

Libros de **Cátedra**

Macroparásitos

Diversidad y biología

Fabiana B. Drago (Coordinadora)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

MACROPARÁSITOS: DIVERSIDAD Y BIOLOGÍA

Fabiana B. Drago

(Coordinadora)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



*A los estudiantes del pasado, quienes con sus inquietudes,
nos han estimulado para aprender cómo enseñar Parasitología
de una manera más interesante, así como a los que
en el futuro nos plantearán nuevos desafíos.*

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de La Plata y a la Editorial EDULP por generar espacios para la publicación y difusión de obras de interés tanto para el alumnado como para el público en general.

A la Lic. A. Manasanch y a la Diseñadora Erica Medina (EDULP), por su pronta respuesta a todas nuestras inquietudes.

A la Dra. Cristina Damborenea, por sus invaluable aportes a lo largo del desarrollo de la presente obra.

A la Dra. Paula Marcotegui, por su invaluable colaboración con dibujos y fotografías de monogeneos.

A la Dra Lía I. Lunaschi por su colaboración con dibujos de cestodes.

A la Dra. Ana María Marino (FCNyM-UNLP) y al Dr. Santiago Nava (INTA, Rafaela) por el aporte de bibliografía de artrópodos ectoparásitos.

Al Lic. Luis Giambelluca (CEPAVE) por la toma fotográfica de artrópodos ectoparásitos.

Al Dr. José M. Venzal (Universidad de la República, Uruguay), al Méd. Vet. Jairo Mendoza y a la Dra. Darci Moraes Barros-Battesti (ambos del Instituto Butantan, SP, Brasil) por el aporte de fotografías de artrópodos ectoparásitos.

Esta obra contó con el apoyo financiero de varios proyectos de investigación correspondientes al Programa Incentivos Docentes de la Universidad Nacional de La Plata (11/N/728, 11/N751, 11/N752 y 11/N753).

Los parásitos, obviamente, han evolucionado a partir de ancestros de vida libre, primero debían existir animales a su alrededor a quienes explotar. El parasitismo se ha originado independientemente en varios taxa animales, y algunas veces ha surgido más de una vez en un determinado taxón. Los orígenes de los parásitos generalmente se remontan a varios millones de años, según lo indicado por la evidencia fósil disponible.

ADAPTADO DE ROBERT POULIN.
EVOLUTIONARY ECOLOGY OF PARASITES (1998)

Índice

Prefacio _____	6
Capítulo 1 Introducción <i>Graciela T. Navone</i> _____	8
Capítulo 2 <i>Phylum</i> Platyhelminthes <i>Lisandro Negrete y Cristina Damborenea</i> _____	21
Capítulo 3 "Turbellaria" simbioses <i>Cristina Damborenea y Francisco Brusa</i> _____	36
Capítulo 4 Clase Trematoda <i>Lía Inés Lunaschi</i> _____	42
Capítulo 5 Clase Monogenea <i>Fabiana B. Drago y Verónica Núñez</i> _____	68
Capítulo 6 Clase Cestoda <i>Fabiana B. Drago y Verónica Núñez</i> _____	83
Capítulo 7 <i>Phylum</i> Dicyemida <i>Francisco Brusa y Lisandro Negrete</i> _____	107
Capítulo 8 <i>Phylum</i> Acanthocephala <i>Verónica Núñez y Fabiana B. Drago</i> _____	112
Capítulo 9 <i>Phylum</i> Nematoda <i>Graciela T. Navone, M. Fernanda Achinelly, Juliana Notarnicola y M. Lorena Zonta</i> _____	128
Capítulo 10 <i>Phylum</i> Nematomorpha <i>M. Fernanda Achinelly y Juliana Notarnicola</i> _____	157
Capítulo 11 Artrópodos ectoparásitos <i>Marcela Lareschi</i> _____	167
Los autores _____	186

Prefacio

Este libro ha sido concebido para estudiantes que inician una formación básica en Parasitología, por ello su contenido se ha dirigido fundamentalmente al estudio de la morfología general y biología de los principales grupos de parásitos, destacando a aquellos que afectan al hombre y/o animales domésticos.

Esta obra surge como una necesidad de tener un texto en nuestro idioma, donde además de contar con ejemplos representativos a nivel mundial, se haga referencia a la parasitofauna argentina.

Comprende once capítulos independientes, realizados por docentes-investigadores de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Al final de cada capítulo, se presenta una nutrida lista de referencias bibliográficas, que son de gran utilidad para quien desee profundizar sus conocimientos en determinadas áreas.

En el primer capítulo se expone una introducción al parasitismo y tiene como objetivo principal unificar la terminología utilizada a lo largo del libro. En él se presentan distintas definiciones relacionados con diversos aspectos de las interacciones hospedador-parásito, tales como modos de transmisión y dispersión de los parásitos, tipos de hospedadores, tipos de parásitos (de acuerdo al tamaño, ubicación en el hospedador y capacidad de infectar una o más especies hospedadoras), y se definen los principales tipos de zoonosis, aportando ejemplos de nuestra región. Además, se describen los principales aspectos inmunológicos de las relaciones hospedador-parásito.

En el segundo capítulo se ofrece una caracterización del *phylum* Platyhelminthes, enfatizando las variaciones morfológicas que sufren los animales parásitos a fin de adaptarse a las condiciones de vida en el interior de un hospedador. Se destaca la importancia de las adaptaciones de la morfología de la pared corporal, que además de ofrecer protección puede participar en la alimentación, osmoregulación, excreción e intercambio de gases. Además se discute su clasificación y las relaciones filogenéticas entre sus principales grupos, los cuales son tratados en los cuatro siguientes capítulos.

En el tercer capítulo, se muestran algunos ejemplos de turbelarios (grupo parafilético, conocido también como platelmintos de vida libre), que han adquirido secundariamente el modo de vida simbiote en sentido amplio (comensal o parásito), asociados a hospedadores invertebrados y vertebrados marinos y de aguas continentales. Además, se aportan ejemplos de especies reportadas en la Argentina.

En el cuarto capítulo, se puede encontrar una caracterización de la Clase Trematoda, platelmintos que presentan una gran variación morfológica y ciclos de vida muy complejos. Presenta dos secciones, la primera de ellas trata a los miembros de la subclase más numerosa y conocida, la Subclase Digenea, aquí se describe la morfología externa e interna, los sistemas digestivo, excretor, linfático, nervioso y reproductor. Asimismo, se detallan las distintas modalidades de ciclo de vida que pueden presentar, las cuales se ejemplifican con los complejos ciclos de vida de *Alaria americana* y *Austrodiplostomum mordax* que afectan a la fauna silvestre, y *Fasciola hepatica* y *Schistosoma* spp., causantes de dos zoonosis de gran importancia sanitaria, la fasciolosis y la schistosomosis, respectivamente. En la segunda sección se trata a los aspidogastros, un grupo pequeño, pero con notables modificaciones morfológicas y ciclos de vida más sencillos.

En el quinto capítulo, se describe a la Clase Monogenea incluyendo la morfología externa e interna, sistemas digestivo, excretor, nervioso y reproductor. Se detallan distintas modalidades de ciclos de vida, representativas, tales como los de *Dactylogyryrus vastator*, *Gyrodactylus salaris*, *Diplozoon paradoxum* y *Polystoma integerrimum*. Se tratan aspectos ecológicos como su especificidad y uso como bioindicadores. Además, se discute su clasificación taxonómica y se aportan ejemplos de la diversidad de este grupo en la Argentina.

En el sexto capítulo, se puede encontrar una caracterización de la Clase Cestoda, incluyendo la morfología externa e interna, sistemas excretor, nervioso y reproductor. Asimismo, se detallan las distintas modalidades de ciclo de vida y tipos de larvas que exhiben los representantes de los distintos órdenes del grupo. Se detalla el ciclo de vida, así como las patologías provocadas por algunas especies de importancia sanitaria: *Taenia saginata*, *Echinococcus granulosus*, *Dipylidium caninum* y *Diphyllobothrium* spp. Además, se describen las características diferenciales de los órdenes que componen este grupo y se aportan ejemplos de su diversidad en la Argentina.

En el séptimo capítulo, se describe al *phylum* Dicyemida, un pequeño grupo de parásitos de los apéndices renales de moluscos cefalópodos. Se detalla la morfología y su complejo ciclo de vida. Además, se discute su posición filogenética.

En el octavo capítulo, se puede encontrar una caracterización del *phylum* Acanthocephala, incluyendo la morfología externa e interna, pared corporal, sistemas excretor, nervioso y reproductor. Asimismo, se detallan las modalidades de ciclo de vida y tipos de larvas que exhiben los representantes del grupo. A modo de ejemplo, se detalla el ciclo de vida de *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. Además, se discute las relaciones filogenéticas de este grupo, se describen las características diferenciales de sus clases y se aportan ejemplos de su diversidad en la Argentina.

En el noveno capítulo, se exhibe una caracterización del *phylum* Nematoda, incluyendo la anatomía externa e interna, sistemas digestivo, excretor, nervioso y reproductor. Se describen las distintas modalidades de ciclo de vida que pueden presentar las especies parásitas de vertebrados y se detallan los ciclos de vida de los géneros *Ancylostoma*, *Anisakis*, *Ascaris*, *Dirofilaria*, *Enterobius*, *Pterygodermatites*, *Rhabdias*, *Strongyloides*, *Trichinella* y *Toxocara*. Además se describen varias zoonosis causadas por nematodos, tales como anisakiosis, anquilostomiosis, ascariosis, dirotofilomiosis, dirofilariosis, trichinellosis, toxocariosis y trichostrongiliosis. Se tratan algunos nematodos parásitos de insectos y su uso como agentes de control biológico. Finalmente, se aporta su clasificación taxonómica.

En el décimo capítulo, se caracteriza al *phylum* Nematomorpha, incluyendo la anatomía externa e interna, sistemas digestivo, excretor, nervioso y reproductor. Asimismo, se detalla su ciclo de vida. Además, se mencionan las relaciones filogenéticas del grupo, se describen las características diferenciales de sus órdenes y se aportan ejemplos de su diversidad en la Argentina.

En el undécimo capítulo, se describen algunos grupos de Artrópodos ectoparásitos de importancia médico-veterinaria. Teniendo en cuenta la extensión de la obra, solo se han tratado los grupos más importantes, Acari (ácaros y garrapatas), Siphonaptera (pulgas) y Phthiraptera (piojos). En cada grupo se describe la morfología y se detalla su ciclo de vida e importancia sanitaria. Además se aportan claves para identificar los distintos órdenes, familias, géneros y especies representativas de la Argentina.

CAPÍTULO 1

Introducción

Graciela Teresa Navone

Los parásitos lejos de ser meros extras sin partes habladas en el teatro ecológico, pueden ser actores secundarios pero con papeles muy importantes, que deberían dar un paso adelante y hacer una reverencia cuando el telón se cae en el escenario del ecosistema.

Los críticos deben reconocer la importancia de sus papeles maravillosamente complejos, los cuales están intrincadamente tejidos en los guiones de casi todos los principales actores en el teatro de la vida

DAVID MARCOGLIESE. PARASITES: SMALL PLAYERS WITH CRUCIAL ROLES IN THE ECOLOGICAL THEATRE (2004)

Generalidades del parasitismo

El parasitismo se define como una relación simbiótica enmarcada en una interacción trófica directa. Produce beneficio en una dirección (parásito) y algún tipo de perjuicio en la otra (hospedador), tales como injuria mecánica, utilización de nutrientes del hospedador, estimulación de reacciones inflamatorias o una respuesta inmune exagerada, con la consecuente desventaja para el hospedador (Roberts y Janovy, 2000; Bush y otros, 2001). El parasitismo también ha sido definido en términos de pérdida de energía, o de supervivencia más baja, o de reducción del potencial reproductivo del hospedador. Estos conceptos implican que un parásito tiene un efecto detrimental en la supervivencia y rango reproductivo de la población hospedadora, premisa central en los modelos ecológicos teóricos de las interacciones parásito-hospedador (Bush y otros, 2001).

El parásito se define también como un organismo que vive sobre o dentro de otro organismo viviente, obteniendo de este todo o parte de sus nutrientes orgánicos, comúnmente exhibiendo algún grado de modificación adaptativa estructural (Morand y otros, 2006). La estricta dependencia que existe en este sistema (parásito-hospedador) permite considerar a los parásitos como uno de los factores más importantes que han influenciado la organización y evolución de la vida. Son organismos ubicuos en todos los grupos animales y algunas estimaciones sugieren que al menos el 50 % de los animales son parásitos en algún estado a lo largo de su ciclo de vida. Representan un componente significativo en la biodiversidad global y sus inventarios y los de sus hospedadores son el requisito para entender conceptos de biología evolutiva, ecología y biogeografía (Poulin, 2007).

Definiciones

Con el objeto de precisar el uso de términos parasitológicos se definen:

Hospedador u Hospedero es el animal que alberga parásitos.

Macroparásitos son los parásitos visibles a ojo desnudo y **microparásitos** los que solo se observan con el uso de microscopio.

Ectoparásitos son los que se localizan en la parte externa del hospedador (pulgas, ácaros, garrapatas, piojos) también denominados artrópodos parásitos.

Endoparásitos son aquellos confinados al interior del cuerpo del hospedador (protozoos, bacterias y virus) y “helmintos o gusanos parásitos” (trematodos, cestodes, nematodos, nematomorfos y acantocéfalos).

Se los puede clasificar también en dos grandes grupos de acuerdo a sus ciclos de transmisión:

Ciclo de vida directo o monoxeno: el parásito requiere un solo hospedador para completar su ciclo de vida.

Ciclo de vida indirecto o heteroxeno: el parásito requiere procesos de multiplicación y/o diferenciación en varios tipos de hospedadores.

Se denominan **hospedadores intermediarios** aquellos en los cuales el parásito se puede reproducir en forma agamética o asexual y habitualmente sufre cambios fisiológicos y morfológicos, y **hospedadores definitivos** en los que el parásito se reproduce sexualmente (Wisnivesky, 2003). Los hospedadores intermediarios y los hospedadores definitivos son usualmente especies diferentes.

La infección con un parásito puede ocurrir por distintos mecanismos, dependiendo de la especie (Wisnivesky, 2003):

- Por contacto directo con el parásito (inhalación, penetración activa a través del tegumento o por ingestión de comida o bebida contaminada).
- Por medio de vector (por ejemplo, mosquitos, vinchucas, etc.) transmisión indirecta vectorial.
- Por ingestión de presas parasitadas (transmisión indirecta predador-presa).

Los distintos modos de infección dependen por un lado del ciclo de vida del parásito y, en el caso de los parásitos con ciclos de vida indirectos, también del estadio (huevo, larva, adulto) en el cual se encuentra el parásito. Por ejemplo, parásitos intestinales de ciclo directo (*Ascaris lumbricoides*) causantes de enfermedades intestinales en humanos (especialmente niños), sus estadios infectivos son los huevos que son ingeridos accidentalmente por el hospedador. En cambio, parásitos también intestinales (*Ancylostoma duodenale* o *Necator americanus*) se diferencian de los anteriores, debido a que el estadio infectante es una larva que madura en el suelo e infecta al hospedador al penetrar a través de la piel en contacto con el suelo. Además, los adultos no viven de manera libre en el intestino, sino adheridos a las vellosidades de la mucosa del intestino, produciendo en el hombre una enfermedad denominada anquilostomiasis.

En la transmisión indirecta vectorial el ciclo se establece entre el **hospedador invertebrado (vector)** que alberga la forma infectante (e.g. microfilaria) y el **hospedador vertebrado** en el cual la forma infectiva madura y se reproduce.

Por otro lado, en *Echinococcus granulosus*, un cestode de ciclo de vida indirecto, los adultos viven en el intestino del hospedador definitivo (cánidos u otros carnívoros) y liberan huevos que serán ingeridos por el hospedador intermediario (herbívoros) en el cual se desarrolla el quiste hídático (estadio larval enquistado) y necesita ser predado por el hospedador definitivo para completar su ciclo de vida

Hospedador de transporte o paraténico es aquel en el cual el parásito no se desarrolla dado que no representa una etapa obligada para su ciclo biológico. Ecológicamente este hospedador es importante por-

que favorece la dispersión de los estadios infectivos o puede preservar al parásito de condiciones desfavorables (ausencia temporal de un hospedador adecuado).

Reservorio es el hospedador animal de parásitos que infectan al hombre. Similar a los de transporte o paraténicos. Pueden tomar parásitos del medio cuando el hospedador natural no está disponible y evitar su extinción local.

Vector es un artrópodo hematófago. **Vector biológico** es aquel en el cual el parásito modifica su estado. En el **vector mecánico** el parásito no modifica su estado y solo es transportado.

Una **zoonosis** es cualquier enfermedad que puede transmitirse de animales a seres humanos. La palabra deriva del griego *zoo* (animal) y *nosís* (enfermedad). Se trata de enfermedades que afectan generalmente a los animales vertebrados, incluyendo al hombre.

Muchas de las zoonosis son enfermedades transmisibles por alimentos (ETA), algunas de ellas emergentes dado que su incidencia se ha incrementado o amenaza con incrementarse y otras re-emergentes que habían sido aparentemente erradicadas o su incidencia disminuida.

Clasificación de las zoonosis (Sinnecker, 1976)

-Saprozoonosis: el agente causal tiene una cierta especificidad para uno o varios vertebrados hospedadores pero su reservorio característico no es de naturaleza animal e incluso puede también multiplicarse y desarrollarse fuera del organismo animal en el suelo, en plantas, etc. y a partir de las cuales puede infectar a humanos y animales. Los agentes causales de las saprozoonosis poseen una fase saprofítica, que no siempre es obligatoria, y otra parasítica. Ejemplos: Criptococosis, Leptospirosis.

-Antropozoonosis: el agente causal en su curso evolutivo se ha adaptado a una especie animal y puede existir en esa especie en una cadena de infección ininterrumpida. El espectro de los animales incluye a invertebrados y vertebrados. Los primeros generalmente constituyen un reservorio en relación con otras especies. El agente causal de estas zoonosis puede estar adaptado a una especie animal (estenoxénico) o a varias (eurixénico). Aquellos agentes que corresponden a la primera clasificación solamente bajo condiciones muy particulares pueden afectar al hombre, pero los segundos dado su grado bajo de especificidad por el hospedador tienen un espectro mayor e infectan al hombre con mayor frecuencia. En ambos casos el hombre mantiene brevemente la cadena de infección y generalmente la corta actuando como un saco ciego y no participa en la evolución adaptativa del agente causal. Ejemplos: Babesiosis, Hantavirus.

-Zooantroponosis o antroponosis: el agente causal se ha adaptado al ser humano durante su ciclo evolutivo y existe en las poblaciones humanas mediante una cadena de infección humano humano ininterrumpida. A pesar de esta adaptación estos agentes pueden causar infecciones en los animales y ellos pueden actuar como reservorio de la enfermedad para el hombre aunque la especie animal no tenga importancia en la evolución adaptativa del agente. Ejemplos: Tuberculosis, Amebiasis, Giardiasis.

-Amfixenosis: tanto el hombre como los animales pueden ser reservorio natural del agente causal. Es difícil determinar en estos casos quién inició la cadena de transmisión. Ejemplos: Estafilococosis, Estreptococosis, enfermedad de Chagas.

Las zoonosis producidas por protozoos, helmintos y artrópodos (Atías, 1991) pueden ser transmisibles al ser humano por comportamientos tales como la geofagia, falta de higiene y condiciones de saneamiento ambiental deficiente que posibilitan la exposición a la fuente infectiva. En este sentido, el comportamiento humano juega un rol importante en el mantenimiento de algunas zoonosis (Armstrong y otros, 2011). Todos estos factores se incrementan en virtud de la globalización, que entre otras cosas, involucra un mayor flujo de personas, animales y productos atravesando distintas fronteras, generalmente sin los controles sanitarios pertinentes (Gil y Sanmartino, 2000).

Las zoonosis en áreas urbanas están relacionadas con la contaminación fecal del ambiente, y entonces las viviendas, las calles, los espacios públicos o cualquier área con alta concentración de personas y perros, constituyen lugares donde las personas pueden tener contacto con las heces que contienen elementos contaminantes (Armstrong y otros, 2011).

Por otra lado, gran parte de los habitantes de zonas rurales y fundamentalmente periurbanas, hacen de la producción animal su medio de vida, donde los animales son faenados habitualmente en las granjas y comercializados informalmente en forma particular a los habitantes del municipio y en menor escala en almacenes de barrios y carnicerías, perdiendo posibilidad de controles sanitarios. En este sentido, estas condiciones inadecuadas de crianza y comercialización, atentan con la salud de las personas que se encuentran en estrecho contacto con los animales, así como al resto de la población consumidora de subproductos elaborados. Por lo cual, las zoonosis en las áreas periurbanas se encuentran asociadas a diversos factores de riesgo: ausencia de ordenamiento y saneamiento ambiental, proliferación de roedores, inadecuado manejo de los efluentes, caninos con hábitos callejeros y con acceso a vísceras de los animales faenados, crianza inadecuada de porcinos, entre otros.

En la Argentina, muchas de las zoonosis registradas en Latinoamérica, son endémicas. La situación epidemiológica del país no se conoce con certeza debido a que la mayoría de las investigaciones son puntuales y no resultan representativas para extrapolar los resultados a otras áreas del país (Socias y otros, 2014).

Se observa entonces, que las estrategias de infección varían de acuerdo al tipo de ciclo de vida del parásito y del estadio y su localización dentro del hospedador. Además, las distintas especies de parásitos pueden presentar distintos grados de especificidad por alguna especie de hospedador en particular, estando incluso algunas restringidas a una única especie de hospedador mientras que otras tienen un amplio rango de hospedadores posibles. En el caso particular de los endoparásitos, el cuerpo del hospedador representa un ambiente heterogéneo. Se ha observado que la mayoría de los parásitos se especializan en vivir en un órgano en particular (intestino, hígado, pulmón, etc.) e incluso sectorizándose dentro del mismo órgano por las diferencias entre los sitios de infección o microhábitats. Así, la existencia de parásitos en un hospedador es el resultado de la interacción de eventos evolutivos, ecológicos, fisiológicos, ambientales, entre otros, que confluyen para posibilitar este tipo de interacción biológica (Morand y otros, 2006).

Relación parásito-hospedador

La posibilidad de encuentro del parásito con el hospedador se relaciona con la capacidad de supervivencia del parásito en el ambiente. Sin embargo, el cuerpo del hospedador y en consecuencia la variación de las características de los hospedadores (e.g. tamaño del hospedador, tasa metabólica, longevidad, sexo) y su ecología representan factores determinantes de la diversidad parasitaria que albergan (Krasnov y otros, 2006). Entonces para entender el parasitismo, debe considerarse simultáneamente la ecología del hospedador en el ciclo del parásito y las características del mismo como parte del hábitat del parásito. Los parásitos para ello han desarrollado adaptaciones especializadas para encontrar y explotar a sus hospedadores, y estos, a su vez, han desarrollado mecanismos para evitar o eliminarlos. De este modo la transmisión parasitaria es exitosa cuando se superan las defensas inmunitarias del hospedador y sus estrategias de comportamiento no evitan el ingreso del huevo o de las larvas infectivas. Muchas veces, la respuesta inmune del hospedador provoca cambios en su comportamiento, generando alteraciones en la actividad social, en la interacción sexual y la exploración de nuevos ambientes (Morand y otros, 2006). En este contexto el encuentro entre un parásito y un hospedador puede ser explicado a través de filtros “de encuentro” (parámetros de biodiversidad y de comportamiento) y “compatibilidad” (parámetros de recurso y de defensa). De este modo factores ecológicos afectan la probabilidad de ocupar o no las mismas áreas u ocuparlas en diferentes momentos (estaciones del año o momentos del día). Factores fisiológicos (compatibilidad) determinan si un parásito puede infectar, establecerse y transmitirse a un hospedador dependiendo de las características bioquímicas del parásito que le permitan superar las defensas del hospedador. Se restringe así el rango de potenciales hospedadores que delimitan la posibilidad de vivir en asociación después del encuentro parásito y el potencial hospedador. Diferentes grados de apertura y cierre de estos filtros son posibles a diferentes niveles de especies, poblaciones o individuos (Combes, 2001).

Según Begon y otros (1999), una de las diferencias más importantes entre la ecología de los parásitos y la de los organismos libres radica en que los hábitats de los parásitos son a su vez organismos vivos. Por lo tanto, además de los factores bióticos y abióticos que tienen un efecto directo sobre el propio parásito, las características físicas y fisiológicas del hospedador que influyen sobre la biología y ecología pueden ser determinantes en algún punto del ciclo de vida de un parásito.

Los parásitos, como todos los seres vivos, necesitan asegurar su existencia en un hábitat adecuado. Un hospedador, si bien lo representa, es un medio ambiente limitado. Además de las limitaciones espaciales y energéticas que la población parasitaria enfrenta y que puede llevarla a interacciones competitivas tanto interespecíficas como intraespecíficas, el hospedador es capaz de producir una respuesta inmune que lleve a la eliminación total o parcial de los parásitos que alberga. Por lo tanto, el pasaje de los

parásitos desde un hospedador infectado a uno nuevo es un proceso que implica por un lado una serie de mecanismos estratégicos del parásito para asegurar la transmisión y, por otro lado, mecanismos del hospedador para defenderse de la infección. La transmisión es el proceso por el cual una especie parásita pasa desde una fuente de infección a otro hospedador y de esta manera asegurar la reproducción y dispersión de la especie (Wisnivesky, 2003).

La asociación Parásito-Hospedador puede implicar diferente amplitud de rangos de hospedadores. Así, típicamente pocos parásitos utilizan un amplio rango de hospedadores, mientras que muchos están restringidos a pocos hospedadores (Combes, 2001).

En este sentido, la **especificidad** es uno de los principales atributos de los parásitos y se relaciona con el número de especies hospedadoras explotadas por una población parásita. Los parásitos presentes en una sola especie hospedadora se denominan **especialistas**, mientras que aquellos hallados en diferentes especies de hospedadores son definidos como **generalistas** (Poulin, 2006).

Desde una perspectiva ecológica, la especificidad muestra la diversidad de recursos usados por el parásito (número y distribución de los hospedadores). El modo de transmisión y la habilidad de dispersión de los parásitos determinan el grado de especificidad, dependiendo la distribución de una especie parásita de la distribución de los hospedadores y el comportamiento oportunista del parásito (Poulin, 2006).

Eurixenos o generalistas: parasitan a hospedadores no relacionados filogenética ni ecológicamente (por ejemplo, algunas especies de garrapatas, de ácaros y de pulgas).

Estenoxenos: parasitan a un restringido rango de hospedadores (género o familia de hospedadores) (por ejemplo, garrapatas, ácaros, pulgas, algunos helmintos).

Oioxenos o especialistas: parasitan a una estricta especie hospedadora (por ejemplo piojos y algunos protozoos –eimeridos–).

La ausencia de hospedadores potenciales y la presencia de factores ambientales desfavorables para el parásito también influyen sobre la especificidad hospedatoria a nivel local (Poulin y otros, 2006). Es probable que la alta especificidad este asociada a poblaciones hospedadoras estables, dado que los parásitos que explotan poblaciones inestables no pueden asegurarse su supervivencia en el tiempo (Wisnivesky, 2003).

Desde una perspectiva evolutiva, la especificidad hospedatoria refleja la asociación histórica entre el parásito y el hospedador. En este sentido, pueden observarse hospedadores relacionados filogenéticamente que se encuentran parasitados por la misma especie parásita o especies parásitas emparentadas (Poulin y Moulliot, 2005).

La posibilidad de que una especie parásita colonice nuevas especies hospedadoras depende del grado de especialización del mismo sobre su hospedador original. Los mecanismos inmunológicos y fisiológicos mantienen la especificidad hospedatoria (Krasnov y otros, 2006). De esta forma, es común encontrar similitudes en cuanto a las especies parásitas presentes en hospedadores emparentados, debido a que estos presentan similares características fisiológicas, inmunológicas, ecológicas y de distribución (Wisnivesky, 2003; Krasnov y otros, 2006). Por lo tanto, en general la habilidad de explotar diferentes especies hospedadoras depende de las relaciones filogenéticas que estas tengan entre ellas (Krasnov y otros, 2006; Poulin, 2006).

Los cambios en el planeta avanzan y muchas especies se ven amenazadas y una pequeña porción de parásitos son de importancia médica y veterinaria, el resto forman una parte integral de todo ecosistema y son generalmente desconocidos. Así los parásitos representan gran parte de la biodiversidad global deben ser considerados en estudios de diversidad biológica.

La parasitología entonces, se constituye en una disciplina que aborda el estudio de los parásitos y de todos los procesos que tienen lugar en torno al sistema. De este modo, se integra a otras disciplinas en estudios de biodiversidad, incentivando aquellos referidos a la sistemática parasitológica, al tener en cuenta que los parásitos son buenos indicadores de relaciones ecológicas actuales e históricas entre sus hospedadores (Esch y Fernandez, 1993; Poulin, 1998).

Factores que afectan al sistema parásito-hospedador

Para los parásitos la población hospedadora es un recurso que se distribuye en parches, en un medio que les es total o parcialmente inhabitable. Los parásitos seleccionan los sitios de infección (e. g. determi-

nadas regiones externas e internas del cuerpo -tubo digestivo, aparato respiratorio. riñón, vejiga, etc.-) que les son más favorables para su desarrollo de acuerdo a la temperatura, Ph, cantidad y calidad de nutrientes, grosor y estructura de la piel, tipo de pelaje, etc. Cada sitio de infección provee al parásito un medio relativamente constante; este medio puede estar sujeto a cambios debido a factores internos propios del hospedador, o bien a factores externos como el medio ambiente.

En este sentido el clima afecta a la parasitofauna que se asocia a una especie hospedadora. Con la excepción de piojos, de algunos ácaros y pocos nematodos, todos los parásitos presentan una etapa del ciclo biológico que se desarrolla fuera del hospedador. De este modo, adultos, huevos, larvas, ninfas y quistes permanecen en un ambiente sometido a cambios (de temperatura, humedad y fotoperíodo), que afectan la supervivencia de estos estados y se reflejan en la prevalencia e intensidad media del parásito en las siguientes generaciones de hospedadores.

Los parásitos pueden ser utilizados por la ecología contemporánea como indicadores del comportamiento de sus hospedadores. Los complejos ciclos de vida que tienen la mayoría de los parásitos, están integrados dentro de intrincadas tramas ecológicas, etológicas y tróficas, y pueden ser indicadores de la estructura de estas redes, como de las preferencias y el modo de desplazamiento de sus hospedadores. En este contexto, los parásitos pueden indicar diferencias en una misma población hospedadora -cambios de dieta o uso diferencial de microhábitats- o determinar el rol de cada población hospedadora dentro de la comunidad, diferenciándolas en residentes y colonizadoras (Brooks y Hoberg, 2000).

Dispersión y colonización:

la teoría de Biogeografía de Islas en el sistema parásito-hospedador

La transmisión es uno de los procesos más importantes en el ciclo de vida de los parásitos, cuyo objetivo es alcanzar al hospedador susceptible y perpetuar la especie parásita. La dispersión y la colonización adquieren relevancia cuando el parásito intenta ampliar su distribución geográfica o colonizar nuevos hospedadores. La dispersión a un nuevo hábitat o área geográfica generalmente se realiza a través de huevos o quistes, los cuales presentan una mayor longevidad y resistencia a condiciones desfavorables. Estos pueden ser transportados por el viento y el agua, o bien por migraciones del hospedador. Aquellos parásitos que tienen estados libres y móviles están limitados a áreas que brinden las condiciones ambientales necesarias para la supervivencia de esos estadios. Si las condiciones abióticas y bióticas son inapropiadas para los estados libres del parásito, o si los hospedadores intermediarios o definitivos están ausentes, el suceso de dispersión será nulo. Las especies parásitas que tienen baja especificidad son más exitosas, siempre y cuando la combinación de hospedadores permita asegurar que el ciclo de vida se complete (Bush y otros, 2001).

La colonización implica el establecimiento de una especie parásita en una población hospedadora donde nunca estuvo antes presente. Si el parásito coloniza una nueva especie hospedadora dentro de la misma área de la población hospedadora original, asegura la supervivencia local de la especie parásita; y si la colonización se da hacia nuevas poblaciones vecinas o nuevas especies hospedadoras vecinas, implica que nuevas áreas geográficas están siendo alcanzadas (dispersión).

La dispersión y la colonización llevan a la idea de origen y rango de extensión de las especies parásitas. Desde que la teoría de islas fue introducida (MacArthur y Wilson, 1967) ha sido aplicada a la parasitología. En el sistema parásito-hospedador, la población hospedadora o la especie hospedadora pueden ser consideradas como una isla. En este sentido, el tamaño del cuerpo y/o el rango geográfico de la especie hospedadora han sido correlacionados con la riqueza de parásitos (número de especies parásitas).

Los hospedadores más grandes tienen más parásitos porque ellos proveen más "habitats" -sitios de infección- más espacios para ser ocupados. Generalmente ellos, también consumen una mayor cantidad de presas, las cuales pueden albergar estados infectivos, adquiriendo así, mayor número y riqueza de parásitos. Los hospedadores de mayor tamaño generalmente viven más tiempo, proveen un hábitat permanente de colonización que permite la acumulación de especies parásitas en el tiempo. Los de mayor rango geográfico (mayor "home range") tienen mayor número de especies parásitas y carga parasitaria, porque al recorrer grandes extensiones aumenta la probabilidad de encontrarse con más parásitos y de ser colonizados por diferentes especies.

Otras características, tales como la densidad poblacional de los hospedadores, el tipo de dieta, el comportamiento y la diversidad filética han sido usados como determinantes de la riqueza de parásitos (número de especies parásitas).

En este contexto los estudios parasitológicos representan una herramienta eficaz en el abordaje de importantes aspectos de sus grupos hospedadores y al ampliarse el conocimiento taxonómico de parásitos y hospedadores se avanzará en el conocimiento y en la comprensión del sistema hospedador-parásito-ambiente.

Inmunología (Roberts y Janovy, 1996)

Los hospedadores han evolucionado controlando las infecciones parasitarias y los parásitos han evolucionado para evitar su control. El tiempo de generación de un parásito es relativamente más corto que el de su hospedador y la tasa de fecundidad mucho mayor, entonces los cambios evolutivos a nivel de los parásitos serán más rápidos que a nivel de los hospedadores.

Aunque muchos parásitos tienen potencial para causar serias enfermedades, en infecciones naturales existe un balance equilibrado entre la población parasitaria y la hospedatoria. De este modo muchas infecciones parasitarias en hospedadores inmunocompetentes se autolimitan, por ejemplo *Toxoplasma gondii*, *Cryptosporidium*, aunque pueden ser muy serias estas infecciones en los inmunodeprimidos.

El sistema inmune

El cuerpo de un hospedador tiene barreras naturales que impiden la entrada de los invasores patógenos tales como la piel, el pH del estómago, las secreciones lacrimales, salivales, sudoríparas, el mucus en el intestino. Los vertebrados tienen un sistema inmune complejo que tiene por objeto distinguir lo propio de lo no propio. El reconocimiento de lo propio depende de moléculas específicas conocidas como complejo mayor de histocompatibilidad (CMH) o MHC del inglés, moléculas que se encuentran sobre la superficie de cada célula del cuerpo. La mayor parte de la superficie de todas las células tienen CMH clase I, pero algunas células especializadas (macrófagos y linfocitos B) tienen CMH clase II con características específicas que indican propiedades alternativas. Este reconocimiento de lo propio y no propio es innato y el aprendizaje de reconocer sus propias células ocurre desde muy temprano, en el período fetal.

Cuando dos organismos viven en íntima asociación cada uno responde a la presencia o actividad del otro. Los vertebrados responden a la presencia de material no propio de dos maneras diferentes. Primero hay una respuesta no específica cuando el hospedador es capaz de diferenciar lo propio de lo no propio pero sin que haya un reconocimiento específico. Luego existe un tipo de respuesta con reconocimiento específico de lo extraño o molécula no propia.

La inmunidad innata en vertebrados está dada por la estructura del hospedador que impide la susceptibilidad de parásitos, por ejemplo, epidermis, glándulas de secreción externa (lacrimales, sudoríparas), capacidad para arreglar los tejidos dañados y la alta acidez del estómago. Además hay varias sustancias contra los parásitos en las secreciones del cuerpo, por ejemplo la IgA (Inmunoglobulina A) la cual puede atravesar las células fácilmente y constituye una protección importante de la mucosa a través del tracto respiratorio y digestivo, en lágrimas, en leche materna y evita, por ejemplo, que se instale *Giardia lamblia* y *Entamoeba histolytica* en los niños alimentados con leche materna.

Respuesta no específica

Endocitosis: proceso de ingestión de cuerpo extraños (bacterias, virus, protistas) o partículas de su cuerpo. Muchas células participan de este proceso: monocitos, leucocitos polimorfonucleares, histiocitos en tejidos y células del sistema retículo endotelial en el hígado o bazo.

La función de la endocitosis es englobar y digerir por acción lisosomal los cuerpos extraños. Los lisosomas son organelas de las células fagocíticas que liberan enzimas, tienen bajo pH y causan la disgregación de los cuerpos extraños. La endocitosis puede ocurrir independientemente de la respuesta específica, pero está facilitada por anticuerpos de opsonización e indirectamente por proteínas del suero llamadas de complemento.

Si el invasor es pequeño, puede ser rodeado por células fagocíticas, que lo inmovilizan y depositan colágeno alrededor de él. Si el invasor es grande, ocurre una segunda reacción no específica caracterizada por una inflamación rojiza, caliente y dolorosa. Este proceso inflamatorio tiene tres fases, la primera (inflamación aguda), dura tres días y está caracterizada por una dilatación capilar que lleva a la acumulación de líquido (edema) y acumulación de polimorfonucleares (neutrófilos) en el tejido o sitio de infección. La segunda (inflamación subaguda) desde el tercer día a más que una semana, está caracterizada por la presencia de células mononucleares (monocitos y linfocitos) en el espacio perivascular y por fibrocitos, los cuales secretan colágeno, que llevan a la producción de una cápsula fibrosa comúnmente conocida como cicatriz. La tercera (inflamación crónica), donde además de los monocitos de la segunda fase y las fibras de colágeno,

se suma el plasma donde el invasor persiste y en respuesta a él, se forma un granuloma que contiene además eosinófilos, como subconjunto de polimorfonucleares.

Otra respuesta no específica es el crecimiento tisular anormal en respuesta a la presencia de parásitos:

- Hiperplasia: se incrementa el número de células, por ejemplo en el caso de *Fasciola hepática* en los ductos biliares, coccidios en el hígado, *Dirofilaria immitis* en el corazón del perro.

- Neoplasia: modificación de un tipo celular en otro. Sarcoma del hígado causado por *Taenia taeniformis*. También se vio la correlación entre la presencia de *Schistosoma mansoni* en intestino y la ocurrencia de carcinoma de colon. Los mecanismos que inducen la neoplasia aún no son claros.

Los eventos del proceso inflamatorio dependen mucho de la experiencia previa con el invasor y de la duración de la presencia del invasor o la preservación en el cuerpo del hospedador y los procesos para destruir al invasor no son específicos.

Las manifestaciones inflamatorias son de dos tipos: hipersensibilidad inmediata que depende si la respuesta está mediada por células o por anticuerpos y la hipersensibilidad retardada, que se llama así porque tarda 24 hs. o más entre la introducción del antígeno y la respuesta en un sujeto ya inmunizado. Es un tipo de inmunidad mediada por células y los últimos efectores son los macrófagos. Este tiempo lo necesitan las células T h1 (Linfocitos T helper) para llegar al lugar del antígeno, reconocer los epitopes que están expuestos por las células presentadoras de antígenos (CPA) (macrófagos en los tejidos) que al ser activados secretan IL2 (interleucina-2), FNT (factor de necrosis tumoral) y IFN γ (interferón gamma). El FNT permite la adherencia en las células endoteliales de leucocitos y la secreción de citoquinas inflamatorias como la IL8 (interleucina-8) que aumenta la motilidad de los leucocitos y facilita su viaje a través del endotelio. El FNT y IFN γ cambian la morfología de las células endoteliales para permitir el pasaje de células y el escape de macromoléculas. Cuando el fibrinógeno se escapa de los vasos se convierte en fibrina y el área se vuelve inflamada y firme. Cuando los macrófagos activados salen de los vasos sanguíneos, fagocitan partículas de antígenos y si el antígeno no es destruido, su presencia se hace crónica y se deposita tejido conectivo "fibrosis" a manera de nódulos de tejido inflamatorio (granulomas) que se acumula alrededor del antígeno (parásito).

Los linfocitos T son los responsables de coordinar la respuesta inmune celular constituyendo el 70 % del total de los linfocitos que segregan proteínas o citocinas. También se ocupan de realizar la cooperación para desarrollar todas las formas de respuestas inmunes, como la producción de anticuerpos por los linfocitos B. Se diferencian de los linfocitos B y de las células NK (o células *Natural Killer*, en español "asesina natural") por poseer un receptor especial en la superficie de la membrana, el receptor de linfocitos T (también llamado TCR, por su denominación en inglés *T cell receptor*).

Los linfocitos T presentan una propiedad denominada restricción CMH: solo pueden detectar un antígeno si este viene presentado por una molécula del complejo mayor de histocompatibilidad (CMH) del mismo individuo. Esto se debe a que cada linfocito T tiene una especificidad dual: el receptor del linfocito T (TCR) reconoce algunos residuos del péptido y simultáneamente algunos residuos de la molécula CMH que lo presenta. Esta propiedad es muy importante e implica que, durante su desarrollo, los linfocitos T deben aprender a reconocer las moléculas CMH propias del individuo, un proceso complejo que tiene lugar en el timo. Puesto que las moléculas CMH solo pueden presentar péptidos, esto implica que los linfocitos T, dado que solo pueden reconocer un antígeno si viene asociado a una molécula CMH, solo pueden reaccionar ante antígenos de origen proteico (procedentes de microorganismos) y no a otro tipo de compuestos químicos (ni lípidos, ni ácidos nucleicos, ni azúcares). Las moléculas CMH adquieren el péptido que presentan en el exterior de la membrana celular durante su propia biosíntesis, en el interior celular. Por tanto, los péptidos que presentan las moléculas CMH provienen de microorganismos que están en el interior celular, y ésta es la razón por la cual los linfocitos T solo detectan microorganismos asociados a células y desencadenan una respuesta inmune contra microorganismos intracelulares.

Los anticuerpos (también conocidos como inmunoglobulinas) son glicoproteínas del tipo gamma globulina. Pueden encontrarse de forma soluble en la sangre u otros fluidos corporales de los vertebrados, disponiendo de una forma idéntica que actúa como receptor de los linfocitos B y son empleados por el sistema inmunitario para identificar y neutralizar elementos extraños tales como bacterias, virus o parásitos.

Los anticuerpos se dan de forma libre en el torrente sanguíneo y son parte del sistema inmunitario humoral. Los anticuerpos circulantes son producidos por líneas clonales de linfocitos B que responden específicamente a un antígeno que puede ser un fragmento de proteína de la cápside viral, por ejemplo.

Los anticuerpos contribuyen a la inmunidad de tres formas distintas: pueden impedir que los patógenos entren en las células o las dañen al unirse a ellas (neutralización). Pueden estimular la eliminación de un pató-

geno por los macrófagos y otras células revistiendo al patógeno (opsonización) y pueden desencadenar la destrucción directa del patógeno estimulando otras respuestas inmunes como la vía del complemento (lisis).

Los anticuerpos son sintetizados por un tipo de leucocito denominado linfocito B. Existen distintas modalidades de anticuerpo, isotipos, basadas en la forma de cadena pesada que posean. Se conocen cinco clases diferentes de isotipos en mamíferos que desempeñan funciones diferentes, contribuyendo a dirigir la respuesta inmune adecuada para cada tipo distinto de cuerpo extraño que encuentran. En mamíferos placentados existen cinco isotipos de anticuerpos conocidos como IgA, IgD, IgE, IgG e IgM. Se nombran mediante el prefijo "Ig" que significa inmunoglobulina y difieren en sus propiedades biológicas, localizaciones funcionales y capacidad para reconocer diferentes tipos de antígenos.

El isotipo cambia durante el desarrollo y la activación de los linfocitos B. Antes de la maduración de estos últimos, cuando aún no se han expuesto a su antígeno, se conocen como linfocitos B vírgenes y solo expresan el isotipo IgM en su forma anclada a la superficie celular. Los linfocitos comienzan a expresar tanto IgM como IgD cuando alcanzan la madurez y en ese momento están listos para responder a su antígeno. La activación de los linfocitos B sigue al encuentro y unión de éste con su antígeno, lo que estimula a la célula para que se divida y se diferencie en una célula productora de anticuerpos denominada plasmática. En esta forma activada, los linfocitos B comienzan a secretar anticuerpos en lugar de anclarlos a la membrana. Algunas células hijas de los linfocitos B activados sufren un cambio isotípico, un mecanismo que provoca que la producción de anticuerpos en las formas IgM o IgD se trasmute a los otros tipos, IgE, IgA o IgG, que desempeñan distintos papeles en el sistema inmunitario.

