del rellotge, varen esdevenir les principals illes de la Mediterrània occidental: Còrsega, Sardenya i Sicília (ALVAREZ *et al.*, 1974). Aquests moviments foren coetanis a moviments d'ídic sentit esdevinguts al conjunt de les penínsules ibèrica i italiana (LOWRIE & ALVAREZ, 1974). D'especial interès en el context d'aquest treball són la formació i rotació de les microplaques de Còrsega, Sardenya, Calàbria-Sicília, i les Kabilies algerianes (fig. 5) a partir de la seva posició original en allò que avui és el sud de França-nord-est de Catalunya i Llevant. Aquest procés s'esdevingué a finals del oligocè-principis del miocè, i quedà completat al final del pliocè-inicis del pleistocè.

En una visió de conjunt anterior a la formació i rotació de les microplaques, Còrsega, Sardenya, el nord de Sicília i els territoris que avui dia formen la petita i la gran Kabília, així com probablement el nord-est de Menorca, formaven part de la vora del sud del continent europeu. La col·lisió de la placa africana amb la placa

europaea, que va originar la cadena alpina, es la que va causar la fragmentació de la vora sud del continent formà les microplaques (ALVAREZ, 1976). D'ací, doncs, que no fóra estrany trobar afinitats entre les espècies animals i vegetals d'aquestes illes o regions.

b) Canvis climàtics

El tancament de la comunicació entre la Mediterrània i l'Índic a l'inici del miocè canvia el clima de subtropical i humit a fred i sec. Posteriorment (miocè mitjà i tardà), la Mediterrània experimentà un seguit de canvis climàtics cíclics deguts al periòdic dessecament i reompliment de la conca marina mediterrània (crisis salines del messinià; HSU, 1974). Aquests canvis provocaren que les terres circummediterrànies es tornessin semidesèrtiques en els períodes de dessecament marí per tornar a ésser humides en els períodes de reompliment. Així, i en concret, l'actual sud de França fou en els períodes de dessecament una zona semiàrida de maresmes salobroses amb fauna i flora molt escassa adaptada a aquestes condicions. No cal dir que aquests canvis tan dràstics tingueren una influència molt profunda en l'aparició, desaparició i migració de nombroses espècies marines, d'aigües dolces i terrestres. La influència que tingué en la distribució de les espècies d'aigües dolces és encara incerta. Podem considerar, però, que com a conseqüència del descens del nivell del mar els rius s'endinsaren dins del que avui és la plataforma i el talús continental, pogueren comunicar entre si. D'aquesta manera s'haguessin pogut afavorir, mitjançant cursos fluvials, intercanvis entre zones avui dia llunyanes i impossibles de comunicar.

Durant el pliocè, el clima esdevé més estable i humit i arribà a un màxim quan a finals del pliocè-inicis del pleistocè començaren les glaciacions. En aquest període, el nivell del mar oscil·là notablement, la qual cosa facilità, en els períodes de baix nivell, el pas d'espècies entre regions i zones aïllades en períodes normals. Bona part dels endemismes insulars són deguts a migracions i subsegüents aïllaments en aquests períodes, si bé n'hi ha d'altres originats en èpoques molt més antigues. Pel que respecta a les illes de la Mediterrània occidental, els períodes gla-

cials feren connectar Sicília amb Itàlia, mentre que Còrsega i Sardenya, si bé comunicades entre si, estigueren aïllades del continent (THIEDE, 1978).

És evident que canvis d'aquest tipus afectaren profundament la distribució de moltes espècies i la desaparició de moltes d'altres provocada per la competència amb les espècies immigrades a través de les connexions. Per tractar d'entendre com aquests canvis podrien haver afectat la distribució dels triclades, caldrien dades concretes sobre els paràmetres essencials de reproducció, creixement, decreixement, etc., referits a diferents temperatures, condicions d'alimentació, i altres paràmetres ambientals. Malhauradament, i si s'exceptuen els treballs de Reynoldson i la seva escola (REYNOLDSON, 1966a) i els treballs més recents de CALOW (1977), la manca de dades d'ecologia comparada entre diferents espècies de planàries fa molt difícil avaluar la importància d'aquests canvis en la distribució actual de les espècies estudiades i, en especial, en la seva distribució insular.

VI. UNA HIPÒTESI BIOGEOGRÀFICA A TALL D'EXPLICACIÓ

La hipòtesi a formular parteix de les següents premisses: 1) els triclades d'aigües dolces tenen un poder molt baix de dispersió; 2) l'activitat humana, tot i ésser molt intensa des de fa segles en l'àrea estudiada, no ha tingut part (fins que no es demostrï el contrari) en el procés de distribució d'aquestes espècies; 3) les forces principals a la base de la distribució actual haurien estat els canvis tectònics, els canvis climàtics i els efectes de competència inter- i intraspecífica resultant d'aquells.

Partint d'aquestes bases, proposem que la distribució actual de les espècies estudiades s'ha degut a dos fenòmens principals: 1) el procés de fragmentació i migració de microplaques durant el terciari. Aquest fenomen seria la causa directa d'alguna de les distribucions estudiades, i hauria afavorit secundàriament el procés d'especiació en cada una de les microplaques i derivats; 2) els canvis climàtics produïts durant les crisis salines del messinià i durant les glaciacions del pleistocè. Aquests fenòmens haurien contribuït a l'expansió o extinció de determinades espècies o bio-

tips en àrees determinades a causa de migracions cap a regions més tolerables o a causa de fenòmens de competència interespecífica.