Aunque la estructura general de todos los anticuerpos es muy semejante, una pequeña región del ápice de la proteína es extremadamente variable, lo cual permite la existencia de millones de anticuerpos, cada uno con un extremo ligeramente distinto. A esta parte de la proteína se la conoce como región hipervariable. Cada una de estas variantes se puede unir a una "diana" distinta, que es lo que se conoce como antígeno. Esta enorme diversidad de anticuerpos permite al sistema inmune reconocer una diversidad igualmente elevada de antígenos. La única parte del antígeno reconocida por el anticuerpo se denomina epítipo. Estos epítipos se unen con su anticuerpo en una interacción altamente específica que se denomina adaptación inducida, que permite a los anticuerpos identificar y unirse solamente a su antígeno específico y único en medio de los millones de moléculas diferentes que componen un organismo.

El reconocimiento de un antígeno por un anticuerpo lo marca para ser atacado por otras partes del sistema inmunitario. Los anticuerpos también pueden neutralizar sus objetivos directamente, mediante, por ejemplo, la unión a una porción de un patógeno necesaria para que éste provoque una infección.

La extensa población de anticuerpos y su diversidad se genera por combinaciones al azar de un juego de segmentos genéticos que codifican diferentes lugares de unión al antígeno (o paratopos), que posteriormente sufren mutaciones aleatorias en esta zona del gen del anticuerpo, lo cual origina una diversidad aún mayor.

Los genes de los anticuerpos también se reorganizan en un proceso conocido como conmutación de clase de inmunoglobulina que cambia la base de la cadena pesada por otra, creando un isotipo de anticuerpo diferente que mantiene la región variable específica para el antígeno diana. Esto posibilita que un solo anticuerpo pueda ser usado por las diferentes partes del sistema inmune. La producción de anticuerpos es la función principal del sistema inmunitario humoral.

Prácticamente todos los microorganismos pueden desencadenar la respuesta de los anticuerpos. El reconocimiento y la erradicación con éxito de tipos muy distintos de estos últimos requiere que los anticuerpos posean una enorme diversidad. Su composición de aminoácidos varía para permitirles interactuar con antígenos muy diferentes. Se ha estimado que los seres humanos generan unos 10 mil millones de anticuerpos diferentes, cada uno de ellos es capaz de unirse a un epítipo distinto. Aunque se genera un enorme repertorio de diferentes anticuerpos en un mismo individuo, el número de genes disponible para fabricar estas proteínas es limitado. En los vertebrados han evolucionado diferentes mecanismos genéticos complejos para permitir que los linfocitos B generen esta diversidad a partir de un número relativamente pequeño de genes de anticuerpos.

Respuesta inmune a los parásitos

Algunos nematodos trichostrongilidos (*Nippostrongylus brasiliensis*) adultos viven entre la microvellosidades donde están expuestos a las IgA e IgE que contribuyen a la hipersensibilidad de los helmintos que termina con su expulsión, mediante el daño directo al gusano, la inflamación de la mucosa y cambios en la permeabilidad vascular que puede liberar IgG anti gusano, que ataca a los nematodos. La memoria del sistema inmune impide que las larvas del tercer (L3) y cuarto estadio (L4) alcancen la mucosa intestinal y disminuya el potencial reproductivo, produciendo la autocura tal como ocurre también en *Haemonchus contortus*.

La infección por *Entamoeba histolytica* no confiere resistencia en el hombre. Con lesiones tisulares en el hospedador hay variedad de anticuerpos específicos, detectándose aproximadamente 90% de anticuerpos precipitantes en pacientes con lesiones hepáticas, pero solo el 40% en pacientes asintomáticos. También se pueden detectar anticuerpos en tejidos negativos, quizás por infecciones anteriores y por falta de especificidad en la prueba.

El flagelado, *Giardia lamblia* estimula una respuesta protectora y la infección puede terminar espontáneamente en 4 meses. Se ha visto una correlación inversa entre aumento de IgA en el intestino y la disminución de *G. lamblia*.

Las infecciones por Coccidios (especificidad estricta) parecen generar inmunidad contra reinfecciones (autocura), pero pueden mostrar cierto grado de tolerancia a nuevas reinfecciones.

Para *Trichomonas vaginalis* hay anticuerpos naturales pero no hay evidencia de inmunidad adquirida, aunque desarrolla una inmunidad adquirida pasajera.

Toxoplasma gondii genera inmunidad adquirida. La susceptibilidad de los hospedadores intermediarios varía mucho. Se sospecha de una base génica. La resistencia adquirida es del tipo de premunición es decir requiere la presencia de una reserva de parásitos en el organismo para ser efectiva. Existen macrófagos activados por las linfoquinas y poca relación con el tenor de anticuerpos. Los anticuerpos pertenecen a las clases IgG; IgM e IgA. Las pruebas serológicas son muy efectivas.

Para las especies del género *Leishmania* no existe resistencia natural pero sí resistencia adquirida.

Evasión de la respuesta inmune

Para que la infección parasitaria tenga éxito es necesario que los parásitos eludan al menos parcialmente los efectos de la respuesta inmune del hospedador. Hay algunas especies parásitas que llegan a utilizar células y factores del sistema inmune para su propio provecho (e.g. *Leishmania*) que utiliza receptores de complemento para entrar en los macrófagos e impide que se inicie el estallido respiratorio y evita de ese modo la destrucción inducida por los productos tóxicos que se producen en el mismo. El FNT estimula la producción de huevos en los adultos de *Schistosoma mansoni*, mientras que en *Trypanosoma brucei* lo utiliza como factor de crecimiento.

Los parásitos pueden resistir los efectos destructivos del complemento y la resistencia está correlacionada con su virulencia: *Leishmania tropica* es destruida por el complemento y provoca lesiones cutáneas que se autolimitan mientras que *L. donovani* es 10 veces más virulenta y resistente que *L. tropica* y causa lesiones en las vísceras y generalmente la enfermedad evoluciona resultando en la muerte.

Los parásitos intracelulares evitan ser destruidos de diversas formas. *Toxoplasma gondii* penetra en los macrófagos mediante una vía no fagocítica. *Leishmania* penetra uniéndose a los receptores del complemento, con lo que logra el mismo objetivo y posee enzimas que impiden el estallido respiratorio y tiene una cubierta externa de lipofosfoglicano (LPG) que depura los metabolitos del oxígeno y protege a los organismos frente a los ataques enzimáticos y también posee una glucoproteína Gp63, que inhibe las enzimas de los lisosomas de los macrófagos. Sin embargo estos mecanismos evasores se desvanecen cuando el hospedador está inmunizado.

Los parásitos extracelulares se pueden disfrazar y a través de una glucoproteína variable de superficie (VSG) se modifica la membrana citoplasmática de los trypanosomas africanos, por ejemplo, evitando el ataque del sistema inmune del hospedador. Cada generación de parásitos es antigenicamente diferente a la anterior.

Otros recubren su superficie con los antígenos del hospedador de tal forma que no pueden ser distinguidos de lo propio (e.g. algunas especies de *Schistosoma*).

Algunos parásitos extracelulares se esconden para evitar los mecanismos inmunitarios de defensa. Algunas especies de protozoos como *Entamoeba histolytica*, nematodos como *Trichinella spiralis* forman quistes protectores y, los ejemplares adultos del nematode *Onchocerca volvulus* que parasitan la piel, inducen la formación de nódulos de colágeno por parte del hospedador que los rodean y protegen. Los nematodos intestinales y las tenias se encuentran a salvo de muchos de los sistemas de defensa del hospedador sencillamente porque se encuentran en el intestino y por su tamaño.

Otros parásitos extracelulares son capaces de resistir los ataques del sistema inmunitario por tener una gruesa cutícula para protegerse de las agresiones tóxicas (nematodos). El tegumento de algunos trematodos (e.g. esquistosomas) se engrosa durante el proceso de maduración, proporcionando una protección parecida. La cubierta superficial de algunos nematodos suele desprenderse después del ataque inmunitario; las tenias se encargan de impedir el ataque activamente mediante la secreción de un inhibidor de la elastasa que anula la capacidad de atraer neutrófilos. La mayoría de los parásitos interfieren en las respuestas

inmunitarias, provocando la inmunosupresión que afecta tanto las respuestas humorales como celulares. Las causas de la inmunosupresión se deben en su mayoría a la interferencia con el funcionamiento de los macrófagos. La capacidad funcional de los macrófagos suele estar desbordada por la cantidad de polisacáridos y glucoconjugados que producen los helmintos y que interfieren el procesamiento de los antígenos y no pueden ser reconocidos. En el paludismo la hemozoína interfiere el funcionamiento de los macrófagos. Muchos productos parasitarios estimulan la producción de prostaglandinas y otras moléculas supresoras de los macrófagos, que asumen el control de las reacciones inflamatorias. Las filarias y las tenias secretan prostaglandinas capaces de suprimir la respuesta inflamatoria. La enorme cantidad de antígenos parasitarios solubles o termoestables saturan los anticuerpos circulantes y generan una “cortina de humo” que impide que esos anticuerpos alcancen las células parasitarias.

Patogénesis de las infecciones parasitarias

El hospedador puede tener cientos de parásitos adentro y parece sano o quizá enferme y haya diferentes manifestaciones clínicas. Pero la acción de los parásitos sobre el hospedador se divide en tres clases:

1) Trauma físico por destrucción de células, tejidos, órganos por modos mecánicos y químicos. *Ascaris* penetra en los vasos pulmonares, causa daño, produce hemorragia y posiblemente infecciones bacterianas. También *Entamoeba histolytica* en intestino grueso.

2) La disminución de sustancias nutritivas (e.g. *Diphyllobothrium latum*) absorbe mucha vitamina B12 de la pared del intestino y produce anemia porque se necesita de la vitamina B12 para producir los glóbulos rojos. *Ascaris lumbricoides* en el intestino come mucho de la comida que necesita el hospedador. *Trichuris trichiura*, si se eliminan todos los nematodos del hospedador se nota una gran mejoría en la memoria y un aumento en el crecimiento de niños.

3) Los helmintos contribuyen a la malnutrición por disminuir los nutrientes disponibles al hospedador. También aumentan la excreción de nutrientes al disminuir su utilización porque cubren gran parte de la superficie de absorción en las mucosas intestinales.

Consecuencias inmunopatológicas de las infecciones parasitarias

En el paludismo, la tripanosomiasis africana y la leishmaniasis visceral el aumento del número y de la actividad de los macrófagos y de los linfocitos en el hígado y en el bazo provoca un aumento del tamaño de estos órganos (hepatomegalia y esplenomegalia, respectivamente). También hay consecuencias patológicas de los granulomas por células T que se forma alrededor de los huevos de *Schistosoma* en el hígado. Inmunocomplejos pueden depositarse en riñón y provocar un síndrome nefrótico.

Las IgE que se producen en las infecciones por helmintos pueden provocar graves consecuencias en el hospedador, debido a la liberación de los mediadores por los mastocitos.

La ruptura de un quiste hidatídico puede provocar un shock anafiláctico.

Las infecciones por *Toxocara canis* pueden provocar reacciones de tipo asmático que también se dan en la eosinofilia pulmonar cuando las filarias migran a través de los pulmones.

En la enfermedad de Chagas pueden aparecer cardiopatía crónica, megacolon, esofagomegalia debido al efecto autoinmunitario que ejercen los anticuerpos frente al *Trypanosoma cruzi* en los ganglios nerviosos.

La producción excesiva de algunas citocinas, puede provocar anemia, fiebre, diarrea y alteraciones pulmonares en el paludismo, como la caquexia en la tripanosomiasis del ganado que está provocada por TNF.

Bibliografía

- Armstrong W.A., Oberg C. & Orellana J.J. (2011) Presencia de huevos de parásitos con potencial zoonótico en parques y plazas públicas de la ciudad de Temuco, Región de La Araucanía, Chile. *Archivos de Medicina Veterinaria* 43 (2): 127-134.
- Atías A. (1991) Parasitología Clínica. Tercera edición. Publicaciones Técnicas Mediterráneo Ltda., Santiago de Chile, Chile, 618 pp.
- Begon M., Harper J.L. & Townsennd C.R. (1999) *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Editorial Omega, Barcelona, 1148 pp.
- Brooks D. & Hoberg E. (2000) Triage for the Biosphere: The Need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. *Comparative Parasitology* 67: 1-25.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W. & Seed J.R. (2001) *Parasitism. The diversity and ecology of animals parasites*. Cambridge University Press, UK, 566 pp.
- Combes C. (2001) *Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press, Chicago, 699 pp.
- Esch G. & Fernandez J. (1993) *A Functional biology of parasitism, ecological and evolutionary implications*. Chapman & Hall, London, 337 pp.
- Gil A. & Samartino L. *Zoonosis en los sistemas de producción animal de las áreas urbanas y periurbanas de América Latina*. Food and Agriculture Organization, 2000. <http://www.fao.org>. Último acceso 10 de octubre de 2015.
- Krasnov B.R., Poulin R. & Morand S. (2006). Patterns of macroparasite diversity in small mammals. *En: Morand S., Krasnov B.R. & Poulin R. (Eds.) Micromammals and Macroparasites*. Springer, New York, pp. 197-231.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- Marquardt W.C., Demaree R.S. & Grieve R. B. (2000) *Parasitology and vector biology*. Academic Press, San Diego, 702 pp.
- Matthews B.E. (1998) *An introduction to Parasitology*. Cambridge University Press. 192 pp.
- Morand S., Krasnov B.R., Poulin R. & Degen A.A. (2006) Who is who and how they interact? *En: Morand S., Krasnov B.R. & Poulin R. (Eds.) Micromammals and Macroparasites*. Springer, New York, pp. 3-9.
- Poulin R. (1998) *Evolutionary ecology of parasites: from individuals to communities*. Chapman & Hall, London, 212 pp.
- (2006). Variation in infection parameters among populations within parasite species: Intrinsic properties versus local factors. *International Journal for Parasitology* 36: 877-885
- (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*. Segunda edición. New Jersey, Princeton University Press, 332 pp.
- & Morand S. (2004) *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Books, Washington, 216 pp.

- & Moulliot D. (2005) Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of Parasitology* 91: 511-514.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology*. Sexta edición. McGraw-Hill Higher education, USA, 670 pp.
- Sinnecker H. (1976). The basic epidemic or epizootic process. *En: John Wiley & Sons Ltd. (Eds.) General Epidemiology*, London, England, pp. 73-84.
- Socías M.E., Fernández A., Gil J.F. & Krolewiecki A.J. (2014) Geohelmintiasis en la Argentina. Una revisión sistemática. *Medicina (Buenos Aires)* 74: 29-36.
- Wisnivesky C. (2003) *Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias*. Libro Universitario Regional, Costa Rica. 398 pp.

CAPÍTULO 2

Phylum Platyhelminthes

Lisandro Negrete y Cristina Damborenea

"Los platelmintos podrían ser uno entre los muchos grupos de bilaterios desconocidos si no fuera porque alguno de sus grupos parásitos azotan a poblaciones humanas de todo el mundo".

JAUME BAGUÑA (2000)

El *phylum* Platyhelminthes (del griego, *platy*: plano; *helminthes*: gusano) incluye a unas 30.000 especies tanto de vida libre como parásitas que, como su nombre alude, se caracterizan por ser organismos aplanados dorsoventralmente.

Los Platyhelminthes son animales bilaterales, triploblásticos, protostomados del grupo de los Lophotrochozoa. El desarrollo de la bilateralidad como plan estructural de organización corporal ha traído aparejado una serie de novedades evolutivas concomitantes a la misma. La simetría bilateral (en el que un plano sagital divide al cuerpo a lo largo de un eje anteroposterior en dos mitades especulares) generó la tendencia a que los organismos se desplacen manteniendo siempre el mismo extremo del cuerpo hacia delante, lo cual determinó la concentración de un sistema nervioso y estructuras sensoriales asociadas al mismo en un extremo anterior definido, proceso denominado cefalización. La concentración del sistema nervioso ha llevado al desarrollo de un cerebro que permitió a estos animales procesar e integrar la información sensorial proveniente del medio externo y las respuestas motoras, que además lleva a un desarrollo mayor de los sistemas. El sistema nervioso elaborado les permitió a los platelmintos explotar una amplia variedad de hábitats, desde formas libres que habitan el medio marino, incursionando en las aguas continentales (tales como charcas, arroyos, lagos y estuarios) y en ambientes terrestres húmedos, hasta establecer asociaciones estrechas con otros organismos (vertebrados e invertebrados) mediante el modo de vida comensal o estrictamente parásito, hecho reflejado por la gran diversidad de especies y formas que exhibe el *phylum*¹.

Los platelmintos son organismos compactos, acelomados, sin cavidad corporal, con parénquima entre la epidermis y la pared del intestino. El sistema digestivo (ausente en algunos taxones) carece de ano. El sistema nervioso consiste típicamente de cordones longitudinales, comisuras transversas y una comisura anterior muy desarrollada que constituye el cerebro. La unidad estructural y funcional de osmorregulación y excreción son los protonefridios. En el parénquima se encuentran las fibras musculares y los órganos del sistema reproductor que, salvo excepciones, es hermafrodita. No existe un sistema especializado de transporte interno (con excepción de algunos trematodes), ni un sistema especial para el intercambio gaseoso. La epidermis es celular en las formas de vida libre, mientras que es sincicial en los grupos parásitos y comensales. Si bien todas estas características definen a los platelmintos, no es posible establecer claras sinapomorfías del grupo, ya que muchas de estas características son plesiomórficas.

¹ Nota de los autores: El presente capítulo tiene por objetivo presentar un panorama general de las características de los Platyhelminthes, las que serán profundizadas en los siguientes capítulos del libro durante el estudio de las formas parásitas. Debido a que la presente obra se refiere solo a organismos parásitos y comensales, no se ha profundizado en el estudio de las formas de vida libre ("Turbellaria"), para lo cual recomendamos la consulta de libros de texto especializados en la biología y zoología de los invertebrados.

Tradicionalmente los Platyhelminthes incluyen un gran número de taxones entre los que se reconocen tres clados monofiléticos. Los Acoelomorpha (Acoela y Nemertodermatida), organismos predominantemente marinos de vida libre, que se caracterizan por poseer una epidermis ciliada con raíces ciliares frontales con proyecciones formando una red, ausencia de membrana basal y de protonefridios. Presentan un sincicio digestivo sin una cavidad digestiva definida. Actualmente, los Acoelomorpha no se incluyen entre los Platyhelminthes, constituyendo un *phylum* de organismos bilaterales basales. El segundo clado, los Catenulida, se caracterizan por poseer un protonefridio impar, dorso-medial, con células terminales con dos cilios. Un rasgo distintivo es la frecuente reproducción asexual mediante la formación de cadenas de zooides, mientras que en las formas sexuadas los espermatozoides son no ciliados. Son formas libres, de aguas continentales y marinas. El tercer y más diverso de los clados lo constituyen los Rhabditophora, con rhabdites lamelados, células terminales de los protonefridios con más de dos cilios y presencia de un sistema duoglandular. Dentro de este gran clado, los grupos más característicos son Macrostromorpha, Polycladida, Proseriata, Graffillidae + Umagillidae + Pterastelicolidae, Kalyptorhynchia, Typhloplanida, Dalyelliida, Temnocephalida, Lecithoepitheliata, Fecampiida, Tricladida, Aspidogastrea, Digenea, Cestoda y Monogenea (Fig. 2.1).

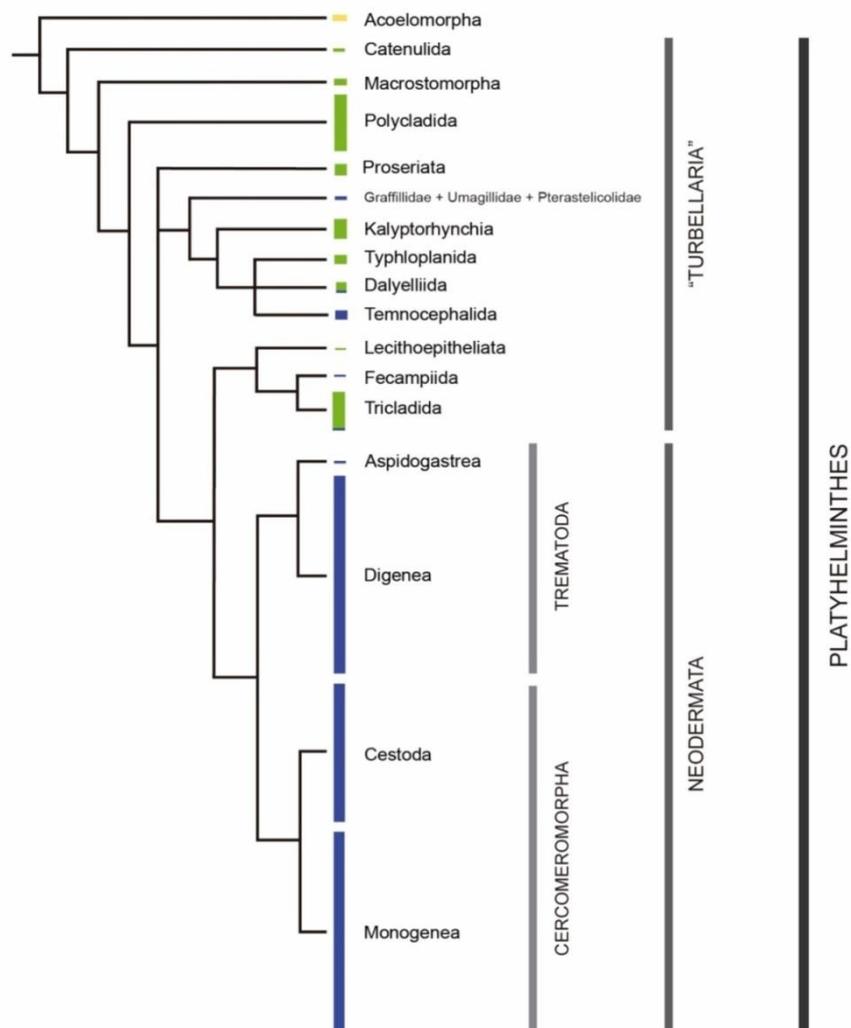


Figura 2.1. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de Platyhelminthes a partir de datos morfológicos y moleculares, basadas en diferentes fuentes (Littlewood y otros, 1999; Littlewood, 2006; Littlewood y Waeschenbach, 2015). La mayoría de los autores considera al clado Acoelomorpha como un *phylum* separado de Platyhelminthes y basal a este. La longitud de las barras expresa aproximadamente el número de especies conocido para cada clado. Puede notarse que el clado "Turbellaria" tiene un menor número de especies que el clado Neodermata, aunque la diversidad morfológica es mucho mayor en los primeros. Las barras verdes representan especies de vida libre y las barras azules los parásitos o comensales obligados.

Tradicionalmente, los platelmintos de vida libre son incluidos dentro de los “Turbellaria”, taxón hoy considerado parafilético (Fig. 2.1). Si bien los turbelarios incluyen principalmente a organismos de vida libre, muy bien representados en una amplia variedad de ambientes (marino, dulciacuícola y terrestre), también hay especies comensales (por ejemplo las pertenecientes a *Temnocephalida*) y algunas parásitas de invertebrados (como las especies de *Graffillidae* parásitas de moluscos marinos). Los Neodermata son endo- o ectoparásitos, principalmente de vertebrados y es un clado monofilético en el que se reconocen los Trematoda (*Digenea* y *Aspidogastrea*) y *Cercomeromorpha* (*Monogenea* y *Cestoda*) (Fig. 2.1).

En las últimas décadas, la macrosistemática de los Platyhelminthes sufrió grandes modificaciones, debido fundamentalmente a la incorporación de marcadores moleculares en la taxonomía cladística. La filogenia de los platelmintos reviste gran atención por incluir a los primeros animales bilaterios, por lo que comprender sus relaciones de parentesco con otros taxones permitiría construir un escenario robusto de la evolución de los animales multicelulares. Por otra parte, los platelmintos son el primer grupo de metazoos en el que evolucionó el modo de vida parásito, por lo que conocer sus relaciones evolutivas brinda información acerca de la evolución del parasitismo y de su extraordinaria radiación adaptativa. Una de las claves para establecer la evolución del parasitismo es identificar entre los grupos de turbelarios de vida libre, el taxón hermano de los grupos parásitos.

Pared del cuerpo

La pared del cuerpo de los platelmintos se caracteriza por su relativa simplicidad. Está formada por un epitelio simple, de una sola capa de células, sobre una membrana o lámina basal, que cubre una red de músculos y carece de cutícula o elementos esqueléticos dérmicos (Tyler y Hooge, 2004). No obstante exhibe variabilidad entre los principales grupos. Los turbelarios y algunos estadios de vida libre de Neodermata tienen una epidermis celular, formada por una capa simple de células multiciliadas. Sin embargo, en los turbelarios simbioses es sincicial y carece de cilios. En aquellos platelmintos con epidermis ciliada, estas predominan en la superficie ventral del cuerpo, y en muchos casos son la principal estructura utilizada en la locomoción, ya sea en el desplazamiento sobre un sustrato (en las formas de mayor tamaño) o durante la natación (en varios grupos de turbelarios y algunos estadios libres en las formas parásitas). En los turbelarios intersticiales la locomoción ocurre por la acción de los cilios (que predominan en la superficie ventral), por la secreción de glándulas adhesivas y por la musculatura de la pared del cuerpo.

El tegumento de los estadios larvales de los platelmintos parásitos es semejante al descripto para la mayoría de los turbelarios. Sin embargo, las formas parásitas adultas presentan un sincicio externo con numerosas conexiones citoplasmáticas que lo relacionan con regiones nucleadas situadas en el parénquima, por debajo de la lámina basal, denominadas citones (Fig. 2.2). Esta nueva epidermis sincicial recibe el nombre de neodermis.

El reemplazo de la epidermis celular, en los estadios larvales, por la neodermis presente en los parásitos adultos supone una reorganización celular. Esto se debe a que en los platelmintos las células somáticas no sufren mitosis, por lo que las células epidérmicas son incapaces de dividirse una vez diferenciadas durante el desarrollo embrionario. Las únicas células capaces de dividirse por mitosis son los neoblastos, considerados células totipotentes (Peter y otros, 2001).

Los neoblastos son los responsables de la formación de la neodermis. Estas células, localizadas en el parénquima, forman procesos citoplasmáticos que atraviesan la membrana basal, se extienden por debajo de las células epidérmicas ciliadas, y se expanden entre estas últimas. Al mismo tiempo, la epidermis ciliada degenera, pierde los cilios y los núcleos, y finalmente se desprende. Los neoblastos se fusionan lateralmente, forman un recubrimiento sincicial y sus núcleos permanecen por debajo de la membrana basal (Fig. 2.3).

El tegumento definitivo o neodermis es un sincicio continuo con proyecciones internas que conectan con los núcleos celulares (Fig. 2.2). El nombre Neodermata es utilizado para denominar al clado de los platelmintos parásitos, ya que esta diferenciación en el tegumento es una apomorfía del mismo. En los turbelarios de vida libre, que durante toda su vida presentan una epidermis ciliada, los neoblastos pueden reemplazar células epidérmicas durante procesos de cicatrización y regeneración o como parte del crecimiento normal de la epidermis, mediante el establecimiento de proyecciones citoplasmáticas de estas células totipotentes que, junto con sus núcleos penetran la lámina basal y se ubican entre las células epidérmicas (Fig. 2.3) (Ax, 1996). La presencia de estos neoblastos o “células madre” y particularmente su rol en la renovación de la epidermis parece ser una autapomorfía de los Platyhelminthes (Rieger y Ladurner, 2001).

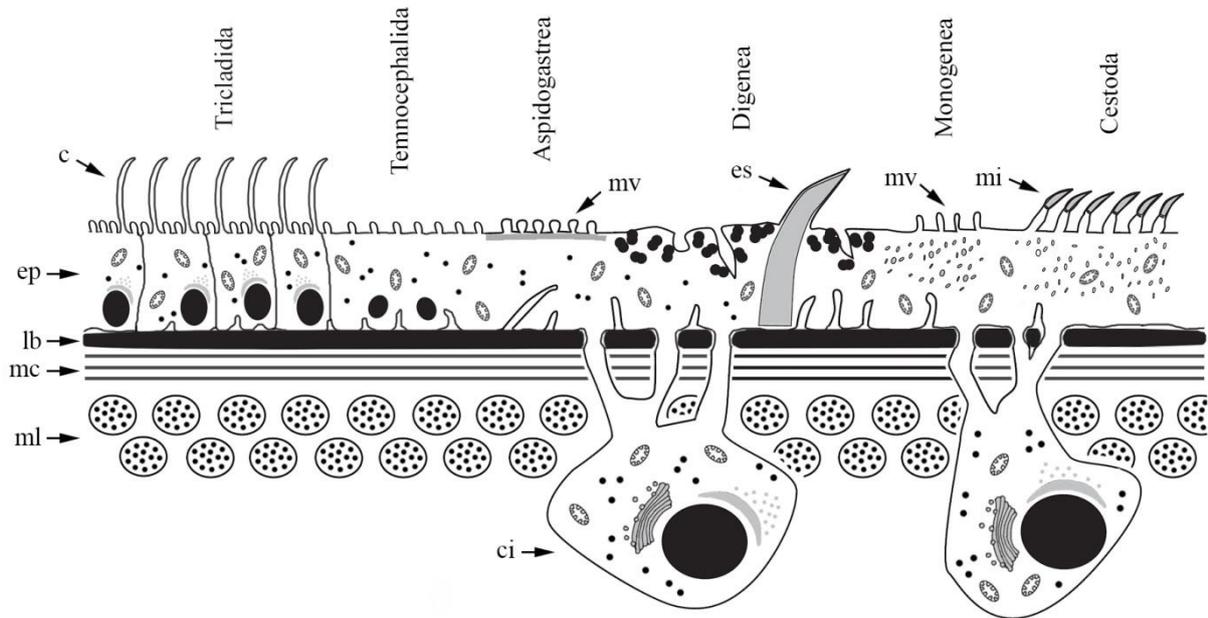


Figura 2.2. Dibujo esquemático de la pared corporal (en las formas adultas) de los principales grupos de platelmintos, en sección transversal (modificado de Tyler y Hooge, 2004). Abreviaturas: c, cilio; ci, citón; ep, epidermis; es, espina; lb, lámina basal; mc, musculatura circular; mi, microtriquias; ml, musculatura longitudinal; mv, microvellosidades.

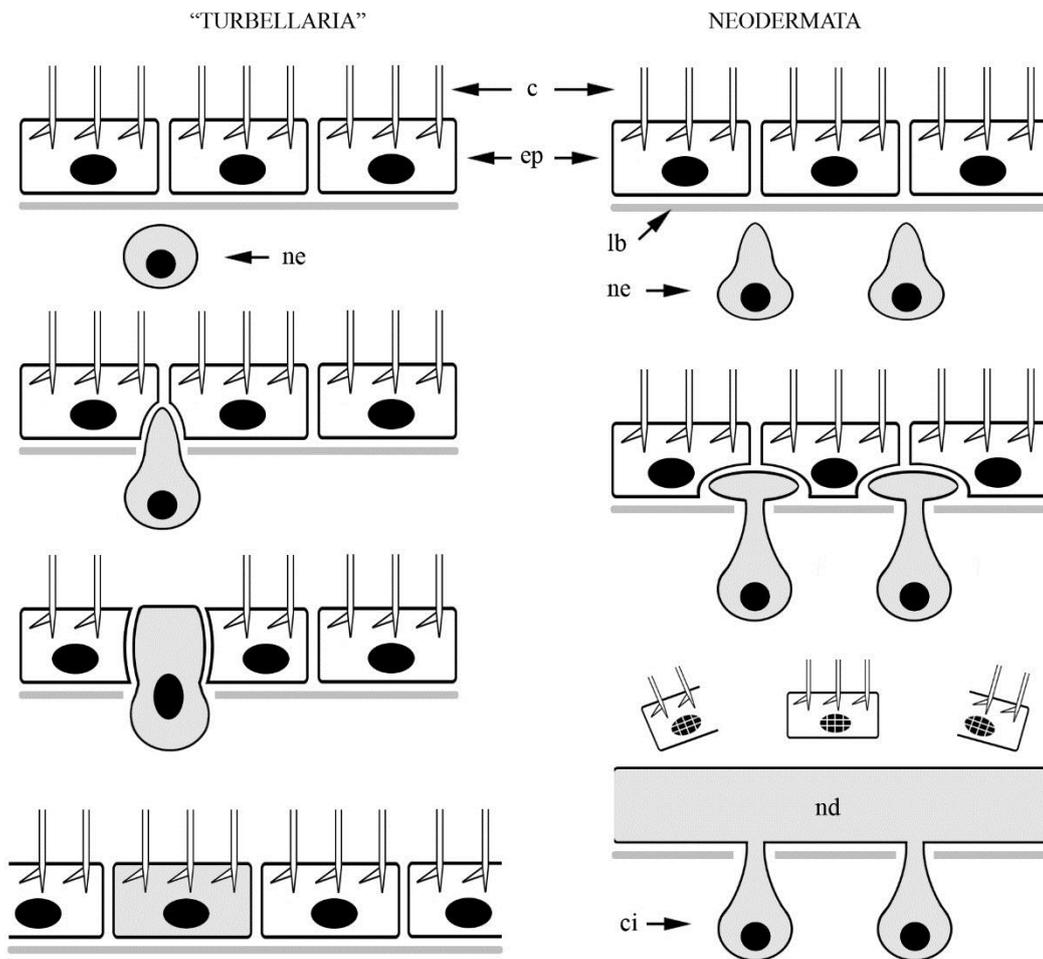


Figura 2.3. Representación esquemática del reemplazo de las células epidérmicas en las formas de vida libre ("Turbellaria") y del origen de la neodermis en las formas parásitas (Neodermata) (adaptado a partir de Ax, 1996). Abreviaturas: c, cilios; ci, citón; ep, epidermis; lb, lámina basal; nd, neodermis; ne, neoblasto.

En los Neodermata, el tegumento exhibe una gran versatilidad, estrechamente relacionada con la forma de vida parásita. No solo proporciona una estructura capaz de regular la absorción de alimento, ser la protección contra el sistema inmune y los productos químicos del sistema digestivo del hospedador, sino que también asume funciones sensoriales y excretoras (Fig. 2.4). El tegumento sincicial facilita la transferencia lateral de los nutrientes sin una restricción impuesta por las membranas celulares. Asimismo, la membrana plasmática de la porción apical del tegumento está ligada a elementos ricos en proteínas, que en conjunto conforman el glicocáliz, los que se unen a moléculas específicas del hospedador proveyendo una protección efectiva contra las defensas del hospedador (Dalton y otros, 2004).

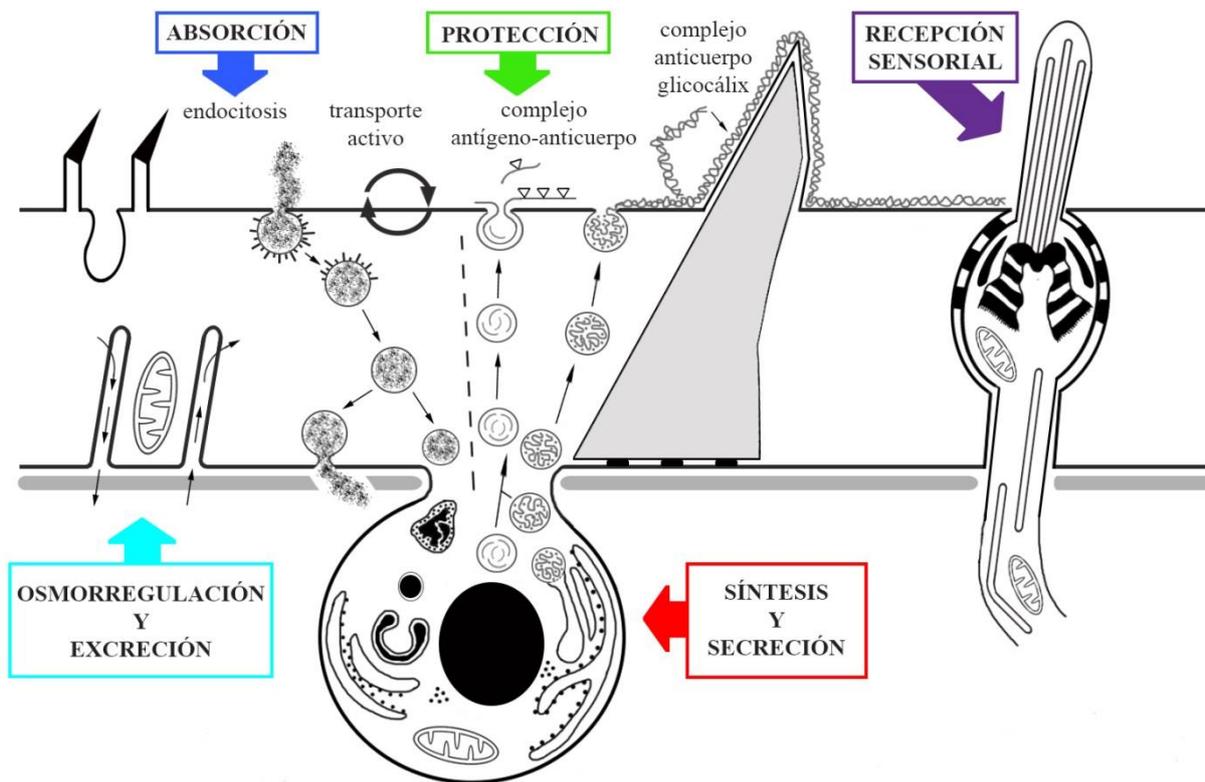


Figura 2.4. Representación esquemática, en sección longitudinal, de la ultraestructura funcional del tegumento (modificado de Dalton y otros, 2004).

La pared corporal de la mayoría de los platelmintos exhibe una gran variedad de órganos adhesivos, especialmente conspicuos en los grupos parásitos.

En los turbelarios es común la presencia de papilas adhesivas, y estructuras más complejas asociadas a fibras musculares, tales como ventosas (e.g. Tricladida, Polycladida, Temnocephalida). Además, la epidermis presenta numerosas células glandulares de diferente tipo, entre las que se destaca la secreción de estructuras en forma de varilla, rodeadas por membrana, denominadas rhabdites. Las células secretoras de las rhabdites son células epidérmicas, que pueden encontrarse en la misma epidermis o por debajo de ella, en el parénquima. En este último caso, las rhabdites son liberadas al exterior a través de los cuellos de las glándulas que atraviesan la epidermis. Se han propuesto numerosas funciones para estas secreciones, entre ellas protección, formación de una película adecuada que favorezca la locomoción ciliar, repulsión para posibles predadores, colaboración en la captura de presas o en la formación de las envolturas externas de los huevos, o como medio de eliminación de productos de desecho del metabolismo.

Los representantes del clado Rhabditophora poseen un sistema vinculado a la adhesión que les permite aferrarse y liberarse de las partículas de sedimento de diversos sustratos con gran rapidez. Este sistema, denominado duo-glandular, es particularmente común en los turbelarios intersticiales. Este órgano adhesivo está formado por tres tipos de glándulas: una célula glandular (a veces más de una), cuya secreción electrodensa provoca la adhesión al sustrato; una segunda célula glandular, que secreta sustancias que revier-

ten la adhesión provocada por la primera; y una tercera célula de anclaje, que es una célula epidérmica modificada que mantiene a los dos tipos de células glandulares juntas. Esta sirve de sostén para sus conductos glandulares y presenta un collar de microvellosidades que rodea el poro de la célula adhesiva, permitiendo la difusión de la secreción glandular sobre el sustrato (Tyler, 1976; Lengerer y otros, 2014).

El sistema duo-glandular desaparece en el curso de la evolución dentro de los platelmintos, estando ausente en los Neodermata. Sin embargo, en estos se ha desarrollado una formidable especialización para la sujeción (transitoria o permanente) a los hospedadores, manifestada por la gran variedad de estructuras de fijación, tales como espinas, ganchos esclerosados, microtriquias y ventosas (ver capítulos 3 a 6).

Sistema digestivo

El sistema digestivo, en los grupos en que está presente, es incompleto debido a que carece de ano. La boca se abre a una faringe, siguiendo un corto esófago y un intestino. La boca generalmente se localiza en la superficie ventral en la región media anterior, pero puede ser anterior o estar ubicada en la región ventro-posterior. La faringe exhibe variaciones, pudiendo clasificarse de una manera general en 3 tipos morfológicos: simple, plegada y bulbosa. En turbelarios de pequeño tamaño (1 mm o menores), como los Macrostomida y Catenulida, la faringe es un tubo ciliado simple, formado por la invaginación de la pared corporal. En turbelarios de mayor tamaño (entre 0,2 y 10 cm de longitud), como los Tricladida y Polycladida, la faringe es plegada. Esta surge como un plegamiento del ectodermo, dejando una cavidad interna (bolsa o cavidad faríngea) en la que se aloja la faringe. La contracción de la musculatura faríngea permite la protrusión de la misma fuera de su cavidad. La forma de la faringe plegada varía entre tubular o en forma de abanico. La faringe bulbosa, presente tanto en turbelarios libres (Rhabdocoela) y comensales (Temnocephalida), así como también en las formas parásitas (Neodermata), es un bulbo muscular con capacidad suctora, cuya cavidad faríngea está muy reducida (Fig. 2.5).

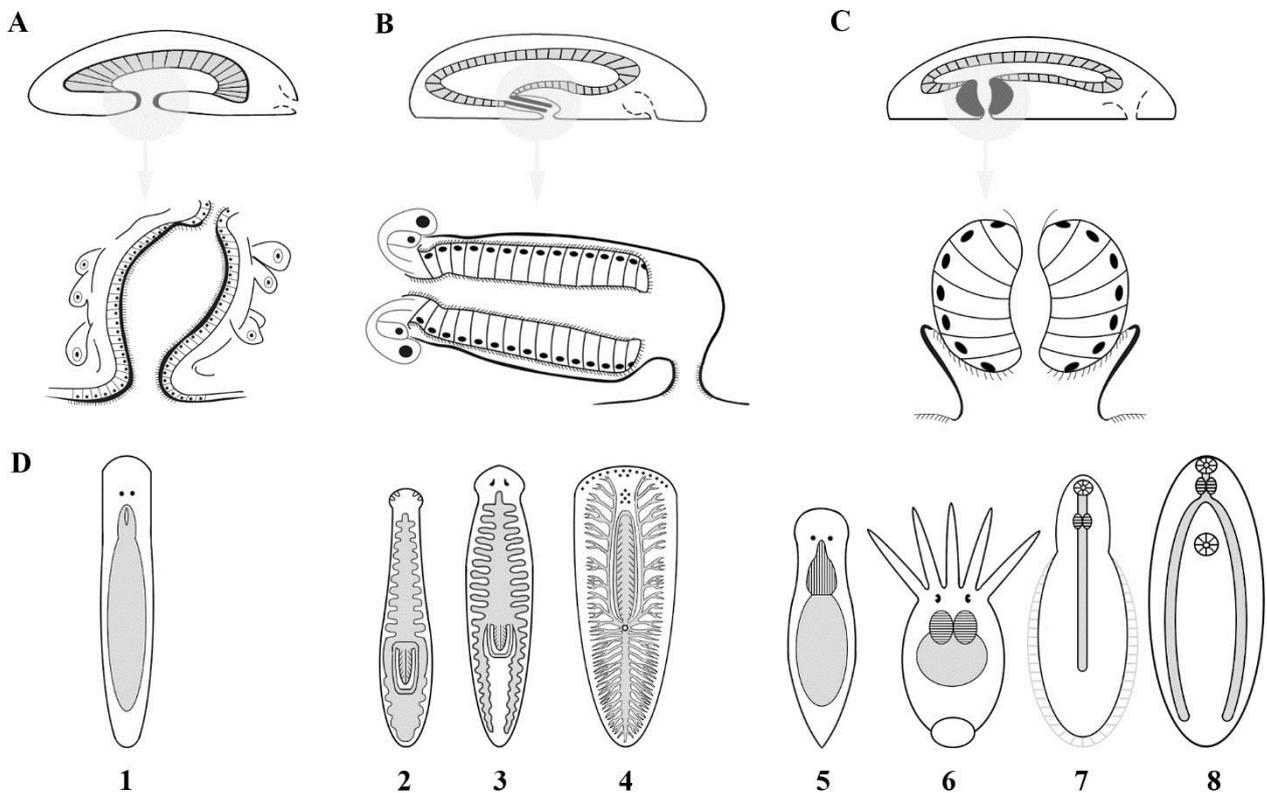


Figura 2.5. A–C, Representación esquemática de los tipos básicos de faringe, en sección longitudinal (A, simple; B, plegada; C, bulbosa). D, algunos representantes de cada tipo básico de faringe, con el sistema digestivo resaltado en gris (modificado a partir de Noreña y otros, 2015 y Rohde 2001). (1) Macrostomorpha, (2) Proseriata, (3) Tricladida, (4) Polycladida, (5) Dalyelliida (Rhabdocoela), (6) Temnocephalida (Rhabdocoela), (7) Aspidogastrea, (8) Digenea.

Dada la ausencia de un sistema circulatorio que transporte los nutrientes hacia todo el cuerpo, esta función es asumida por el intestino, cuyo volumen se correlaciona en función del tamaño corporal. Así, en las formas más pequeñas (e.g. microturbelarios libres y comensales menores a 1 mm de longitud, y los Aspidogastrea, entre los parásitos) el intestino es un saco ciego. En las formas de tamaño intermedio (de varios milímetros hasta algunos centímetros, como la mayoría de los parásitos), el intestino forma dos asas o ciegos intestinales. En los macroturbelarios, de varios centímetros de tamaño, el intestino presenta tres ramas (una anterior y dos posteriores) en los Tricladida, o numerosas ramas en los Polycladida. En estos dos últimos grupos, cada rama intestinal posee numerosas y pequeñas ramificaciones (Fig. 2.5).

Entre las formas parásitas, los digeneos exhiben una naturaleza dual de alimentación, ya que pueden absorber sustancias a través de la boca y del tegumento (Dalton y otros, 2004). Algunos estudios han demostrado que ciertas moléculas de bajo peso molecular, incluyendo glucosa y algunos aminoácidos, son absorbidas a través del tegumento. La evidencia indica que una combinación de mecanismos de difusión pasiva y transporte activo están involucrados en la transferencia de los nutrientes. A través de la boca se ingieren elementos de la sangre, otros tejidos del hospedador, y contenido intestinal del mismo. La digestión en los ciegos intestinales parece ser extracelular, aunque en algunas especies de digeneos (tales como *Fasciola hepatica*) la digestión es tanto intra como extracelular. Otros digeneos secretan enzimas que predigieren externamente el alimento, de manera similar a como lo hacen los turbelarios de vida libre (Goater y otros, 2014).

A diferencia de los Trematoda, los cestodes carecen de un sistema digestivo. Por lo tanto, todos los nutrientes son absorbidos a través del tegumento sincicial provisto de microtriquias. Todos los carbohidratos, ácidos grasos, aminoácidos y lípidos son transportados activamente desde el lumen del intestino del hospedador hacia el interior del parásito. La digestión es ayudada por enzimas hidrolíticas y proteolíticas que están asociadas al glicocálix (Pappas y Read, 1975).

Sistema excretor

Las funciones de osmorregulación y excreción son realizadas por los protonefridios. Estos son estructuras tubulares de origen ectodérmico, compuestos por tres partes fundamentales: la célula terminal o cirtocito, un conducto o tubo y un poro que abre a la superficie corporal (Fig. 2.6).

La célula terminal cierra el tubo y puede presentar uno o muchos cilios, rodeados por largas microvellosidades. Estas células reciben el nombre de **solenocito** si es monociliada, **célula flamígera** si es multiciliada y con núcleo de posición basal, o **bulbo flamígero** si es multiciliada y con núcleo lateral.

El tubo puede estar formado por una o más células que pueden presentar cilios y microvellosidades hacia la luz del mismo. El poro está formado por una célula que también presenta microvellosidades y cilios. En algunos grupos pueden formarse expansiones denominadas vesículas excretoras o vejigas.

El sistema protonefridial muestra numerosas variaciones morfológicas entre los distintos grupos de platelmintos (Rohde, 1991). La estructura y número de las células terminales, la forma y ramificación de los tubos, y el número y posición de poros, es muy variable y reviste información filogenética importante (Rohde y otros, 1995). Ciertos turbelarios, como los catenúlidos, son únicos por poseer un solo protonefridio (cuya célula terminal es biciliada), mientras que en el resto de los platelmintos la disposición es de a pares (Ehlers, 1994).

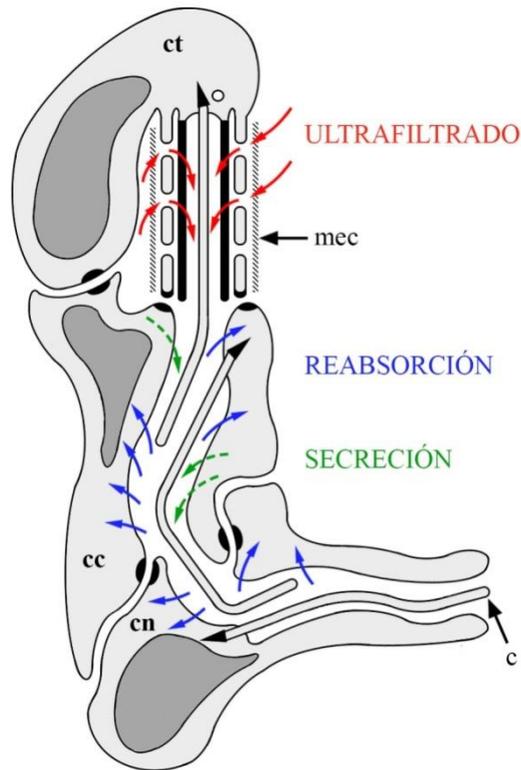


Figura 2.6. Dibujo esquemático de la morfología funcional de un protonefridio, en sección longitudinal (adaptado de Bartolomaeus y Ax 1992). Abreviaturas: c, cilio; cc, célula del conducto; cn, célula del nefridioporo; ct, célula terminal; mec, matriz extracelular.

La célula terminal, que en la mayoría de las especies forma el aparato de ultrafiltración, consiste en proyecciones a modo de barra del extremo distal de esta célula, o de proyecciones tanto de la célula terminal como del área proximal de la primera célula del tubo, las cuales se interdigitan. Este sistema de barras está separado de la matriz extracelular del parénquima por la membrana basal. Los cilios de la célula terminal baten hacia la luz del ducto y generan una presión negativa en el mismo, que conduce el ultrafiltrado desde la matriz extracelular hacia el tubo nefridial. Debido a que la célula terminal es el sitio de ultrafiltrado, existen diversas estructuras para estabilizarla y así prevenir su colapso. Estas pueden ser raíces ciliares, microtúbulos y filamentos de actina (Ruppert y Smith, 1988).

Debido a los fenómenos de exo- y endocitosis, las células del tubo poseen numerosas vesículas, ya que es en ésta porción del protonefridio donde ocurre la modificación del ultrafiltrado inicial, por absorción de agua, iones, aminoácidos y azúcares, así como la secreción de sustancias de desecho (Fig. 2.6).

El sistema protonefridial es progresivamente más complejo a medida que se incrementa el tamaño corporal, con un sistema de canales altamente ramificado y numerosos poros excretorios.

Sistemas circulatorio y respiratorio

Los platelmintos carecen de un sistema circulatorio. Sin embargo, se ha observado cómo el incremento en el tamaño corporal plantea limitaciones para la distribución de sustancias. Como se ha mencionado, la distribución de nutrientes es llevada a cabo por las ramas intestinales, cuyo grado de desarrollo se correlaciona con el tamaño corporal. Sin embargo, en numerosos representantes de Digenea se ha descrito un sistema linfático, compuesto por un par de vasos longitudinales principales con ramificaciones laterales (cuyo número y patrón de ramificación varía entre las especies) que se extienden por el parénquima hallándose en íntima relación con diversos órganos. El sistema linfático parece funcionar en el almacenamiento y movilización de aminoácidos y lípidos a través del cuerpo, mientras que la presencia de hemoglobina sugiere un rol accesorio en el transporte de oxígeno a los tejidos (Lowe, 1966; Dunn y otros, 1985). Asimismo, se asu-

me que el diseño corporal aplanado en los platelmintos permite una mayor difusión de oxígeno y dióxido de carbono hacia dentro y fuera del cuerpo respectivamente (Schmidt-Rhaesa, 2007).

Al vivir en un ambiente pobre en oxígeno, la presencia de pigmentos respiratorios (hemoglobina monomérica intracelular) en las formas endoparásitas y endosimbiontes (tanto en "Turbellaria" como en Neodermata) las capacita para "competir" con su hospedador por el oxígeno (Jennings y Cannon, 1985, 1987). En contraste con las formas de vida de libre, los platelmintos parásitos han desarrollado ciertas adaptaciones que les permiten vivir en una ambiente anóxico, como tener vías metabólicas anaeróbicas en las que los carbohidratos, entre otras sustancias, son absorbidos. Esta vía metabólica se mantiene incluso estable aun cuando hay disponibilidad de oxígeno (Barrett, 1991).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos

Los platelmintos poseen un sistema nervioso central, bilateralmente simétrico, formado por un cerebro y uno o varios pares de cordones nerviosos longitudinales (e.g. dorsales, dorsolaterales, laterales, ventrolaterales y ventrales), que pueden conectarse entre sí por comisuras transversales, formando un "sistema en escalera". En general los cordones ventrales son los más prominentes y en algunos grupos, los únicos presentes. Además de estos cordones que se dirigen hacia la región posterior del cuerpo, en varias formas de platelmintos desde el cerebro divergen nervios pares que se dirigen anteriormente. Los cordones nerviosos conectan con plexos nerviosos periféricos, de diferente estructura y desarrollo según los grupos. Entre los plexos relacionados a la pared del cuerpo se destacan el plexo submuscular (en la musculatura de la pared del cuerpo), el subepidérmico (entre la musculatura de la pared del cuerpo y la membrana basal de la epidermis) y el plexo intraepidérmico (entre las bases de las células epiteliales); todos de diferente desarrollo según los grupos. Un sistema de anillos y plexo nervioso se relaciona con la faringe y además se reconoce un plexo nervioso intestinal y un plexo independiente relacionado al sistema genital.

El cerebro tiene diferente desarrollo según los grupos. En general son dos ganglios nerviosos unidos por una comisura. En algunas formas, los cordones nerviosos ventrales adquieren gran desarrollo e inervan estructuras específicas como aquellas encargadas de la adhesión a sus hospedadores.

Los órganos de los sentidos en los organismos de vida libre incluyen receptores epidérmicos de diferentes tipos (Rieger y otros, 1991), considerados en general como quimiorreceptores y ocupando grandes regiones del cuerpo o concentrados formando áreas sensoriales especializadas, como en la región anterior o lateral del cuerpo, o ubicados en fosetas o surcos sensoriales. En algunos grupos también se desarrollan órganos glandulorreceptores (e.g. Macrostomida), estatocistos (característicos de los grupos basales de turbelarios), fotorreceptores (en número y de estructura muy variables) (Rieger y otros, 1991). Células sensitivas y órganos sensoriales en la región cefálica se conectan a través de fibras nerviosas directamente con el cerebro.

Entre los parásitos las estructuras sensoriales son variadas y más evidentes en las formas larvales que en las adultas, aunque en estas últimas también presentan numerosas estructuras de función sensorial. En las formas larvarias, entre otras estructuras sensoriales, se reconocen fotorreceptores (e.g. oncomiracidios, miracidios, cercarias), papilas sensoriales (papila apical en miracidios). En los Neodermata adultos se reconocen mecanorreceptores, quimiorreceptores y osmorreceptores. Se observan numerosos receptores sensoriales en la superficie de cuerpo de los digeneos, papilas en el haptor en aspidogastros, en el escólex de cestodos y en el opisthaptor de monogeneos, asociados a los poros genitales y receptores uniciliados en monogeneos.

Sistema reproductor

La mayoría de los platelmintos son hermafroditas (monoicos), es decir cada individuo es funcionalmente tanto hembra como macho, y solo unos pocos son gonocóricos (dioicos). El sistema reproductor sigue un patrón común en todos los grupos, aunque hay numerosas variaciones de este plan básico en los diferentes grupos y de acuerdo a sus hábitos de vida (Roberts y Janovy, 2009).

Los platelmintos exhiben en muchos casos uno de los sistemas reproductores más elaborados entre los metazoos (Rieger y otros, 1991), hecho que contrasta con la gran simplicidad encontrada en los otros sistemas, y presentan diversos mecanismos para llevar a cabo la fertilización interna. Entre las características más relevantes del sistema reproductor, se destaca la existencia de dos tipos de gónada femenina, pudiendo clasificarse esta en homocelular y heterocelular. En el primer caso, a semejanza de otros metazoos, el ovario (= germario) produce solo un tipo de células, ovocitos que presentan en su citoplasma su propia dotación de vitelo, que sirve como material nutritivo para el embrión. Los platelmintos con este tipo de ovario

tienen huevos endolecitos. Esta característica representa una condición plesiomórfica frente al tipo de gónada femenina heterocelular, en la que la gónada es un germovitelario que desarrolla dos tipos celulares: los ovocitos formados por el ovario propiamente dicho, y los vitelocitos, producidos por las glándulas vitelinas (= vitelario) (Fig. 2.7) (Ax, 1996). Esto permitió una especialización funcional, en la cual la ovogénesis es llevada a cabo en el ovario mientras que las glándulas vitelinas son las responsables de la síntesis y almacenaje del material nutritivo (vitelo, lípidos y glucógeno) y de materiales para la formación de la cáscara de los huevos (Gremigni, 1988; Swiderski y Xylander, 2000). De esta manera, el vitelo es proporcionado a los huevos en desarrollo a medida que son transportados por las vías femeninas, siendo por ello denominados huevos ectolecitos.

Por lo tanto, entre los platelmintos pueden reconocerse dos niveles de organización: los Archoophora (=arcóforos), aquellos que retienen la condición plesiomórfica de tipo de huevo endolecito, y los Neoophora (=néoforos), condición derivada, cuyo huevo es ectolecito (Ellsworth y otros, 1963). Entre los primeros, se encuentran los Acoela, Nemertodermatida (ambos conforman el clado Acoelomorpha considerado actualmente el grupo hermano de los Platyhelminthes), Catenulida, Macrostomorpha y Polycladida, cuyo patrón de clivaje es espiral, aunque con algunas variantes entre los diferentes grupos (Martín-Durán y Egger, 2012). Los Neoophora están representados por los Proseriata, Tricladida, Rhabdocoela y Neodermata, y otros grupos menores, quienes sufren un patrón de clivaje irregular, espiral modificado, debido a la incorporación de material extra-embriónico (vitelo) dentro del huevo (Martín-Durán y Egger, 2012) (Fig. 2.1). Entre los diferentes linajes de platelmintos, en particular los parásitos, la presencia de huevos ectolecitos ha permitido una extraordinaria especialización anatómica del sistema reproductor femenino, ejemplificada en el complejo ensamble de los materiales que constituyen la cáscara de los huevos en una región diferenciada del oviducto, el ootipo, que posiblemente sea una adaptación a los complejos ciclos de vida y la gran fecundidad requerida en tales parásitos (Fig. 2.8) (Ehlers, 1985; Whittington, 1997).

A pesar del hermafroditismo, los platelmintos generalmente presentan fertilización cruzada, aunque la autofecundación no es un fenómeno raro. De esta forma, han desarrollado un aparato copulador complejo, dotado de numerosas glándulas, receptáculos y cámaras accesorias, que exhiben una gran variación dentro del *phylum*, que les ha permitido desarrollar diversas estrategias reproductivas.

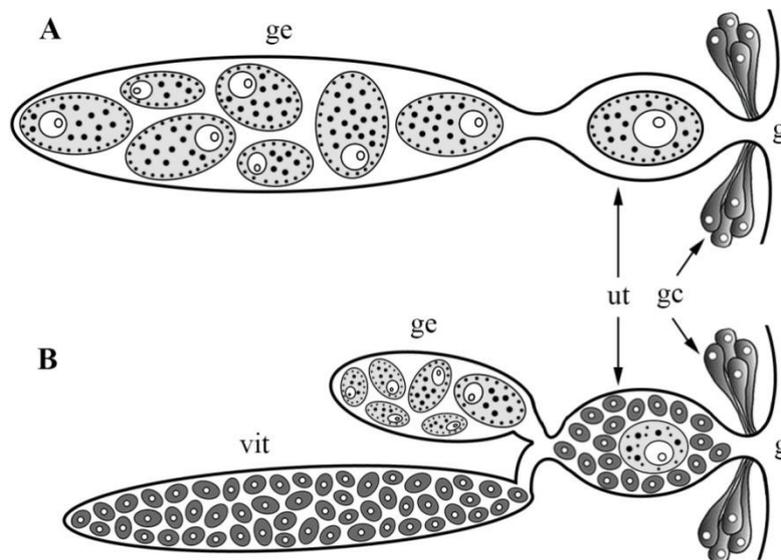


Figura 2.7. Representación esquemática del sistema reproductor femenino en platelmintos con huevos endolecitos (A) y ectolecitos (B) (modificado de Laumer y Giribet, 2014).
Abreviaturas: g, gonoporo; gc, glándulas de la cáscara; ge, germario; vit, vitelario; ut, útero.

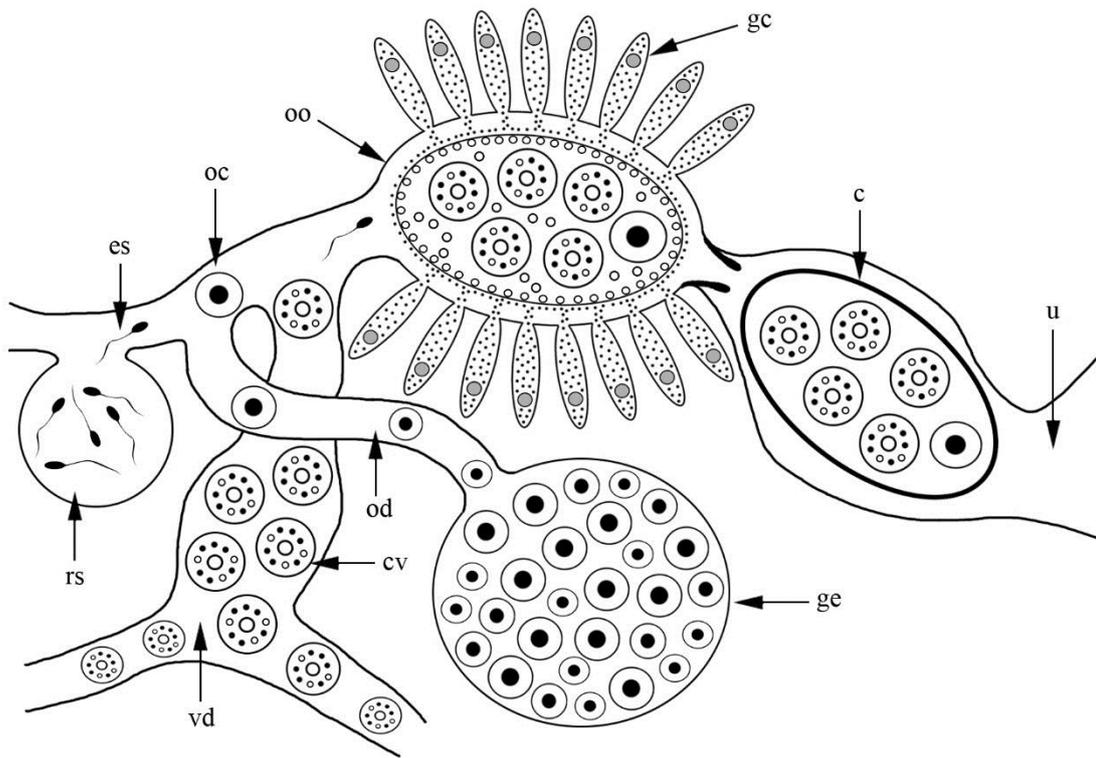


Figura 2.8. Representación esquemática de la formación de los huevos ectolecitos en el sistema reproductor femenino (modificado de Ax, 1996). Abreviaturas: c, cáscara del huevo; cv, célula vitelina (vitelocito); es, espermatozoide; gc, glándulas de la cáscara; ge, germario; oc, ovocito; od, oviducto; oo, ootipo; rs, receptáculo seminal; u, útero; vd, viteloducto.

El sistema reproductor masculino presenta uno a múltiples testículos de localización variable. Cada testículo se continúa en un conducto o vaso deferente o espermático, y los provenientes de diferentes testículos suelen fusionarse en un solo conducto. Este sistema se completa con un aparato copulador en general complejo, formado por un cirro eversible o un penis protruible, pudiendo ambos estar armados con espinas y ganchos esclerosados. Al aparato copulador se suman además otras estructuras como la vesícula seminal para almacenar el esperma propio antes de la cópula, y diferentes tipos de glándulas, como las prostáticas, formadas por células que vierten su contenido en una vesícula prostática o por células glandulares en el interior de la misma (Fig. 2.9).

El sistema reproductor femenino presenta uno o numerosos ovarios, que pueden ser homocelulares o heterocelulares según los grupos, como fue mencionado. En este último caso se diferencia el ovario propiamente dicho y las glándulas vitelinas, que pueden tener morfología y posición variables en los distintos grupos (Fig. 2.9). Los óvulos, transferidos por el ovario a través de un oviducto y el vitelo, transferido desde las glándulas vitelinas a través de los viteloductos, entran en contacto en una cámara donde ocurre la fertilización, llamada ootipo en varios grupos. Esta cámara se continúa con una vagina, de diferente desarrollo, que puede constituirse en un útero, que en las formas parásitas suele adquirir gran desarrollo (tubular o ramificado), permitiendo el almacenaje de los huevos. En algunas formas el útero es una estructura diferente y separada de la vagina.

Además, el sistema femenino presenta diferentes estructuras para almacenar el esperma recibido durante la cópula, como bursas copuladoras (para conservarlo por periodos de tiempo corto) y receptáculos seminales (para conservarlo por periodos más prolongados) (Fig. 2.9). Además se reconocen glándulas que colaboran en la formación de la cáscara o glándulas adhesivas o cementantes que fijan los huevos a un sustrato.

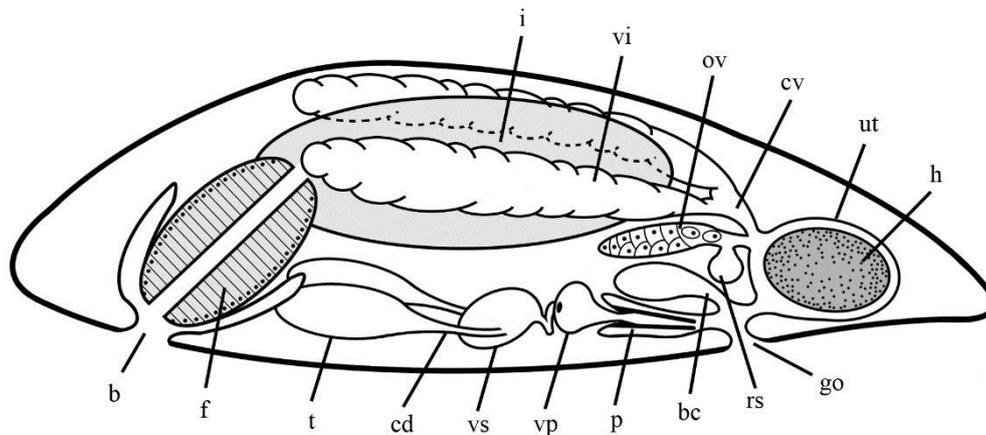


Figura 2.9. Representación esquemática de las principales estructuras del sistema reproductor en un platelminto *Neophora* (modificado de Wang y Wu, 2008). Abreviaturas: b, boca; bc, bursa copuladora; cd, conducto deferente; cv, conducto vitelino; f, faringe; go, gonoporo; h, huevo; i, intestino; ov, ovario; p, penis; rs, receptáculo seminal; t, testículo; ut, útero; vi, glándulas vitelinas; vp, vesícula prostática; vs, vesícula seminal.

Cada uno de los sistemas pueden comunicarse al exterior a través de un poro propio, reconociéndose por lo tanto dos gonoporos, uno femenino y otro masculino, o pueden comunicarse al exterior a través de un gonoporo común a ambos sistemas (Fig. 2.9). Los gonoporos en general se encuentran en diferente posición en la superficie ventral del cuerpo, aunque también pueden ser laterales (como en algunos cestodes) o incluso dorsales. El sistema genital puede estar comunicado con el sistema digestivo a través de un conducto genito-intestinal, como en los monogeneos y policlados, o una vesícula resorbens, como en temnocéfalos. Posiblemente, el pasaje de productos genitales (remanentes de la cópula) hacia el sistema digestivo actúe como un recurso adicional de material nutritivo. También puede encontrarse un poro femenino accesorio, vaginal, cuya función durante la cópula es la de recibir al órgano copulador masculino. Es frecuente la repetición de los sistemas reproductores y de gonoporos, como ocurre en cestodes.

La reproducción asexual está poco extendida entre los platelmintos en su fase adulta, y principalmente ocurre en turbelarios de vida libre. Esta reproducción puede ocurrir por fisión transversal o más raramente longitudinal o por gemación. En muchos catenúlidos y algunos macrostómidos es común la reproducción asexual, con la formación de cadenas de zooides antes de que ocurra la separación de los individuos. Este proceso es denominado paratomía. Otro mecanismo agamético es la fragmentación o fisión (arquitomía), muy común en los triclados, principalmente en las formas dulciacuícolas. Formas larvianas de cestodes se reproducen asexualmente por gemación.

La reproducción adquiere una importancia especial en el contexto de la vida parásita, debido a la necesidad de lograr la transmisión entre hospedadores. En algunas formas parásitas se desarrollaron ciclos de vida con alternancia de generaciones sexuales y asexuales, siendo algunas de las larvas las que se reproducen asexualmente por poliembrionía (digeneos). Esta característica implica una gran amplificación del número de larvas y de esta forma se logra completar la transmisión desde un hospedador a otro, en ciclos de vida complejos (ver capítulo 4).

Bibliografía

- Ax P. (1996) *Multicellular animals. A new approach to the phylogenetic order in nature*, vol. 1°. Springer, Berlin, 225 pp.
- Barrett J. (1991) Parasitic helminths. In: Bryant C. (Ed.). *Metazoan life without oxygen*. Chapman and Hall, London, pp. 146–164.
- Bartolomaeus T. & Ax P. (1992) Protonephridia and Metanephridia – their relation within the Bilateria. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 30: 21–45.
- Dalton J.P., Skelly P. & Halton D.W. (2004) Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic plathyhelminths. *Canadian Journal of Zoology* 82: 211–232.
- Dunn T.S., Nizamia W.A. & Hanna R.E.B. (1985) Studies on the ultrastructure and histochemistry of the lymph system in three species of amphistome (Trematoda: Digenea) *Gigantocotyle explanatum*, *Gastrothylax crumenifer* and *Srivastavaia indica* from the Indian Water Buffalo *Bubalus bubalis*. *Journal of Helminthology* 59: 1–18.
- Ehlers U. (1985) *Das phylogenetische system der Plathelminthes*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 317 pp.
- (1994) On the ultrastructure of the protonephridium of *Rhynchoscolex simplex* and the basic systematization of the Catenulida (Plathelminthes). *Microfauna Marina* 9: 157–169.
- Ellsworth C., Dougherty Z., Brown E.D. & Hartman W.D. (1963) *The lower Metazoa. Comparative biology and phylogeny*. Cambridge University Press, London, 478 pp.
- Goater T.M., Goater C.P. & Esch G.W. (2014) *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites, 2nd Ed.* Cambridge University Press, New York, 497 pp.
- Gremigni V. (1988) A comparative ultrastructural study of homocellular and heterocellular female gonads in free living Platyhelminthes – Turbellaria. *Fortschritte der Zoologie* 36: 245–261.
- Jennings J.B. & Cannon L.R.G. (1985) Observations on the occurrence, nutritional physiology and respiratory pigment of three species of flatworms (Rhabdozoa: Pterastericolidae) endosymbiotic in starfish from temperate and tropical waters. *Ophelia* 24: 199–215.
- (1987) The occurrence, spectral properties and probable role of haemoglobins in four species of endosymbiotic turbellarians (Rhabdozoa: Umagillidae). *Ophelia* 27: 143–154.
- Laumer C.E. & Giribet G. (2014) Inclusive taxon sampling suggests a single, stepwise origin of ectolecithality in Platyhelminthes. *Biological Journal of the Linnean Society* 111: 570–588.
- Lengerer B., Pjeta R., Wunderer J., Rodrigues M., Arbore R., Schärer, L., Berezikov, E., Hess M., Pfaller K., Egger B., Obwegeser, S., Salvenmoser W., Ladurner (2014) Biological adhesion of the flatworm *Macrostomum lignano* relies on a duo-gland system and is mediated by a cell type-specific intermediate filament protein. *Frontiers in Zoology* 11:12.

- Littlewood D.T.J. (2006) The evolution of parasitism in flatworms. *In: Maule A.G. & Marks N.J. (Eds.). Parasitic flatworms: molecular biology, biochemistry, immunology and physiology.* CAB International, Wallingford, pp. 1–36.
- Littlewood D.T.J., Rohde, K., Bray, R.A. & Herniou E.A. (1999) Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 257–287.
- Littlewood D.T.J. & Waeschenbach A. (2015) Evolution: A turn up for the worms. *Current Biology* 25: R457–R460.
- Lowe C.Y. (1966) Comparative studies of the lymphatic system of four species of amphistomes. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 27: 169–204.
- Martín-Durán J.M. & Egger B. (2012) Developmental diversity in free-living flatworms. *EvoDevo* 3: 7.
- Noreña C., Damborenea C. & Brusa F. (2015) Phylum Platyhelminthes. *In: Thorp J. & Rogers D.C. (Eds.). Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates.* Academic Press, New York, pp. 181–203.
- Pappas P.W. & Read C.P. (1975) Membrane transport in helminth parasites. *Experimental Parasitology* 37: 469–530.
- Peter R., Ladurner P. & Rieger R. 2001. The role of stem cell strategies in coping with environmental stress and choosing between alternative reproductive modes: Turbellaria rely on a single cell type to maintain individual life and propagate species. *Marine Ecology* 22: 35–51.
- Rieger R.M. & Ladurner P. (2001) Searching for the stem species of the Bilateria. *Belgian Journal of Zoology* 131(Suppl. 1): 27–34.
- Rieger R.M., Tyler S., Smith III J.P.S. & Rieger G.E. (1991) Platyhelminthes: Turbellaria. *In: Harrison F.W. & Bogitsh (Eds.). Microscopic anatomy of invertebrates, vol. 3, Platyhelminthes and Nemertinea.* Wiley-Liss, New York, pp. 7–140.
- Rohde K. (1991) The evolution of protonephridia of the Platyhelminthes. *Hydrobiologia* 227: 315–321.
- (2001) Platyhelminthes. *In: John Wiley & Sons (Eds.). Encyclopedia of Life Sciences.* John Wiley & Sons, New York, pp. 1–6.
- Rohde K., Johnson A.M., Baverstock P.R. & Watson N.A. (1995) Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure. *Hydrobiologia* 305: 27–35.
- Roberts L.S. & Janovy Jr J. (2009) *Foundations of Parasitology, 8th Ed.* McGraw-Hill, New York, 701 pp.
- Ruppert E.E. & Smith P.R. (1988) The functional organization of filtration nephridia. *Biological Review* 63: 231–258.
- Schmidt-Rhaesa A. (2007) *The evolution of organ systems.* Oxford University Press, New York, 385 pp.
- Swiderski Z. & Xylander W.E.R. (2000) Vitellocytes and vitellogenesis in cestodes in relation to embryonic development, egg production and life cycle. *International Journal for Parasitology* 30: 805–817.
- Tyler S. (1976) Comparative Ultrastructure of Adhesive Systems in the Turbellaria. *Zoomorphologie* 84: 1–76.
- Tyler S. & Hooge M. (2004) Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes). *Canadian Journal of Zoology* 82: 194–210.
- Wang A.T. & Wu H.L. (2008). A new species of the genus *Microdalyellia* (Platyhelminthes, Rhabdozoa, Dalyelliidae) from China. *Acta Zootaxonomica Sinica* 33:123-126.

Whittington I.D. (1997) Reproduction and host-location among parasitic Platyhelminthes. *International Journal for Parasitology* 27: 705–714.

CAPÍTULO 3

“Turbellaria” simbioses

Cristina Damborenea y Francisco Brusa

"Los Turbelarios simbioses han desarrollado una variedad de estrategias nutricionales y respiratorias que son ejemplo de las vías que pueden haber seguido los primeros Neodermata"

ADAPTADO DE JOSEPH B. JENNINGS (1997)

Entre los Platyhelminthes, los turbelarios son tradicionalmente reconocidos como la clase que agrupa a los representantes de vida libre del *phylum*. Sin embargo, no tienen sinapomorfías que los definan, siendo la presencia de una epidermis ciliada en el adulto la característica principal que los relaciona, carácter ausente en las formas parásitas del *phylum*, por lo cual los “Turbellaria” son un grupo parafilético (Ehlers, 1985). Se conocen alrededor de 6.500 especies de turbelarios, siendo la mayoría de las especies de vida libre de ambientes marinos, entre los granos del sedimento; también hay formas de aguas continentales e incluso terrestres. Distintos grupos de turbelarios han adquirido secundariamente el modo de vida simbiote en sentido amplio (comensal o parásito), asociados a hospedadores invertebrados y vertebrados marinos y de aguas continentales².

Los temnocéfalos

Los Temnocephalida (Rhabocoela) son un grupo de turbelarios ectosimbioses, asociados principalmente a crustáceos de agua dulce, aunque también viven en moluscos gasterópodos, insectos y vertebrados quelonios. Entre los temnocéfalos se pueden reconocer desde formas comensales capaces de vivir *in vitro* sin hospedador, hasta formas parásitas que se alimentan de la hemolinfa de su hospedador. Cambios morfológicos muy importantes tienen lugar entre las especies del grupo, que incluye organismos típicos de vida libre hasta otros con estructuras especializadas como ventosas y tentáculos (Joffe y otros, 1998).

Los temnocéfalos se caracterizan por una epidermis sincicial y una tendencia a la reducción de cilios. Esta epidermis es única, formada por un número determinado y constante de placas sinciciales, siendo esta característica la autapomorfía del taxón. El número y morfología de estas placas es característico para cada género de temnocéfalos.

Estos platelmintos, de acuerdo a su modo de vida, desarrollaron estructuras de adhesión glandular en los extremos anterior y posterior del cuerpo, desde la desembocadura simple de glándulas adhesivas hasta, en la familia Temnocephalidae, la presencia de cinco o seis tentáculos en la región anterior y una ventosa ventral en la región posterior (Fig. 3.1). Por debajo de la epidermis sincicial se encuentra una capa externa de musculatura con orientación circular y una interna de orientación longitudinal. También se desarrollan músculos dorsoventrales principalmente en la región de la ventosa y de los tentáculos lo que les permite un movimiento propio y diferente al de los turbelarios de vida libre. Las especies de *Temnocephala* se mueven adhiriendo el extremo posterior, luego estiran el cuerpo y se fijan por el anterior a la vez que liberan el posterior que se contrae hasta juntarse con el anterior, a modo de sanguijuela.

² Debido a los alcances de la obra, en este capítulo se trata solo a los grupos de turbelarios simbioses más representativos.

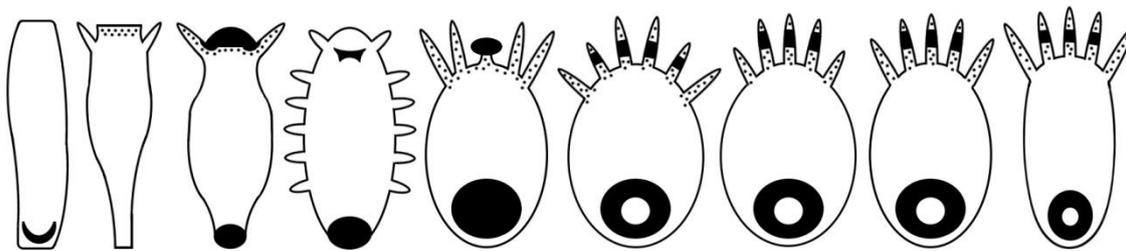


Figura 3.1. Diversidad de formas de Temnocephalida indicando zonas de adhesión (en negro). De izquierda a derecha, géneros *Didymorchis*, *Diceratocephala*, *Decadidymus*, *Actinodactylella*, *Temnomonticellia*, *Temnohaswellia*, *Temnocephala*, *Notodactylus*, *Craspedellinae*. Modificado de Sewell (1998).

El sistema digestivo está formado por una boca ventral localizada en el tercio anterior del cuerpo; una faringe bulbosa fuertemente muscular que funciona a modo de bomba y un intestino en forma de saco ciego, muy amplio, que se extiende posterior y lateralmente, dejando libre de intestino solo el tercio posterior del cuerpo (Fig. 3.2). El sistema excretor es un sistema protonefridial. Los conductos protonefridiales se unen formando un conducto principal a cada lado del cuerpo. Cada uno de ellos se abre a una vesícula o ampolla excretora que desemboca al exterior a través de un poro excretor ubicado dorsal y lateral a nivel de la faringe.

Son formas hermafroditas. Las especies del género *Temnocephala* tienen una gónada femenina de tipo neófora con el vitelario ramificado y ubicado generalmente dorsal al intestino. Un pequeño ovario comunica por un corto oviducto con un ootipo rodeado de células glandulares y en el que se pueden encontrar pequeños receptáculos seminales para el almacenamiento de esperma. Del ootipo se origina un corto ducto que se abre en una vesícula, la vesícula resorbens o resortiva, que almacena los productos excedentes de la fecundación (vitelo, espermatozoides, etc.), y a la que se le puede atribuir la función del reciclado de dichos productos. Esta vesícula puede comunicarse con el intestino y volcar en él su contenido. El ootipo se continúa en una vagina muscular que puede tener un esfínter. La vagina se abre al atrio genital común que desemboca al exterior por un poro genital único, ventral en el tercio posterior del cuerpo (Fig. 3.2). Luego de la fecundación se forma un huevo que es almacenado en el atrio, y que el temnocéfalo adhiere a la superficie externa del hospedador o a sus branquias. El sistema reproductor masculino tiene dos testículos, en general cada uno de ellos presenta una fuerte constricción dando el aspecto de presentar dos testículos de cada lado. De cada testículo se origina un conducto eferente. Los conductos eferentes derecho e izquierdo desembocan juntos en una vesícula seminal de paredes musculares que se comunica por medio de un ducto corto con la vesícula prostática (bulbo prostático ó bulbo peneano). Las paredes de la vesícula prostática son atravesadas por las células glandulares ubicadas en el parénquima. Un estilote copulador esclerosado, que en muchas especies tiene espinas distales, desemboca en el atrio genital común y se abre al poro genital único, común a ambos sistemas (Fig. 3.2).

En la región neotropical se conocen especies pertenecientes a dos géneros nativos. Las del género *Didymorchis* (Fig. 3.1) viven en las branquias de crustáceos anomuros de aguas continentales y su aspecto recuerda al de los turbelarios de vida libre, con la superficie ventral ciliada y el extremo posterior adhesivo (Damborenea y Cannon, 2001). Por otra parte, el género *Temnocephala* (Figs. 3.1 y 3.3), del que se conocen aproximadamente 32 especies (Martínez-Aquino y otros, 2014), carece de cilios en la epidermis y presenta una ventosa posterior que le permite la sujeción al hospedador. Las especies de *Temnocephala* pueden fijarse a la superficie externa del cuerpo de los hospedadores o localizarse en cavidades con una amplia comunicación con el exterior, como la cavidad branquial de los crustáceos decápodos o la cavidad del manto de los moluscos gasterópodos. Las especies de *Temnocephala* son consideradas comensales debido a que no se conoce que exista una dependencia trófica con sus hospedadores.

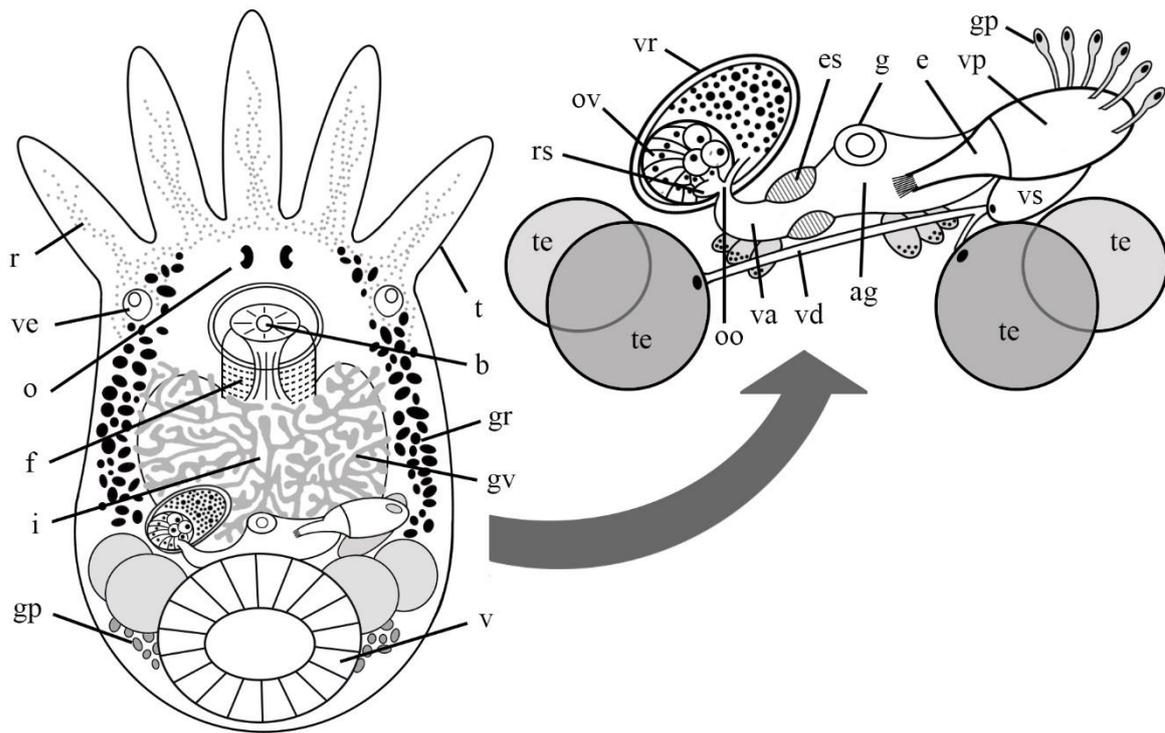


Figura 3.2. Esquema de la morfología de un *Temnocephala* en vista ventral y detalle del sistema reproductor. ag: atrio genital, b: boca, e: estilete, es: esfínter, f: faringe, g: gonoporo, gp: glándulas prostáticas, gr: glándulas de rhabdites, gv: glándulas vitelinas, i: intestino, o: ocelos, ov: ovario, r: tractos de rhabdites, rs: receptáculo seminal, t: tentáculos, te: testículo, ve: vesícula excretora, v: ventosa, va: vagina, vd: vaso deferente, vp: vesícula prostática; vr: vesícula resorbens, vs: vesícula seminal.

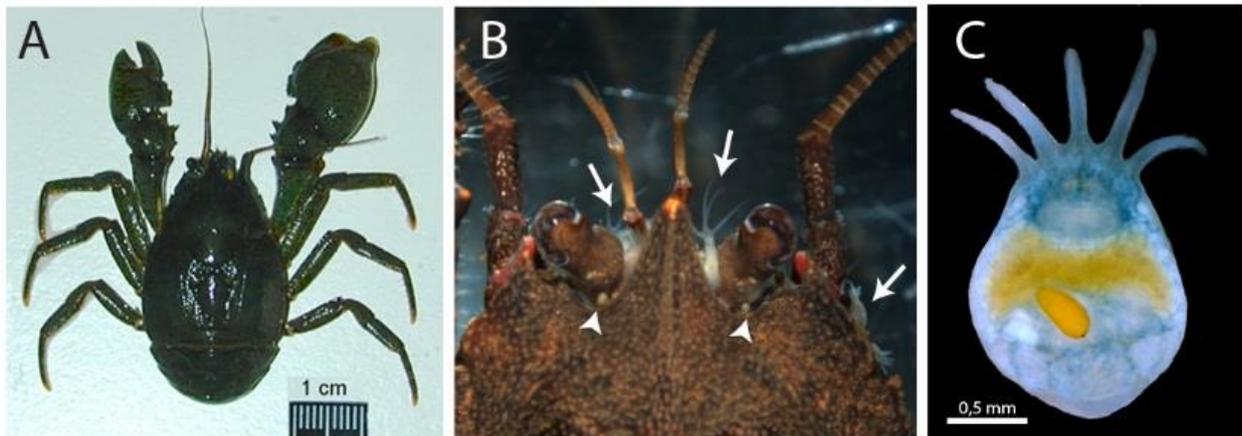


Figura 3.3. Fotografías de temnocéfalos y sus hospedadores. A, espécimen del género *Aegla*, uno de los grupos de crustáceos hospedadores de temnocéfalos; B, detalle del extremo anterior del crustáceo donde se evidencian temnocéfalos adheridos a la superficie del hospedador (flechas) y sus huevos fijados al hospedador (extremos de flecha); C, *Temnocephala* sp. observado bajo microscopio estereoscópico, se evidencia un huevo en maduración.

Turbelarios parásitos

Otros grupos de turbelarios Rhabditophora, con diferentes afinidades evolutivas han adoptado el modo de vida parásito. Estos grupos comprenden más de 120 especies de distribución mundial, parasitan principalmente invertebrados marinos aunque se han registrado algunas especies parásitas de peces marinos.

En la familia Graffillidae (Rhabdocoela) se incluyen varias especies de gran relevancia por parasitar a moluscos de interés comercial. Se destacan especies pertenecientes a dos géneros, *Graffillia*, parásitas de gasterópodos y bivalvos; y *Paravortex* (Fig. 3.4), parásitas de bivalvos (Brusa y otros, 2006). Estos turbelarios tienen la epidermis de la pared del cuerpo celular ciliada, un sistema digestivo con una faringe bulbosa anterior o anteroventral y un intestino en forma de saco ciego. El sistema reproductor es de tipo neóforo con testículos y ovarios pares. Los embriones luego de la fecundación pueden ser almacenados en el parénquima de forma individual o de a pares en las distintas especies. Estos parásitos tienen sitios de infección definidos, como el sistema digestivo (intestino, riñón, etc.), o en las branquias de sus hospedadores, y además evidencian especificidad de hospedador. En nuestro país se han registrado especímenes de *Paravortex* en varios moluscos de interés comercial (Brusa y otros, 2011; Cremonte, 2011).