VII. PROVES A FAVOR DE LA HIPÒTESI BIOGEOGRÀFICA

A la llum de la hipòtesi formulada estudiem ara els tres problemes formulats a la Secció IV.

1. La distribució de *Dugesia (S.) mediterranea*. La disjunció en les àrees de distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* i *Dugesia (S.) lugubris*.

Segons la hipòtesi formulada, l'explica-

ció més lògica de la distribució actual de *Dugesia (S.) mediterranea* (vegeu figura 3) seria suposar que l'àrea de distribució d'aquesta espècie a mitjans del terciari comprengués l'àrea del sud-oest d'Europa que per fragmentació i rotació donà lloc a les illes actuals de la Mediterrània occidental. Aquesta explicació és molt més consistent que altres alternatives, com podrien ser el pas d'illa a illa per l'activitat humana, o suposar que *Dugesia (S.) mediterranea* (biotip G, sensu Benazzi) deriva de *Dugesia (S.) polychroa*, ja que aquesta darrera és present també a Còrsega i Sardenya (BENAZZI & BENAZZI-LENTATI, 1976).

Aquesta hipòtesi formulada és compatible amb la suposició que abans de la fragmentació la distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* fos més àmplia que la distri-

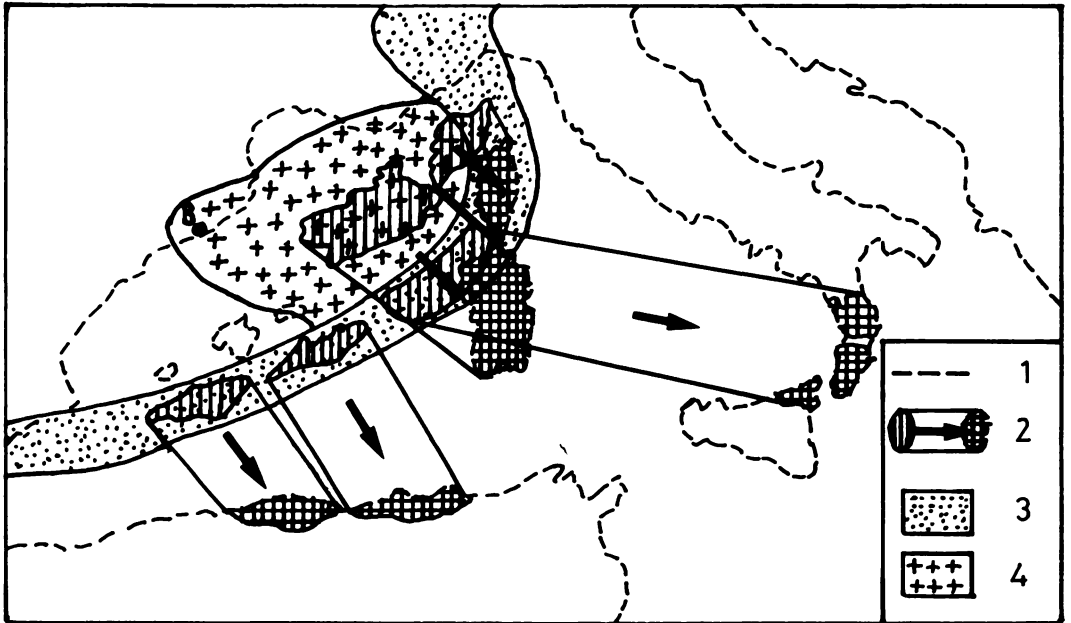


FIG. 5. Reconstrucció paleogeogràfica dels moviments oligocènics a la Mediterrània occidental (tret, amb lleugeres modificacions, d'ALVAREZ *et al.*, 1974 i ALVAREZ, 1976). 1: límits actuals de les costes; 2: localització, oligocènica (ratllat vertical) i actual (quadriculat), de les principals microplaques, i direcció (sagetes) dels moviments oligocènics-miocènics; 3: reconstrucció de l'anell orogènic que s'estenia sense interrupció des dels Alps a través de Còrsega, Sicília-Calàbria, i les Kabílies fins a la Bètica; 4: reconstrucció de l'avui fragmentat «massís protoligúric» (ALVAREZ, 1976), també anomenat «massís català-cors-sard», que englobava part de Catalunya, les actuals illes de Còrsega i Sardenya, i el nord-est de Menorca.

Reconstructed Oligocene paleogeography in the Western Mediterranean area (after ALVAREZ *et al.*, 1974 and ALVAREZ, 1976, slightly modified). 1: present coast-line; 2: former (vertical hatched) and present (cross-hatched) locations of main microplates, and directions (arrows) of Oligocene-Miocene movements; 3: reconstruction of the formerly continuous orogenic belt extending from the Alps through Corsica, Sicily-Calabria, and the Kabylies into the Betic ranges; 4: reconstruction of the now-fragmented «Protoligurian Massif» (also known as the «Catalan-Corsican-Sardinian Massif») (ALVAREZ, 1976) which included part of Catalonia, the present islands of Corsica and Sardinia, and North-Eastern regions of Menorca.

bució actual, podent incloure zones de l'actual sud de França i de la Península Ibèrica. Donat que no hi ha dades sobre la presència d'aquesta espècie en aquestes àrees, podem suposar que hagi estat eliminada per competència interespecífica, potser pel biotip B de *Dugesia (S.) polychroa*, el qual, pel fet de ser triploide, pseudogàmic i amb meiosi femenina normal, presenta condicions genètiques ideals per a una colonització extensa i ràpida.