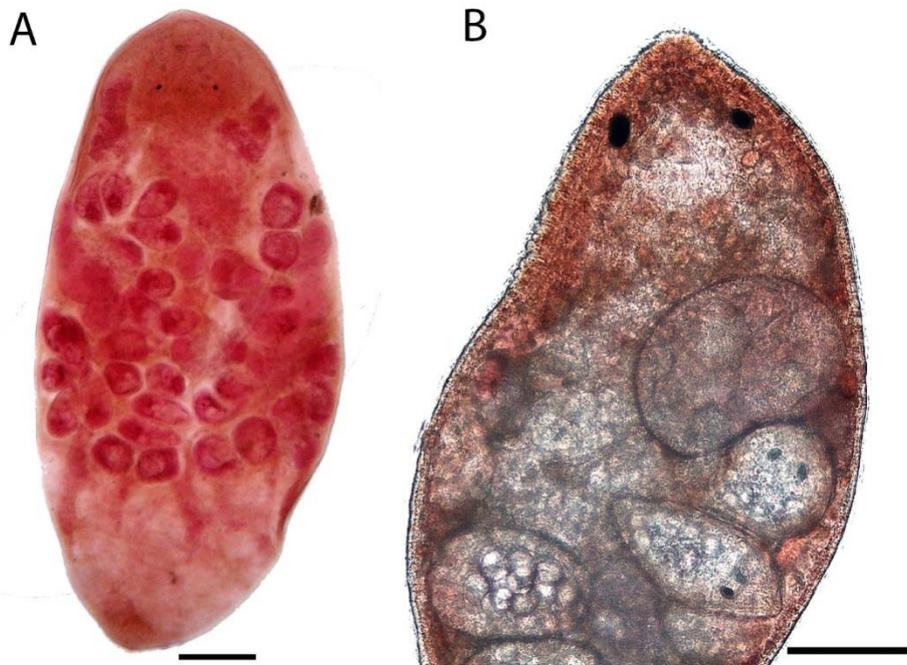


Figura 3.4. Especímenes de *Paravortex*, fotografiados bajo el microscopio óptico. A, aspecto general; B, detalle en el que se evidencian los juveniles en el interior. Escala 100 μ m.

Otros rhabdocoelos de las familias Umagillidae (70 especies) y Pterastericolidae (12 especies) parasitan casi exclusivamente equinodermos. Pueden ubicarse en el sistema digestivo o en el sistema vascular acuífero de erizos y pepinos de mar. Los umagílidos son rhabdocoelos típicos en cuanto a su sistema digestivo y reproductor de tipo neóforo con gónadas pares, y la particularidad de formar un huevo con un largo filamento polar (Fig. 3.5). La naturaleza de su relación simbiótica y el ciclo de vida fue descrito solo para muy pocas especies (Doignon y Artois, 2006). En nuestro país se registró la presencia de *Syndesmis patagonica* en el intestino del erizo de mar, *Arbacia dufresnii* (Brogger y Ivanov, 2010). Los pterastericóolidos pueden tener más modificaciones desde el patrón rhabdocoelo, sobre todo las formas que se localizan en el sistema vascular acuífero que se deforman y adoptan la morfología del órgano que los contiene (e.g. podios ambulacrales de las estrellas de mar).

Urastoma cyprinae es la única especie conocida de la familia Urastomidae (Fecampiida). Es parásita de las branquias de bivalvos marinos. Esta especie tiene una epidermis ciliada y muy glandular que le permite desplazarse entre los filamentos branquiales del hospedador. Tienen en la región anterior del cuerpo un par de ojos trilobulados y glándulas. El sistema digestivo de tipo rhabdocoelo tiene una faringe bulbosa en el extremo posterior del cuerpo y un intestino en forma de saco ciego. La faringe desemboca al exterior junto con el sistema reproductor hermafrodita (Fig. 3.6). Esta especie tiene una amplia distribución, encontrándose asociada a especies de bivalvos comerciales como mejillones y ostras, en los que se alimenta del mucus de las branquias, causando alteraciones en las mismas (Cremonte, 2011).



Figura 3.5. Aspecto general de un espécimen de la familia Umagillidae. Se observan glándulas vitelinas y un huevo en desarrollo. Escala 200 um.

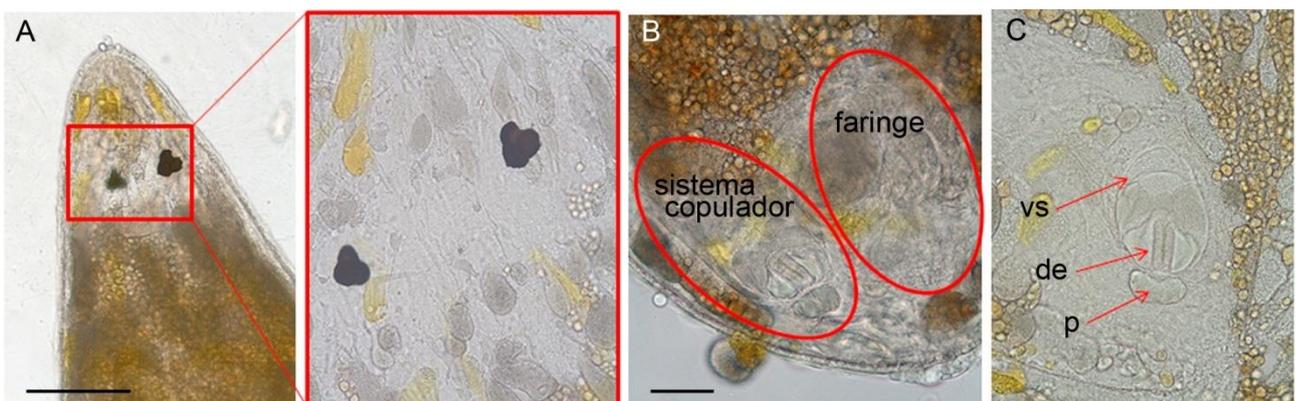


Figura 3.6. Ejemplares de *Urastoma cyprinae* vivos. A, región anterior del cuerpo con detalle de ojos y glándulas anteriores (recuadro rojo); B, región posterior del cuerpo; C, Detalle de sistema copulador. de: ducto eyaculador, p: papila peneana, vs: vesícula seminal. Escalas 100 um.

Bibliografía

- Brogger M.I. & Ivanov V.A. (2010). *Syndesmis patagonica* n. sp. (Rhabdocoela: Umagillidae) from the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinodermata: Echinoidea) in Patagonia, Argentina. *Zootaxa*. 2442: 60-68.
- Brusa F.; Ponce de León R. & Damborenea C. (2006). A new *Paravortex* (Platyhelminthes, Dalyellioida) endoparasite of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia, Mesodesmatidae) from Uruguay. *Parasitology Research*. 95 (5): 566-571.
- Brusa F.; Vázquez N. & Cremonte F. (2011). *Paravortex panopea* n. sp. (Platyhelminthes: Rhabdocoela) on clams from the northern Patagonian coast, Argentina: pathogeny and specificity. *Helminthologia*, 48 (2): 94–100.
- Cremonte F. (2011). "Enfermedades de moluscos bivalvos de interés comercial causadas por metazoos". En: Figeras A. & Novoa B. (Coord.) *Enfermedades de moluscos bivalvos de interés en acuicultura*, Fundación Observatorio Español de Acuicultura, pp 331-385.
- Damborenea, M.C. & Cannon L. (2001). The mosaic of the epidermal syncytia in *Didymorchis* sp. (Didymorchidae, Temnocephalida) from South America. *Belgian Journal of Zoology*, 131 (Supplement): 167-171.
- Doignon G. & Artois T. (2006). Annotated checklist of the umagillid turbellarians infesting echinoids (Echinodermata). *Belgian Journal of Zoology* 136: 101-106.
- Ehlers U. (1985). *Das Phylogenetische System der Plathelminthes*. Stuttgart, New York. Gustav Fischer, 317 pp.
- Joffe B.I., Cannon L.R.G. & Schockaert, E.R. (1998). On the phylogeny of families and genera within the Temnocephalida. *Hydrobiologia* 383: 263-268.
- Martínez-Aquino A., Brusa F. & Damborenea, C. (2014). Checklist of freshwater symbiotic temnocephalans (Platyhelminthes: Rhabditophora: Temnocephalida) from the Neotropics. *Zoosystematics and Evolution* 90 (2): 147-162.
- Sewell K.B. (1998). *Craspedella pedum* (Craspedellinae: Temnocephalida): a model for ectosymbiosis. Ph.D. thesis, University of Queensland.

CAPÍTULO 4

Clase Trematoda

Lía Inés Lunaschi

En 1842, Steenstrup fue el primero en reconocer la relación entre los adultos y los estadios larvales de los digeneos, previamente considerados especies diferentes.

ADAPTADO DE LIBBIE H. HYMAN, *THE INVERTEBRATES*
(1951)

Se compone de Platyhelminthes endoparásitos no segmentados, provistos de un órgano de fijación, algunas veces ausente, representado por ventosas o por un disco adhesivo tabicado, situado en la superficie ventral del cuerpo. Boca rodeada por una ventosa, raramente ausente, que es seguida por una faringe, que se continúa con uno o dos ciegos, algunas veces ramificados. La mayoría son hermafroditas, excepcionalmente dioicos. La vesícula excretora con dos ramas principales, se abre en la parte posterior del cuerpo. Adultos parásitos de cavidades naturales, excepcionalmente pueden estar enquistados. El nombre Trematoda hace referencia a la cavidad que forman las ventosas (del griego, *trema*: foramen).

Incluye dos subclases: Digenea y Aspidogastrea

Subclase Digenea

Incluye a los helmintos de la Clase Trematoda caracterizados por presentar un ciclo de vida con alternancia de generaciones, usualmente dos generaciones asexuales en el hospedador intermediario (moluscos) y una generación sexual en el hospedador definitivo (usualmente vertebrados). El nombre Digenea hace referencia a esta alternancia de generaciones en su ciclo de vida. Son en su mayoría endoparásitos del tracto digestivo, particularmente del intestino, pulmones, hígado, vesícula biliar, vejiga urinaria, riñones, uréteres, sacos aéreos, sangre, celoma, ojos y cavidad craneal. Una tendencia al ectoparasitismo es exhibido por unos pocos digeneos que viven en las branquias de peces (*Didymozoonidae*), o en la boca y faringe o alrededor del ano, etc. Comprende una asombrosa variedad de especies, que pueden diferenciarse por su forma y tamaño, número, ubicación y tamaño de las ventosas, largo de los ciegos intestinales y especialmente por sus sistemas reproductivos. Son generalmente hermafroditas, unos pocos son dioicos, y en éstos los machos y hembras se diferencian por la forma y el tamaño.

Morfología externa

El cuerpo es generalmente aplanado, alargado en sentido longitudinal, algunas veces alargado transversalmente, foliáceo o cóncavo, ovoide hasta filiforme. Unas pocas especies, pueden presentar un ecsoma, nombre propuesto para el extremo posterior del cuerpo capaz de retraerse, de manera telescópica, dentro de la región anterior del cuerpo o soma, y cuando está completamente extendido puede ser tanto o más largo que el soma. Esta estructura parece ser única en representantes de la familia Hemiuridae, y los especímenes que lo poseen se describen como ecsomados. En estas especies el poro excretor se abre en su extremo y los ciegos digestivos, útero y, en raras ocasiones, el ovario y glándulas vitelínicas, pueden extenderse en su interior. Algunas especies de hemiuridos pueden presentar una profunda depresión preacetabular o presomática, cóncava, dispuesta en la región medio-ventral por delante de la ventosa ventral. Esta depresión se la observa como una región constituida por tejido glandular considerado como un órgano quimio-sensitivo asociado con la extrusión y retracción del ecsoma.

Los órganos de fijación o sujeción al hospedador consisten en dos ventosas, aunque una o ambas pueden estar ausentes, una ventosa anterior u oral, rodea a la boca y una ventosa ventral, frecuentemente denominada acetábulo. La ventosa oral puede tener una posición terminal (Fig. 4.1.A) o subterminal (Fig. 4.1.B) por poseer, anteriormente, una pequeña porción del cuerpo que se denomina lóbulo preoral. Esta ventosa puede tener proyecciones musculares a modo de orejas o "lappets", como en *Creptotrema* spp. (Fig. 4.1.C). Los representantes de la familia Rhopalidae, todos parásitos de marsupiales de las Regiones Neártica y Neotropical, poseen dos trompas retráctiles armadas con espinas ubicadas simétricamente a cada lado de la ventosa oral (Fig. 4.1.D). Los representantes de la familia Echinostomatidae, parásitos de aves y mamíferos, poseen un collar cefálico rodeando la ventosa oral, con una o dos hileras de espinas (Fig. 4.1.E).

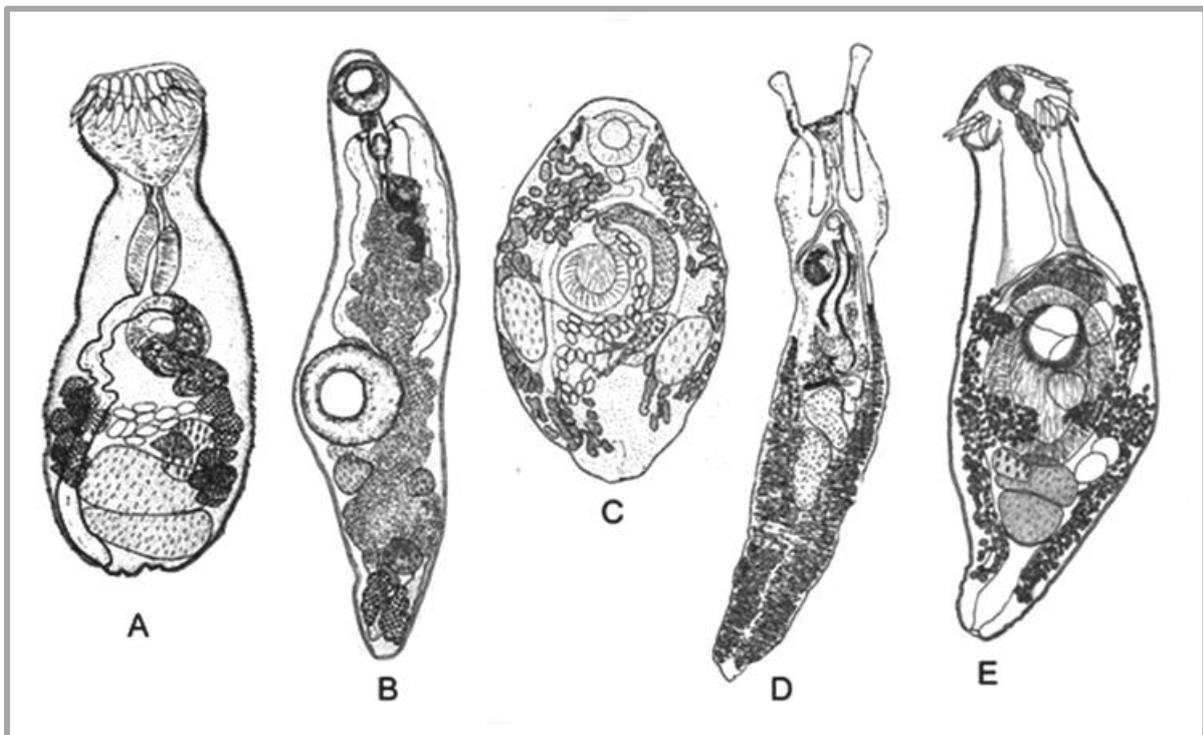


Figura 4.1. A. *Acanthostomum gnierii*, B. *Thometrema overstreeti*, C. *Creptotrema pati*, D. *Rhopalia coronatus*, E. *Petasiger argentinensis*. Adaptado de Lunaschi (1985a, 1986, 1988); Sutton y Lunaschi (1987); Lunaschi y Drago (2010).

La ventosa ventral habitualmente ubicada en algún punto de la línea media ventral, puede encontrarse en el extremo distal de un pedúnculo retráctil en algunas especies de hemiuroideos (Fig. 4.2.A). Ocasionalmente puede estar ausente (Fig. 4.2.B). Algunos digeneos carecen de ventosa oral y poseen la ventosa ventral desplazada hacia el extremo posterior del cuerpo, como es el caso de las especies de la familia Paramphistomidae (Fig. 4.2.C).

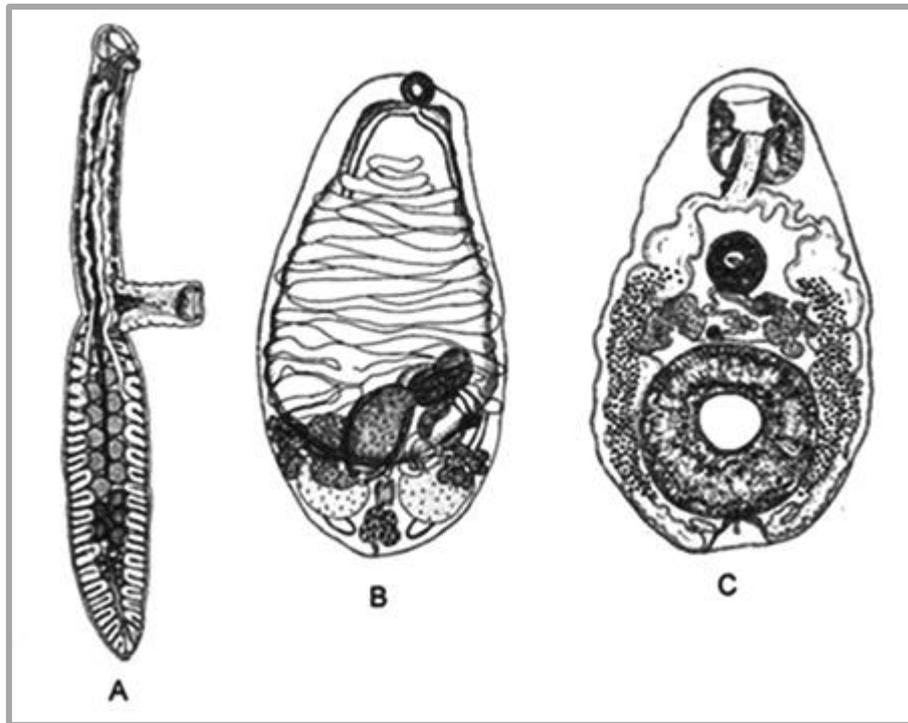


Figura. 4.2. A. *Syncoelium regaleci*, B. *Nudacotyle valdevaginatius*, C. *Cladorchis pyriformis*. Adaptado de Sutton y Lunaschi (1990); Villarreal y Dailey (1993); Sutton y otros, (1997).

En los Strigeidae existen órganos accesorios, musculares y glandulares, dispuestos simétricamente: las aurículas a cada lado de la ventosa oral, o las pseudo-ventosas, en este mismo nivel o más posteriormente.

Desde un punto de vista descriptivo, en los digeneos se pueden diferenciar siete tipos morfológicos que tienen en cuenta la ubicación de la boca, las ventosas y su condición hermafrodita o dioica (Fig. 4.3):

1- Tipo **anfistoma**: Presenta la ventosa ventral en, o cerca de, el extremo posterior y caracteriza a la familia Paramphistomidae.

2- Tipo **distoma**: Posee la ventosa ventral cerca o anterior a la mitad de la superficie ventral y es característico de muchas familias.

3- Tipo **monostoma**: Posee solo la ventosa oral, ya que la ventosa ventral se ha perdido secundariamente y caracteriza a las familias Notocotylidae y Nudacotylidae.

4-Tipo **gasterostoma**: En este tipo morfológico la ventosa anterior o *rhynchus* mantiene su posición en el extremo anterior, pero la boca se encuentra en la mitad de la superficie ventral para relacionarse a un tubo digestivo reducido y sacciforme; la ventosa ventral puede estar ausente y caracteriza a la familia Bucephalidae.

5- Tipo **echinostoma**: Presenta la ventosa oral rodeada por un collar provisto de una o dos hileras de espinas y caracteriza a la familia Echinostomatidae.

6- Tipo **holostoma**: Presenta una estrangulación que divide al cuerpo en dos regiones, una región anterior, o *forebody*, aplanada, cóncava, que incluye a los órganos de fijación (ventosas y órgano tribocítico u *holdfast organ*, situado detrás de la ventosa ventral) y de alimentación, y una región posterior, más estrecha, o *hindbody*, que contiene los órganos reproductivos.

7- Tipo **esquistosoma**: Presenta ambas ventosas, pero incluye formas dioicas cuyas hembras se alojan temporalmente en el canal ginecofórico del macho y caracteriza a la familia Schistosomatidae.

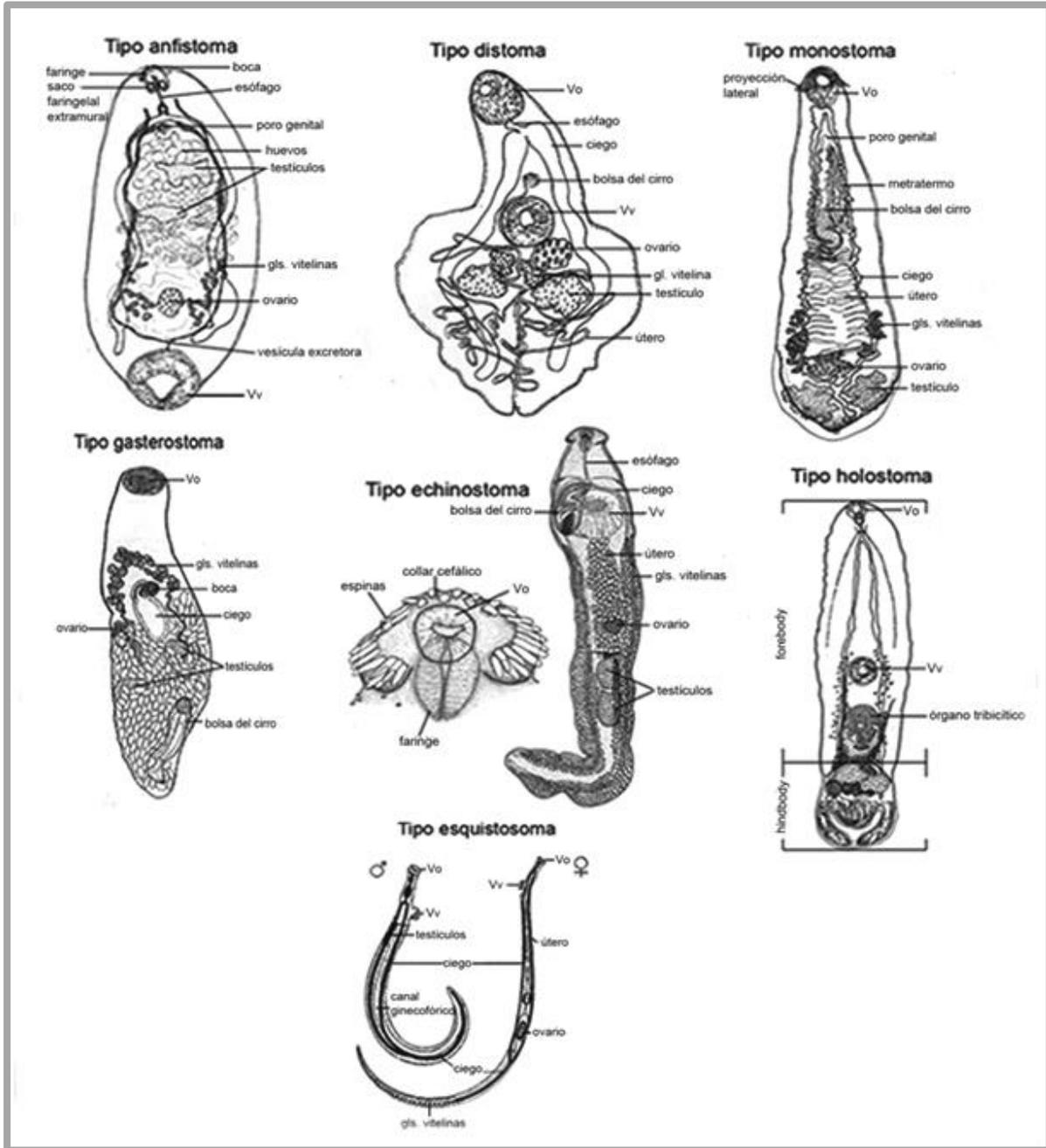


Figura 4.3. Tipos morfológicos: Tipo anfistoma, *Dadaytrema gracilis*; Tipo distoma, *Phyllodistomum spatula*; Tipo monostoma, *Hippocrepis hippocrepis*; Tipo gasterostoma, *Prosorhynchoides cambapuntaensis*; Tipo Echinostoma, *Echinostoma chloephagae*; Tipo holostoma, *Paradiplostomum abbreviatum*; Tipo esquistosoma, *Schistosoma mansoni*. Adaptado de Sutton y Lunaschi (1980); Lunaschi 1989a, 2004); Lunaschi y Martorelli (1990); Lunaschi y Sutton (1990); Sutton y otros, (1997).

Morfología interna

Pared corporal

La superficie del cuerpo de los digeneos está cubierta por un tegumento sincicial similar a los otros neodermata (ver Capítulo 2, Fig. 2. 2), y puede ser liso o presentar espinas o escamas. Por debajo de la lámina basal del tegumento se encuentra una fina capa de musculatura circular, le sigue una capa de músculos diagonales y luego una capa de músculos longitudinales, más gruesa. La estructura de las ventosas es esencialmente muscular. Poseen paquetes radiales y circulares que le permiten fijarse fuertemente sobre la superficie en la cual se adhieren.

Sistema digestivo

Tradicionalmente se conoce a los digeneos con un sistema digestivo constituido por boca, prefaringe, faringe, esófago, y dos ciegos digestivos o cruras intestinales. Pero puede tener una conformación de lo más variable, respecto de este plan estructural:

El sistema digestivo es incompleto por carecer de ano; está constituido por la boca (terminal o subterminal), faringe, esófago y ciego/s. Estos pueden estar representados por una única rama intestinal, mediana o lateral (por ejemplo en *Acanthostomum* spp., Fig. 4.1.A, *Unicaecum* spp., *Bucephalus* spp.); o dos ciegos intestinales largos, que pueden alcanzar la extremidad posterior (en la mayoría de las especies, Fig. 4.1.B,C,D,E) o ser cortos (por ejemplo en *Saccocoelioides* spp., Fig. 4.4.A), o por cuatro o cinco ciegos cortos (por ejemplo en Sanguinicolidae, Fig.4.4.B.). Cuando están presentes dos ciegos, pueden presentar numerosas ramificaciones ciegas (por ejemplo en *Fasciola hepatica*, Fig.4.4.C). Las ramas intestinales pueden unirse en la parte posterior conformando un anillo alargado en sentido antero-posterior (por ejemplo en Cyclocoelidae, Fig.4.4.D). En la familia Schistosomatidae, las dos ramas intestinales se unen en la región anterior y continúa un único ciego hasta la extremidad posterior.

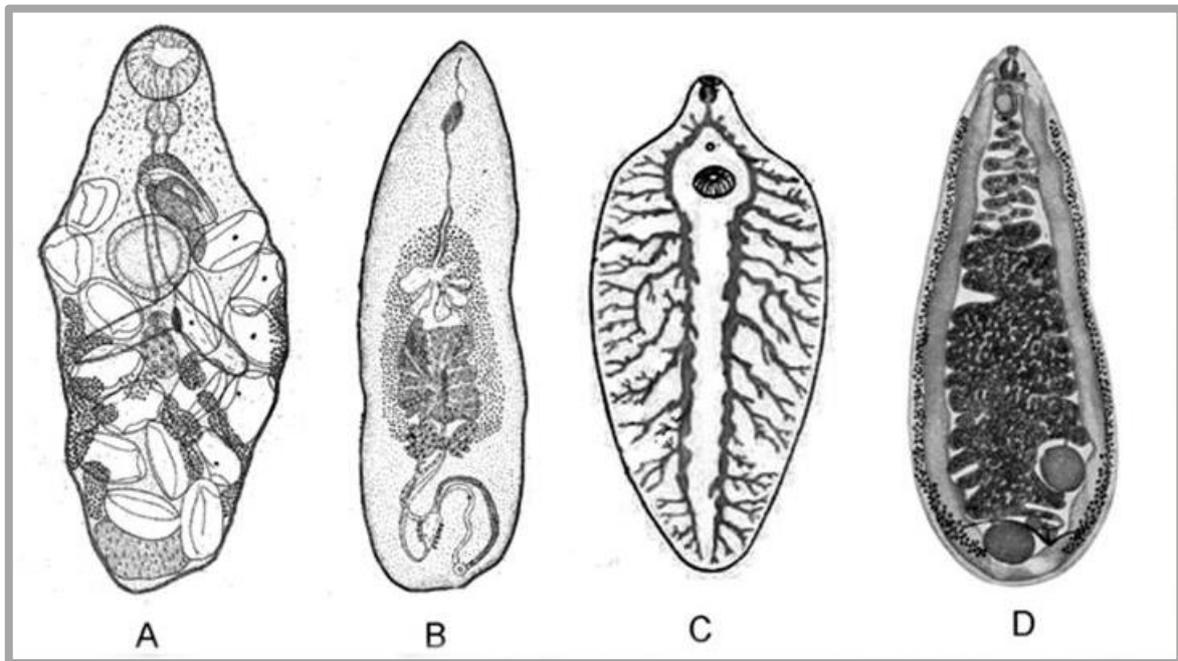


Figura 4.4. Distintos tipos de ramas intestinales. A. *Saccocoelioides carolae*, B. *Plehniella coelomica*, C. *Fasciola hepatica*, D. *Morishitium vagum*. Adaptado de Morishita (1924); Lunaschi (1984a, 1985b).

Excepcionalmente pueden poseer una o dos aberturas anales que le permiten volcar el contenido intestinal al exterior. Un poro anal se puede presentar cuando hay uno o dos ciegos (por ejemplo en *Acanthostomum* spp., Fig.4.1.A) o cuando las dos ramas intestinales se unen en la parte posterior del cuerpo en un solo canal de corto trayecto que desemboca al exterior por un poro anal independiente (en *Opecoelus* spp., Fig. 4.5.A, *Anisoporus* spp.). Cuando las dos ramas intestinales se relacionan con el exterior, cada poro anal se dispone a cada lado del poro excretor (en *Bianium* spp. Fig. 4.5.B).

Pueden tener los ciegos relacionados con los canales del aparato excretor o la vesícula excretora, en cuyo caso se denomina **uroprocto** (en *Opechona* spp. Fig. 4.5.C).

Finalmente, pueden carecer de sistema digestivo, como es el caso de algunas especies parásitas de murciélagos pertenecientes a la familia Anenterotrematidae.

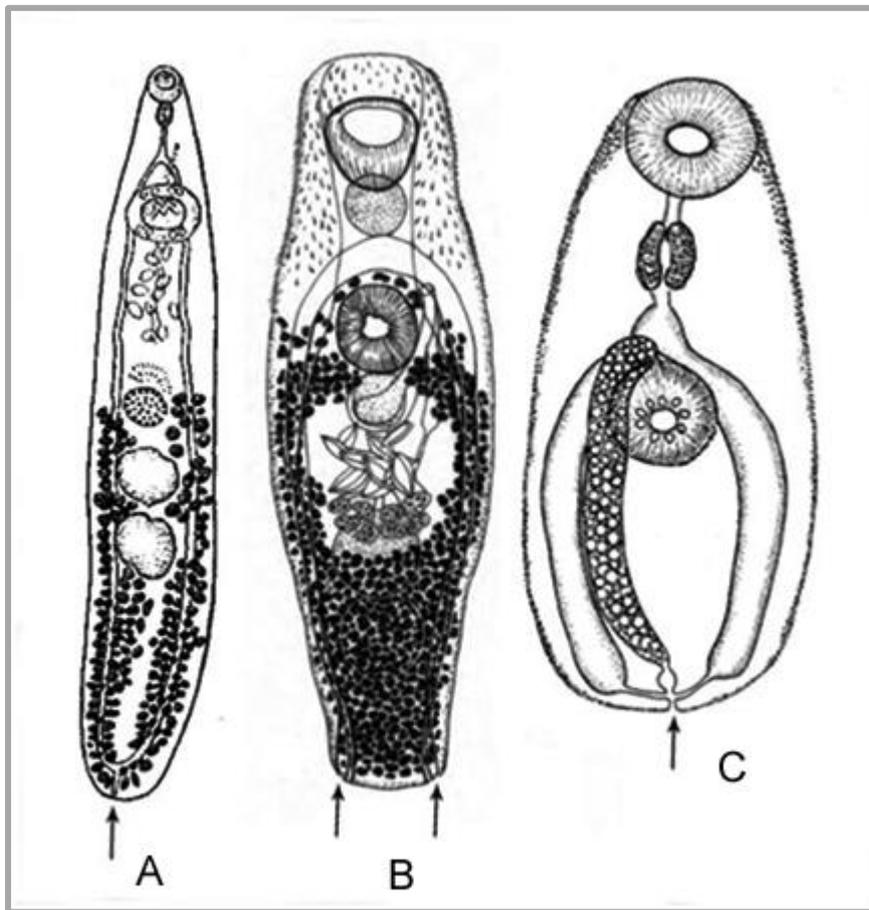


Figura 4.5. A. *Opecoelus thapari*, B. *Bianium arabicum* (las flechas indican los poros anales), C. *Opechona* sp. (la flecha indica el poro del uroprocto).

Sistema excretor

El sistema excretor de los digeneos adultos no es otro que el de sus cercarias (ver sección ciclos de vida), complejizado con nuevos protonefridios, con sus respectivos canales (Fig. 4.6). El poro excretor vuelca el contenido de la vesícula excretora al exterior; puede tener una posición terminal o subterminal y generalmente está localizado en la superficie dorsal de la extremidad posterior del cuerpo. En los Paramphistomidae, es completamente dorsal, desplazado por la voluminosa ventosa posterior. Excepcionalmente puede encontrarse en una posición más anterior, como en *Heromius chelydrae* que se ubica a nivel de la faringe.

Existen dos tipos de vesícula excretora:

Anepitheliocystidia, cuando la pared de la vesícula original de la cercaria persiste en el adulto.

Epitheliocystidia, cuando la pared de la vesícula original de la cercaria es sustituida por células mesodérmicas, resultando una vesícula excretora de paredes espesas.

En ambos casos, pueden adoptar la forma de V, Y o I. En su extremo proximal desembocan dos grandes canales colectores, uno anterior y otro posterior. Estos canales drenan los productos de otros menos importantes, los cuales reciben los productos de otros aún más delgados que terminan en las células flamígeras, principalmente agrupadas alrededor de las ventosas, faringe y órganos genitales (4.6).

El órgano de Manter o vesícula excretora accesoria, está presente en algunos representantes de familia Sclerodistomidae, parásitos de peces teleósteos marinos. Puede estar representado por una o dos vesículas tubulares, ubicadas dorsal o dorsolateralmente a la vesícula excretora, con la que se comunica ventral y subterminalmente.

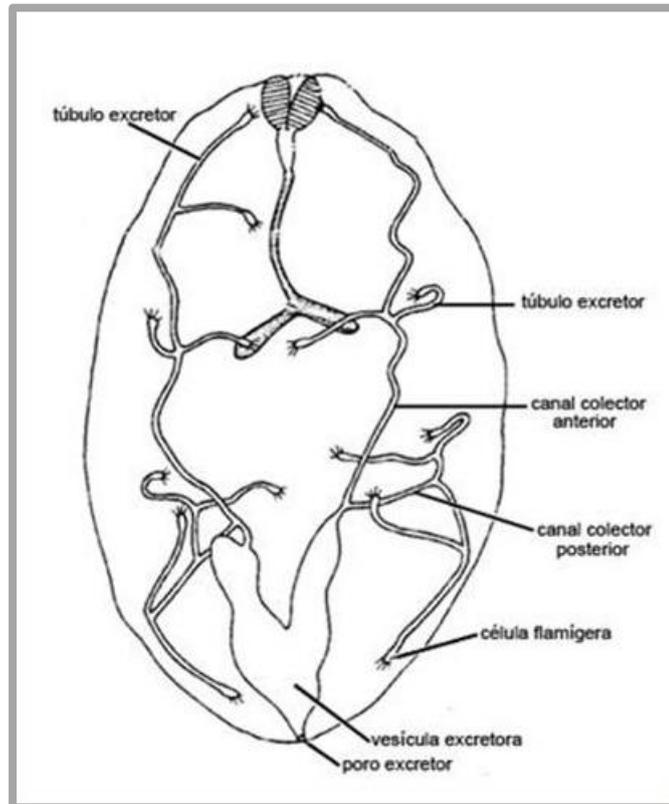


Figura 4.6. Esquema del sistema excretor.

Sistema nervioso

Consiste en un par de ganglios cerebrales simétricos unidos por una ancha comisura y un plexo sub-muscular concentrado en cordones longitudinales y conectivos transversos. Los dos ganglios cerebrales se hallan ubicados por detrás de la ventosa oral y por delante de la faringe. De los ganglios se desprenden dos grupos de cordones. El grupo anterior, comprende tres pares que inervan la ventosa oral y la región vecina. El grupo posterior comprende, igualmente, tres pares de cordones que alcanzan la extremidad posterior, de posición dorsal, ventral y lateral; los cordones ventrales son los más desarrollados. Cada par emite cordones transversos que reúnen los dos cordones que lo componen. Finalmente, estos cordones se ramifican en muy finas ramas formando una red bajo el tegumento e inervan los órganos, especialmente la ventosa ventral y la faringe.

Los órganos de los sentidos están representados por los ocelos o tachas oculares de color oscuro, que están presentes en los miracidios, las cercarias y que prácticamente desaparecen en el adulto, quedando solo vestigios en algunos de ellos. Los ocelos, generalmente en número de dos, se disponen simétricamente en la región anterior. Las cercarias poseen células sensitivas, no siempre visibles, distribuidas en la superficie del cuerpo. En el adulto se pueden encontrar papilas táctiles dispuestas en la región ventral de la ventosa oral.

Sistema linfático

En la mayoría de los Digenea la circulación linfática está representada por un líquido que se desplaza a través del parénquima. Sin embargo, en algunos grupos, existe una serie de canales en los cuales circula este líquido. La mayor complejidad se observa en representantes de las familias Paramphistomidae y Microscaphiidae. Estos canales son contráctiles, y recorren longitudinalmente al cuerpo. Su número es variable, aunque generalmente se encuentran 3 pares: 1 par dorsal, 1 par ventral y 1 par lateral. Estos canales presentan ramificaciones que se localizan en la parte anterior o en todo su recorrido.

Sistemas reproductivos

La mayoría de los trematodos son hermafroditas, a excepción de los representantes de la familia Schistosomatidae, algunos son capaces de auto-fertilización y otros requieren de fertilización cruzada para producir descendencia viable.

Sistema reproductor masculino

Está constituido por testículos con conductos eferentes y deferentes, asociados a glándulas prostáticas, que conducen los espermatozoides al órgano copulador.

Los testículos son, por lo general, dos, dispuestos en *tandem* (uno detrás del otro) (Fig. 4.5.A), en diagonal, (Fig. 4.4.D) o simétricamente (uno al lado del otro) (Fig. 4.2.B). Algunas especies poseen solo uno (en Monorchidae y Haploporidae) (Fig. 4.4.A), otras un número mayor, por ejemplo, 9 en *Gorgodera* spp., hasta más de 200 en algunas especies de Schistosomatidae y entre 25-700 en Orchipediidae (Fig. 4.2.A.).

Los testículos pueden ser de contorno irregular, globosos (redondeados u ovalados), lobulados (Fig. 4.2.C) o ramificados. Su posición con respecto a otros órganos constituye un carácter taxonómico muy importante: por ejemplo, pre- o postacetabular, pre- o postovariana, cecales, inter- o extracecales.

La espermatogénesis se cumple en el testículo de los individuos adultos. Se efectúa siguiendo un plan clásico: tres generaciones de espermatogonias, dos generaciones de espermatocitos, cuya segunda es haploide, y finalmente espermátidas que se transforman en espermatozoides. En algunas especies están contenidos en espermátiforos (*Steringophorus* spp., *Steringotrema* spp., *Monascus* spp.).

De cada testículo parte un conducto eferente; estos conductos eferentes se reúnen en un solo conducto deferente, que se relaciona con la bolsa o saco del cirro o bien con el saco del *sinus*. La bolsa o saco del cirro es un saco muscular que rodea la porción terminal del ducto masculino, incluyendo al cirro, espinoso o no. El canal deferente puede dilatarse en el interior de la bolsa del cirro formando una vesícula seminal interna o bien, por fuera de ella, en tal caso se la refiere como vesícula seminal externa. Luego retoma su diámetro primitivo, y se vuelve a dilatar, rodeándose de células glandulares prostáticas, conformando la región o *pars* prostática. Se continúa con un corto ducto eyaculador y el cirro eversible. Tanto la región prostática como el cirro son modificaciones del ducto eyaculador. En algunas familias la bolsa del cirro está ausente (en algunos Schistosomatidae y Gorgoderidae) y en otras es el cirro quien está ausente (Paramphistomidae, Schistosomatidae, Dydimozoidae) (Fig. 4.7.A)

El saco del *sinus* (Fig. 4.7.B) es un saco que rodea la base del atrio genital, cuando presente, y encierra al ducto hermafrodita y/o la porción terminal del ducto eyaculador y útero. Se presenta en los digeneos hemiuroides y tiene la función de evertir al órgano del *sinus* permanente o la formación del órgano del *sinus* temporario a partir del ducto hermafrodita.

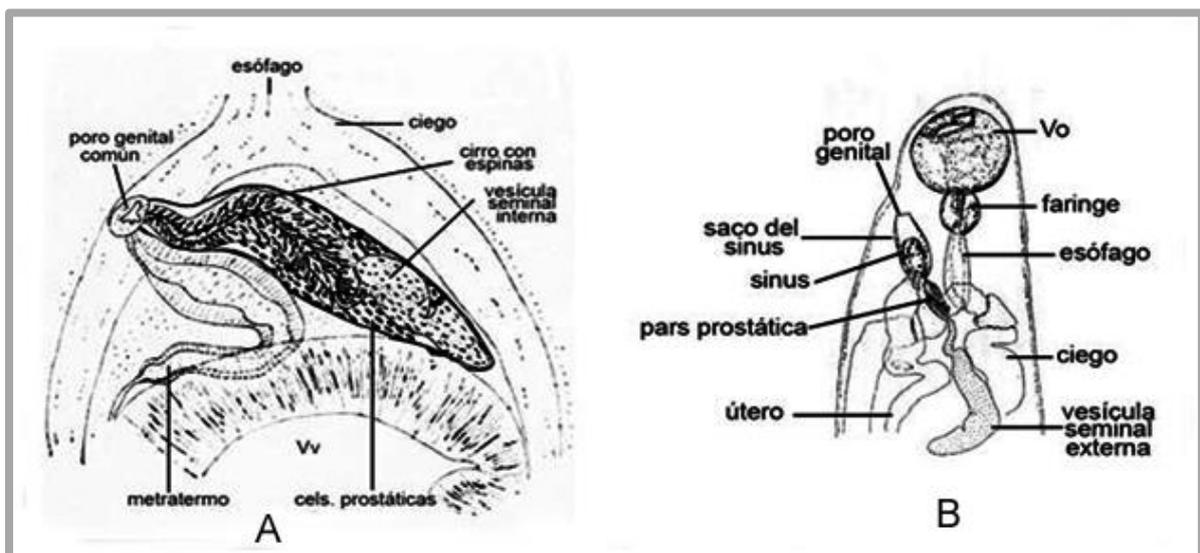


Figura 4.7. A. Detalle de la genitalia terminal de *Truvrema stenocotyle* mostrando la bolsa del cirro y el metratermo (Modificado de Lunaschi y Sutton, 1985). B. Detalle de la genitalia terminal de *Genarchella parva*, mostrando el saco del *sinus* (Modificado de Lunaschi, 1990).

Sistema reproductor femenino

Se compone de ovario y glándulas que proveen los elementos necesarios para el desarrollo del huevo. Los conductos genitales tienen un trayecto complicado y variable según las especies.

El ovario es una masa redondeada u ovalada, raramente lobulada o ramificada. Su posición en relación a los testículos, difiere y es un carácter taxonómico de gran importancia. Las oogonias se desarrollan en la pared del ovario; los ovocitos completamente desarrollados se hallan en su centro y al salir caen en el oocampo, que es una estructura campaniforme y representa el nacimiento del oviducto. Este ducto posee un epitelio con células ciliadas que hacen progresar los huevos. A poca distancia se encuentra una porción donde desembocan varios conductos, en un orden variable según las especies, y una dilatación denominada ootipo (Fig. 4.8).

- El viteloducto, que vuelca los productos de secreción de las glándulas vitelínicas. Generalmente estas glándulas se presentan con numerosos folículos dispuestos en dos bandas laterales, simétricas y extracecales. Los ductos de cada folículo se unen en dos conductos colectores transversales, los que a su vez se unen en un viteloducto común, aproximadamente en la mitad del cuerpo. Las dos bandas laterales de glándulas, pueden estar limitadas a la parte media del cuerpo, o con una distribución más amplia, por delante o por detrás de la ventosa ventral, pudiendo juntarse en las extremidades e invadir ambas regiones. En algunas especies las glándulas están agrupadas en racimos, en otras concentradas en dos grupos, macizos o foliculares, simétricos, o bien los folículos dispuestos en una sola banda. Todas estas disposiciones tienen importancia taxonómica. La función de estas glándulas es segregar el material vitelínico y glóbulos de la cáscara que al rodear al huevo en desarrollo, se cementan, endurecen y forman la cáscara. El proceso de endurecimiento incluye el curtido de las proteínas (esclerotina) por medio de quinonas.

- El canal de Laurer, que parte del oviducto; puede desembocar en la superficie dorsal del cuerpo o terminar ciego en el parénquima. Posee generalmente un trayecto corto, pero en algunos paramfistómidos posee un trayecto más largo y desemboca junto al poro excretor. Se considera que sirve para evacuar los desechos de la fecundación, especialmente el exceso de secreción de las glándulas de Mehlis y vitelínicas.

- Las glándulas de Mehlis, se encuentran rodeando al ootipo. Se le han atribuido distintas funciones, tales como lubricación para el pasaje de los huevos, activación de los espermatozoides, liberación de glóbulos de la cáscara de las células vitelinas, activación del proceso de curtido de la quinona y proporciona una membrana que sirve como plantilla en la que se acumulan las gotitas de la cáscara para formar la cáscara del huevo (Smith, 1994).

- el receptáculo seminal, que desemboca antes del canal de Laurer. Es una simple bolsa que desemboca en el oviducto por un canal muy corto o apenas marcado. Es un reservorio de espermatozoides, que provienen una autofecundación o de la copula con otro individuo, que permanecen esperando la maduración de los óvulos. Puede estar ausente y, en este caso los espermatozoides pueden acumularse en el útero (receptáculo seminal uterino) o en el inicio del canal de Laurer (receptáculo seminal canalicular).

Al ootipo le continúa el útero, de largo variable según las especies: relativamente corto, ocupando el espacio pre-ovariano, rectilíneo, conteniendo pocos huevos, o ser extremadamente largo con numerosas asas tanto en el *forebody* como en el *hindbody*. Se puede constatar la madurez de los huevos en el útero ya que al comienzo son transparentes y luego más y más oscuros, al tiempo que se desarrolla el embrión en su interior. La porción terminal del útero se denomina metratermo que termina en el poro genital (Fig. 4.7.A). Cuando está bien diferenciado, se compone de capas musculares, casi inexistentes en el resto del útero, de un tegumento grueso y a menudo de una vaina de células glandulares. El metratermo sirve no solo para la evacuación de los huevos, sino también como vagina, al recibir los espermatozoides durante la copula.

Tanto el sistema reproductor femenino como el masculino, a través de los respectivos poros genitales, se relacionan con un atrio genital común que se comunica con el exterior a través de un poro genital común. Este poro genital puede tener diversas localizaciones; lo más frecuente, sobre la superficie ventral y por delante de la ventosa ventral, en algunas ocasiones, lateralmente o también en, o cerca de, la extremidad posterior.

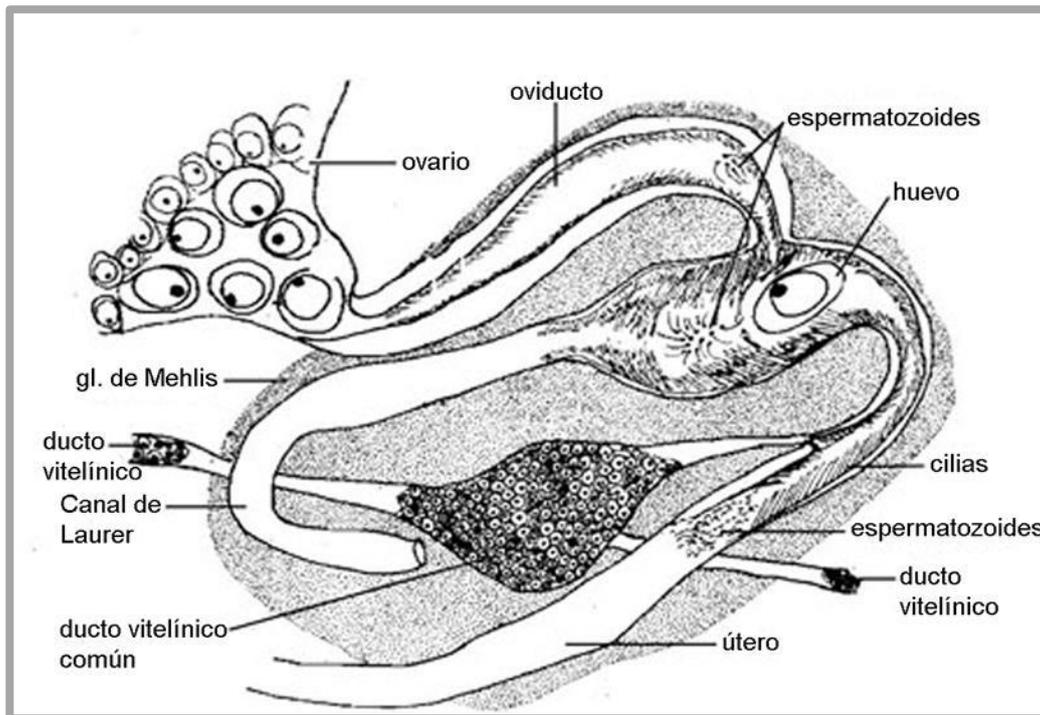


Figura 4.8. Detalle del complejo ovárico de *Magnivittellinum simplex* (Adaptado de Lunaschi, 1989b).

Ciclo de vida y morfología de las larvas

El ciclo de vida de los digeneos es heteroxeno y se caracteriza por una reproducción asexual de las larvas (poliembrionía). La mayoría de los autores coinciden en que el ciclo de vida básico incluye tres hospedadores (Poulin, 1998; Bush y otros, 2001). El hospedador definitivo (Hd) es, generalmente, un vertebrado en el cual alcanza la madurez sexual; en el primer hospedador intermediario (Hi) se produce la reproducción asexual y es por el que exhiben mayor especificidad; este hospedador intermediario puede ser un molusco gasterópodo, de hábitos acuáticos o terrestres, o algunas familias en bivalvos; y un segundo hospedador intermediario (vertebrado o invertebrado), puede actuar como un vehículo para la transferencia al hospedador definitivo (Fig. 4.9).

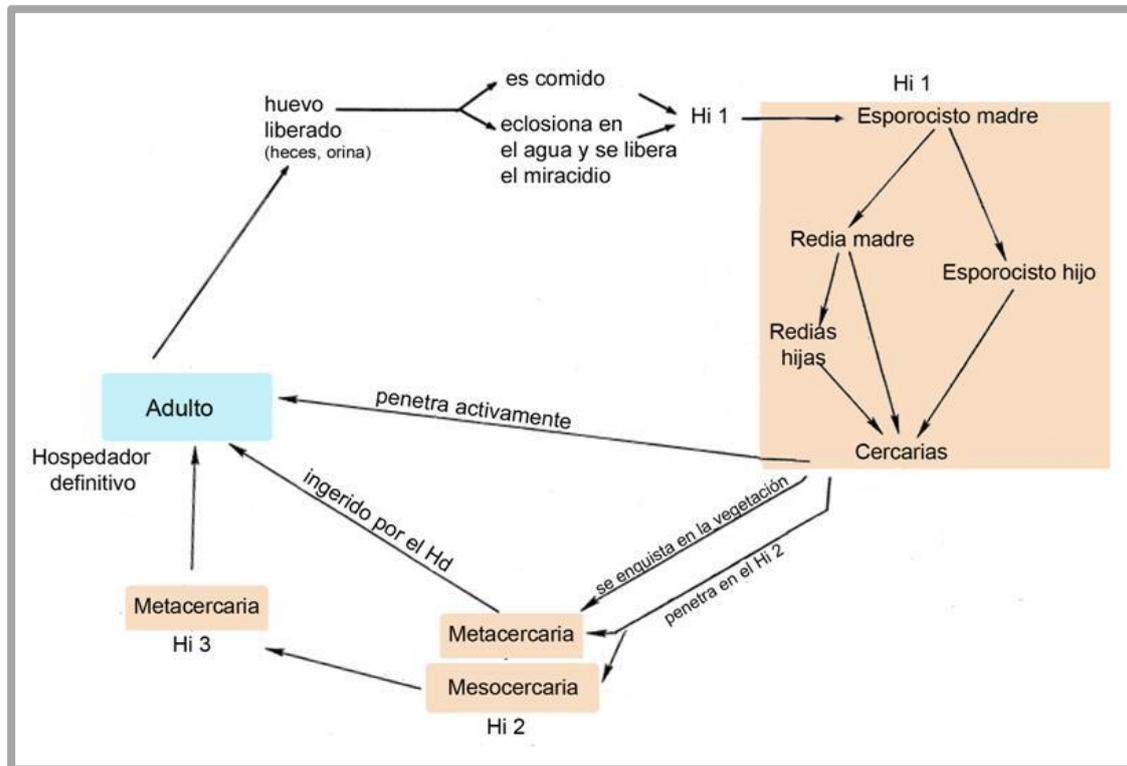


Figura 4.9. Ciclo de vida generalizado de digeneos. Abreviaturas: Hi 1, primer hospedador intermediario; Hi 2, segundo hospedador intermediario; Hi 3, tercer hospedador intermediario.

El **miracidio** (Fig. 4.10), es una minúscula larva de forma piriforme, ciliada, nadadora, que requiere un medio acuático para buscar un hospedador adecuado. Posee una epidermis ciliada, aplanada, constituida por un número determinado de células, por lo general de 18 a 21, dispuestos en cuatro o cinco hileras. Posee una papila apical retráctil en el extremo anterior que no lleva cilios, pero lleva cinco pares de aberturas correspondientes a los conductos de las glándulas de penetración y dos pares de terminaciones nerviosas sensoriales. Una glándula apical puede estar presente en el tercio anterior del cuerpo, sería la encargada de secretar enzimas histolíticas. En algunas especies, el miracidio puede presentar un estilete y en otras, espinas. El miracidio tiene una variedad de órganos sensitivos y terminaciones nerviosas, incluidas adaptaciones para la fotorrecepción (ocelos), quimiorrecepción, tangorrecepción y estatorrecepción. En su mitad posterior se encuentran las células germinales que darán origen a los siguientes estadios larvales.

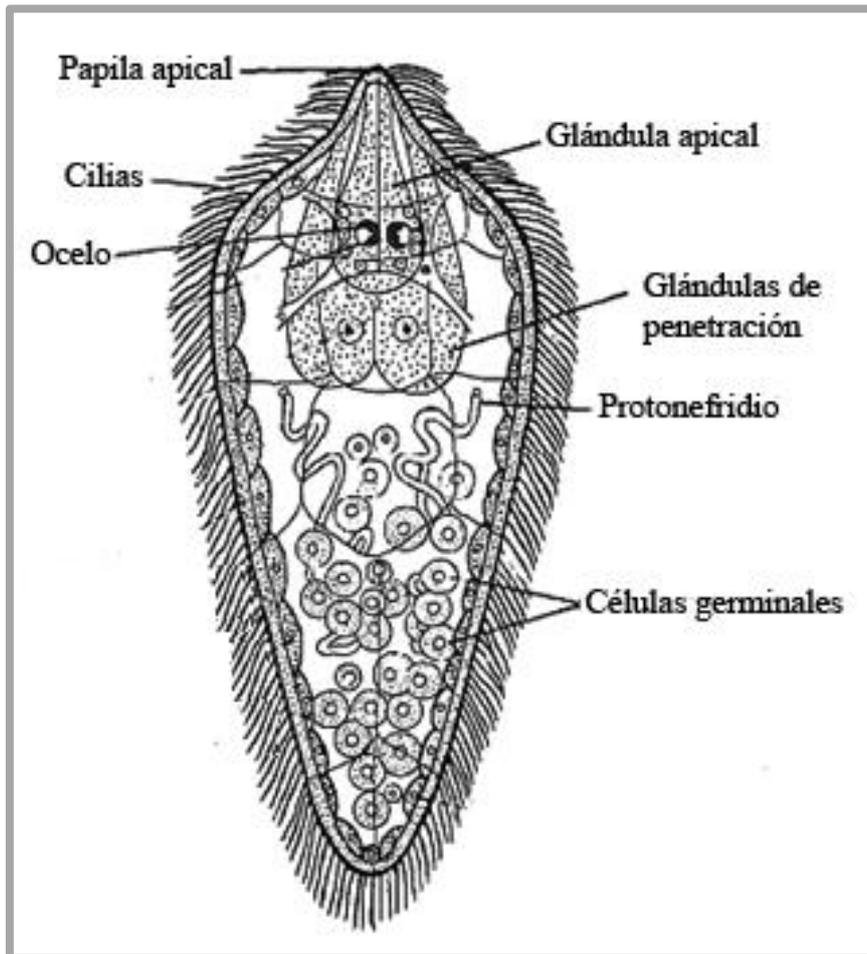


Figura 4.10. Estructuras internas del miracidio

Puede penetrar activamente en el primer hospedador intermediario gracias a la secreción de sus glándulas cefálicas, que producen la lisis de los tejidos, o bien, puede penetrar pasivamente cuando el hospedador ingiere los huevos que contienen el miracidio. Luego de penetrar el miracidio en el molusco, migra a un lugar específico, que depende de la especie parásita y hospedadora (hepatopáncreas, gónada, o manto). Allí, se transforma en **esporocisto**, que no es más que un saco germinal amorfo. En su interior, se produce una forma especial de reproducción asexual (poliembrionía) que da origen, según la especie parásita, a esporocistos hijos o **redias**. Morfológicamente, las redias son muy distintas de los esporocistos, pueden tener dos o cuatro apéndices (procesos ambulacrales) y poseen boca, faringe y un intestino en forma de saco. La presencia de estas estructuras indica que se alimentan ingiriendo tejidos del hospedador, no consumen redias de su propia especie, pero sí pueden depredar los estadios larvales de otras especies de digeneos que puedan estar presentes.

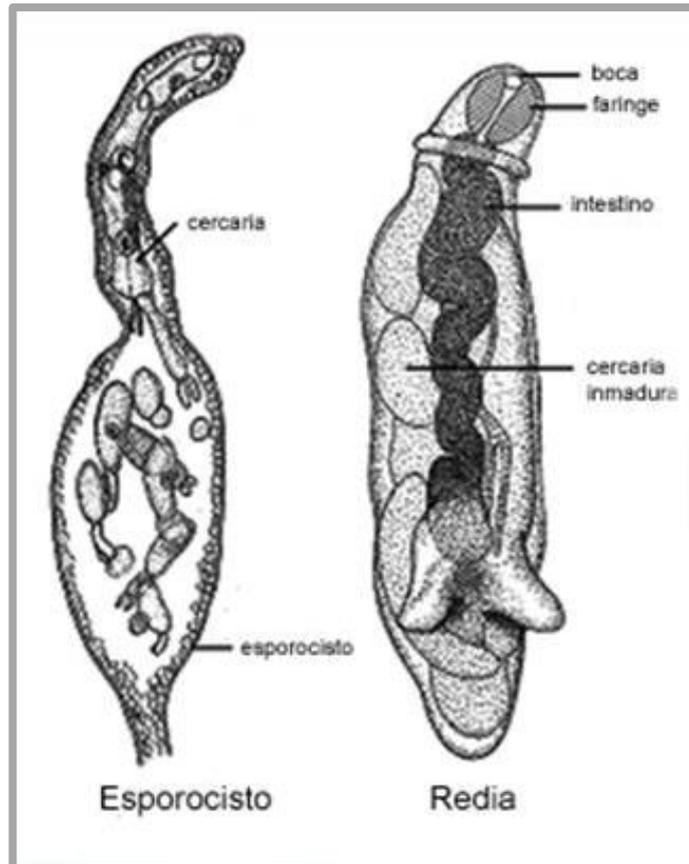


Figura 4.11. Esporocistos de Strigeidae con furcocercarias en formación y redia de *Echinostoma* sp. Conteniendo cercarias (Modificado de Grassé 1961).

El desarrollo en el interior del molusco continúa con una poliembrionía en la redia que da origen a una nueva generación de redias o a **cercarias**. Estas últimas, constituyen el último estadio de la multiplicación asexual. Están destinadas a transformarse en adultos en el hospedador definitivo y pueden presentar esbozos de los órganos de la forma adulta. Como puede verse en la Fig. 4.12, su morfología es sumamente variable. Poseen un cuerpo de forma globular, cilíndrica u oval, y una cola generalmente bien desarrollada y compleja; la cola puede estar reducida a un breve apéndice e incluso estar ausente. El número y posición de las ventosas, la presencia o ausencia de faringe y la longitud de los ciegos aportan información sobre el adulto en que se van a transformar. Así, si las cercarias poseen en su extremidad anterior un estilete de consistencia rígida (xiphidiocercaria), es indicativo que para enquistarse, debe penetrar activamente en un segundo hospedador intermediario. En ausencia de estilete, la cercaria puede penetrar en el segundo hospedador intermediario deshaciendo el tejido, a manera de lima, mediante finas espinas que cubren toda su región anterior. Las cercarias poseen un complejo sistema glandular. Cuando poseen estilete, desembocan en su base los canales provenientes de glándulas unicelulares, en número y disposición variable según las especies, cuya secreción es de naturaleza enzimática y, al disolver los tejidos del hospedador, facilita su penetración. Las cercarias que deben enquistarse en el medio, sin penetrar en otro hospedador, poseen glándulas cistógenas tegumentarias dispuestas en todo el cuerpo, en una región, o en islotes. Estas glándulas contribuyen a la formación de un quiste resistente a los agentes externos.

Las cercarias pueden presentar ocelos, generalmente en número de 2, dispuestos simétricamente en la región antero-dorsal y de función sensitiva; estos ocelos desaparecen en el adulto.

Estos estadios larvales tienen un sistema excretor más desarrollado que los estadios anteriores al adquirir una vesícula excretora dispuesta en la extremidad posterior del cuerpo y cuya forma que tiene importancia taxonómica. El sistema excretor es protonefridial con células vibrátiles agrupadas de a 2, 3 o más; cada una vuelca su contenido en un túbulo; estos túbulos se reúnen en canales colectores dispuestos simétricamente en cada lado del cuerpo y en las regiones anterior, media y posterior; estos canales terminan, gene-

ralmente formando dos conductos, uno proveniente de la parte anterior, otro de la parte posterior, que al fusionarse en la parte media, forman 2 canales colectores que se relacionan con la vesícula excretora. Ésta tiene típicamente la forma de Y o V, y posee un poro excretor que se abre en la parte terminal o subterminal del cuerpo. Este sistema excretor, se prolonga en la cola de la cercaria mediante un canal que la recorre longitudinalmente; en el caso de las furcocercarias, se bifurca y evacúa su contenido mediante dos poros excretores simétricos, dispuestos en su parte media o bien más posteriormente. El sistema genital, contrariamente, está representado por esbozos poco característicos que se los distingue, generalmente, como masas o cadenas celulares en la región de la ventosa ventral.

De acuerdo a su morfología, se pueden reconocer diferentes tipos de cercarias:

Furcocercaria: poseen cola bifurcada, penetran directamente a través de la piel o cutícula del segundo Hi o al Hd; poseen glándulas de penetración y pueden o no tener ocelos (Schistosomatidae, Diplostomidae, Bucephalidae) (Fig. 4.12.A).

Microcerca: Cercarias con la cola reducida a un muñón. Se desarrollan, a partir de esporocistos, en moluscos tanto marinos como de aguas continentales y se pueden enquistar en hirudíneos (Fig. 4.12.B).

Xifidiocercaria: Las cercarias de este grupo poseen un estilete en la ventosa oral. Se desarrollan a partir del esporocisto (Fig. 4.12.B).

Monostoma: poseen solo la ventosa oral y ocelos o tachas oculares (Fig. 4.12.C). En un ciclo biológico el que se desarrolla este tipo de cercaria, puede faltar el estadio de esporocisto; el miracidio origina directamente redias, luego cercarias que se enquistan sobre un soporte en el medio ambiente.

Anfistoma: caracterizada por poseer la ventosa ventral en la extremidad posterior del cuerpo (Fig. 4.12.D). Se desarrollan a partir de redias.

Cistocerca: Cuando el cuerpo de la cercaria es capaz de retraerse en una cavidad de la cola considerablemente hipertrofiada (Fig. 4.12.E).

Trichocerca: es una cercaria del tipo dístoma con la cola provista de pelos. La mayoría son marinas y han sido encontradas en el plancton y probablemente corresponden a trematodes de peces marinos (Fig. 4.12. F)

Echinostoma: Son muy fáciles de reconocer por el collar de espinas que rodea a la ventosa oral. El número y disposición de estas espinas permite determinar a su forma adulta (Fig. 4.3).

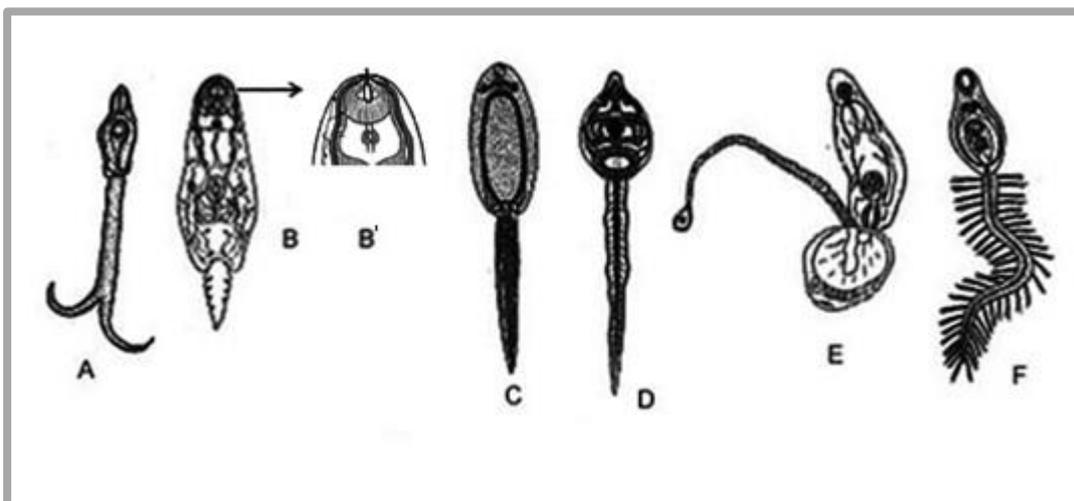


Figura 4.12. Tipos de cercarias. A. Furcocercaria, B. Microcerca- xifidiocerca, B'. Detalle de su extremo anterior mostrando el estilete, C. Monostoma, D. Anfistoma, E. Cistocerca, F. Trichocerca (Adaptado de Grassé 1961).

Las cercarias maduras emergen de la redia a través de un poro, salen del molusco y se dispersan en el medio. La mayoría de las cercarias son bastante pequeñas, pero pueden llegar a medir varios mm de longitud.

El segundo hospedador intermediario puede ser un invertebrado (por lo general insectos acuáticos o crustáceos bentónicos), o bien un vertebrado (peces o anfibios). Algunas especies no requieren un segundo hospedador intermediario, pudiendo penetrar directamente en el hospedador definitivo (*Schistosoma* spp.), enquistarse en la vegetación (*Fasciola* spp.), enquistarse en el esporocisto o en la redia que se desarrolló en el primer hospedador intermediario (algunas especies de *Echinostoma*). Una vez que la cercaria penetra en el segundo hospedador intermediario, se despoja de su cola y se convierte en una **metacercaria**, en el que puede o no enquistarse. Esta metacercaria es similar al adulto, pero sexualmente inmadura.

Finalmente, el siguiente paso para que concluya un ciclo de vida con tres hospedadores, requiere que un hospedador definitivo apropiado depreda al hospedador intermediario portador de las metacercarias. Una vez que logra alcanzar al hospedador definitivo apropiado, la metacercaria migra al sitio específico para la especie, donde madura sexualmente.

Algunas pocas especies de digeneos (*Alaria* spp.), poseen un estadio intermedio larval entre los estadios de redia y metacercaria denominado **mesocercaria**.

La formación de mesocercarias constituye un caso particular; las cercarias emergidas de un molusco y luego de atravesar la piel de un renacuajo, pierden la cola y sin mayores cambios, permanecen en este hospedador como mesocercaria, sin enquistarse. Si el renacuajo es comido por un hospedador paraténico (por ejemplo ranas, serpientes o ratones), estas mesocercarias se mantienen en este estadio a la espera de un hospedador definitivo adecuado. En el hospedador paraténico, las larvas pueden vivir indefinidamente, contribuyendo a la distribución temporal y espacial del parásito (*Alaria americana*, Fig. 4.13).

Glosario (Según Poulin y Cribb, 2002)

Cercaria: Una etapa larval de digeneos, producidos asexualmente por esporoquistes o redias, y puesto en libertad desde el primer hospedador intermediario.

Hospedador definitivo: Es el hospedador (generalmente un vertebrado) en el que los digeneos adultos se reproducen sexualmente.

Primer hospedador intermediario: Es el hospedador (generalmente un molusco) en el que las larvas de digeneos multiplican asexualmente para producir cercarias.

Metacercaria: Es la etapa larval final en el ciclo de vida de los digeneos, suelen permanecer enquistadas y quiescentes en el segundo hospedador intermediario.

Miracidio: Es la primera etapa larval de los digeneos, nacido de un huevo, son ciliados y, a menudo nadan libremente.

Progénesis: Es el desarrollo precoz del sistema reproductivo, que lleva a la madurez sexual temprana en etapas juveniles.

Redia: Es una etapa asexual de desarrollo en algunos digeneos, que generalmente se producen por esporocistos.

Segundo hospedador intermediario: Es el hospedador infectado por cercarias y en el que se desarrollan las metacercarias, a menudo dentro de un quiste.

Esporocisto: Es la etapa asexual de desarrollo en los digeneos, que se encuentran en el primer hospedador intermediario.

Modelos de ciclos de vida

Alaria americana posee un ciclo de vida complejo, involucra a 4 hospedadores. Los adultos parasitan el intestino delgado de carnívoros, especialmente cánidos. Los huevos operculados, son eliminados al medio acuático con las heces y eclosionan los miracidios que nadan hasta penetrar en un molusco pulmonado de aguas continentales de la familia Planorbidae. En este hospedador, se transforma en esporocisto, el que da origen a esporocistos hijos y furcocercarias. Estas cercarias abandonan al hospedador y nadan en busca de un segundo hospedador intermediario, un renacuajo, donde se transforman en mesocercarias, capaces de infectar a un hospedador paraténico o a un hospedador definitivo. Si un canido se come un renacuajo o una rana parasitada, las mesocercarias atraviesan el tubo digestivo, penetran en el celoma y pasan a los pulmones y aquí se transforman en una metacercaria del tipo *diplostomulum*. Estas migran a la tráquea y finalmente pasan al tracto intestinal donde se desarrollan como adultos (Fig. 4.13).

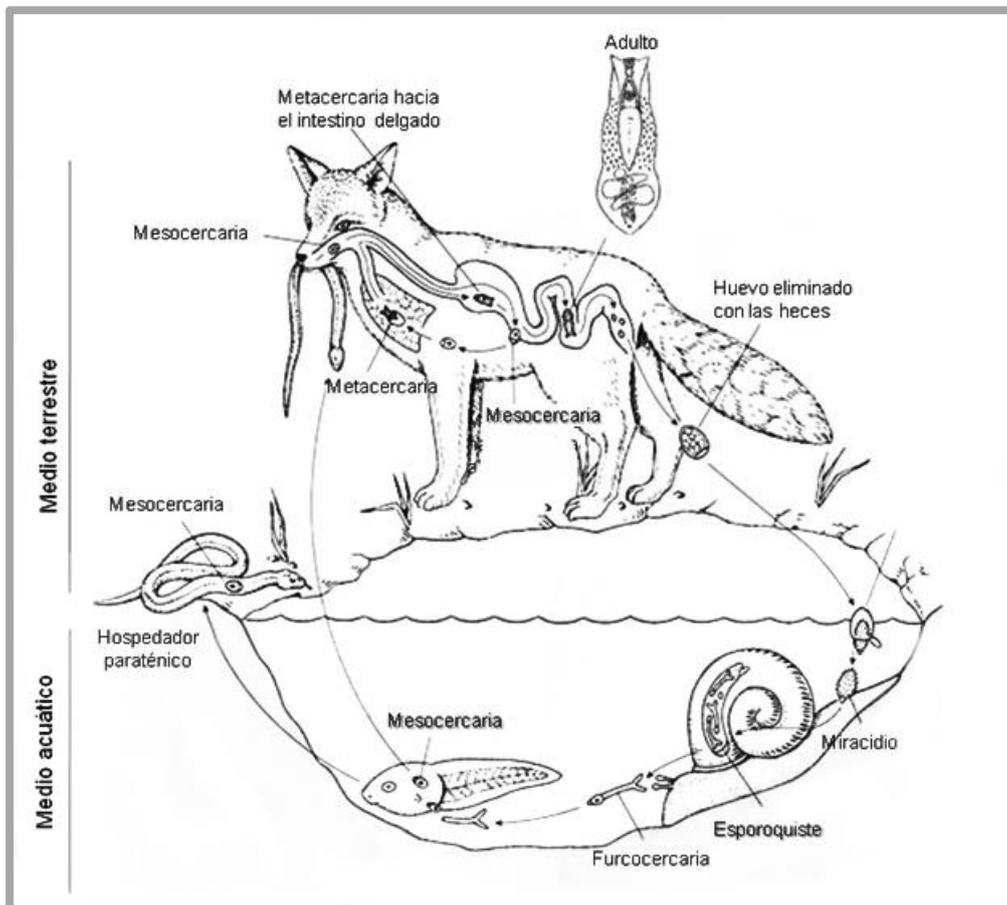


Figura 4.13. Ciclo de vida *Alaria americana*.

El ciclo biológico de *Austrodiplostomum mordax* requiere 3 hospedadores obligatorios. El primer hospedador, *Biomphalaria peregrina* (Gasteropoda, Planorbidae) vive preferentemente sobre plantas acuáticas y posee una amplia distribución en las aguas continentales sudamericanas. El segundo hospedador lo constituyen peces de aguas continentales, en especial el pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Atherinopsidae). El hospedador definitivo es el biguá, *Phalacrocorax brasilianus* (Phalacrocoracidae) y posiblemente otras aves ictiófagas (Fig 4.14).

El miracidio emergido del huevo, eliminado con heces del biguá, representa el primer estadio larval libre. Este miracidio es ciliado, en su región anterior posee 2 ocelos, una glándula apical y glándulas de penetración o cefálicas, cuya secreción de naturaleza enzimática le facilitaría la penetración en *B. peregrina*, y numerosas células germinales.

Luego de penetrar el miracidio, se localiza en la región anterior del caracol entre el corazón y el extremo anterior y se transforma en esporoquiste madre caracterizado por poseer masas germinales en distinto estado de desarrollo, un poro de puesta y restos de pigmento de los ocelos del miracidio. Las células germinales que contiene, dan lugar los esporoquistes hijos; éstos salen a través del poro de puesta y migran al hepatopáncreas y la gónada. Los esporoquistes hijos se diferencian del esporoquiste madre por carecer de restos de pigmento.

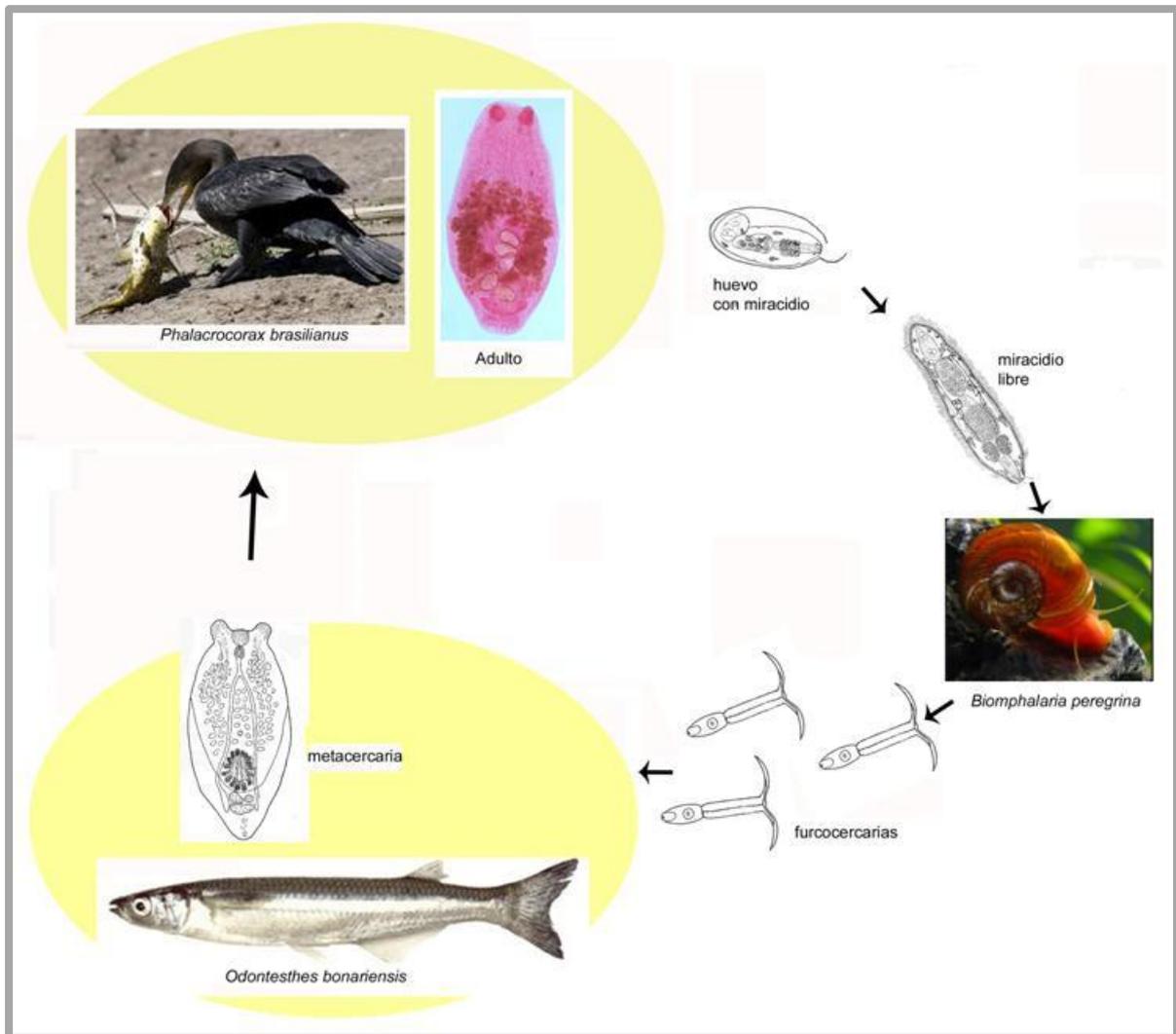


Fig. 4.14. Ciclo biológico de *Austrodiplostomum mordax*.

Estos esporoquistes hijos producen entre 20 y 25 furcocercarias a partir de las masas de células germinales de su interior. Estas cercarias nadan libremente, alternando fases de actividad y fases de reposo, y penetran activamente en el segundo hospedador intermediario, *O. bonariensis*, donde se transforman en metacercarias. Este estadio larval se localiza en el diencéfalo, mesencéfalo y metaencéfalo, rara vez en la médula. Ostrowski de Núñez (1977) refiere haber hallado infecciones naturales por estas metacercarias en *O. bonariensis*, *Basilichthys microlepidotus*, *Austroatherina smitti*, *Jenynsia lineata*, *Percichthys trucha* y *Oncorhynchus mykiss* (citado como *Salmo gairdneri*).

Fuster de Plaza y Boschi (1957) atribuyen la desnutrición y las deformaciones vertebrales que halla en pejerreyes de embalses de la provincia de Córdoba, a la presencia de metacercarias en su cerebro; y Ostrowski de Núñez (1977) considera que las lesiones producidas al penetrar las furcocercarias, podrían provocar la muerte de alevinos y pejerreyes pequeños y, observa en peces infectados experimentalmente (*Cnesterodon decemmaculatus* y *Phalloceros caudimaculatus*) deformación de la columna vertebral y pérdida de peso. La deformación de la columna le alteraría la movilidad, le dificultaría la captura del alimento, con la consecuente pérdida de masa corporal. Esta condición de debilitamiento, lo constituiría en presa fácil del biguá y otras aves ictiófagas donde se desarrolla el adulto en la última porción del intestino.

Trematodiasis importancia sanitaria: médica y veterinaria

Fasciolosis (Fig. 4.15)

Es una importante zoonosis parasitaria producida por *Fasciola hepatica*, común en las ovejas y en los vacunos, aunque también se pueden infectar las cabras, los cerdos y los caballos. *Fasciola hepatica* infecta accidentalmente a los humanos en todos los continentes (excepto la Antártida).

Esta parasitosis se adquiere principalmente por la ingesta de vegetales crudos cultivados en la vecindad de cuerpos de aguas continentales contaminados con metacercarias.

Su ciclo biológico requiere de 2 hospedadores: los animales herbívoros (vacas, ovejas, cabras, entre otros) u omnívoros entre ellos el hombre, como hospedadores definitivos, y los moluscos pulmonados de aguas continentales del género *Lymnaea* intervienen como hospedadores intermediarios.

En este hospedador, el miracidio se aloja, generalmente, en la glándula digestiva o hepatopáncreas donde crece y se transforma en esporocisto. Sus células germinales originan 5-8 redias. Estas salen del esporocisto y sus células germinales dan origen a una segunda generación de redias quienes a su vez dan origen a cercarias a partir de las células germinales que se hallan en su interior. Por cada miracidio que penetra en el caracol, se producen entre 500-600 cercarias. En condiciones adecuadas de temperatura (9°C-26°C), las cercarias emergen del caracol y deben enquistarse para que puedan proseguir su desarrollo como adulto en un hospedador adecuado. Para ello, al contactar con una planta u otro objeto sumergido, pierden la cola y se enquistan (metacercarias). En este estadio pueden sobrevivir tiempos prolongados (10 meses o más) si las condiciones ambientales le son favorables.

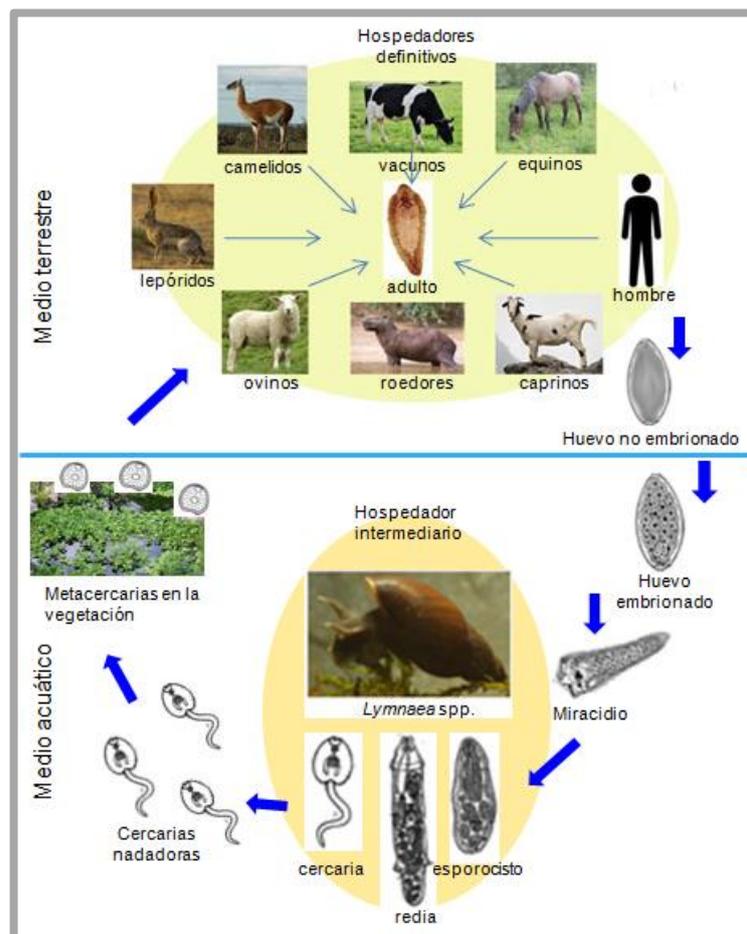


Figura 4.15. Ciclo biológico de *Fasciola hepatica*.

Al ser ingeridas por un hospedador apropiado, las metacercarias se desenquistan en el intestino delgado. Las formas juveniles atraviesan la pared intestinal, migran a través de la cavidad peritoneal y atraviesan la cápsula de Glisson para penetrar en el hígado. En el parénquima hepático se desplazan erráticamente durante varias semanas (5-6), alimentándose del tejido hepático y desarrollándose; luego pasan a los conductos biliares donde terminan su desarrollo hasta adulto y comienzan a poner huevos que son volcados al intestino delgado junto con el líquido biliar y eliminados con las heces para reiniciar el ciclo. Pueden sobrevivir en el hospedador durante 9 - 13 años.

Efectos sobre el hospedador: El daño producido por la *F. hepatica* a sus hospedadores está limitado principalmente al hígado. Durante su desplazamiento del intestino al hígado, las fasciolas jóvenes pueden causar hemorragias en los tejidos que atraviesan. El parénquima hepático se irrita por acción de sus espinas tegumentarias produciendo inflamación, fibrosis y muerte de células hepáticas.

Si el número de parásitos no es numeroso, se observa inflamación de los conductos biliares y hepatitis. El epitelio de los conductos biliares puede proliferar y formar tumoraciones que semejan adenomas.

Las fasciolas son capaces de obstruir el flujo biliar en los conductos y provocar su distensión produciendo los llamados "hígados entubados". Su obstrucción produce ictericia y la disminución del flujo biliar puede ocasionar trastornos en la digestión de las grasas. Además, el estancamiento de la bilis o la obstrucción de su flujo, puede ser causante de la formación de cálculos biliares.

Si la inflamación es más severa pueden formarse abscesos en el tejido hepático alrededor de las fasciolas y, cuando sanan, considerables áreas hepáticas pueden estar reemplazadas por tejido cicatricial.

Schistosomosis

La Schistosomosis, también llamada biliarziosis, es causada en América por *Schistosoma mansoni* (Schistosomatidae). Parasita las venas mesentéricas del intestino grueso del hombre y otros vertebrados. Es una especie dioica y sexualmente dimórfica. El macho adulto mide hasta 10 mm de largo y posee el tegumento de la superficie dorsal del cuerpo con tubérculos, 6 a 9 testículos y un canal, llamado canal ginecóforo, a lo largo de su superficie ventral. La hembra, es más larga y más delgada que el macho, mide entre 10 y 14 mm de largo, posee un tegumento liso y vive casi permanentemente, en el canal ginecóforo del macho.

La distribución de la schistosomosis es menor que la de su hospedador intermediario. Se encuentra en toda África y América del Sur, especialmente en Brasil, Venezuela, Surinam y Guyana. También se la ha reportado en varias islas del Caribe como Puerto Rico, Santa Lucía, Martinica y Guadalupe. La expansión de esta parasitosis amenaza a otras las islas del Caribe, Argentina, Paraguay y Uruguay. Se cree que *S. mansoni* fue introducida en América del Sur durante la trata de esclavos africanos y los moluscos susceptibles de actuar como hospedadores intermediarios podrían haber sido introducidos en los barriles de agua potable junto con los esclavos (Fig. 4.16).

Los huevos contienen un miracidio maduro cuando son eliminados; son grandes (114 a 180 µm de largo), poseen cáscara transparente y tienen una forma característica, con un espolón lateral cerca de su extremidad posterior. Son eliminados con las heces y en contacto con el agua dulce, y en condiciones favorables de temperatura, luminosidad y salinidad, se libera el miracidio. El miracidio vive hasta 24 hs en el agua costera, poco profunda, antes de infectar un hospedador intermediario; nada activamente en busca de su hospedador intermediario específico, *Biomphalaria glabrata*, *B. straminea* y *B. tenagophila* (Planorbidae). Penetra el caracol por sus partes blandas (cabeza, pie, tentáculos, etc.) y en un lugar cercano al de penetración, se transforman en un esporocisto primario o esporocisto madre. Este esporocisto madre da origen a otra generación de esporocistos (esporocistos hijos), que migran hacia la glándula digestiva o la gónada donde dan origen a cercarias (furcocercarias). Estas furcocercarias, estimuladas por condiciones óptimas de luz y temperatura, emergen del molusco y nadan en busca de un hospedador definitivo. Pueden sobrevivir en estas condiciones entre 24 y 48 horas.