Si apliquem la hipòtesi de la fragmentació a la distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* podem formular algunes prediccions. En primer lloc, és possible trobar poblacions (petites i aïllades) d'aquesta espècie al sud de França, punts de Catalunya i Llevant. En segon lloc, i donat que Menorca semblava formar part de la massa continental escindida en el terciari podem predir que aquesta espècie es trobi a Menorca, i a causa de la comunicació entre aquesta illa i Mallorca en èpoques diverses, que es trobi també a Mallorca. En tercer lloc, és factible que aquesta espècie es trobi en punts de les Kabilies algerianes. En quart lloc, fóra també factible trobar-la en alguna de les illes petites prop de Còrsega, Sardenya i Sicília, sempre i quan aquestes illetes siguin restes o fragments de microplaques i no illes d'origen volcànic o d'origen tectònic més recent. Finalment, una darrera predicció fóra que aquesta espècie no s'ha de trobar a la Mediterrània oriental. En aquest sentit és interessant assenyalar que l'espècie del subgènere *Schmidtea* trobada per Ball a Corfú és afí a *Dugesia (S.) polychroa* i no a *Dugesia (S.) mediterranea* (BALL, 1979).

L'altre aspecte interessant és la disjunció en les àrees de distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* i *Dugesia (S.) lugubris*, i la presència de *Dugesia (S.) polychroa* a Còrsega, Sardenya i Sicília, llocs on també es troba la primera espècie. Per a explicar aquest darrer fet, BENAZZI & BENAZZI-LENTATI (1976) suposen que *Dugesia (S.) mediterranea* (biotip G) derivaria de *Dugesia (S.) polychroa* (biotip A) mitjançant reordenacions cromosòmiques. La base d'aquesta suposició resta en el fet que *Dugesia (S.) polychroa* té una distribució més gran que *Dugesia (S.) mediterranea*, i que totes dues es troben a Còrsega i Sardenya. A part que aquesta hipòtesi res no diu de com un cop originada, *Dugesia (S.) mediterranea* es traslladà de Còrsega o Sar-

denya a Sicília i Barcelona, entra en conflicte amb l'esquema filogenètic, si bé provisional, de la figura 1C. Per altra banda, per reordenaments cromosòmics tan fàcil és passar del biotip A al G com del G al A. Finalment, l'estudi comparat de l'aparell copulador entre els biotips A (*Dugesia (S.) polychroa*), E (*Dugesia (S.) lugubris*) i G (*Dugesia (S.) mediterranea*) (BAGUÑA, 1973) demostra clarament una més gran afinitat entre les dues darreres entre sí que no entre cada una d'elles i la primera. El conjunt d'aquests fets i arguments fan molt improbable la hipòtesi de Benazzi i Benazzi-Lentati.

Si els biotips E i G estan emparentats, la disjunció de les seves àrees de distribució es presta a diferents interpretacions. Un punt clau previ és saber si els biotips A, E i G eren presents abans de la fragmentació. Si bé això és molt difícil de respondre, les distribucions del biotip A i del biotip G donen suport en principi tal suposició; altrament, seria molt difícil explicar les distribucions actuals. Respecte al biotip E, arguments similars fan suposar que devia existir abans de la fragmentació.

Si acceptem l'existència prèvia a la fragmentació, cal donar una explicació del perquè *Dugesia (S.) lugubris* (biotip E) és absent a les illes, per que *Dugesia (S.) mediterranea*, llevat de Barcelona ciutat (BENAZZI *et al.*, 1970), és absent del continent, i per què malgrat no ser tan relacionades trobem *Dugesia (S.) mediterranea* i *Dugesia (S.) polychroa* a les illes de Còrsega i Sardenya. Ací és on intervenen molt probablement els canvis climàtics esdevinguts durant el messinià i en el pleistocè. Una ullada al mapa de distribució de les tres espècies (fig. 3) revela que *Dugesia (S.) lugubris* té una distribució relativament septentrional, ja que el punt més meridional de la seva distribució és Ravenna (Itàlia). Això ens pot fer suposar en principi que sigui una espècie més adaptada a climes freds, i conseqüentment poc tolerant de les temperatures elevades de les zones meridionals. L'observació de la figura 3 també indica que si bé *Dugesia (S.) polychroa* té una distribució septentrional, el seu límit meridional és clarament inferior al de *Dugesia (S.) lugubris*. Per altra part, *Dugesia (S.) mediterranea* és l'espècie amb una distribució més meridional, la qual cosa podria suggerir que és l'espècie més adaptada a temperatures altes. Observa-

cions experimentals amb les tres espècies a diferents temperatures demostren que *Dugesia (S.) mediterranea* és l'espècie més tolerant a les altes temperatures, i que la seva taxa de decreixement per dejuni és la menor de les tres espècies (BAGUÑA, 1973). Per altra banda, estudis del coeficient de decreixement a diferents temperatures demostren que *Dugesia (S.) lugubris* decreix més que *Dugesia (S.) polychroa* a temperatures altes (CALOW, 1977). A nivell reproductiu, *Dugesia (S.) lugubris* no posa ous a temperatures superiors als 23°C, mentre que la forma sexuada de *Dugesia (S.) mediterranea* ho fa encara amb abundància (Benazzi, comunicació personal). El conjunt d'aquestes observacions permet suposar que *Dugesia (S.) lugubris* és una espècie més adaptada a hàbitats freds, mentre que *Dugesia (S.) mediterranea* sembla més adaptada a climes més càlids. *Dugesia (S.) polychroa* presenta un caràcter intermediari.