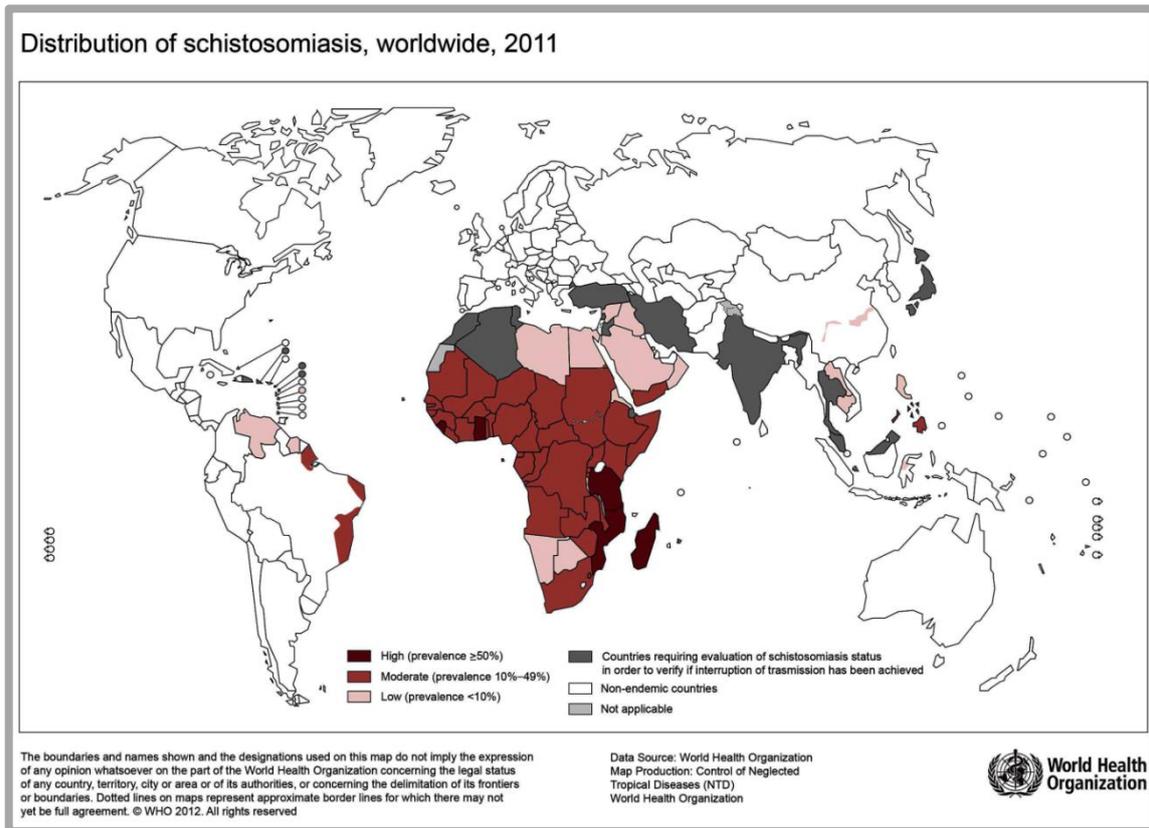


Figura 4.16. Distribución de la Schistosomosis por *S. mansoni*, según la World Health Organization (2011) mostrando las zonas de alta, moderada y baja prevalencia de la enfermedad y los países que requieren ser evaluados.

Las secreciones de la piel de los mamíferos estimulan a las cercarias a adherirse y penetrar en este hospedador. Se adhieren utilizando sus ventosas y las secreciones de sus glándulas unicelulares preacetabulares, de naturaleza altamente enzimática, le posibilitan la lisis de la piel y le permiten penetrar en el hospedador. Se transforma en una larva llamada *schistosomulum* al perder la cola, el tegumento superficial, y al vaciar el contenido de las glándulas de penetración. Dentro de la piel, las larvas *schistosomulum* penetran en los capilares sanguíneos periféricos o del sistema linfático, migran al hígado, corazón y pulmones, y se alojan, a partir del trigésimo día, en las venas mesentéricas del sistema porta. Allí maduran sexualmente y la hembra, luego de ser fecundada, se dirige a los capilares y vénulas de la pared intestinal y comienza la postura de huevos. Los huevos atraviesan la pared del intestino ayudados por el espólón.

Las necesidades alimentarias de *S. mansoni* son casi exclusivamente cumplidas por el hospedador. Adquiere su alimento de la sangre (proteínas y monosacáridos); consume una gran cantidad de glucosa, que utiliza para generar la energía que requiere, principalmente, en la reproducción. La desnutrición del hospedador puede producir variaciones morfológicas tales como reducción del tamaño de los testículos o el ovario.

Efectos sobre el hospedador: En la fase inicial, es decir cuando el hospedador adquiere la infección, suele ser inaparente o presentar una sintomatología benigna que se manifiesta como una gripe, enteritis, etc. Puede presentar una forma aguda leve que se manifiesta como una dermatitis cercariana de corta duración. En este caso, puede aparecer urticaria y edema localizado, que desaparece espontáneamente. A partir de la quinta semana, el paciente se agrava al presentar diarrea mucosa o muco-sanguinolenta, fiebre elevada, anorexia, náuseas vómitos, hepatoesplenomegalia, manifestaciones pulmonares y enflaquecimiento.

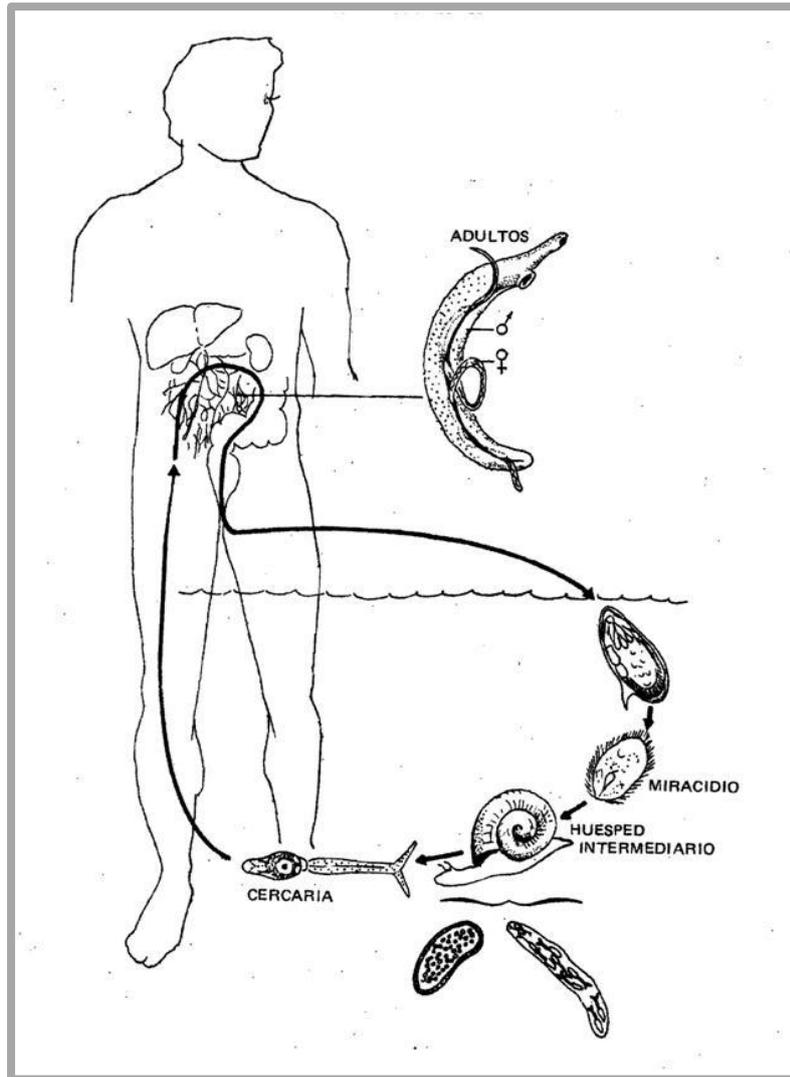


Figura 4.17. Ciclo de *Schistosoma mansoni* y su mecanismo de transmisión (Adaptado de Atias, 1991).

Clasificación

Se han realizado varios intentos de instaurar órdenes entre los digeneos, sin embargo no se ha logrado un consenso entre los especialistas, actualmente se organizan en superfamilias. En los tres volúmenes de “*Keys to the Trematoda*” se pueden encontrar claves para superfamilias, familias y géneros, así como sus diagnosis y esquemas (Gibson y otros, 2002; Jones y otros, 2005; Bray y otros, 2008).

Subclase Aspidogastrea

Todos los géneros reunidos en esta subclase se caracterizan por presentar en la superficie ventral, un disco adhesivo cuya superficie está tabicada de manera tal que origina un número variable de alvéolos gracias a un sistema de tabiques musculares. En las formas pluriloculadas (Fig. 4.18.B), los alvéolos de su periferia forman, generalmente, una corona regular, mientras que el centro está tabicado de manera variable según los géneros. En el género *Stichocotyle* este disco está reemplazado por una hilera de ventosas, alargadas transversalmente (Fig. 4.18.C). Las especies del género *Rugogaster* poseen una pequeña estructura ventral a modo de ventosa (Fig. 4.18.A). En el disco adhesivo plurilocular, se observa entre los bordes libres de dos alvéolos marginales consecutivos, los cuerpos marginales, que se presentan como pequeñas ampollas que sirven para almacenar la secreción producida por las células glandulares presentes en los alvéolos marginales; estas ampollas se comunican con el exterior por medio de un corto ducto (Fig. 4.18.B).

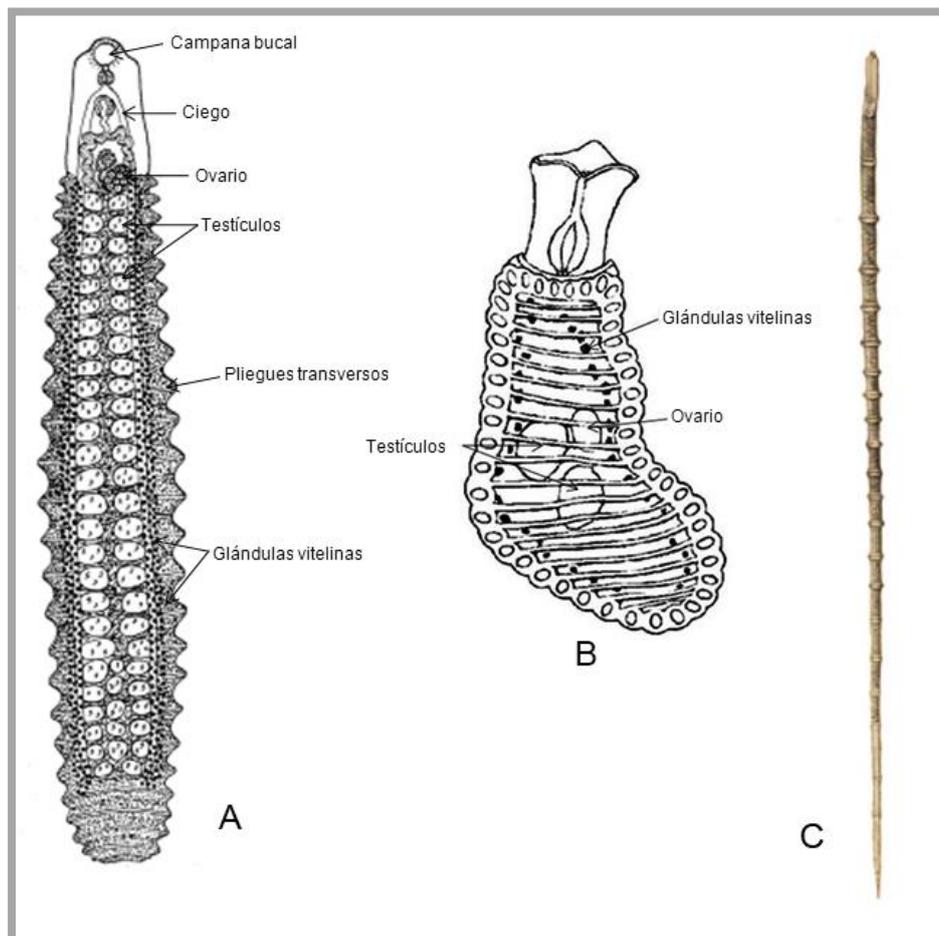


Figura 4.18. A. *Rugogaster hydrolagi* (adaptado de Shell 1973), B. *Cotylogaster michaelis*, C. *Stichocotyle nephropis*

La boca se encuentra en la extremidad anterior del cuerpo, en una porción muy contráctil y más o menos cilíndrica; en algunos géneros como *Lobatostoma* y *Cotylogaster* está rodeada de lóbulos contráctiles. La abertura bucal propiamente dicha se encuentra en el fondo de una campana. La boca se continúa con una faringe muscular que se comunica mediante un corto esófago, con el intestino, formado por un solo divertículo que se extiende hasta la extremidad posterior del cuerpo; únicamente el género *Rugogaster* posee dos ciegos. Poseen un sistema excretor protonefridial, con una vesícula en forma de V o con dos vesículas que se abren al exterior mediante uno o dos poros independientes de posición terminal o dorso-subterminal.

El sistema nervioso está representado por un par de ganglios situados en la región faríngea, del cual parten nervios longitudinales y especialmente aquellos que inervan el disco adhesivo ventral. Son hermafroditas. El sistema reproductor masculino, está constituido en la mayoría de los géneros por un testículo ubicado por delante del ovario; los géneros *Multicotyle*, *Cotylogaster* y *Stichocotyle* poseen dos (Fig. 4.18.B) y el género *Rugogaster* tiene numerosos testículos (Fig. 4.18.A). Pueden presentar una vesícula seminal exter-

na y la bolsa del cirro puede estar ausente; solo las especies de *Rohdella* poseen saco del sinus y un ducto hermafrodita.

El sistema reproductor femenino, consiste en un ovario de posición pre-testicular, que se relaciona con el oviducto generalmente septado; las glándulas vitelinas son foliculares y dispuestas en dos hileras laterales, el canal de Laurer por lo general está presente y el útero largo, puede ocupar las regiones pre y/o post-ovárica. Desemboca en un pequeño atrio genital ubicado en el *forebody*, junto a la genitalia terminal masculina (Fig. 4.19.B, C).

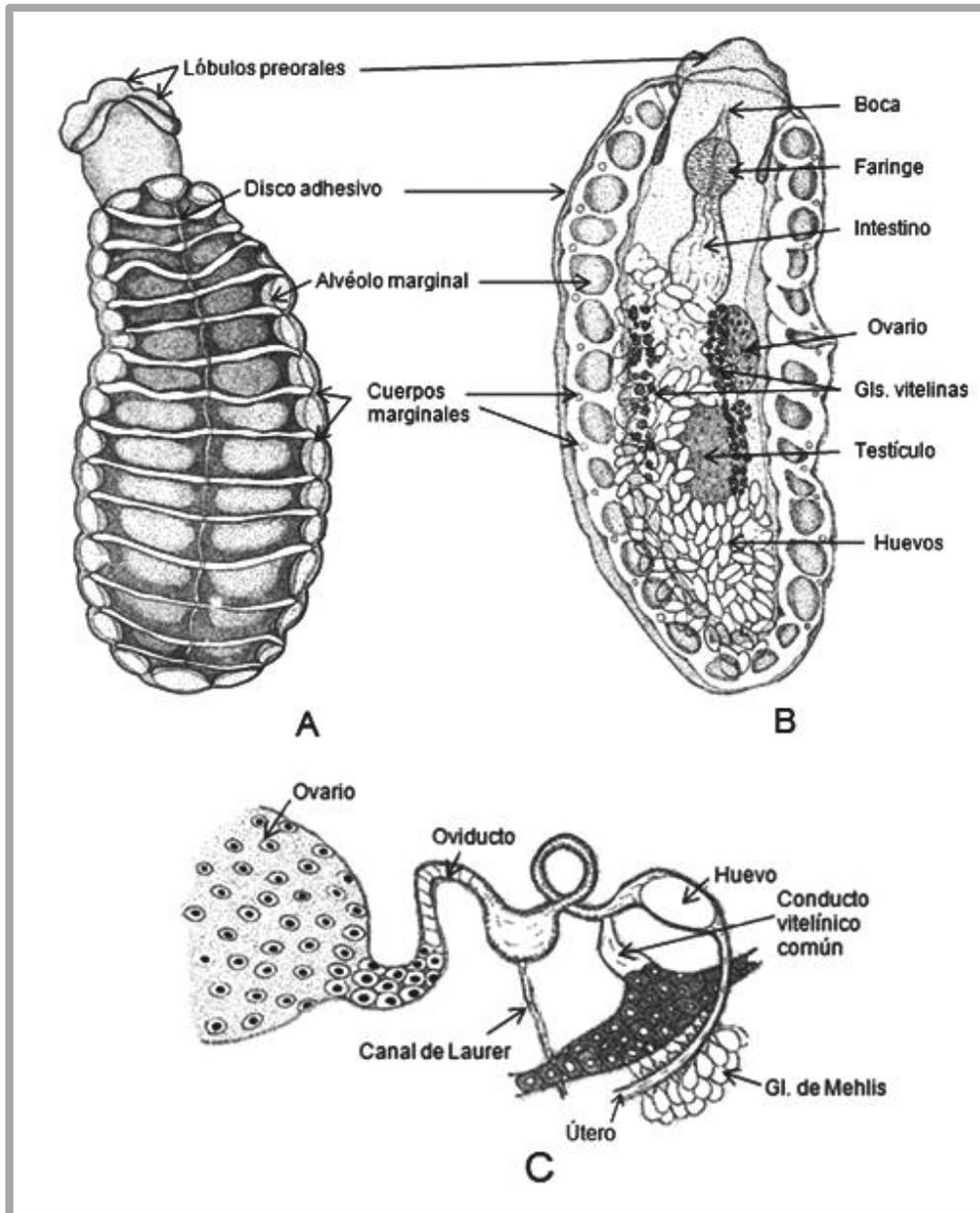


Figura 4.19. *Lobatostoma jungwirthi*. A. vista ventral, B. vista dorsal, C. complejo ovárico (Modificado de Lunaschi, 1984b).

Los adultos de esta subclase son parásitos de moluscos marinos y de aguas continentales, peces teleosteos y condrictios, y tortugas de aguas continentales. El ciclo de vida no encierra generaciones partenogénicas o de multiplicación larval; incluye un hospedador invertebrado y un hospedador vertebrado, que puede actuar como hospedador facultativo o como hospedador obligatorio, si no alcanza a completar su ciclo en el molusco (Fig. 4.20). La larva posee una ventosa posterior y puede presentar el tegumento sin cilios, o bien, poseer varios parches ciliados.

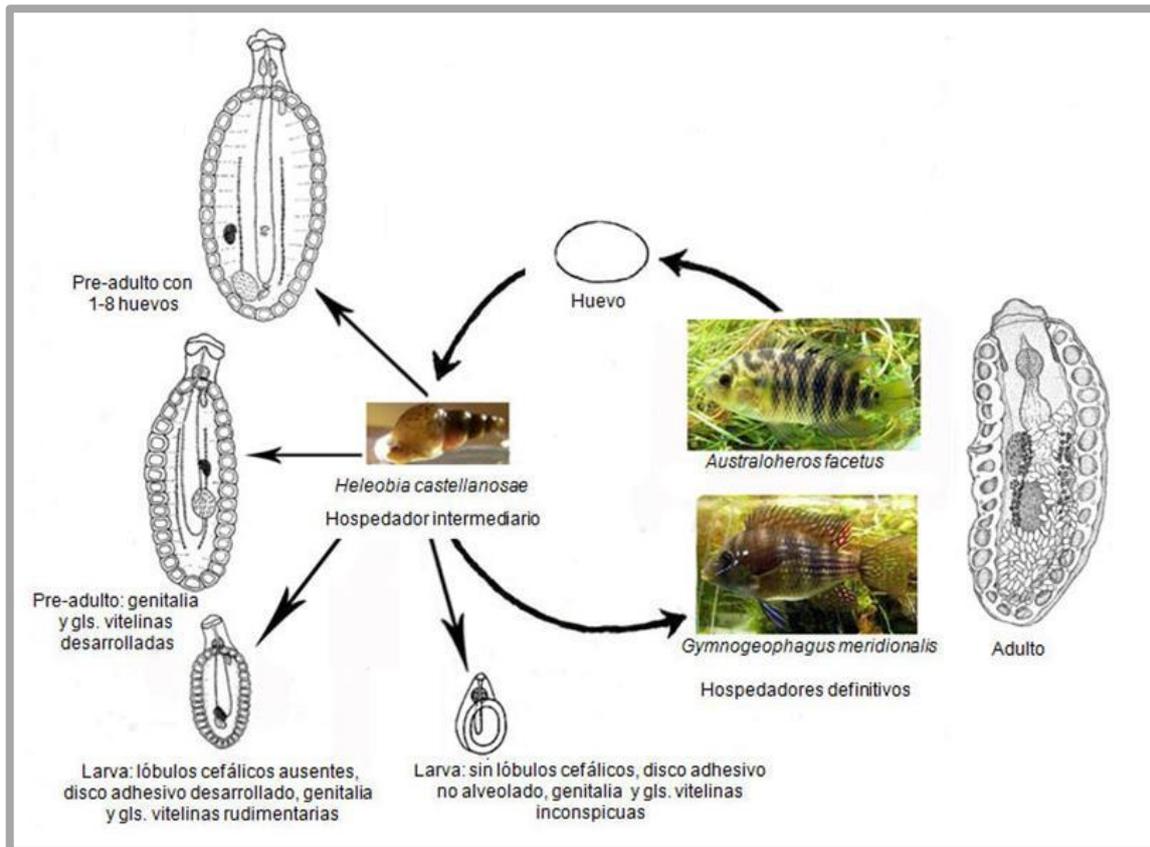


Figura 4.20. Ciclo biológico de *Lobatostoma jungwirthi*. (Adaptado de Zylber y Ostrowski de Núñez, 1999).

Clasificación (según Rohde, 2002)

La Subclase Aspidogastrea incluye cuatro familias:

Rugogastridae: caracterizada por poseer dos ciegos intestinales, una ventosa poco desarrollada, en la superficie ventral y una hilera de rugosidades, y numerosos testículos. Incluye a un solo género, *Rugogaster*, parásito de las glándulas rectales de peces holocéfalos.

Stichocotylidae: caracterizada por poseer un ciego y una hilera simple de ventosas bien separadas. Incluye una sola especie, *Stichocotyle nephropis*, parásita del intestino de elasmobranquios.

Aspidogastridae: caracterizada por poseer un ciego intestinal, un disco adhesivo ventral con órganos marginales y tres o cuatro hileras longitudinales de alvéolos y uno o dos testículos. Incluye nueve géneros, con *Aspidogaster* como género tipo, y pueden parasitar moluscos, peces teleósteos o tortugas.

Multicalycidae: caracterizada por presentar un ciego y el disco adhesivo ventral con una simple hilera de profundos alvéolos separados por septos transversos. Está representada por un solo género, *Multicalyx*, que puede parasitar peces holocéfalos y elasmobranquios.

Bibliografía

- Atias A (1991) *Parasitología Clínica*. Mediterráneo, Chile, 618 pp.
- Bray R., Gibson, D. & Jones, A. (2008) *Keys to the Trematoda*. Vol. 3. CAB International, London, 848 pp.
- Bush A.O., Fernandez J, W., Esch G.W. & Seed J.R. (2001) *Perspectives in parasitology: The ecology and diversity of parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, 566 pp.
- Fuster de Plaza & Boschi E. (1957) Desnutrición y deformaciones vertebrales en pejerreyes de los embalses de Córdoba. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Departamento de investigaciones pesqueras, 1-26.
- Gibson D., Jones A. & Bray R. (2002) *Keys to the Trematoda*. Vol. 1. CAB International, London, 521 pp.
- Grassé P.P. (1961) *Traité de zoologie: Anatomie, systématique, biologie*. Volumen IV. Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens. Masson et Cie, Paris, 944 pp.
- Hyman L.H. (1951) *The invertebrates Volumen II: Platyhelminthes and Rhynchocoela; the acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, 550 pp.
- Jones A, Bray R. & Gibson D. (2005) *Keys to the Trematoda*. Vol. 2. CAB International, London, UK, 745 pp.
- Lunaschi, L.I. (1984a). Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina I. Tres nuevas especies del género *Saccocoelioides* Szidat, 1954 (Trematoda - Haploporidae). *Neotropica* 30 (83): 31-42.
- (1984b) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina II. Presencia de *Lobatostoma jungwirthi* Kritscher, 1974 (Trematoda-Aspidogastrea) en *Cichlasoma facetum* (Jennyns). *Neotropica* 30 (84): 187-192.
- (1985a) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina III. Presencia de los géneros *Creptotrema* Travassos *et al.*, 1928 y *Creptotrematina* Yamaguti, 1954 (Digenea: Lepocreadiidae) en la zona fluvial intermedia del Río de la Plata. *Neotropica* 31 (85): 15-21.
- (1985b) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina IV. Acerca de la validez del género *Plehnella* Szidat, 1951 (Trematoda - Sanguinicolidae). *Neotropica* 31 (86): 149-154.
- . (1986) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina V. Redescrición de *Acanthostomum (Atrophecaecum) gnierii* Szidat, 1954 (Trematoda - Acanthostomidae). *Neotropica* 33 (89): 35-42
- (1988) Helmintos parásitos de peces de agua dulce X. Tres nuevas especies del género *Thometrema* Amato, 1969 (Trematoda-Derogenidae). *Neotropica* 34 (91): 23-32.
- (1989a) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina VII. Acerca de dos nuevas especies de paramfistómidos (Trematoda-Paramphistomidae). *Neotropica* 35 (93): 35-42.
- (1989b) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina XI. *Magnivitellinum simplex* Kloss, 1966 (Trematoda-Macroderoididae). *Neotropica* 35 (94): 113-117.
- (1990) Helmintos parásitos de peces de agua dulce de la Argentina IX. El género *Genarchella* Travassos, Artigas y Pereira, 1928 y descripción de *G. parva* Travassos, Artigas y Pereira, 1928 y *G. fragilis* sp. nov. (Trematoda - Derogenidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25 (3): 125-132.
- (2004) Two new species of bucephalids (Digenea, Bucephalidae) parasites of freshwater fishes from Argentina. *Parasitology International* 53 (3): 229-234.

- & Drago, F.B. (2010) A new species of *Petasiger* (Digenea: Echinostomatidae) parasitizing *Podiceps major* and *Rollandia rolland* (Aves: Podicipedidae) from Buenos Aires Province, Argentina. *Acta Parasitologica*, 55(3), 230–234.
- & Martorelli S.R. (1990) Presencia de *Phyllodistomum spatula* Odhner (Trematoda-Gorgoderidae) en dos especies de pimeleodidos capturados en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Aportes al conocimiento de su ciclo biológico. *Neotropica* 36 (95): 55-63.
- & Sutton, C.A. (1985) Trematodes de reptiles incorporados a la colección Helminológica del Museo de La Plata. *Neotropica* 31 (85): 69-81.
- & ————— (1990) Presencia de *Paradiplostomum abbreviatum* (Brandes, 1888) (Digenea: Proterodiplostomidae) en *Caiman latirostris* (Daud.) en Argentina. *Neotropica* 36 (96): 123-127.
- Morishita K. (1924). Notes on two new monostomes with rudimentary ventral suckers. *The Journal of Parasitology* 10 (3): 158-164.
- Ostrowski de Núñez M. (1977) El ciclo biológico de *Diplostomum* (*Austrodiplostomum*) *compactum* (Lutz 1928) Dubois 1970 (= *Austrodiplostomum mordax* Szidat y Nani, 1951) *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Parasitología*, 2 (2): 1-63.
- Poulin, R. (1998) *Evolutionary ecology of parasites: from individuals to communities*. Chapman & Hall, London, 212 pp.
- Poulin R. & Cribb T.H. (2002) Trematode life cycles: short is sweet? *Trends in Parasitology* 18 (4): 176-183.
- Rohde K. (2002). Subclass Aspidogastrea Faust & Tang, 1936. En: Gibson D., Jones A. & Bray R. (Eds.) *Keys to the Trematoda. Vol. 1*, London, UK, pp. 5-14.
- Shell S.C. (1973) *Rugogaster hydrolagi* gen. et sp. n. (Trematoda: Aspidobothrea: Rugogastridae fam. n.) from the Ratfish, *Hydrolagus colliei* (Lay and Bennett, 1839). *The Journal of Parasitology* 59 (5): 803-805.
- Smith J. D. (1994) *Introduction to Animal Parasitology*. Cambridge University Press, Cambridge, 549 pp.
- Sutton C.A. & Lunaschi L.I. (1980) Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica argentina VII. Nuevo digeneo en *Chloephaga picta melanopectera* (Gmelin). *Neotropica* 26 (75): 13-17.
- & ————— (1987) Sobre algunos trematodes hallados en vertebrados argentinos. *Neotropica* 33 (90): 89-95.
- & ————— (1990) Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica argentina XVI. Digeneos en *Holochilus brasiliensis vulpinus* (Brants) y *Oryzomys flavescens* (Waterhouse) de Argentina y Uruguay. *Neotropica* 36 (95): 13-22.
- , Ostrowski de Núñez M., Lunaschi L.I. & Allekotte R. (1997) Los digeneos Notocotyloidea en *Hydrochaeris hydrochaeris* Linné (Rodentia) de Argentina. *Gayana* 61 (1): 23-31.
- Villarreal L.A. & Dailey M.D. (1993) *Syncoelium regaled* sp. n. (Digenea: Syncoeliidae) from the Branchial Cavity of the Garfish (*Regalecus glesne*). *Journal of the Helminthological Society of Washington* 60 (2):162-164.
- World Health Organization (2012). World: Distribution of schistosomiasis, worldwide, 2011. <http://reliefweb.int/map/world/world-distribution-schistosomiasis-2011>. Último acceso 20 de septiembre 2015.
- Zylber M.I. & Ostrowski de Núñez M. (1999) Some aspects of the development of *Lobatostoma jungwirthi* Kritscher, 1974 (Aspidogastrea) in snails and cichlid fishes from Buenos Aires, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, 94 (1): 31-35.

CAPÍTULO 5

Clase Monogenea

Fabiana B. Drago y Verónica Núñez

*Pocos seres vivos muestran una monogamia tan extrema como *Diplozoon paradoxum*, un monogeneo parásito de las branquias de peces, los juveniles fusionan sus cuerpos, alcanzan la madurez sexual y permanecen juntos hasta que la muerte los separe....*

ADAPTADO DE DAVID P. BARASH Y JUDITH E. LIPTON
THE MYTH OF MONOGAMY (2002)

El nombre Monogenea deriva del nombre original con el que los describió Van Beneneden en 1958 “*Monogénèses*” (“mono”: único; “génesis”, del griego: generación) y hace referencia a su ciclo de vida, en el cual los individuos se reproducen solo sexualmente, en oposición a la digénesis o generaciones alternantes de reproducción sexual y asexual.

La mayoría son ectoparásitos de la piel (escamas o aletas), cavidad branquial, branquias, línea lateral y narinas de peces marinos y de aguas continentales. Muy pocas especies han invadido la cloaca y vejiga de los anfibios y reptiles, y una especie ha sido encontrada en el ojo de hipopótamos. Existen unas pocas especies que parasitan crustáceos y cefalópodos. También se han encontrado algunas especies adaptadas a la vida endoparásita, como es el caso de las especies pertenecientes a los géneros *Dictyocotyle* que se encuentran en celoma de peces, *Philureter* en uréteres y vejiga de peces, y *Polystoma* en la vejiga de anfibios. Se alimentan de mucus, células epiteliales y sangre.

Generalmente su tamaño varía entre 0,3 mm a 20 mm y a diferencia de otros platelmintos poseen un órgano de fijación posterior armado con ganchos y ventosas denominado haptor u opistohaptor, que tiene una gran adaptación a la fijación en su sitio específico en el hospedador. El ciclo de vida de los monogeneos es directo (con un solo hospedador). Se distinguen tres fases esenciales, huevo, un estadio larval llamado oncomiracidio de existencia libre y el adulto.

Morfología

Los monogeneos son básicamente bilaterales, aunque pueden presentar una asimetría parcial, que involucra principalmente al opistohaptor. El cuerpo puede subdividirse en región cefálica (anterior a la faringe), tronco (cuerpo propiamente dicho) y opistohaptor (Fig. 5.1). La superficie dorsal del cuerpo es convexa y la ventral cóncava. El cuerpo es usualmente incoloro o grisáceo, aunque los huevos, órganos internos y el alimento ingerido le pueden conferir una apariencia rojiza, amarillenta o parduzca.

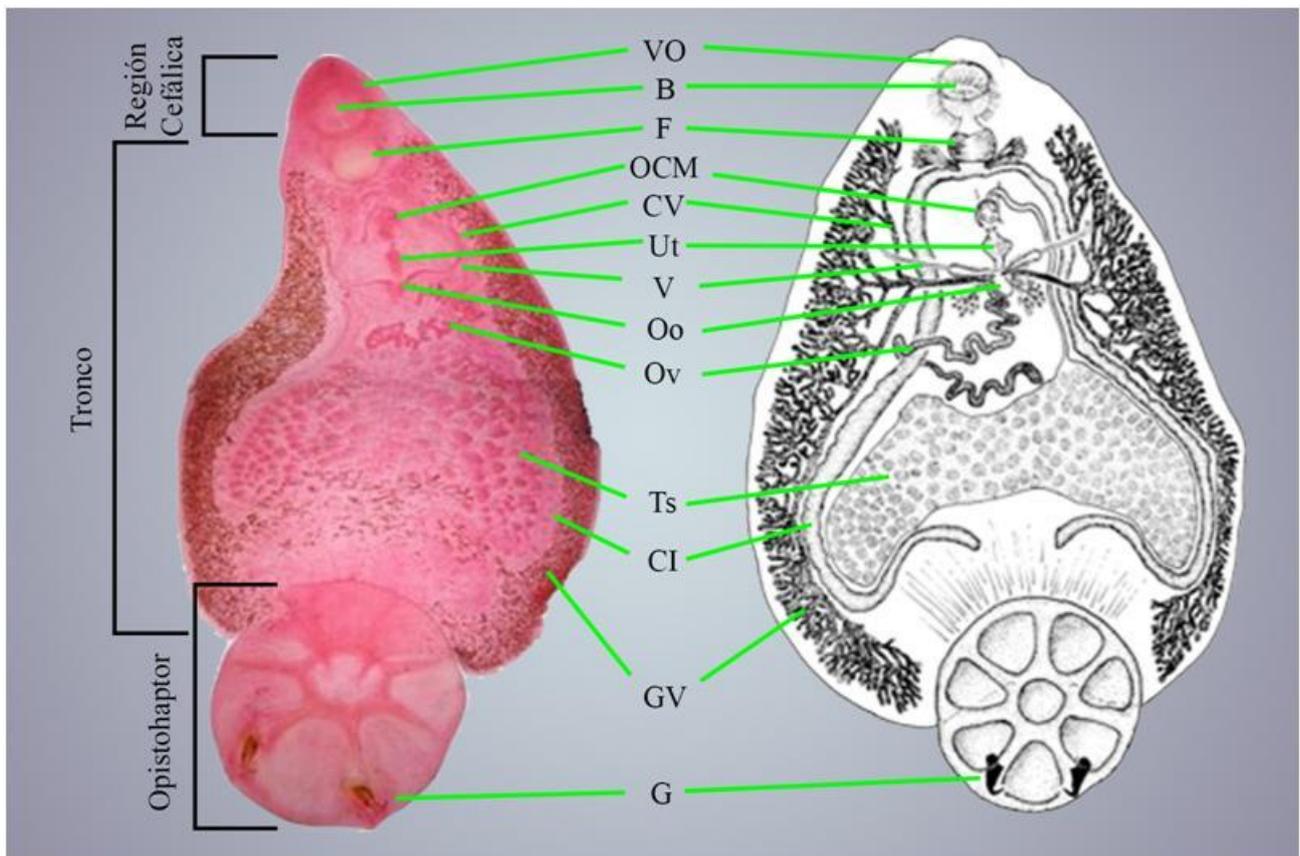


Figura 5.1. Morfología general de monogenea, fotografía en microscopio óptico y representación esquemática de *Calicotyle* sp. Abreviaturas: B, boca; CI, ciego intestinal; CV, conducto vitelínico; F, faringe; G, ganchos; GV, glándulas vitelínicas; OCM, órgano copulador masculino; Oo, ootipo; Ov, ovario; Ts, testículos; Ut, útero; V, vagina; VO, ventosa oral.

Estructuras de fijación al hospedador

Prohaptores: Son estructuras que se encuentran en el extremo anterior del cuerpo que intervienen en la fijación al hospedador y alimentación, están constituidos por estructuras musculares y/o glandulares (Fig. 5.2).

En muchas especies de monogéneos los prohaptores están formados por **glándulas cefálicas** unicelulares que liberan sustancias adhesivas a través de conductos individuales. Usualmente se pueden encontrar 2 a 8 pares de estas glándulas dispuestos simétricamente a ambos lados de la boca (*Dactylogyrus* spp., *Gyrodactylus* spp., *Thaumatocotyle* spp.). Si bien el opisthaptor es la estructura principal de sujeción al hospedador, estas glándulas facilitan el movimiento de los helmintos entre los filamentos branquiales, sujetándose y liberándose alternadamente los extremos anterior y posterior. Otras especies tienen un par de surcos poco profundos ubicados simétricamente a ambos lados de la boca, que actúan de manera similar a una ventosa y en los que desembocan las glándulas adhesivas (*Nitzschia* spp.).

Entre los prohaptores de naturaleza muscular, existe una gran variedad de formas y disposición: una única ventosa oral rodeando la boca, con distintos grados de muscularización (*Calicotyle* spp., *Polystoma* spp., *Rajonchocotyle* spp.), dos ventosas anteriores a ambos lados de la boca (*Encotyllabe* spp., *Tristoma* spp.) o dos ventosas bucales embebidas en las paredes del embudo bucal o prefarínge (*Microcotyle* spp., *Orbocotyle* spp.).

El **opisthaptor** es el órgano principal de sujeción al hospedador, se encuentra en el extremo posterior del cuerpo, pero puede extenderse una distancia considerable a lo largo del tronco siendo una continuación del mismo, o estar confinado al extremo posterior del cuerpo. En algunas especies se encuentra fuertemente delimitado del cuerpo por un pedúnculo. Este órgano presenta una gran variabilidad morfológica que se encuentra relacionada principalmente con el sitio de infección (Fig. 5.3).

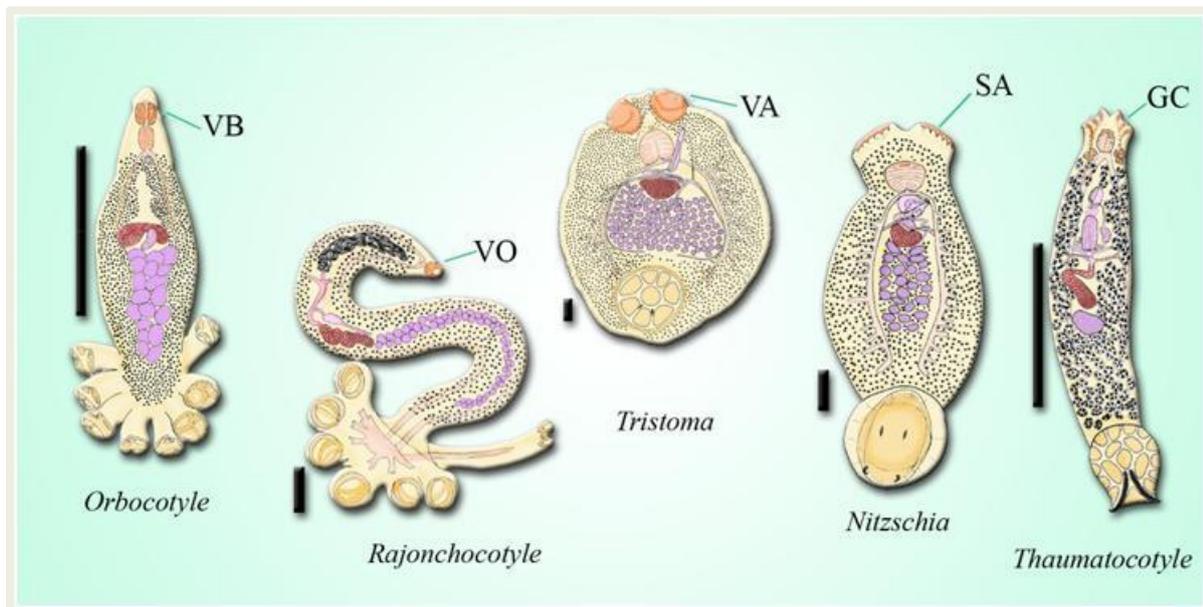


Figura 5.2. Diversidad de prohaptores. Abreviaturas: GC, glándulas cefálicas; SA, surcos anteriores (glandulares); VA, ventosas anteriores; VB, ventosas bucales asociadas al embudo bucal; VO, ventosa oral rodeando la boca; escala 1 mm.

Algunos tienen forma de disco, dividido o no por septos formando lóculos, poseen 1 a 3 pares de grandes ganchos llamados *anchors* o *hamulis*, usualmente conectados por barras o escleritos accesorios, y pequeños ganchos marginales llamados *hooklets*, que son remanentes del estadio larval. Los *hooklets* y *anchors* son de queratina. Otros opistohaptores presentan numerosas ventosas con distintos grados de desarrollo o complejas pinzas llamadas *clamps* que pueden ser musculares y/o esclerosadas. Los *clamps* actúan pellizcando el tejido del hospedador de manera similar a los broches de la ropa, y su número varía de ocho a varios cientos, dependiendo de la especie. Algunas especies tienen glándulas adhesivas que favorecen la fijación.

Pared corporal

La superficie del cuerpo de los monogeneos está cubierta por un tegumento sincicial similar a los otros neodermata (ver Capítulo 2). Por debajo de la lámina basal del tegumento se encuentra una fina capa de musculatura circular, le sigue un estrato de músculos dispuestos diagonalmente y luego una capa más gruesa de músculos longitudinales. Los músculos del opistohaptor se encuentran muy desarrollados, tanto aquellos que se encuentran en las ventosas como los que se encuentran relacionados con los ganchos y escleritos accesorios tienen un rol muy importante en la fijación a los tejidos del hospedador.

Entre la musculatura y los órganos internos se encuentra el parénquima.

Aparato digestivo y alimentación

La boca frecuentemente se encuentra asociada a los prohaptores, puede estar ubicada en el extremo anterior o ubicarse en el interior de un embudo bucal, se continúa con una corta prefarínge y una farínge muscular, donde desembocan las glándulas faríngeas. En algunas especies puede existir un corto esófago, simple o con ramificaciones laterales y glándulas digestivas unicelulares que desembocan en su interior. Generalmente el intestino se bifurca formando dos ciegos intestinales, cuya morfología es de valor diagnóstico (Fig. 5.4). Estos ciegos pueden ser simples, presentar ramificaciones laterales o anastomosarse en el extremo posterior. Carecen de ano, por lo cual las partículas no digeridas son eliminadas por la boca.