En base a aquestes consideracions de caire fisiològic i ecològic, la disjunció de les àrees de distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* i *Dugesia (S.) lugubris* podria ser deguda als canvis climàtics dràstics del messinià (semidesertització de la conca mediterrània) i del pleistocè (baixa general de temperatures i migració cap al sud de les espècies septentrionals). Si suposem que *Dugesia (S.) lugubris* (biotip E) era present a les illes després de la fragmentació (cosa discutible) la pujada de temperatures deguda a les crisis salines del messinià la deuria posar en desavantatge enfront de *Dugesia (S.) mediterranea*, i pogué ésser eliminada per competència interspecífica. Inversament, si *Dugesia (S.) mediterranea* hagués tingut abans del pleistocè una distribució més septentrional que l'actual (per exemple, sud de França, nord d'Itàlia), el refredament d'aquestes zones durant els períodes glacials la devien fer entrar en competència amb espècies més adaptades a aquestes temperatures, i pogué, en conseqüència, ésser eliminada. Donat que en aquests períodes les illes quedaren separades dels continents, la competència d'espècies migratòries septentrionals no hi tingué lloc.

En resum, la distribució de *Dugesia (S.) mediterranea* seria deguda fonamentalment al procés de fragmentació i migració de microplaques durant el terciari. El fet de l'actual disjunció entre les distribucions

de *Dugesia (S.) mediterranea* i *Dugesia (S.) lugubris* pot ésser deguda al fet que abans de la fragmentació les àrees eren ja disjunctes, o que en cas de superposició abans de la fragmentació *Dugesia (S.) lugubris* fos eliminada de les illes durant el messinià i *Dugesia (S.) mediterranea* eliminada del continent durant el pleistocè.

2. L'especiació i distribució de les espècies de *Dugesia (D.) gonocephala* s.l.

L'observació en detall de la figura 2 permet plantejar-nos d'una manera força concreta el ventall de problemes associats amb la distribució d'espècies del subgènere *Dugesia*.

En primer lloc, *Dugesia (D.) gonocephala* s.s., amb tota probabilitat l'espècie originària del grup, té una distribució estrictament continental, i és completament absent a les illes. En segon lloc, l'estudi de les espècies insulars demostra l'existència d'espècies gairebé sempre pròpies de cada una d'elles. Això confirma un cop més la nul·la capacitat de les planàries per travessar braços de mar fins i tot molt estrets. A més, cadascuna d'aquestes espècies deriva clarament de l'espècie soca *Dugesia (D.) gonocephala* s.s.

Aquestes observacions permeten suposar que prèviament a la fragmentació l'espècie-soca devia estar estesa per bona part d'Europa i més concretament per la banda sud del continent. Una de les conseqüències del procés de fragmentació i migració de microplaques fou la d'aïllar diferents poblacions de l'espècie-soca. Aquestes poblacions, al llarg dels temps, varen tenir processos d'especiació més o menys paral·lels però diferents que varen conduir a l'aparició d'espècies gairebé pròpies a cada illa. En aquest cas, i a diferència de les espècies del subgènere *Schmidtea*, podem parlar d'especiació alopatrica post-fragmentació.

Interessant en aquest context és la distribució de *Dugesia (D.) benazzii*, que presenta tres races desigualment distribuïdes a Còrsega, Sardenya, l'illeta de Capraia al nord de Còrsega, i els illots de Molara i Tavolara a l'est de Sardenya. És interessant remarcar com les races B i C, sens dubte derivades d'A, tenen una distribució més restringida. Especialment interessant és veure com l'illeta de Capraia, tot i ésser

força a prop de Còrsega, sols presenta la raça originària A.

Una altra distribució interessant, si bé més conflictiva, és la de *Dugesia (D.) sicula* ($2n=18$) ja que comprèn l'illa de Sicília, l'illot de Marettimo a l'oest de Sicília, i l'illa d'Elba, aquesta darrera situada a 600 km al nord-est de Sicília. Si s'admet que *Dugesia (D.) sicula* ha evolucionat a partir de *Dugesia (D.) gonocephala*, és altament improbable que les poblacions de *Dugesia (D.) sicula* de Sicília i Elba provinquin de dos fets paral·lels separats en l'espai i el temps. Més aviat caldria pensar que ambdues poblacions són la resta d'una població antigament distribuïda en una àrea més gran, o menys probablement que hi ha un origen tectònic comú entre Sicília i Elba, essent ambdues les restes d'una mateixa microplaca. D'altra banda, és interessant remarcar que a l'illa d'Elba, a part de *Dugesia (D.) sicula*, hi ha una espècie autòctona, *Dugesia (D.) ilvana* ($2n=16$), derivada també de *Dugesia (D.) gonocephala* s.s.

Finalment, és interessant assenyalar que el subgènere *Dugesia* és present també a les illes Balears. La forma trobada (Banguña i Saló, observacions no publicades) és triploide ($3n=24$), si bé no ha estat analitzada en profunditat per diferenciar-la de l'espècie-soca com de les espècies insulars. De tota manera, el fet que *Dugesia (D.) gonocephala* s.s. sigui abundant a la Península Ibèrica, i el fet que han existit relacions tectòniques no molt llunyanes entre la península i les Balears permet suposar que, en semblança al cas de les illes italianes, l'espècie present a les Balears sigui una espècie diferent de l'espècie-soca peninsular, si bé derivada d'aquesta. Un altre problema és saber si a nivell d'aquesta espècie existeixen diferenciacions específiques entre Mallorca, Menorca i Eivissa.