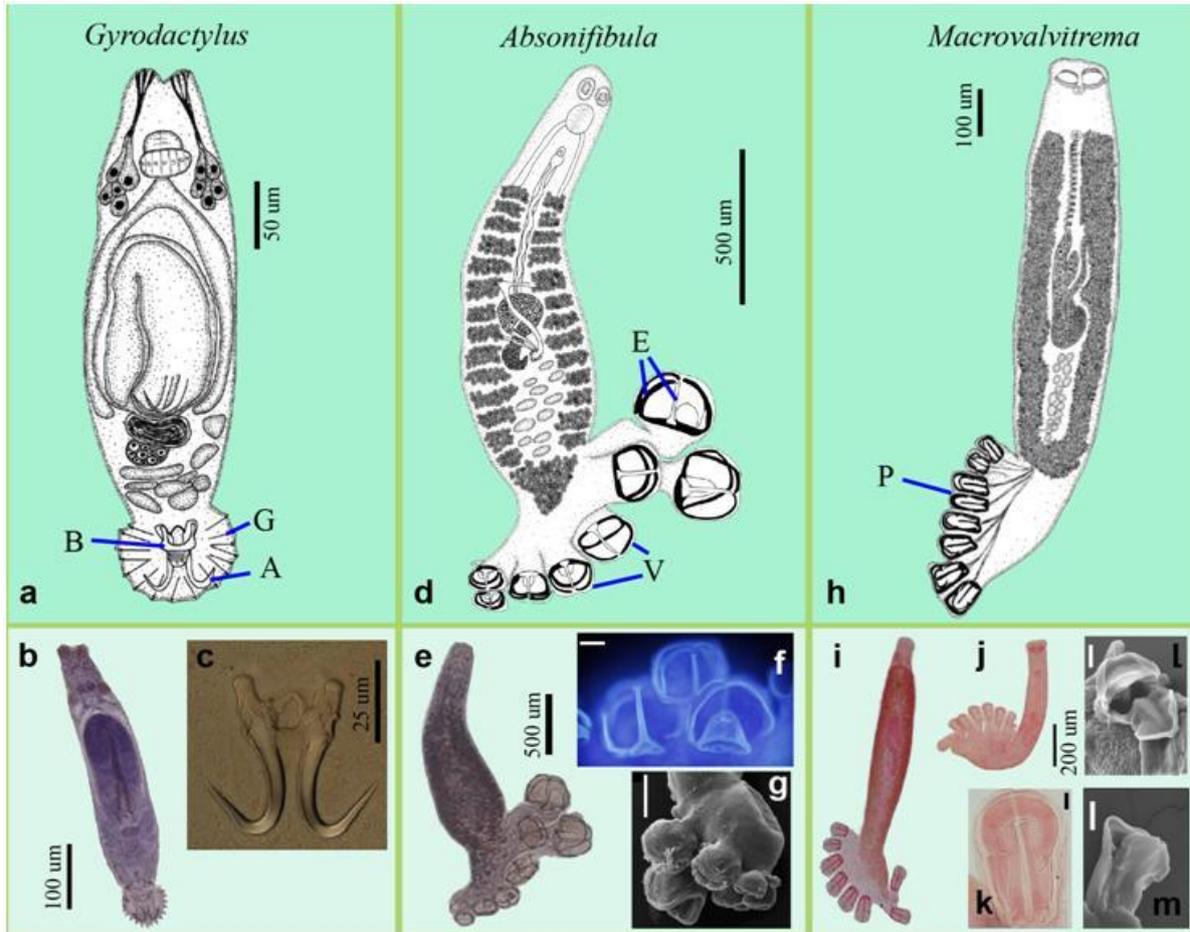


Figura 5.3. Opisthoptores. *Gyrodactylus mauri*: **a**, representación esquemática; **b**, fotografía en vista ventral de un ejemplar *in toto* teñido con Hematoxilina de Hill; **c**, fotografía de *anchors* y barras del opisthaptor. *Absonifibula bychowskyi*: **d**, representación esquemática; **e**, fotografía de un ejemplar teñido con Hematoxilina de Van Claeve; **f**, detalle de los escleritos de las pinzas teñidos con acetocarmin férrico (microscopio óptico de fluorescencia), escala 50 μm ; **g**, extremo posterior (microscopio electrónico), escala 100 μm . *Macrovalvitrema argentinensis*: **h**, representación esquemática; **i-j**, ejemplar teñido con carmín clorhídrico, **k**, pinza observada al microscopio óptico, escala: 20 μm ; **l-m**, detalle de las pinzas observadas al microscopio electrónico de barrido, escala 20 μm . Abreviaturas: A, anclas (*anchors*); B, barra; E, escleritos; G, ganchos marginales (*hooklets*); P, pinzas (*clamps*); V, ventosas (adaptado de Marcotegui, 2011).

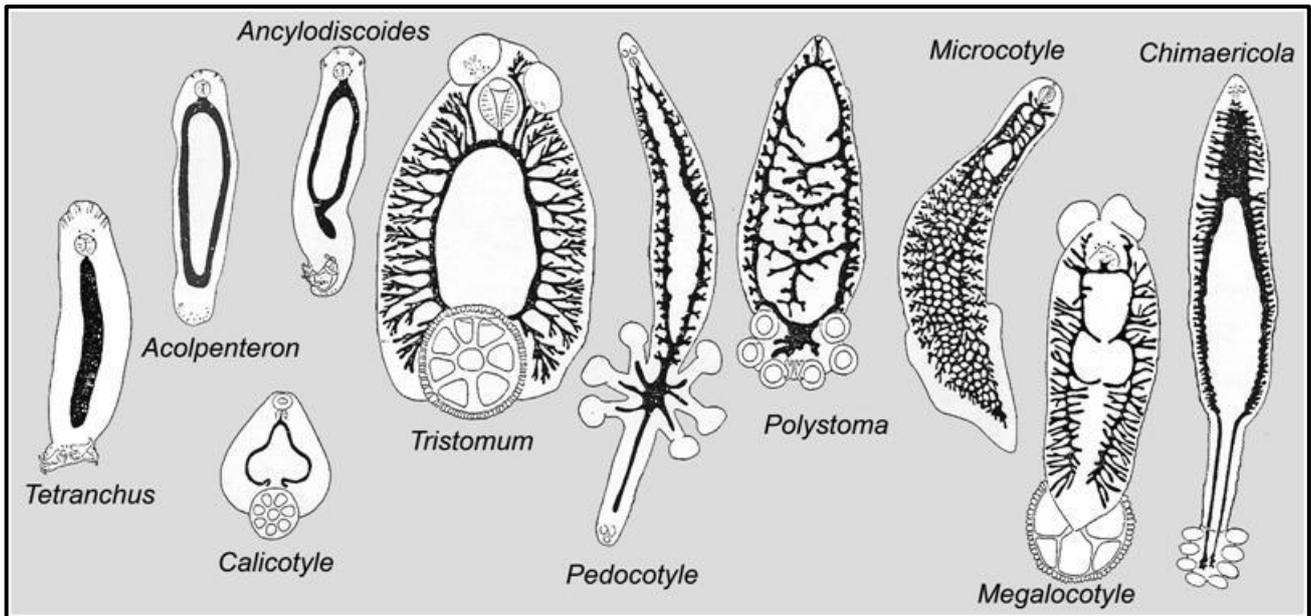


Figura 5.4. Sistema digestivo en distintos géneros de monogeneos.

Los monogeneos se alimentan de células epidérmicas, mucus o sangre. En algunas especies que viven sobre la piel de los peces como *Entobdella soleae*, la faringe presenta una musculatura muy desarrollada y puede evertirse, en tanto que las glándulas faríngeas secretan proteasas que erosionan la epidermis del hospedador que es succionada por el parásito. En infecciones leves la epidermis se regenera rápidamente sin consecuencias para los peces. Algunos monogeneos branquiales como *Tetraonchus* sp. también se alimentan de células epiteliales y otros como *Diclidophora* sp. se alimentan de la sangre del hospedador. En unas pocas especies se ha observado la absorción de sustancias orgánicas de bajo peso molecular a través del tegumento, tales como los aminoácidos.

Sistema osmorregulador

Presentan un sistema protonefridial cuya función principal es la osmorregulación. Está compuesto por células flamíferas de las que parten pequeños capilares que se fusionan en 2 tubos colectores principales. Distalmente se ensanchan formando una vesícula contráctil y desembocan al exterior a través de un par de poros excretores laterales cerca del extremo anterior del cuerpo. La distribución de los protonefridios es de valor diagnóstico en las larvas.

Sistema nervioso

El sistema nervioso de los monogeneos es similar al de otros platelmintos, está compuesto por un par de ganglios cefálicos localizados anteriormente, conectados por una ancha comisura dorsal o formando un anillo periesofágico y un plexo submuscular concentrado en cordones longitudinales principales. De los ganglios cerebrales parten varios nervios, usualmente tres pares salen anteriormente y tres posteriormente, de disposición dorsal, lateral y ventral. Los nervios ventrales, que son los más desarrollados, frecuentemente están conectados por comisuras transversales. El opisthaptor se encuentra muy innervado internamente y posee papilas externas que funcionan como mecanorreceptoras.

El oncomiracidio presenta uno o dos pares de ocelos estrechamente relacionados con los ganglios cerebrales, que usualmente desaparecen en el adulto. Son comparables a los de las cercarias de digeneos, cada uno está compuesto de una célula retinal redondeada rodeada por varillas constituidas por gránulos de pigmento (copa pigmentaria), y en algunas formas complejas existe una lente sencilla.

Sistema reproductor

Son monoicos y la fertilización es por fecundación cruzada.

Sistema reproductor femenino

Está compuesto por un único ovario globular, elongado, plegado, o lobulado. Del ovario surge un ducto corto, el oviducto, que en algunas especies puede presentar una pequeña cámara con dos esfínteres llamada oocapto u ovicapto, cuya función es espaciar el pasaje de los óvulos para mantener un flujo constante a medida que van madurando. El oviducto discurre hasta el ootipo recibiendo los ductos vitelínicos, vaginal y genitointestinal. El ootipo es una expansión muscular del oviducto rodeada por las glándulas de Melhis de naturaleza serosa y mucosa, cuya función es lubricar el ootipo facilitando el movimiento de los huevos en formación. La vagina puede estar ausente o presente y en este caso ser simple o doble, puede tener una dilatación, el receptáculo seminal, en donde se almacenan los espermatozoides de otro individuo hasta el momento de la fecundación. Las glándulas vitelínicas están formadas por pequeños folículos dispuestos lateralmente, de cada uno de ellos surge un pequeño ducto, los cuales se unen formando dos conductos vitelínicos, que pueden presentar un ensanchamiento denominado reservorio vitelínico. El canal genitointestinal comunica el oviducto con uno de los ciegos intestinales, su función es desconocida, aunque algunos autores sugieren que se trata de un mecanismo vestigial por el cual los huevos pasaban al intestino y eran expelidos a través de la boca.

Existen dos tipos básicos de sistema reproductor, distinguiéndose por las conexiones de la vagina, conductos vitelínicos y presencia o ausencia de canal genitointestinal.

1) Vagina conectada al conducto vitelínico, se denomina "*ductus vaginalis*". Canal genitointestinal presente (Fig. 5.5.a).

2) Vagina conectada directamente al oviducto (verdadera vagina). Canal genitointestinal ausente. (Fig. 5.5.b).

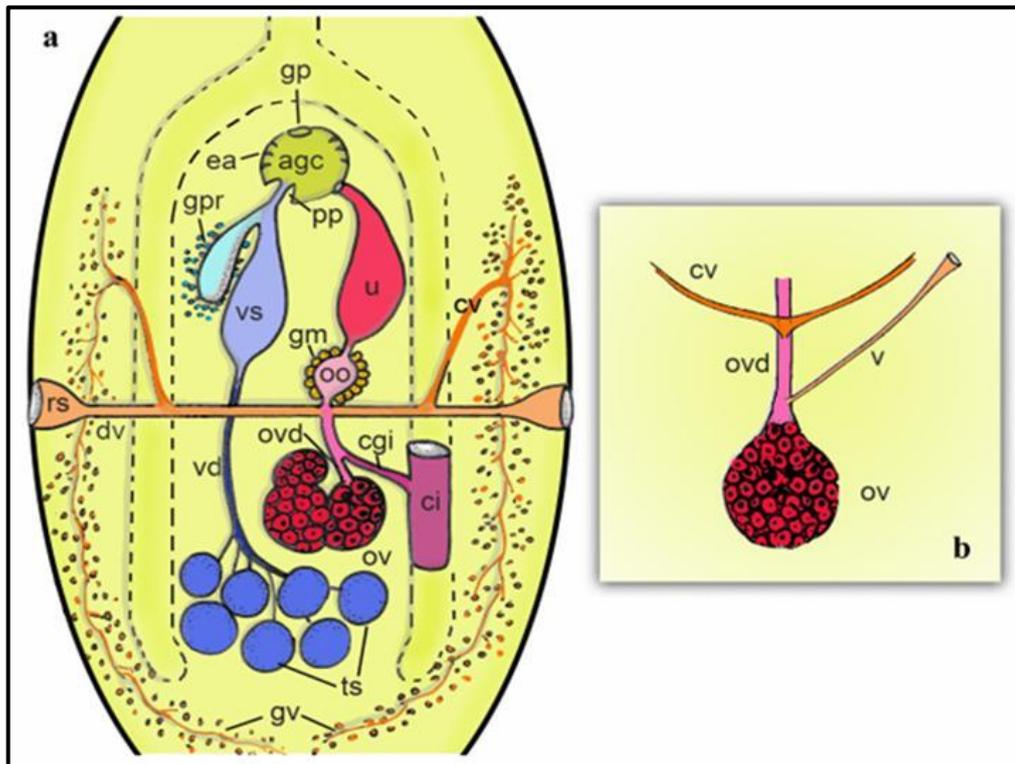


Figura 5.5. Representación esquemática del sistema reproductor de monogéneos con vagina conectada al conducto vitelínico (a) y con vagina conectada directamente al oviducto (b). Abreviaturas: agc, atrio genital común; cgi, conducto genitointestinal; ci, ciego intestinal; cv, conductos vitelínicos; dv, *ductus vaginalis*; ea, espinas del atrio; gm, glándulas de Melhis; gp, gonoporo; gpr, glándulas prostáticas; gv, glándulas vitelínicas; oo, ootipo; ov, ovario; ovd, oviducto; pp, papila peneana; rs, receptáculo seminal; ts, testículos; u, útero; v, vagina; vd, vaso deferente; vs, vesícula seminal.

La fecundación suele ocurrir en el oviducto, luego las cigotas pasan al ootipo reuniéndose con las células vitelínicas y los productos de las glándulas de Melhis. En las especies que no presentan vagina la cópula se realiza a través del poro uterino o por impregnación hipodérmica. Las formas tan variadas de los huevos de los monogenos, aparentemente se encuentran determinadas por las paredes del ootipo que contribuyen a moldearlos. Los huevos pueden presentar filamentos polares en uno o ambos polos, los cuales contribuyen a la adhesión de los huevos al hospedador o al sustrato. Una vez formados los huevos son almacenados en el útero que comunica al exterior a través del poro uterino que desemboca en el atrio genital común, ubicado en la superficie ventral o lateralmente. Los monogeneos son capaces de producir numerosos huevos que son eliminados constantemente, de manera que unos pocos huevos son almacenados en el útero al mismo tiempo.

Sistema reproductor masculino

Consiste de 1, 2 a cientos de testículos, cada uno se continúa con los ductos o vasos eferentes que se unen formando un vaso deferente común o ducto eyaculador encargado de conducir a los espermatozoides. Este ducto puede presentar una dilatación denominada vesícula seminal cuya función es almacenar los espermatozoides. En algunas especies el ducto eyaculador es muy sencillo y desemboca directamente o formando una pequeña papila en el atrio genital común, junto al útero. En varias familias existe un **complejo copulador masculino** (Fig. 5.6) usualmente formado por el **órgano copulador masculino** (OCM)³ y una pieza accesoria esclerosada que sirve de guía al órgano copulador, ambos se encuentran dentro de un saco membranoso controlado por musculatura. La morfología del complejo copulador y el modo de articulación entre el OCM y la pieza accesoria es de importancia taxonómica. El OCM puede ser muscular o esclerosado, la pieza accesoria puede estar ausente en algunos taxa o ser doble o triple en unos pocos. Las glándulas prostáticas pueden estar presentes, desembocando en el ducto eyaculador o en el órgano copulador. En los monogeneos que presentan un órgano copulador inerme, el atrio genital presenta un número variable de espinas o pequeños ganchos que facilitan la unión de los poros genitales. El número y morfología de los ganchos son de valor taxonómico.

³ Esta estructura ha sido tradicionalmente mencionada como cirro en la literatura específica.

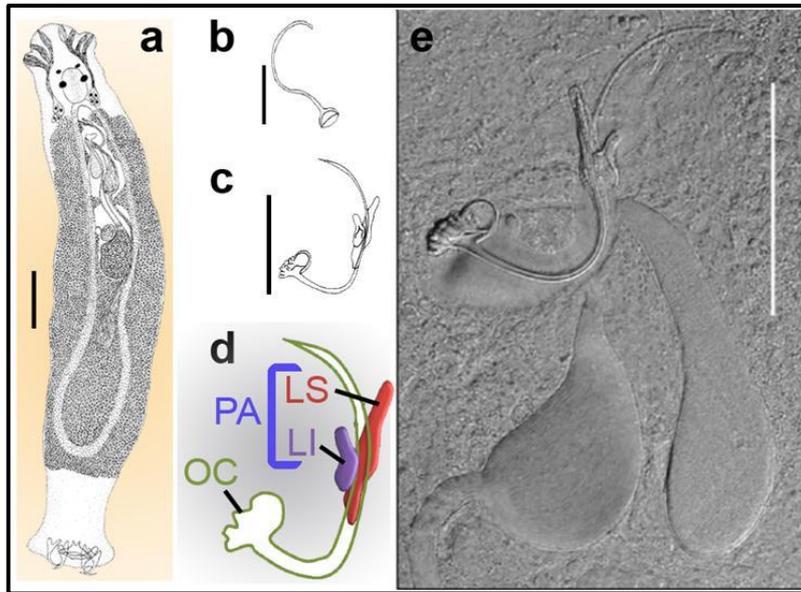


Figura 5.6. *Ligophorus saladensis*: a-d, representaciones esquemáticas; a, Ejemplar in toto, escala 60 μm ; b, área esclerosada de la vagina, escala 25 μm ; c, d, complejo copulador masculino, escala 50 μm ; e, fotografía del complejo copulador masculino, escala 50 μm . Abreviaturas: LI, lóbulo inferior de la pieza accesoria; LS, lóbulo superior de la pieza accesoria; OC, órgano copulatorio; PA, pieza accesoria (adaptado de Marcotegui, 2011).

Desarrollo y ciclo de vida general

El ciclo de vida de los monogeneos es directo (con un solo hospedador).

La mayoría son ovíparos u ovovivíparos.

Se distinguen tres fases esenciales, huevo (Fig. 5.7), un estadio larval llamado oncomiracidio y el adulto.

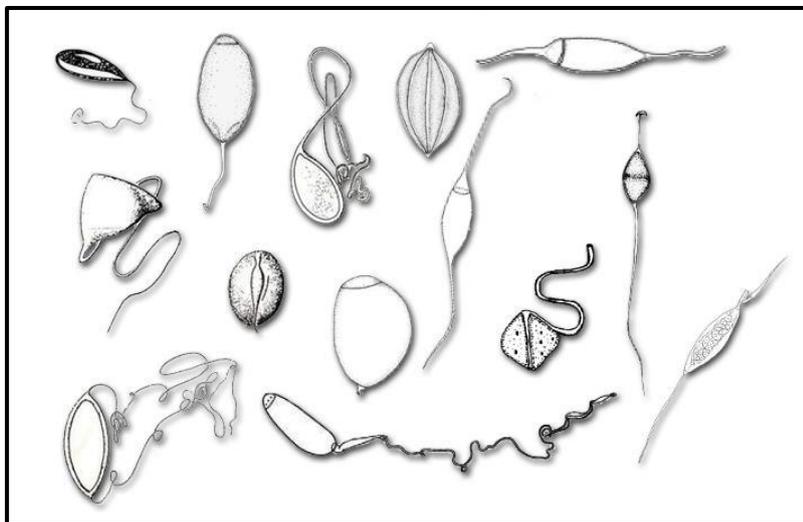


Figura 5.7. Diversidad morfológica de los huevos de monogeneos.

El oncomiracidio tiene forma elongada y está cubierto por cilios dispuestas en 3 zonas, anterior, media y posterior. Las zonas de células epidérmicas ciliadas están separadas por un sincicio. En el extremo anterior presentan 1 o 2 pares de ocelos y desembocan los conductos de las glándulas cefálicas. El tracto digestivo se encuentra diferenciado y se puede reconocer la boca, la faringe y el intestino en forma de saco. El opistohaptor se encuentra desarrollado y posee numerosos ganchos en su extremo posterior, que son retenidos por los adultos convirtiéndose en los ganchos más pequeños del opistohaptor (*hooklest*). Estas larvas son excelentes nadadoras pero de vida muy corta, por lo que deben encontrar rápidamente un hospedador apropiado, una vez que lo encuentran pierden sus cilios y se desarrolla directamente el adulto (Fig. 5. 8).

Una excepción a este patrón son los miembros de la familia Gyrodactylidae, los cuales son vivíparos, las larvas son retenidas en el útero hasta que se desarrollan en juveniles.

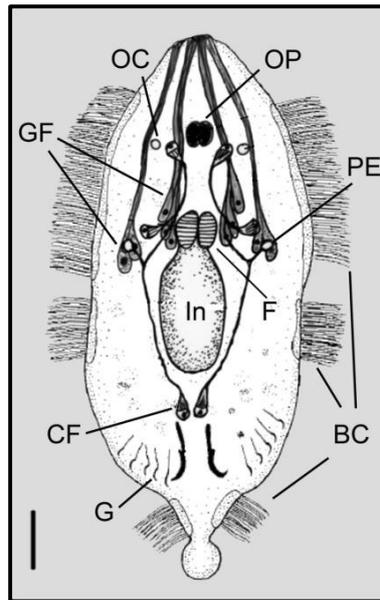


Figura 5.8. Representación esquemática de un oncomiracidio. Abreviaturas: BC, bandas ciliadas; CF, células flamígeras; F, faringe; G, ganchos; GF, glándulas frontales; In, intestino; OC, ojo ciliar; OP, ojos pigmentados; PE, poro excretor.

Ciclos representativos

Dactylogyrus vastator es un monogeneo que vive sobre filamentos branquiales de las carpas. Los adultos son ovíparos y depositan sus huevos en el agua, que caen en el fondo del cuerpo de agua. Los huevos requieren 2 a 3 días para eclosionar cuando las temperaturas son cálidas, entonces los oncomiracidios nadan activamente buscando a sus hospedadores específicos, cuando encuentran una carpa se fijan primero a la piel y luego migran hacia las branquias, alcanzando la madurez sexual en unos 10 días aproximadamente. Cuando las temperaturas son más bajas los huevos suspenden su desarrollo y permanecen en un estado de reposo o dormancia durante el invierno, eclosionando varios meses después cuando aumentan las temperaturas (Fig. 5. 9).

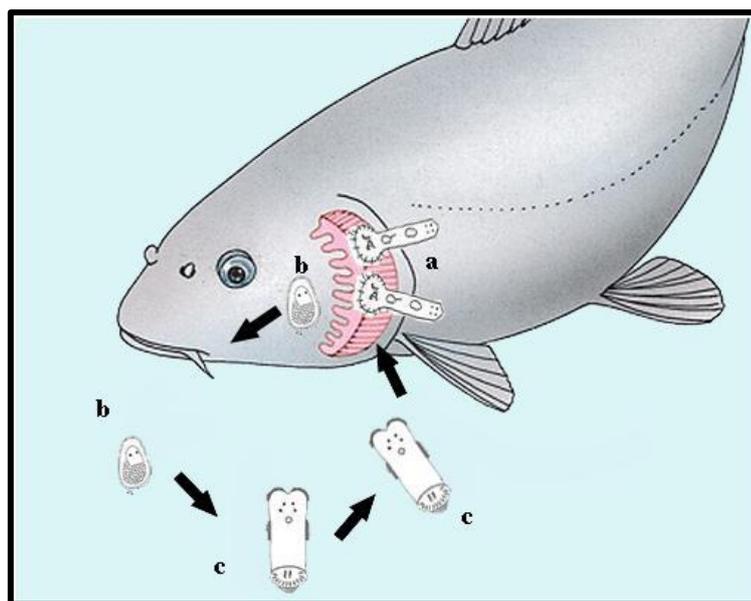


Figura 5.9. Ciclo de vida de *Dactylogyrus* sp., parásito branquial de peces cyprinidos: a, adultos; b, huevo; c, oncomiracidio.

Polystoma integerrimum tiene un ciclo de vida muy particular que incluye sincronización hormonal con su hospedador y desarrollo progenético. Este parásito habita en la vejiga urinaria de ranas adultas del viejo mundo. Cuando se acerca la época reproductiva de los anfibios, las hormonas que aparecen en la orina de la rana, inducen al parásito a reproducirse, entonces depositan sus huevos en la orina que son eliminados al exterior en el momento que los anfibios se dirigen al medio acuático para reproducirse. Cuando los huevos eclosionan en el agua surge el oncomiracidio, al tiempo que se están desarrollando los renacuajos. Si el oncomiracidio toma contacto con un renacuajo que ya desarrolló sus branquias internas, el desarrollo es normal y las larvas se fijan a los filamentos branquiales mediante el opistohaptor. Cuando se produce la metamorfosis a ranas adultas, los oncomiracidios migran hasta llegar a la vejiga urinaria donde completan su maduración a adultos. Algunos autores consideran que esta migración ocurre a través del canal alimentario (Cheng, 1978; Grassé, 1961) y otros que las larvas salen a través de los orificios por donde van a salir los miembros anteriores y recorren los flancos de la rana e ingresan por la cloaca hasta la vejiga (Baer, 1971). Cuando los oncomiracidios toman contacto con un renacuajo que aún conservan las branquias externas se produce un desarrollo acelerado o progenético⁴. Antes que el renacuajo se transforme en adulto, los oncomiracidios maduran sexualmente y producen un solo huevo viable, del cual se va a desarrollar un nuevo oncomiracidio que al encontrar renacuajos con branquias internas, continúa su desarrollo junto con los demás oncomiracidios (Fig. 5.10).

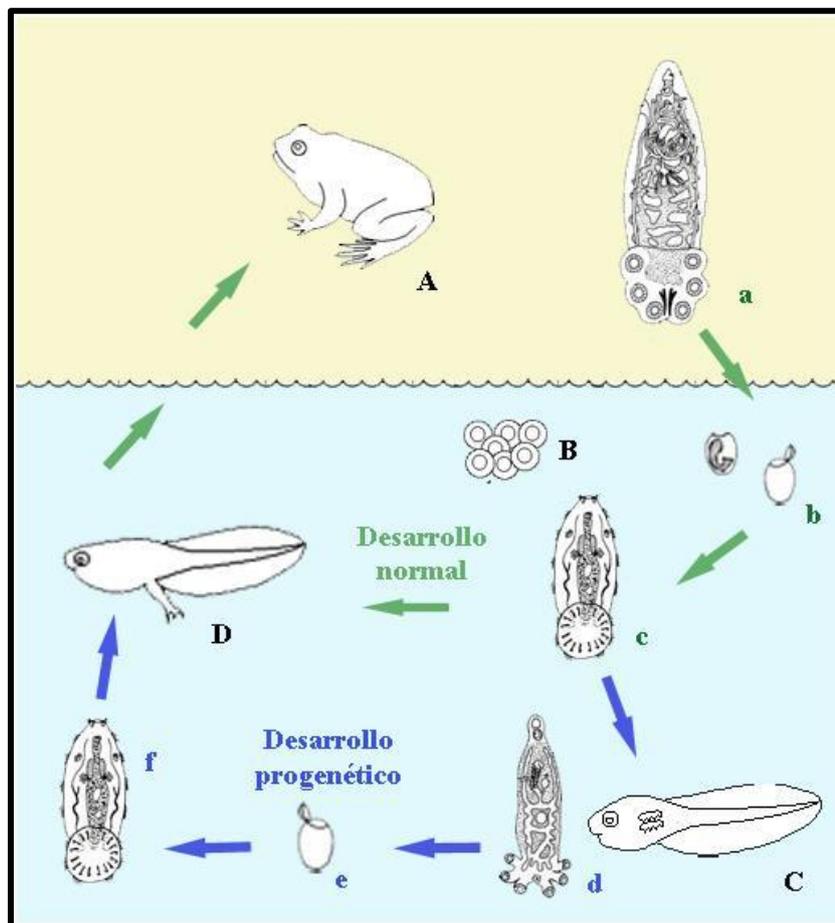


Figura 5.10. Ciclo de vida de *Polystoma integerrimum*. A. Ranas adultas; B. Huevos de ranas; C. Renacuajos con branquias externas; D. Renacuajos con branquias internas; a. adultos de *P. integerrimum*; b, e. Huevos de *P. integerrimum*; c. oncomiracidios de *P. integerrimum*; d. oncomiracidios maduros sexualmente de *P. integerrimum* (formas progenéticas). Las flechas verdes indican el desarrollo normal y las flechas azules el desarrollo progenético.

⁴ Este tipo de desarrollo es descrito por muchos autores como neoténico (Cheng, 1978; Olsen, 1977). Sin embargo, Lefebvre y Poulin (2005), Bakke y otros (2007) consideran que el término más apropiado es progénesis, dado que este proceso implica una aceleración del ciclo de vida para permitir que el individuo se reproduzca como juvenil o larva. En tanto que la neotenia es la retención de caracteres larvales superada la etapa de desarrollo normal.

Numerosos miembros de la familia Gyrodactylidae presentan un ciclo de vida inusual, dado que son vivíparos y presentan poliembrionía. En *Gyrodactylus salaris*, parásito frecuente en la piel de salmones, luego de la reproducción sexual por fecundación cruzada se forma la cigota y se desarrolla el primer embrión dentro del útero “materno”. En el interior del primer embrión hay un grupo de células embrionarias que van a originar el segundo embrión, dentro del cual se desarrolla el tercer embrión y dentro de éste el cuarto embrión. Los individuos adultos contienen varias generaciones de embriones encerrados uno dentro de otro, a modo de muñeca rusa o *mamushka*. Esto puede conducir a un crecimiento exponencial de la población, ya que en el momento del nacimiento del primer individuo, este ya contiene en su interior 3 generaciones totalmente desarrolladas, que son expulsadas a través de sus respectivos poros uterinos. Estos individuos completan rápidamente su maduración y vuelven a reiniciar el ciclo. Este significativo crecimiento poblacional suele causar cuantiosas pérdidas económicas en las pesquerías.

Diplozoon paradoxum es considerado uno de los organismos más monógamos del reino animal. Viven sobre las branquias de ciprínidos de Europa. Su ciclo de vida es muy interesante, sus huevos presentan un largo filamento con el que se fijan hasta que eclosiona la larva oncomiracidio. Estas larvas nadan activamente buscando un nuevo hospedador hasta fijarse en sus filamentos branquiales, allí pierden los cilios y desarrollan una pequeña ventosa en la superficie ventral y una papila en la superficie dorsal, este estadio juvenil es llamado **diporpa**⁵. Estos juveniles pueden vivir varios meses en las branquias pero no maduran sexualmente hasta encontrar otra diporpa. Cuando se encuentran, una de ellas fija su ventosa a la papila dorsal de la otra, entonces sus tejidos se fusionan completamente, lo cual estimula su maduración sexual. Las gónadas se desarrollan y el ducto genital masculino se encuentra cerca del femenino permitiendo la fecundación cruzada. Estos adultos permanecen unidos varios años hasta que mueren.

Especificidad

La mayoría de los monogéneos presentan una elevada especificidad por la especie hospedadora y por el sitio de infección o microhábitat. Muchas especies tienen preferencia por determinados arcos branquiales y por determinada posición en los filamentos branquiales, evitando de este modo la competencia interespecífica. Otros como *Cryptocephalum petreum* y *Cryptocephalum spiralis* se encuentran solo en la línea lateral cefálica de los peces (Vega y otros, 2011).

Bioindicadores

Los monogéneos parásitos de peces, son de especial interés como indicadores biológicos, debido a que se encuentran en contacto directo con el pez y con el ambiente circundante, por lo que pueden brindar información sobre los efectos de las condiciones ambientales. Este grupo de parásitos es utilizado como marcador biológico en estudios poblacionales de peces (separación de stocks) y como indicadores de polución (los contaminantes pueden causar stress, alterando la resistencia de los hospedadores hacia sus parásitos, aumentando la carga parasitaria o afectar principalmente a los estadios libres, disminuyendo la cantidad de algunas especies de monogéneos).

Interés sanitario

Los Monogéneos pueden provocar lesiones en las branquias de los peces al sujetarse con los ganchos del opisthaptor o al alimentarse de la sangre de sus hospedadores, provocando irritación, exudado de mucus y hemorragias. Usualmente, en ambientes naturales los monogéneos no son considerados patógenos, dado que parecen estar en equilibrio con sus hospedadores. Los monogéneos que se alimentan de células epidérmicas, se desplazan continuamente permitiendo que las pequeñas heridas se curen rápidamente. En condiciones de altas densidades de peces o hacinamiento, tales como las que se registran en los acuarios o en los lugares de cría comercial de peces, los monogéneos se reproducen rápidamente y en los casos de infecciones masivas pueden ocasionar serias patologías, especialmente cuando las lesiones primarias se

⁵ Cuando este estadio fue descubierto se describió como un nuevo género llamado *Diporpa*, cuando se comprobó que se trataba de un estadio juvenil de *D. paradoxum* este nombre fue aplicado para dicho estadio.

asocian a bacterias y hongos. Incluso, algunos miembros de los géneros *Dactylogyrus*, *Gyrodactylus*, *Microcotyle*, *Ancyrocephalus* y *Benedenia* pueden provocar la muerte por asfixia de los peces.

Filogenia

Los sistemas de clasificación tradicionales incluían a los Monogeneos como un grupo de trematodos junto a los digeneos y aspidogastros, basándose principalmente en la morfología. Actualmente, la mayoría de los autores consideran a los cestodos como el grupo más relacionado con los monogeneos y los agrupan en el clado cercomeromorpha, cuya principal característica es la presencia de un Cercómero. Esta estructura es un órgano adhesivo posterior, armado con ganchos (6-16) presente en la larvas de cestodos y monogeneos y que solo se conserva en el opisthaptor de los monogeneos adultos.

Clasificación

No hay una clasificación aceptada unánimemente, tradicionalmente se consideró que la clase Monogenea⁶ estaba subdividida en dos subclases, Monopisthocotylea y Polyopisthocotylea, sin embargo los estudios filogenéticos indican que estos no son grupos naturales. Una de las clasificaciones más utilizadas actualmente es la propuesta por Boeger y Kritsky (2001).

Clase Monogenea

Subclase Polyonchoinea: Boca ventral. Órgano copulador masculino esclerotizado. Opisthaptor de los oncomiracidio y adultos con 16 ganchos (14 marginales y 2 centrales). Canales excretores fusionados anteriormente. Se alimentan principalmente de células epiteliales. Géneros representativos: *Benedenia*, *Encotylabe*, *Entobdella*, *Nitzschia*, *Tetrasepta*, *Tristoma* (Capsalidae); *Acolpenteron*, *Ancyrocephalus*, *Cryptocephalum*, *Dactylogyrus*, *Demidospermus*, *Philureter*, *Urocleidoides* (Dactylogyridae); *Diplectanum* (Diplectanidae); *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae); *Calicotyle*, *Dictyocotyle*, *Thaumatocotyle* (Monocotylidae); *Tetraonchus* (Tetraonchidae); *Udonella* (Udonellidae)⁷.

Subclase Heteronchoidea: Con canal genitointestinal. Sistema reproductor femenino con "ductus vaginalis". Se alimentan principalmente de la sangre del hospedador.

- **Infraclase Polystomatoinea:** Opisthaptor con 3 pares de ventosas haptorales, asociadas con ganchos. Huevos sin filamentos. Parásitos de peces pulmonados, anfibios, tortugas de aguas continentales e hipopótamos. Géneros representativos: *Oculotrema*, *Polystoma*, *Polystomoides* (Polystomatidae).

- **Infraclase Oligonchoinea:** Con "Crochet en fléau" (ganchos en forma de látigo), en el oncomiracidio. Parásitos de peces. Géneros representativos: *Absonifibula*, *Diclidophora*, *Orbocotyle* (Diclidophoridae); *Diplozoon* (Diplozoidae); *Callorhynchocotyle*, *Rajonchocotyle* (Hexabothriidae); *Nicolasia* (Macrovalvitrematidae); *Neogrubea* (Mazocraeidae); *Microcotyle* (Microcotylidae).

Diversidad en Argentina

En nuestro país, los estudios sobre monogeneos resultan aún escasos, los primeros trabajos fueron realizados por Lothar Szidat en la década del 60 y luego por Mabel Suriano a partir de los 70. Actualmente, han sido reportadas cerca de un centenar de especies parásitas de peces, siendo los géneros más frecuentes en peces marinos *Calicotyle*, *Callorhynchocotyle*, *Diclidophora*, *Nicolasia*, y *Neogrubea*; en tanto que en

⁶ Boeger y Kritsky (1993) consideran que teniendo en cuenta el principio de prioridad recomendado por el Código Internacional de nomenclatura Zoológica, el nombre correcto es Clase Monogenoidea. Sin embargo, la mayoría de los taxónomos discrepan con estos autores, dado que en los taxa superiores no rigen reglas definidas. Teniendo en cuenta una combinación de criterios de prioridad, estabilidad y consenso entre los especialistas en el tema, el nombre más apropiado es Clase Monogenea (Wheeler y Chisholm, 1995).

⁷ La posición filogenética de los Udonelidos ha sido motivo de controversia durante muchos años, originalmente fueron incluidos entre los monogeneos, luego con los "turbelarios" o como un clado separado dentro de los platelmintos. Sin embargo los estudios filogenéticos moleculares sugieren fuertemente que los udonelidos son monogeneos.

aguas continentales se destacan *Demidospermus*, *Gyrodactylus*, *Urocleidoides* y *Cryptocephalum* (Marcotegui, 2011). Los reportes en anfibios son aún más escasos, se conocen 4 especies del género *Polystoma* que parasitan la vejiga de bufonidos, hylidos y Leptodactylidos (Cohen y otros, 2013). Además, se han abordado aspectos ecológicos de monogeneos de peces de ambientes continentales, destacándose los estudios sobre distribución espacial, preferencia de nichos, estacionalidad, dinámica poblacional y comunitaria (Gutiérrez, 1997; Gutiérrez y Martorelli, 1994, 1999; Viozzi y Semenas, 2009; Vega y otros, 2013).

Bibliografía

- Ax P. (1996). *Multicellular animals. A New Approach to the Phylogenetic Order in Nature, Volumen I*. Springer, Berlin, 225 pp.
- Baer J.G. (1971) *El parasitismo animal*. Guadarrama, Madrid, 256 pp.
- Bakke T.A., Cable J. & Harris P.D. (2007) The biology of gyrodactylid monogeneans: the “Russian Doll-killers”. *En: Baker, J.R. Muller R. & Rollinson D. (Eds.) Advances in Parasitology* 64, pp. 161-376.
- Boeger W.A. & Kritski D.C. (1993). Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes). *Systematic Parasitology* 26: 1-32.
- Boeger W.A. & Kritsky D.C. (2001). Phylogenetic relationships of the Monogenoidea. *En: Littlewood D.T.J. & Bray R.A. (Eds.) Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London, pp. 92-102
- Cheng T.C. (1978) *Parasitología General*. Editorial A C, Madrid, 965 pp.
- Cohen S.C., Justo M.C.N. & Kohn A. (2013) *South American Monogenoidea parasites of fishes, amphibians and reptiles*. Editorial Oficina de Livros, Rio de Janeiro, 662 pp.
- Dawes B. (1968) *The Trematoda: with special reference to British and ther European forms*. Cambridge University Press, London, 644 pp.
- Goater T., Goater C. & Esch G.W. (2014) *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Segunda edición. Cambridge University Press, New York, 497 pp.
- Grassé P.P. (1961) *Traité de zoologie: Anatomie, systématique, biologie. Volumen IV. Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens*. Masson et Cie, Paris, 944 pp.
- Gutiérrez P.A. (1997) *Ecología de monogenea en el Río de la Plata: patrones y procesos en las comunidades de Pimelodus maculatus y P. albicans*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina. 108 pp.
- Gutiérrez P.A. & Martorelli S.R. (1994). Seasonality, distribution, and ¿preferente? sites of *Demidospermus valenciennesi* Gutiérrez et Suriano, 1992 (Monogenea: Ancyrocephalidae) in catfish. *Research and Reviews in Parasitology* 54: 259-261.
- Gutiérrez P.A. & Martorelli S.R. (1999). Niche preferences and spatial distribution of monogenea on the gills of *Pimelodus maculatus* in Río de la Plata (Argentina). *Parasitology* 119: 183-188.
- Héritier L., Badets M., Du Preez L.H., Aisien M.S.O, Lixian F., Combes C. & Verneau O. (2015) Evolutionary processes involved in the diversification of chelonian and mammal polystomatid parasites (Platyhelminthes, Monogenea, Polystomatidae) revealed by palaeoecology of their hosts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 92: 1-10.
- Hyman L.H. (1951). *The invertebrates Volumen II: Platyhelminthes and Rhynchocoela; the acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, 550 pp.
- Lefebvre F. & Poulin R. (2005) Progenesis in digenean trematodes: a taxonomic and synthetic overview of species reproducing in their second intermediate hosts. *Parasitology* 130: 587-605.

- Marcotegui P.S. (2011) *Estudios taxonómicos y ecológicos de monogenea y otros parásitos branquiales en peces de un ambiente estuarial*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina. 250 pp.
- Mehlhorn H. (1988). *Parasitology in Focus*. Facts and trends. Springer-Verlag, Berlin, 924pp.
- Olsen O.W. (1977) *Parasitología Animal Volumen I-II*. Aedos, Barcelona, 719 pp.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology*. Sexta edición. McGraw-Hill Higher education, USA, 670 pp.
- Vega R.M., Viozzi G.P. & Brugni N.L. (2011) Two new species of *Cryptocephalum* n. gen. (Monogenoidea: Dactylogyridae) from the cephalic lateral line of *Percichthys trucha* (Perciformes: Percichthyidae) in Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology* 97: 245-250.
- Vega R.M., Viozzi G.P. & Brugni N.L. (2013) La comunidad de monogeneos de *Percichthys trucha* (Perciformes: Percichthyidae) en relación con la historia de vida del hospedador. *Revista Argentina de Parasitología* 1 (2): 33-47.
- Viozzi G.P. & Semenas L. (2009). Do environmental differences between lakes in northwestern argentinean Patagonia affect the infection of *Philureter trigoniopsis* (Monogenea) in *Galaxias maculatus* (Osmeriformes)? *Journal of Parasitology* 95: 25-31.
- Wheeler T.A & Chisholm L.A. (1995) Monogenea versus Monogenoidea: the case for stability in nomenclature. *Systematic Parasitology* 30 (3): 159-164.

CAPÍTULO 6

Clase Cestoda

Fabiana B. Drago y Verónica Núñez

"Alrededor de 1500 a.C., un médico egipcio reunió una gran cantidad de información médica en relación con el diagnóstico y tratamiento de las enfermedades conocidas. Fue escrito en jeroglíficos sobre papiro y sellado en una tumba, hasta ser re-descubierto en 1872 y traducido por Georg Ebers en 1873, siendo conocido como el Papiro Ebers. En base a estos escritos, sabemos que los médicos egipcios, conocían al menos, dos helmintos parásitos de humanos. Uno de ellos era una solitaria, muy probablemente, Taenia saginata, para la que se recomendaba la aplicación de cataplasmas en el abdomen."

TIMOTHY GOATER, CAMERON GOATER Y GERALD W. ESCH,
PARASITISM (2014)

Los cestodes, conocidos comúnmente como tenias, conforman un grupo de parásitos obligados, con ciclos heteroxenos que involucran dos o más hospedadores. Los adultos viven en el intestino o anexos (raramente en el celoma) de todos los grupos de vertebrados y las formas larvales se desarrollan tanto en vertebrados como en invertebrados. Unas pocas especies utilizan como hospedadores definitivos a los invertebrados. Carecen de sistema digestivo, por lo que adquieren el alimento a través del tegumento sincicial, el cual en su superficie presenta estructuras características de los cestodes denominadas microtricos que colaboran en la absorción de nutrientes. La mayoría son hermafroditas. Comprende aproximadamente 6000 especies agrupadas en 18 órdenes que difieren principalmente en las estructuras de fijación al hospedador. Su nombre deriva del latín *cestum*, "cinta" y del griego *eidés*, "con el aspecto de".

Morfología

El cuerpo está organizado en tres regiones: escólex, cuello y estróbilo (Fig. 6.1).

El **Escólex** es una especialización de la región anterior del cuerpo, donde se encuentran las estructuras de fijación a los tejidos del hospedador, que pueden ser ventosas o acetábulos, botrios, botridios, ganchos, áreas glandulares y tentáculos.

Entre las estructuras de sujeción más importantes encontramos:

- **ventosas o acetábulos**, que tienen forma de copa y presentan una fuerte musculatura intrínseca separada por la membrana basal de la musculatura del parénquima. Generalmente se encuentran en número de cuatro. Presentes en los Órdenes Proteocephalidea y Cyclophyllidea (Fig. 6.2.A)

- **botrios**, son hendiduras o surcos con bordes débilmente muscularizados, sin membrana basal que separe esta musculatura de la parenquimática. Se presentan usualmente en número de dos y en cestodes que no están fijados continuamente en el intestino. Característicos del Orden Diphylobothriidea (Fig. 6.2.B).

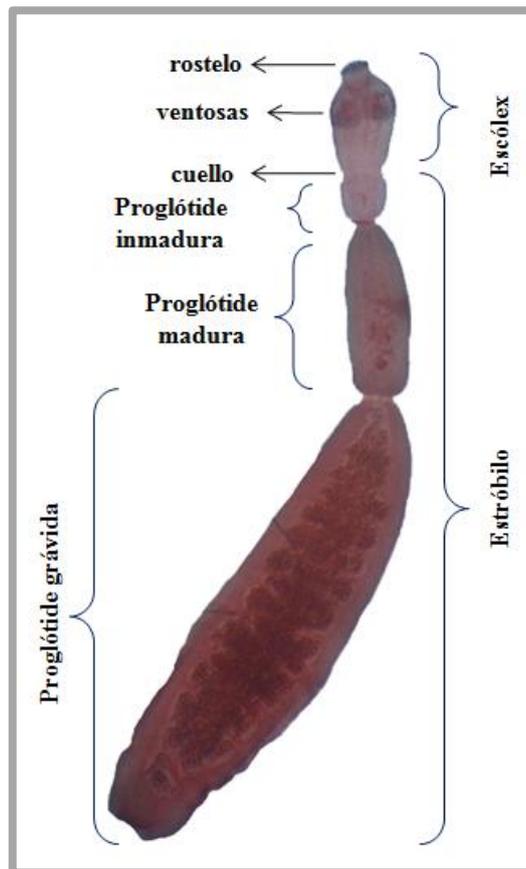


Figura 6.1. Partes del cuerpo de un cestode.