En resum, la distribució i especiació d'aquest grup d'espècies no presenta gaires dificultats d'interpretació. Creiem que el fet essencial ha estat el procés de fragmentació i migració de microplaques amb la subsegüent especiació allopàtrica a cadascuna de les illes o grups d'illes. L'únic punt conflictiu rau en la presència de *Dugesia (D.) sicula* a Sicília i Elba, illes separades entre si més de 600 km. De les dues possibilitats esmentades, les més versemblants a priori és que aquesta espècie tingué abans una distribució més gran

que l'actual, ocupant potser bona part de la península italiana. En aquest context, la seva desaparició de la península podria explicar-se com deguda a les introgreessions marines en el pliocè que submergiren bona part de la península. Una altra possible explicació dins de la mateixa línia de raonament és que fos eliminada del continent per competència amb d'altres espècies. L'altre alternativa proposada suposa que, des d'un punt de vista tectònic, l'illa d'Elba i l'illa de Sicília formaven part en el terciari d'una mateixa placa o microplaca que posteriorment es va fragmentar. L'illa d'Elba no es una illa d'origen volcànic, però el seu origen tectònic és encara poc clar. Hi ha dades que abonen un origen tectònic com a fragment de la massa continental italiana; d'altres, però, abonen la idea d'una relació tectònica directa entre Elba i Sicília. En conseqüència, resta encara la possibilitat que la distribució actual de *Dugesia (D.) sicula* reflecteixi el procés de fragmentació de microplaques que succeí durant el terciari, encara que per formular un dictamen definitiu manquen dades essencials sobre la tectònica d'ambdues illes i sobre la distribució d'aquesta espècie en d'altres indrets.

3. L'absència de les espècies del gènere *Polycelis* a les illes.

En un estudi sobre la distribució europea de *Polycelis nigra* i *P. tenuis*, LEPORI (1955) remarca l'absència actual d'aquestes espècies a les illes de la Mediterrània occidental. Les raons possibles d'aquesta absència poden ser molt diverses: 1) el gènere *Polycelis* aparegué posteriorment al procés de fragmentació i rotació de microplaques; conseqüentment mai no pogué colonitzar les illes. A favor d'això hi ha el fet que, filogenèticament, el gènere *Polycelis* és més recent que els subgèneres *Dugesia* i *Schmidtea* (veure figura 1a); 2) el gènere *Polycelis* existia ja durant la fragmentació, però la seva distribució era aleshores més septentrional, probablement per raons climàtiques. A favor d'això cal dir que a finals de l'oligocè-principi del miocè el clima era encara subtropical i humit; donat que el gènere *Polycelis* és de climes freds, és altament probable que la distribució fos septentrional; 3) el gènere *Polycelis* existia ja abans de la fragmentació, essent present també a les illes, però els

canvis climàtics esdevinguts a la Mediterrània durant les crisis salines del messinià l'eliminaren.

Distingir entre les tres alternatives és una tasca a hores d'ara gairebé impossible, especialment quan manquen dades importants d'ecologia comparada. LEPORI (1955) assenyalava que el límit meridional actual de distribució de *Polycelis nigra* cau per damunt de la isoterma hivernal de 6° C, mentre que la de *Polycelis tenuis* cau per damunt de la isoterma de 4° C. Les illes de la Mediterrània occidental cauen clarament per sota de la isoterma de 6-8° C a l'hivern, i les temperatures són força altes. Si aquests fossin, doncs, els marges de temperatures que marquen els límits de distribució de les espècies d'aquest gènere, no fora d'estranyar en un principi l'absència d'aquestes espècies a les illes. Tot i així, hem de considerar, però, que en aquestes illes hi ha altures força notables amb abundosos cursos d'aigua on amb força seguretat les isoterms d'hivern poden ésser semblants a les pròpies de les zones septentrionals de distribució.

En l'altre extrem tèrmic, REYNOLDSON (1966a) indica que les espècies de *Polycelis* no toleren temperatures superiors als 20° C al temps que la seva reproducció queda molt disminuïda a temperatures de 15-20° C, essent en canvi abundant entre 3 i 10° C. Això, que implica poca tolerància a les altes temperatures, limita sensiblement les possibilitats de reproducció d'aquestes espècies en aquestes àrees, encara que podrien restar zones d'alta muntanya com a possible refugi. Per altra banda, CALLOW (1977), estudiant les taxes de decreixement per dejuni a diferents temperatures, troba que *Polycelis felina* i *P. tenuis* tenen taxes molt altes de decreixement, especialment a temperatures altes (15-25° C), mentre que *P. nigra* té taxes menors. Això fa pensar que, exceptuant aquesta darrera espècie, cap de les espècies del gènere *Polycelis* està adaptada ni reproductivament ni fisiològicament a un règim continuat de temperatures moderades-altes. Si a tot això afegim que durant el messinià la conca mediterrània es va convertir en un autèntic desert amb temperatures molt altes i un règim hídric deficient, la probabilitat que, cas d'ésser-hi presents, les espècies de *Polycelis* resistissin a les illes es fa molt remota.

Malgrat totes aquestes consideracions de tipus ecològic, les dades de les quals

disposem actualment no ens permeten distingir entre les tres possibilitats esmentades al principi. Tant sols si un dia es trobessin poblacions d'aquestes espècies a les illes el problema estaria resolt: abans de la fragmentació el gènere *Polycelis* hi era present distribuït pel sud d'Europa. Però si després d'un exhaustiu reconeixement de tots els indrets no es trobessin poblacions de *Polycelis*, tornariem a ésser al mateix punt del principi: no podem distingir, a manca d'altres dades, quina de les tres possibilitats és la certa, si bé nosaltres a títol personal i absolutament intuïtiu afavorim la primera.

VIII. DISCUSSIÓ

Els estudis de zoogeografia i les hipòtesis explicatives sobre l'origen i distribució de les espècies són sotmesos en la majoria de casos a limitacions molt considerables. L'estudiós no experimentat arriba fàcilment a la conclusió que o bé qualsevol distribució és factible, o que davant d'un tipus específic i únic de distribució les possibles explicacions són extremadament diverses. Podem reduir les possibilitats explicatives si es té un esquema relativament coherent de les relacions filogenètiques de les espècies implicades. Malhauradament, i donades les dificultats inherents a l'establiment de relacions filogenètiques raonables i raonades, molt poques vegades disposem d'esquemes d'aquesta mena. Si a tot això afegim la facilitat de dispersió passiva de moltes espècies, les distorsions introduïdes per l'activitat humana, i el desconeixement dels canvis climàtics, geològics i tectònics esdevinguts en l'àrea d'estudi no és difícil arribar a la conclusió que tota distribució és possible o que hi ha moltes menes d'explicació enfront d'una distribució particular.

Sortosament, els triclades d'aigües dolces tenen característiques que obvien aquestes dificultats, característiques ja esmentades a bastament al llarg d'aquest treball. Si a tot això afegim que l'àrea d'estudi és relativament modesta en extensió, on les dades sobre canvis climàtics, geològics i tectònics són relativament abundants; que disposem, a causa principalment als treballs de l'escola italiana, de moltes dades cariològiques; i que hi ha diversos estudis sobre anatomia comparada de la majoria de les espècies esmentades

en aquest estudi, la situació inicial es torna relativament ideal. En contrapartida, hem d'esmentar que existeixen encara àmplies zones no explorades per als triclades dins de l'àrea d'estudi (per exemple, extenses regions de la Península Ibèrica, Algèria, Marroc, Tunísia, sud de França, les illes Balears, i fins i tot àrees de les illes de Còsega, Sardenya i Sicília), en les quals el descobriment de noves poblacions i/o noves espècies podrien alterar substancialment les hipòtesis emeses.

Si admetem, encara que provisionalment, les relacions filogenètiques proposades (veure figures 1A, 1B i 1C), un pas previ a considerar abans de discutir les hipòtesis formulades sobre la dispersió i distribució actual de les espècies estudiades és saber la distribució d'aquestes abans de la fragmentació. Consideracions recents de BALL (1977), esmenant molt notablement hipòtesis seves anteriors (BALL, 1974a) que suposaven un origen austral dels triclades d'aigües dolces i una dispersió i especiació paral·lela a la fragmentació de la Pangea i la deriva continental, suposen que els triclades eren ja cosmopolites abans de la fragmentació de la Pangea, i que existien diferents grups vicarians en els diferents continents. A Europa, i pertanyent a aquests grups prímities, hi devien haver els antecessors més o menys directes del subgènere *Schmidtea*. Això permet suposar que aquest subgènere devia estar perfectament constituït abans de la fragmentació per microplaques a la Mediterrània. Pel que respecta a les diferents espècies actuals d'aquest subgènere, i més particularment a *Dugesia (D.) mediterranea* el tipus de distribució que presenta i la modalitat de dispersió proposada són perfectament coherents amb l'existència d'aquesta espècie abans de la fragmentació per microplaques. Amb referència al subgènere *Dugesia*, BALL (1977) el fa derivar de *Schmidtea* o d'un avantpassat comú, ja que presenta caràcters derivats respecte a *Schmidtea*. Amb referència a l'espècie-soca *Dugesia (D.) gonocephala* s.s. si bé podem suposar que no existia abans de la fragmentació de la Pangea, el tipus actual de distribució i la modalitat de dispersió fan suposar que era existent abans de la fragmentació per microplaques a la Mediterrània. Finalment, i respecte al gènere *Polycelis*, ja hem esmentat les dificultats a saber si aquest gènere era present abans de la fragmentació per microplaques. Si bé

es segur que aquest gènere no era present abans de la fragmentació de la Pangea, saber si era present abans de la fragmentació per microplaques es fa extremadament difícil, ja que existeixen arguments de tota mena per defensar o no la seva existència prèvia.

Assumint aquests postulats, hi hauria tres menes d'hipòtesis per a explicar la distribució actual dels triclades d'aigües dolces a la Mediterrània occidental: 1) la dispersió passiva deguda a l'activitat humana; 2) la dispersió activa a través de les conques fluvials connectades durant les crisis salines del messinià, i 3) la dispersió deguda a la fragmentació per microplaques i la subsegüent especiació alopàtrica.

La primera hipòtesi, que té a favor la introducció (recent però) de planàries de continent a continent, no pot ésser acceptada o rebutjada al 100 % sinó sols en termes de probabilitat. En contra d'ella hi ha els arguments exposats llargament en tot aquest treball. A nivell de la Mediterrània, les espècies a les quals podríem aplicar aquest mode de distribució són les de distribució «anòmala»: *Dugesia (S.) mediterranea* i *Dugesia (D.) sicula*. El fet, però, que en aquesta àrea hi hagi moltes altres espècies que haguessin pogut estar distribuïdes anàlogament a aquestes dues (i no ho estan) si l'acció humana fos la responsable de la seva distribució actual, fa molt improbable aquesta hipòtesi de dispersió.

La dispersió deguda a la unió de conques fluvials durant els períodes de dessecament de la Mediterrània en el messinià és una hipòtesi interessant si bé difícil de comprovar. Certament, durant aquests períodes la Mediterrània quedà reduïda a petites conques on abocaven els rius actuals. L'estudi dels canyons submarins actuals demostra la seva continuïtat amb els cursos d'aigua actuals continentals i insulars, i indiquen que conques fluvials avui dia no relacionades ho estigueren realment en els períodes de dessecament. D'aquesta manera, no és difícil imaginar el procés de migració d'una conca a l'altra mitjançant aquestes connexions, podent passar de conques continentals a conques insulars i viceversa. Aquest procés, repetit al llarg dels successius períodes de dessecament, podria haver expandit molt notablement l'àrea de distribució d'una espècie o biotip. En aquest context, sembla que existeixen afinitats molt interessants en la fauna ictiològica d'aigües dolces de les conques al

voltant de la Mediterrània occidental (Hsu, 1974), la qual cosa podria interpretar-se com a prova a favor d'aquesta hipòtesi. Pel que respecta als triclades, la cosa no és tant fàcil d'esbrinar i decidir. En primer lloc, el fet que la majoria d'espècies presentin una distribució relativament restringida sembla anar en contra d'una dispersió mitjançant les conques fluvials. Per altra banda, hem de tenir en compte que les condicions que devien de prevaler en les petites conques marines i àrees circumdants en els períodes de dessecament degueren ésser molt extremades, amb temperatures molt altes. En aquestes condicions la dispersió dels triclades és molt difícil a causa de la seva poca resistència a les altes temperatures. De tota manera, i fins a no tenir dades complementàries de regions encara poc explorades, la hipòtesi de dispersió mitjançant les conques fluvials resta com una possibilitat interessant si bé remota.

La tercera hipòtesi, que és la formulada en aquest treball, obvia moltes de les dificultats esmentades per a les dues hipòtesis anteriors. Es basa en la filogènia avui dia acceptada, és coherent amb les dades climatològiques i tectòniques i té cert valor predictiu. Els principals avantatges d'aquesta hipòtesi són les següents. En primer lloc, postula la idea, basada en les dades filogenètiques i en la distribució actual, de l'existència abans de la fragmentació per microplaques dels subgèneres *Schmidtea* i *Dugesia*. Aquesta és una dada essencial per entendre coherentment el procés posterior. En segon lloc, lliga d'una manera coherent la història filètica dels grups estudiats amb la fragmentació i rotació de microplaques durant el terciari i amb els canvis climàtics esdevinguts durant el messinià i el pleistocèn. Finalment, i potser l'aspecte més valuós de la hipòtesi, és el valor predictiu que té, que permet per altra banda confirmar-la o invalidar-la. En aquest sentit, i a diferència de les altres dues hipòtesis que, en basar la distribució actual en forces externes (l'home) o en fets encara poc coneguts (dispersió per connexió de conques fluvials durant el messinià), tenen un valor predictiu gairebé nul, la hipòtesi formulada permet fer diverses prediccions susceptibles d'ésser comprovades. Entre aquestes voldríem esmentar la gran probabilitat de trobar *Dugesia (S.) mediterranea* a les illes Balears,¹ al nord d'Àfrica (Kabília gran i petita),²

i al Llevant peninsular. Contràriament, podem predir que aquesta espècie no es troba al nord d'Europa, a la Mediterrània oriental,³ així com en qualsevol de les illes de la Mediterrània occidental d'origen volcànic o d'origen tectònic recent.

Respecte a *Dugesia (D.) gonocephala* s.s. i espècies derivades, podem formular també algunes prediccions. En primer lloc, podem predir que *Dugesia (D.) gonocephala* s.s. no es troba a cap de les illes de la Mediterrània occidental, encara que podrien existir petites poblacions relictas; contràriament, cap de les espècies insulars pot ésser trobada al continent. En segon lloc, i en referència a *Dugesia (D.) sicula* podem fer a partir de la seva distribució actual dues prediccions mútuament excloents: o bé l'illa d'Elba i l'illa de Sicília formaven en èpoques passades part del massís sud-europeu que es fragmentà a l'oligocè, cosa que haurien de demostrar estudis tectònics profunds; o bé podem predir que poblacions de *Dugesia (D.) sicula* han estat presents en d'altres èpoques a la península italiana, i existeix la possibilitat de trobar-hi petites poblacions relictas.

Finalment, i pel que respecta al gènere *Polycelis*, podem predir que a causa del seu origen més recent i als canvis climatològics dràstics esdevinguts durant les crisis salines del messinià, mai no seran trobades (excepte, potser, com a petitíssimes poblacions relictas) a les illes de la Mediterrània occidental. De tota manera, la raó d'aquesta absència no és, però, gaire clara i pot ésser deguda o bé a un probable origen del gènere en èpoques posteriors a

1. Recentment, BALL (1979, comunicació personal) ha trobat a l'illa de Mallorca una població de planàries amb les característiques morfològiques, cariològiques i reproductives de la raça asexual de *Dugesia (S.) mediterranea*. Aquesta troballa és plenament coherent amb la hipòtesi formulada.

2. La presència del subgènere *Schmidtea* al nord d'Àfrica ha estat descrita per autors antics en la forma de *Dugesia (S.) lugubris* (DAHM & GOURBAULT, 1978). Donades les dificultats de classificació d'aquest grup d'espècies, hi ha moltes possibilitats que els individus descrits com a *Dugesia (S.) lugubris* pertanyin realment a *Dugesia (S.) mediterranea* (BALL, 1979, comunicació personal).

3. BALL (1979) ha descrit una nou biotip de *Dugesia lugubris* s.l. trobat a l'illa de Corfú (Grècia) que sembla pertànyer a *Dugesia (S.) polychroa*. Aquest fet confirma de moment l'absència de *Dugesia (S.) mediterranea* a la Mediterrània Oriental, d'acord també amb la predicció formulada.

la fragmentació per microplaques, o bé a una eliminació del gènere a les illes a causa dels canvis climàtics esdevinguts durant el messinià.

Podríem formular encara més prediccions però creiem que els exemples donats són suficients per tractar de confirmar o invalidar la hipòtesi formulada. Al nostre entendre, la hipòtesi de dispersió i especiació de planàries a la Mediterrània occidental mitjançant la fragmentació de microplaques i l'especiació alopàtica subsegüent és una hipòtesi amb poder explicatiu, internament coherent, amb poder predictiu, i potencialment rebutjable a través de la confirmació o no de les prediccions formulades. És, doncs, a través de treballs futurs que tractin de confirmar aquestes prediccions on la hipòtesi formulada trobarà o no la seva acceptació.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ, W. 1976. A former continuation of the Alps. *Geol. Soc. America. Bull.*, 87: 891-896.
- ALVAREZ, W., COCOZZA, T. & WEZEL, F. C. 1974. Fragmentation of the Alpine orogenic belt by microplate dispersal. *Nature*, 248: 309-312.
- BAGUÑA, J. 1973. *Estudios citotaxonómicos, ecológicos e histofisiología de la regulación morfo-genética durante el crecimiento y la regulación en la raza asexual de la planaria Dugesia mediterranea n.sp (Turbellaria: Tricladida: Paludicola)*. Tesi doctoral. Facultat de Biologia. Barcelona.
- BALL, I. R. 1974a. A contribution to the phylogeny and biogeography of the freshwater triclads (Platyhelminthes: Turbellaria). A: *The Biology of the Turbellaria* (N. W. Riser & M. P. Morse, eds.). McGraw-Hill. New York: 339-401.
- BALL, I. R. 1977. On the phylogenetic classification of aquatic planarians. *Acta. Zool. Fennica*, 154: 21-35.
- BALL, I. R. 1979. The karyotypes of two *Dugesia* species from Corfú, Greece (Platyhelminthes, Turbellaria). *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 48 (2): 187-190.
- BALL, I. R. & FERNANDO, C. H. 1969. Freshwater triclads (Platyhelminthes, Turbellaria) and continental drift. *Nature*, 221: 1143-1144.
- BENAZZI, M. 1957a. Cariologia di *Dugesia lugubris* (O. Schmidt) (Tricladida, Paludicola). *Cariologia*, 10 (2): 276-303.
- BENAZZI, M. 1960a. Evoluzione cromosomica e differenziamento razziale e specifico nei Tricladi. *Acc. Naz. Lincei*, 47: 273-297.
- BENAZZI, M. 1968. Popolazioni di *Dugesia benazzii* della Sardegna e della Corsica di probabile origine ibrida. *Atti. Ass. Genet. Ital.*, 13: 117-124.
- BENAZZI, M. 1969. Annotazioni citosistematiche sui Tricladi di alcune isole Tirreniche. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, sèrie VIII, 46: 605-609.
- BENAZZI, M., BAGUÑA, J. & BALLESTER, R. 1970. First report on an asexual form of the planarian *Dugesia lugubris* s.l. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, sèrie VIII, 48: 282-284.
- BENAZZI, M., BALLESTER, R., BAGUÑA, J. & PUCCINELLI, I. 1972. The fissiparous race of the planarian *Dugesia lugubris* s.l. found in Barcelona (Spain) belongs to the biotype G: comparative analysis of the karyotypes. *Caryologia*, 25: 59-68.
- BENAZZI, M., BAGUÑA, J., BALLESTER, R., PUCCINELLI, I. & DEL PAPA, R. 1975. Further contribution to the taxonomy of the «*Dugesia lugubris-polychroa* group» with description of *Dugesia mediterranea* n.sp. (Tricladida, Paludicola). *Boll. Zool.*, 42: 81-89.
- BENAZZI, M. & BENAZZI-LENTATI, G. 1976. *Animal Cytogenetics. Vol 1. Platyhelminthes*: 1-182 (B. John, ed). Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- BENAZZI, M. & PUCCINELLI, I. 1973. A Robertsonian translocation in the freshwater Triclad *Dugesia lugubris*: karyometric analysis and evolutionary inferences. *Chromosoma*, 40: 193-198.
- CALOW, P. 1977. The joint effect of temperature and starvation on the metabolism of triclads. *Oikos*, 29: 87-92.
- DAHM, A. G. & GOURBAULT, N. 1978. Tricladida (et Temnocephalida). A: *Limnofauna Europaea*: 16-20 (J. Illies, ed). Gustav Fischer. Stuttgart.
- HSU, K. J. 1974. The Miocene desiccation of the Mediterranean and its climatological and zoogeographical implications. *Naturwissenschaften*, 61: 137-142.
- LEPORI, N. G. 1955. La differenziazione specifica di *Polycelis nigra* Ehrenberg e *Polycelis tenuis* Iijima (Tricladida, Paludicola) e la loro distribuzione geografica in Europa. *Atti. Soc. Tosc. Sc. Nat.*, sèrie B, 62: 50-71.
- LOWRIE, W. & ALVAREZ, W. 1974. Rotation of the Italian Peninsula. *Nature*, 25: 285-288.
- REYNOLDSON, T. B. 1966a. The distribution and abundance of lake-dwelling triclads-towards a hypothesis. A: *Advances in Ecological Research*, vol. 3: 1-71 (J. B. Cragg, ed). Academic Press. New York.
- THIEDE, J. 1978. A Glacial Mediterranean. *Nature*, 276: 680-683.