- **botridios**, son expansiones foliáceas móviles de márgenes finos y flexibles, con musculatura propia, separada de la parenquimática por la membrana basal. Pueden ser pedunculados o sésiles y presentar ganchos, espinas o ventosas. Generalmente en número de cuatro. Presentes en los Órdenes Tetraphyllidea y Tetrabothriidea (Fig. 6.2.C).

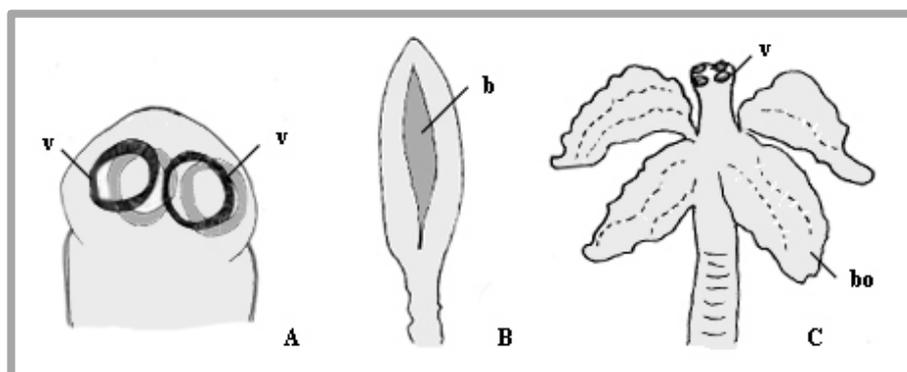


Figura 6.2. Representación esquemática de distintos tipos de escólex: A, Escólex con 4 ventosas; B, Escólex con 2 botrios; C, Escólex con botridios. Abreviaturas: v, ventosas; b, botrios; bo, botridios.

Estructuras accesorias:

Los **ganchos** pueden estar dispuestos sobre las ventosas, tentáculos o en una estructura especializada llamada rostelo.

El **rostelo** es una estructura muscular en forma de domo ubicada en el extremo apical del escólex, que puede invaginarse o retraerse en una bolsa rostelar (Fig. 6.3). Generalmente armado con ganchos dispuestos en 1 o 2 círculos. Los que no presentan ganchos se denominan desarmados o inermes, por ejemplo en *Hymenolepis diminuta*. Se encuentra en representantes del Orden Cyclophyllidea.

Tentáculos o trompas son estructuras alargadas, flexibles que pueden retraerse en una vaina tentacular interna. Se encuentran en número de cuatro y armados con pequeños ganchos en el Orden Trypanorhyncha o pueden ser numerosos y sin ganchos como en el Orden Lecanicephalidea.

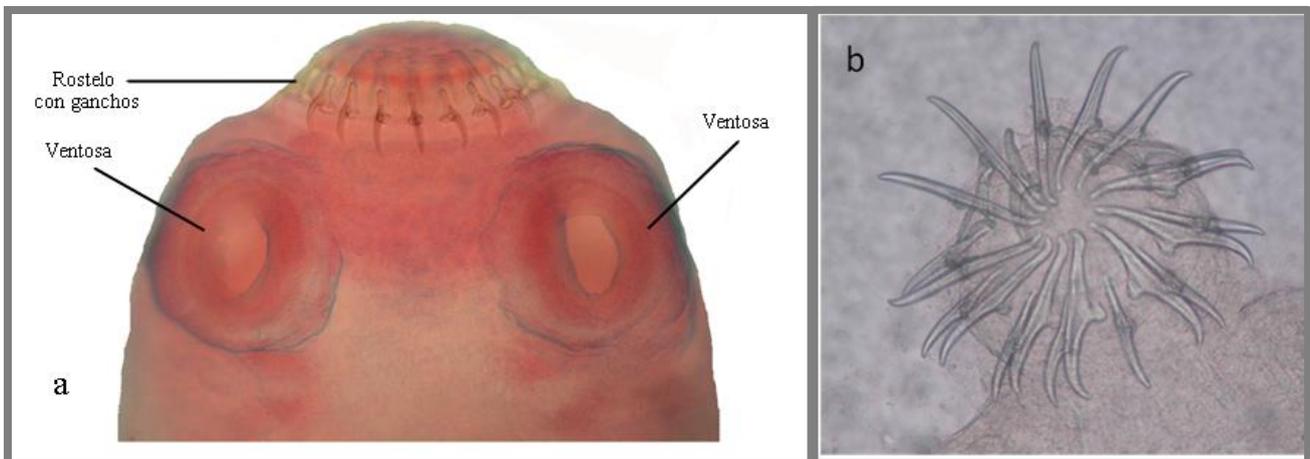


Figura 6.3. Fotografías de rostelos armados en microscopio óptico: a. Escólex de *Taenia solium*, con cuatro ventosa y rostelo armado; b. Rostelo armado de Dilepididae, vista apical.

Inmediatamente posterior al escólex se encuentra el cuello, que es una región que presenta células indiferenciadas encargadas de dar origen a una serie de unidades denominadas proglótides, que en su interior llevan juegos completos de aparatos reproductores.

Al conjunto de proglótides se lo denomina estróbilo, que muestra una segmentación exterior pero presentan continuidad en la pared del cuerpo, sistema excretor y nervioso.

Los cestodes con una sola proglótide se denominan monozoicos (Fig. 6.4), mientras que si presentan dos o más (hasta cientos) son polizoicos. Cuando el margen posterior de una proglótide se superpone con la proglótide siguiente, el estróbilo se llama craspedota; si no es así se llama acraspedota (Fig. 6.5).

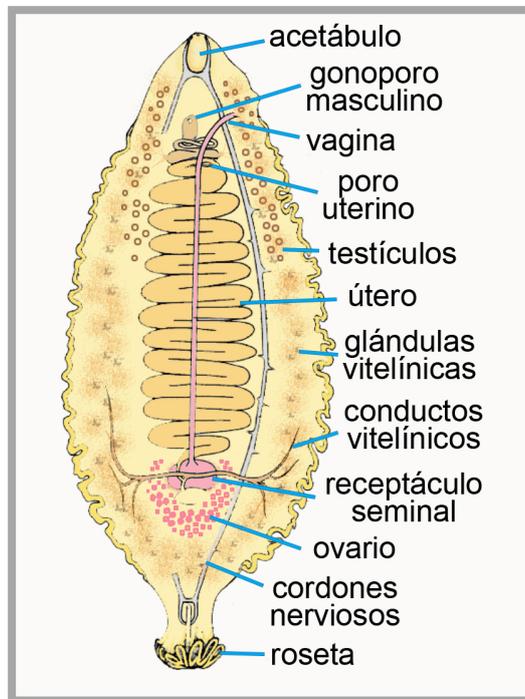


Figura 6.4. Representación esquemática de un cestode monoico (*Gyrocotyle* sp.).

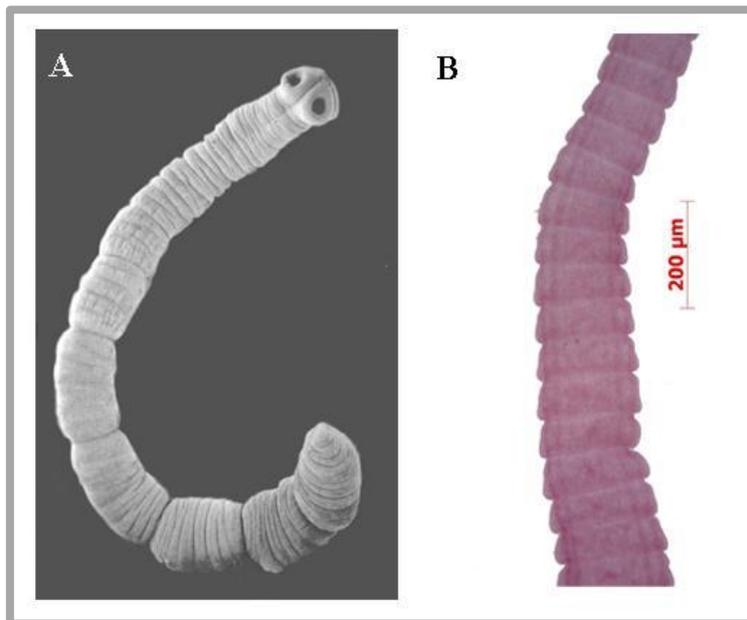


Figura 6.5. A Proglótide acraspedota (*Cangatiella macdonaghi*, fotografía en microscopio electrónico, 35x). B. Proglótide craspedota (*Mathevotaenia* sp. fotografía en microscopio óptico).

Pared corporal

La parte más externa de la pared del cuerpo se denomina tegumento, y es similar al de los demás neodermata, con funciones de absorción de nutrientes, inmunidad, excreción, osmorregulación, síntesis y secreción. Sin embargo, se diferencia por la presencia de microtricos (Fig. 6.6), que son estructuralmente similares a microvellosidades y cuya función es aumentar la superficie de absorción, además de agitar su microhábitat, moviendo ligeramente el fluido intestinal para que los nutrientes y productos de desecho estén en continuo movimiento.

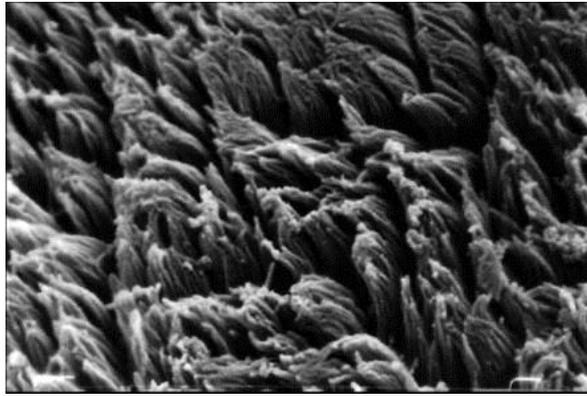


Figura 6.6. Fotografía de Microscopio electrónico de barrido de los microtricos de *Cangatiella macdonaghi* (Proteocephalidea), (10.000x).

La morfología y distribución de los microtricos tiene importancia taxonómica, y presentan especializaciones en las distintas regiones del cestode. Cada microtrico está compuesto por una base electro-lúcida, y un capuchón distal electro-denso. La base está compuesta por microfilamentos, mientras que la composición del capuchón aún no ha sido dilucidada completamente, si bien algunos autores mencionan la presencia de microtúbulos y filamentos similares a la queratina. Existen dos tipos morfológicos básicos, Filitricos y Espintricos (Chervy, 2009).

Dispersas entre los microtricos se encuentran estructuras sensoriales ciliadas que funcionan como receptores táctiles o quimiorreceptores. La superficie del tegumento está cubierta por un glicocálix rico en carbohidratos involucrado en la inhibición de las enzimas del hospedador y en la absorción de cationes y sales biliares.

Por debajo del tegumento sincicial hay una capa de musculatura circular, seguida por otra capa longitudinal.

Luego se encuentra el parénquima, que tienen la particularidad de presentar musculatura parenquimática, cuya disposición varía dependiendo del grupo (transversal, longitudinal, circular, dorsoventral), predominando los paquetes longitudinales. En la mayoría de los cestodes, la musculatura longitudinal parenquimática divide el parénquima en una zona cortical externa y una zona medular interna.

En el parénquima se encuentran unos pequeños corpúsculos calcáreos, de 12 a 32 micras, constituidos por componentes inorgánicos, principalmente calcio, carbonato de magnesio y fosfato cálcico, embebidos en una matriz orgánica. Esta matriz se encuentra organizada en anillos concéntricos y está compuesta de proteínas, lípidos, glucógeno, mucopolisacáridos, fosfatasa alcalina, ADN y ARN. Estas estructuras se forman en el interior del citoplasma de células especializadas que se destruyen durante el proceso de formación de los corpúsculos. La función de estos corpúsculos ha sido objeto de muchas especulaciones, algunos autores postulan que su función está relacionada con la movilización de compuestos inorgánicos que podrían amortiguar las grandes cantidades de ácidos orgánicos producidos en el metabolismo de los cestodes. Otros sugieren que actúan como depósitos de iones o dióxido de carbono para usar cuando estas sustancias son insuficientes en su microhábitat, o que son un producto de excreción.

Sistema Excretor

Presentan un sistema protonefridial conformado por bulbos flamígeros que se distribuyen en el parénquima dispuestos de a cuatro, cada uno compuesto por una única célula terminal. Los bulbos flamígeros confluyen en canales excretores terciarios, que se unen en canales secundarios y estos desembocan en canales longitudinales principales, los cuales discurren a lo largo de todo el estróbilo. Los canales excretores están tapizados por microvellosidades y tienen fibras musculares asociadas.

Los cestodes pueden tener hasta 20 canales excretores longitudinales pero la mayoría presenta dos pares de canales principales, un par dorsolateral y uno ventrolateral de mayor diámetro, generalmente en la periferia del parénquima medular. En el escólex los canales dorsales y ventrales de cada lado pueden confluir sin formar uniones cruzadas, o los cuatro canales pueden unirse formando un plexo. Los canales dorsales usualmente solo alcanzan las proglótides maduras, en tanto que los ventrales recorren todo el estróbilo y generalmente se encuentran conectados por un canal transversal en la parte posterior de cada proglótide. En algunos grupos, los canales ventrales presentan válvulas previas a la conexión con los canales transversales.

En especies anapolíticas o en ejemplares jóvenes de especies apolíticas que aún no han eliminado ninguna proglótide, los canales longitudinales ventrales desembocan en una vesícula excretora de posición medio-posterior en la última proglótide que comunica al exterior a través de un poro excretor. En las especies apolíticas esta vesícula se pierde con el desprendimiento de la última proglótide y los canales longitudinales desembocan de manera independiente al exterior. En algunos grupos los canales excretores abren al exterior a través de poros secundarios en cada proglótide.

A través de este sistema se eliminan ácidos orgánicos, como productos del metabolismo anaeróbico, además de amonio, urea, proteínas solubles y glucosa. Probablemente este sistema intervenga no solo en la excreción sino también en la osmorregulación. Algunos productos metabólicos son eliminados también por tegumento (ácidos orgánicos) y algunas especies son capaces de precipitar y acumular desechos en sus proglótides.

Sistema nervioso

El sistema nervioso de los cestodes está compuesto generalmente por un par de ganglios cerebrales localizados en el escólex y dos cordones nerviosos principales que se extienden a lo largo de todo el estróbilo. En cada proglótide los nervios longitudinales llevan ganglios adicionales desde los cuales salen comisuras transversales que los conectan formando un anillo. Nervios menores emergen de este sistema e inervan musculatura, estructuras sensitivas y del sistema reproductor como el cirro y la vagina. El sistema nervioso está altamente desarrollado en el escólex, con nervios asociados a las estructuras de fijación y en su tegumento presenta una alta densidad de células sensoriales uniciliadas que actúan como receptores sensitivos a estímulos físicos y químicos. Dado que los cestodes están fijos a la mucosa intestinal del hospedador mediante sus escólices, los músculos asociados a las ventosas y otras estructuras de fijación deben estar en permanente contracción. Se cree que esto es posible debido a la presencia de receptores de estiramiento que detectan acortamiento o estiramiento de las fibras musculares. También se han detectado células neurosecretoras en el escólex de algunas especies, que permanecen inactivas en la etapa larval e inician su actividad antes de la estrobilación.

En el tegumento de las proglótides hay células uniciliadas y no ciliadas. Las primeras probablemente sean tangorreceptoras o quimiorreceptoras mientras que las no ciliadas no alcanzan la superficie del tegumento y probablemente monitoreen y detecten deformaciones en el cuerpo (sensores de estiramiento) causadas por la actividad del verme, por peristálsis del hospedador o ambos.

Sistema reproductor

La mayoría son hermafroditas, con algunas excepciones (Fam. Dioecocestidae). Usualmente cada proglótide tiene un set de órganos reproductores masculino y femenino, aunque algunos géneros presentan dos sets, por ejemplo *Moniezia* y *Dipylidium*. A medida que la proglótide se mueve hacia la parte posterior del estróbilo maduran los órganos reproductivos.

El **Sistema Reproductor Masculino** (Fig. 6.7) consiste de uno a cientos de testículos, que se continúan con los ductos o vasos eferentes y se unen formando un vaso deferente común encargado de conducir los espermatozoides hacia el poro genital masculino. El vaso deferente puede ser simple o presentar una dilatación interna o externa a la bolsa del cirro, llamada vesícula seminal cuya función es almacenar esperma. En la bolsa del cirro se encuentra el órgano copulador muscular o cirro, que puede presentar espinas. El cirro puede invaginarse dentro de la bolsa del cirro y evertirse a través del poro genital. Los poros genitales de ambos sexos usualmente desembocan en un atrio genital común, de posición variable, pueden estar ubicados en la superficie dorsal, ventral o lateral, en este último caso pueden ubicarse de modo unilateral o alternados regular o irregularmente.

El **Sistema Reproductor Femenino** (Fig. 6.7) está constituido por un ovario que se continúa con un oviducto, el cual presenta un esfínter llamado oocapto, que regula el pasaje de los ovocitos maduros. El oviducto presenta un ensanchamiento o cámara llamado ootipo, donde ocurre la fecundación y la formación de las membranas del huevo. Otras estructuras comunicadas con el ootipo son las glándulas de Mehlis, el conducto vitelínico común, la vagina y el útero. Las glándulas de Mehlis son unicelulares y producen compuestos que intervienen en la formación de las membranas del huevo. Las glándulas vitelínicas producen el vitelo para nutrir a los embriones en desarrollo y compuestos adicionales para la

formación de la cáscara del huevo. Estas glándulas pueden ser compactas o formadas por numerosos folículos cuyos conductos se unen en un conducto vitelínico común, que puede presentar un reservorio vitelínico. El espermatozoide llega al ootipo por la vagina que desemboca a través de un esfínter muscular en el atrio genital común. En algunas especies, la vagina puede presentar un ensanchamiento para almacenar espermatozoides, denominado receptáculo seminal.

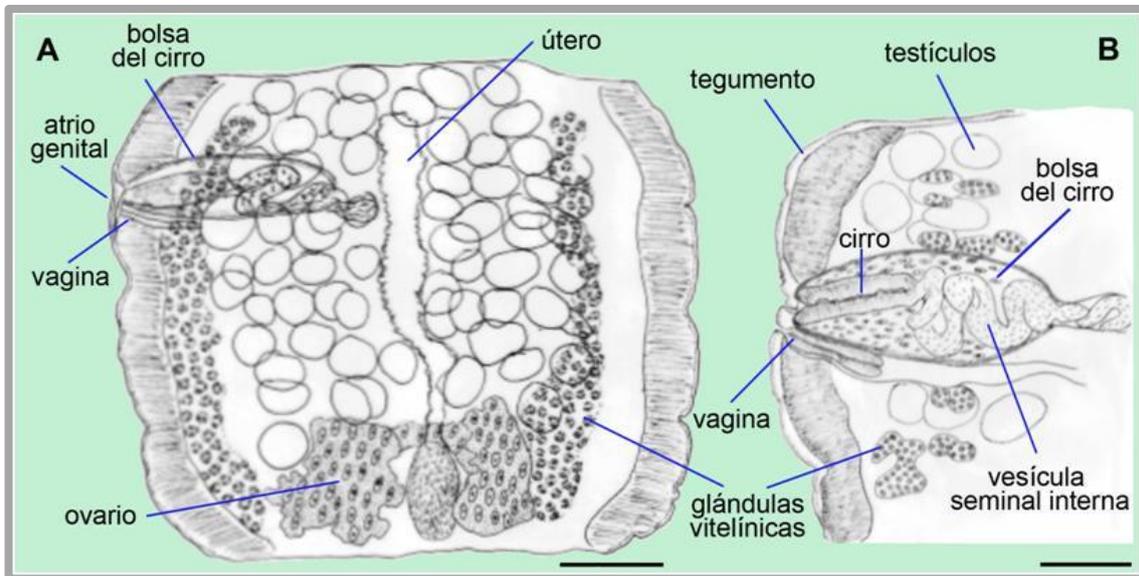


Fig 6.7. Representación esquemática de una proglótide madura de Proteocephalidea. A. aspecto general, escala 500 µm. B. Detalle de la región del atrio genital, escala 100 µm (gentileza de Lía Lunaschi).

Luego de la fecundación y la formación de las membranas del huevo, éstos son almacenados en el útero, que puede ser sacular, tubular o ramificado. En algunas especies el útero puede desintegrarse formando cápsulas ovíferas que encierran uno (*Moniezia* spp.) o más huevos (*Dipylidium* spp.).

En algunos grupos el útero presenta un poro uterino, como en los Diphylobothriidea y en otros es ciego, por ejemplo en Cyclophyllidea.

Cuando los huevos son liberados de la proglótide grávida a través del poro uterino, el proceso se denomina **anapólisis** y las proglótides anapolíticas.

En los grupos donde el útero es ciego, las últimas proglótides, que se encuentran grávidas, se desprenden por un proceso llamado **apólisis** y las proglótides se denominan apolíticas. Las proglótides pueden desintegrarse y liberar los huevos en el intestino del hospedador (*Echinococcus* spp.) o pasar intactas a través del tracto digestivo siendo visibles en las heces del hospedador (*Taenia* spp.).

En Nippotaeniidea, las proglótides se desprenden precozmente del estróbilo, antes de contener huevos en el útero, llevando una existencia independiente en el intestino del hospedador, mientras continúa la maduración de los huevos. Este proceso se denomina **hiperapólisis** y las proglótides hiperapolíticas. En unos pocos taxa (Litobothriidea y Cathetocephalidea), las proglótides se separan del estróbilo cuando los huevos comienzan a pasar al útero y llevan una existencia independiente en el intestino del hospedador; desarrollan un "órgano adhesivo" simple en el extremo anterior, que les permite mantener su posición hasta que el útero se encuentre completamente grávido, entonces salen del hospedador y se rompen liberando los huevos. Este proceso se denomina **euapólisis** y las proglótides euapolíticas.

La fertilización puede ser por fecundación cruzada o autofecundación, sin embargo esta última es evitada dado que generalmente maduran primero los órganos masculinos, fenómeno denominado protandria y en unas pocas especies maduran primero los órganos femeninos, condición llamada protoginia. La transferencia de espermatozoides se realiza desde el cirro hacia la vagina de otra proglótide del mismo individuo o de otro que se encuentre adyacente. En unas pocas especies que carecen de vagina, la transferencia de espermatozoides se realiza por impregnación hipodérmica, el cirro es forzado a través de la pared del cuerpo y el espermatozoides se deposita en el parénquima, aunque se desconoce cómo llega hasta el receptáculo seminal.

Desarrollo

Luego de la formación del huevo ocurre la embriogénesis que da como resultado un primer estadio larval, el cual presenta tres o cinco pares de ganchos en el polo posterior (Fig. 6.8).

Cuando la larva posee 3 pares de ganchos se denomina larva hexacanto (presente en la mayoría de los órdenes de cestodes). Esta larva y las membranas que la rodean brindándole protección, se denominan oncósfera. En algunos cestodes con ciclos acuáticos, la larva está rodeada por un embrióforo ciliado y se conoce como coracidio, de existencia libre y nadadora (en Diphylobothriidea, Bothriocephalidea, Haplobothriidea) (Fig. 6.8).

Cuando la larva posee 5 pares de ganchos se denomina larva decacanto, que junto a su envoltura ciliada se conoce como licófora, también de existencia libre y nadadora (en Amphilinidea y Gyrocotyliidea) (Fig. 6.8).

Los estadios larvales que le siguen, llamados colectivamente metacestodes, son muy variables y se encuentran relacionados con el ambiente donde se desarrollan (acuático o terrestre) y los hospedadores intermediarios que intervienen.

En Cyclophyllidea, la oncósfera no eclosiona hasta que es ingerida por un hospedador intermediario, al ser ingerida por un hospedador adecuado, atraviesa la pared del digestivo y se ubica en distintos órganos, donde se desarrolla el segundo estadio larval. Estas larvas pueden agruparse de acuerdo al tipo de hospedador intermediario que utilizan (vertebrados o invertebrados) y al número de escólex que poseen, siendo monocéfalas cuando tienen solo uno y policéfalas cuando poseen más de uno (Fig. 6.8).

En vertebrados

Larvas monocéfalas

Cisticerco. Después de desprenderse del embrióforo, el hexacanto pierde los ganchos y se transforma en una pequeña vesícula rellena de tejido mesenquimático. En un extremo se produce una invaginación que se desarrolla como un escólex (protoescólex) invaginado; luego el mesénquima degenera y la vesícula queda rellena de fluido. Cuando penetra en el hospedador definitivo, el protoescólex se desenvagina y se fija a la pared intestinal del hospedador, la vesícula se desprende y se desarrolla el estróbilo. Ejemplo: *Taenia saginata* (Fig. 6.8).

Estrobilocercos: Es un cisticerco modificado, que presenta el escólex evertido y cierta estrobilación (Fig. 6.8). Ejemplo: *Taenia taeniaformis*.

Larvas policéfalas

Cenuro: Es un cisticerco modificado, en el cual la membrana germinativa origina unos pocos o numerosos escólices invaginados (protoescólices), cada uno se encuentra unido por un pedúnculo, dentro de una vesícula común (Fig. 6.8). Ejemplo: *Taenia multiceps*.

Hidátide unilocular: Es un cisticerco modificado, que por un mecanismo de brotación endógena, la capa germinativa o prolígera, origina quistes endógenos o vesículas hijas. Cada una origina numerosos protoescólices o vesículas nietas que originan otros protoescólices hacia el interior (Fig. 6.8). El hidátide puede alcanzar gran tamaño, y se encuentra lleno de líquido, algunas vesículas pueden desprenderse y caen al fondo del quiste formando la arenilla hidatídica. Ocasionalmente pueden formarse brotes exógenos. Ejemplo: *Echinococcus granulosus*.

Hidátide alveolar o multilocular: Presenta un mecanismo de brotación exógena extensiva, resultando en la infiltración de los tejidos del hospedador por los quistes. Es una masa única con varias cavidades menores que contienen los protoescólices. Ejemplo: *Echinococcus multilocularis*.

En Invertebrados

Cisticercoide: es una larva monocéfala, maciza (sin vesícula) que presenta un protoscólex totalmente desarrollado y retraído dentro del cuerpo, rodeado por una capa quística, con el cercómero⁸ fuera del quiste (Fig. 6.8). Ejemplo: *Dipylidium* spp.

Estafilocisticercoide: es un cisticercoide policéfalo, que se desarrolla como brotes exógenos en forma de racimo de uvas (Fig. 6. 8) . Ejemplo: *Staphylocystis pistillum*.

En cestodes con ciclos de vida acuáticos, usualmente en el hospedador intermediario se desarrollan:

Larva Procercoide: se origina cuando el coracidio es ingerido por un hospedador intermediario adecuado, entonces pierde los cilios, atraviesa la pared del digestivo con ayuda de sus ganchos y se ubica en el hemocele. Durante este proceso se alarga y los ganchos embrionarios se ubican en el cercómero ubicado en el extremo posterior del cuerpo (Fig. 6.8).

Larva Plerocercoide: se origina de la procercoide, pierde los ganchos larvarios y en el extremo anterior se desarrollan las estructuras de fijación características de los adultos, y difieren de ellos por carecer de segmentación y órganos reproductores (Fig. 6. 8).

Existen otras clasificaciones de larvas de cestodes más complejas, que además de tener en cuenta el número de escolices y el tipo de hospedadores, consideran otros caracteres como la posición del escólex (invaginado, retraído, evertido), presencia/ ausencia de vesícula y de laguna primaria (que es una cavidad que se desarrolla en los estadios tardíos del desarrollo) (Chervy, 2002).

⁸ Esta estructura es un órgano adhesivo posterior, armado con ganchos (6-16) presente en la larvas de cestodes y monogeneos, y que solo se conserva en el opisthaptor de los monogeneos adultos.

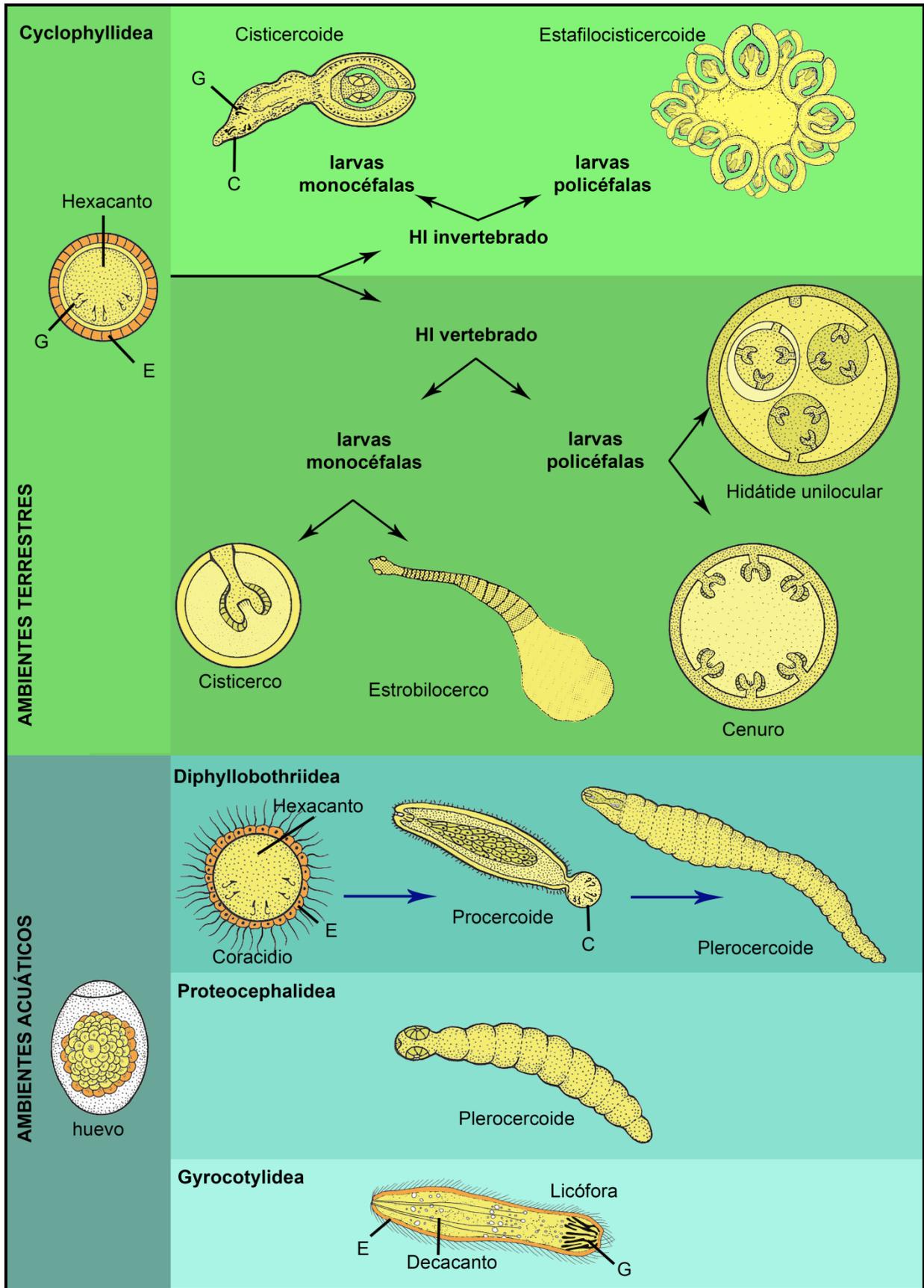


Figura 6.8. Representación esquemática de los tipos de larvas de cestodes. Abreviaturas: C, cercómero; E, embrióforo; G, ganchos; HI, Hospedador intermediario.

Modelos de ciclo de vida

Los ciclos de vida de los cestodes son heteroxenos, y usualmente involucran dos o más hospedadores. Una notable excepción es *Hymenolepis nana* que puede desarrollar todo su ciclo de vida en un único hospedador (monoxeno) o utilizar de manera opcional un hospedador intermediario (heteroxeno facultativo). Los adultos son parásitos de todos los grupos de vertebrados y las formas larvales se desarrollan tanto en vertebrados como en invertebrados. Unas pocas especies utilizan como hospedadores definitivos (Hd) a los invertebrados, encontrándose en el celoma de oligoquetos y hemocele de anfípodos.

Si bien se conocen numerosos ciclos de vida (principalmente en Cyclophyllidea), el ciclo completo es desconocido en muchos órdenes de cestodes.

En **Ciclophyllidea** los huevos son eliminados al medio terrestre o acuático y eclosionan en el tracto digestivo del hospedador intermediario (Hi). A continuación se desarrollaran algunos ciclos de importancia sanitaria.

- *Taenia saginata* (Fig. 6.9)

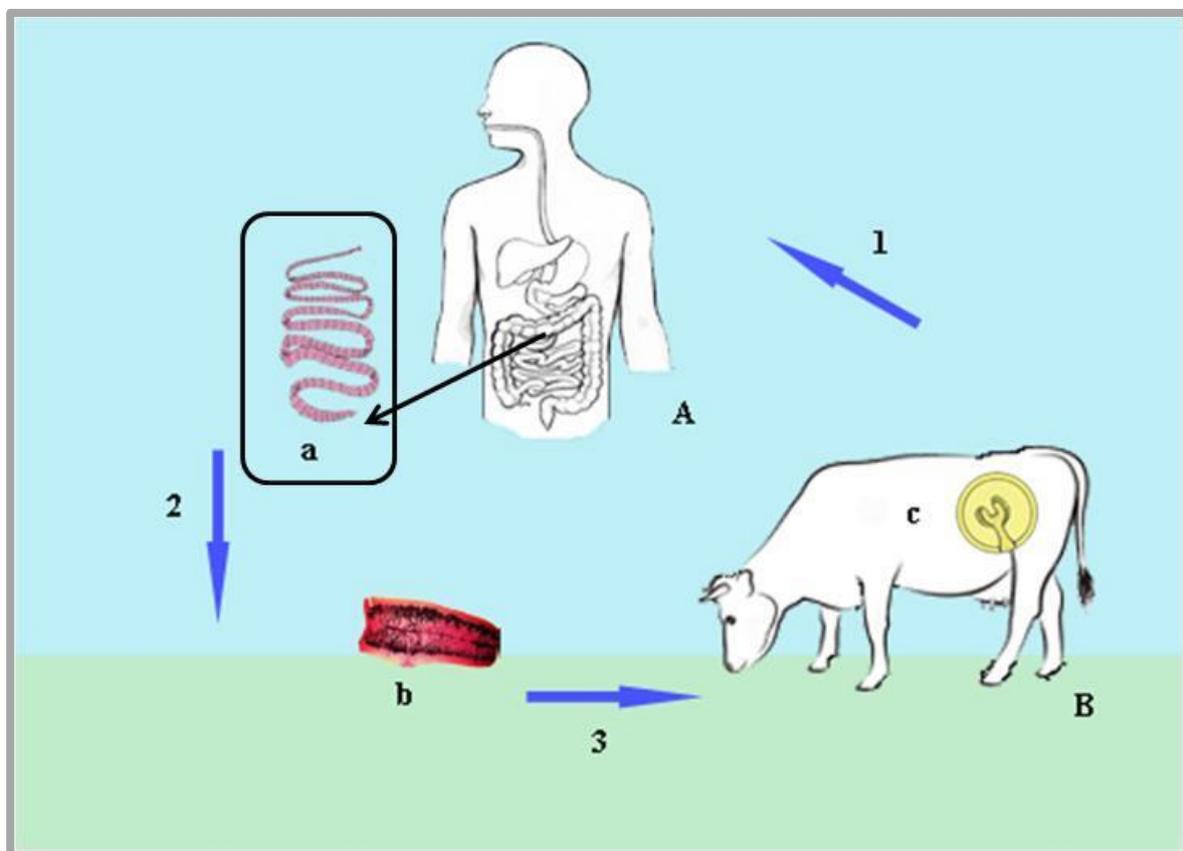


Figura 6.9. Esquema del ciclo de vida de *Taenia saginata*: A, Hd (Humano); B, Hi (Vaca); a, tenia adulta; b, proglótide grávida; c, cisticercos. 1. Los humanos ingieren carne cruda o insuficientemente cocida con cisticercos. 2. Las proglótides grávidas son eliminadas junto con las heces. 3. Las vacas consumen proglótides grávidas junto con la vegetación.

Esta zoonosis es cosmopolita, y es uno de los cestodes más frecuentes en los países donde la carne vacuna forma parte de la dieta. Las formas adultas viven en las primeras porciones del intestino delgado del ser humano, donde alcanzan normalmente de 2 a 5 m y pueden llegar hasta los 12 m de longitud. Una vez grávidas, las proglótides son eliminadas junto con las heces, donde contaminan el agua y los alimentos. Los restos de proglótides con los huevos son ingeridos por los hospedadores intermediarios, fundamentalmente el ganado vacuno y otros ungulados, tales como llamas, jirafas y antílopes. En el tracto digestivo, las oncosferas son liberadas por acción digestiva; atraviesan la pared intestinal y por vía sanguínea o linfática se dispersan por todo el organismo, en donde se transforman en cisticercos. Invaden en especial el tejido muscular estriado (músculos maseteros, corazón, lengua, espalda, diafragma e intercostales), y en menor

grado ocupan el esófago, pulmones, ganglios linfáticos y tejido subcutáneo, dando origen a la cisticercosis bovina. A esta forma se la ha llamado tradicionalmente *Cysticercus bovis*, dado que inicialmente fue descrita como una especie independiente, hasta que se descubrió que se trata de las formas larvales de *T. saginata*. Cuando los cisticercos son ingeridos por el ser humano junto con la carne, u otros tejidos, crudos o mal cocidos, el protoescólex que contienen sale de su envoltura, se evagina y se fija a la pared intestinal, dando origen al parásito adulto, y aproximadamente luego de tres meses se observa la eliminación de proglótides grávidas.

Sintomatología: Las parasitosis por *T. saginata* en el hombre suelen ser asintomáticas o presentar síntomas inespecíficos, tales como dolor abdominal, diarrea, anorexia, pérdida de peso, mareos y cefaleas. En casos inusuales pueden provocar apendicitis y obstrucción intestinal.

- *Echinococcus granulosus* (Fig. 6.10)

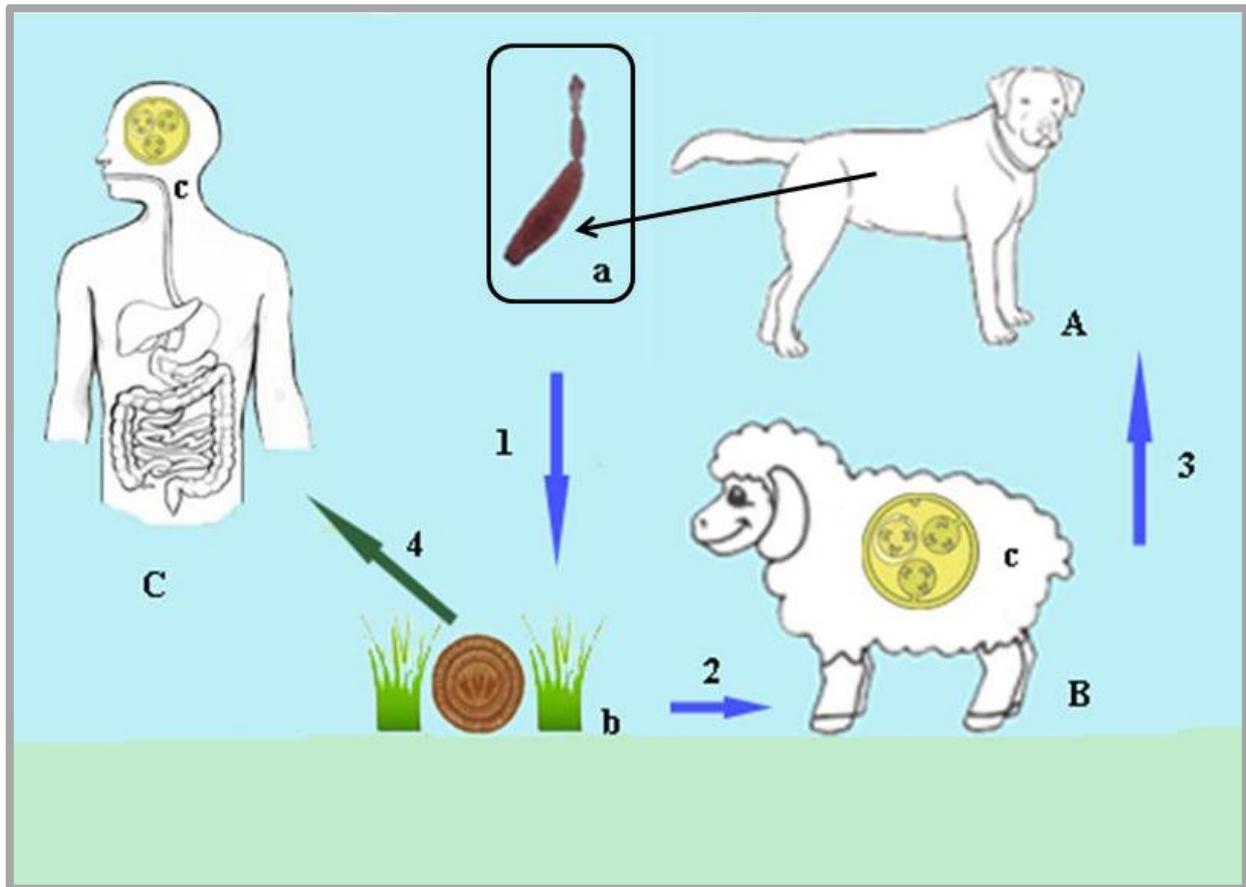


Figura 6.10. Esquema del ciclo de vida de *Echinococcus granulosus*: A, Hd (perro y otros cánidos); B, Hi (rumiantes); C, Hi (humano); a, verme grávido; b, huevos; c, hidátide. 1. Los cánidos eliminan huevos con las heces, 2. Los rumiantes ingieren huevos junto con la vegetación, 3. Los cánidos ingieren carne o vísceras de rumiantes con hidátides, 4. Los humanos ingieren huevos inadvertidamente a través del contacto con los perros.

Los vermes adultos se desarrollan en carnívoros, principalmente perros y otros cánidos. Se trata de pequeños cestodes de 3 a 6 mm, con un escólex con cuatro ventosas y un rostelo armado con dos coronas de ganchos, un cuello corto y tres proglótides, que a medida que se encuentran grávidas, se desintegran y eliminan los huevos en el intestino del hospedador. Después de la ingestión por un hospedador intermedio adecuado (ovejas, cabras, cerdos, vacas, caballos, camellos, humanos), el huevo eclosiona en el intestino delgado y se libera una oncosfera, luego atraviesa la pared intestinal y migra a través del sistema circulatorio hasta diversos órganos, especialmente el hígado y los pulmones. En estos órganos, se desarrolla el hidátide monolocular, que va aumentando gradualmente de tamaño a medida que la capa prolífera origina vesículas hijas, que van a originar vesículas hijas con otros protoescolices hacia el interior del quiste. Los hospedadores definitivos adquieren este parásito al ingerir órganos con hidátides.

Sintomatología: los humanos, a menudo permanecen asintomáticos hasta que las hidátides crecen lo suficiente como para causar malestar, dolor, náuseas y vómitos. Los quistes crecen en el transcurso de varios años antes de alcanzar la madurez y la gravedad de los síntomas dependen de la ubicación del quiste, que usualmente se encuentran en el hígado y los pulmones, pero también pueden ubicarse en el bazo, riñones, corazón, huesos y el sistema nervioso central, incluyendo cerebro y ojos. La ruptura de la hidátide, frecuentemente es causada por un trauma y puede causar reacciones desde leves a muy severas, incluso shock anafiláctico y muerte, como resultado de la liberación de fluido quístico.

La **echinococcosis** es una zoonosis cosmopolita, causada por varias especies del género *Echinococcus*, las especies más importantes son *Echinococcus granulosus*, *E. multilocularis*, *E. vogeli* y *E. oligarthrus*.

Echinococcus granulosus provoca un tipo de echinococcosis conocida como **echinococcosis quística** o **echinococcosis unilocular**, por la larva que se desarrolla en el hospedador intermediario, que es la hidátide unilocular. Su distribución es casi cosmopolita. Se cree que esta zoonosis se originó en ciclos silvestres, donde la transmisión era esporádica y la contaminación ambiental era muy baja quedando los huevos muy dispersos en los ambientes prístinos. En el período paleolítico, cuando el hombre deja de ser nómada y comienza a domesticar algunos animales como ovinos, cerdos, perros casi lobos, se inicia la transformación y consolidación del ciclo silvestre a doméstico. Se estima que esto ocurrió en un periodo que transcurrió desde hace más de 200.000 años, cuando dominaba el hombre de Neandertal, hasta algo menos de ese tiempo cuando apareció el *Homo sapiens* (Guarnera, 2015).

Echinococcus multilocularis provoca un tipo de echinococcosis conocida como **echinococcosis alveolar** o **multilocular**, o **hidatidosis multivesicular**, por desarrollar una hidátide multilocular en los hospedadores intermediarios. Estas larvas se asientan preferentemente en el hígado, pulmones y cavidad abdominal. Los quistes que forman no están encapsulados y son muy invasivos; la membrana germinal prolifera externamente, para formar una estructura multilocular, con muchos quistes pequeños embebidos en tejido conectivo, que se infiltran en los órganos. También pueden propagarse a otros órganos y tejidos cercanos, o menos frecuentemente a órganos distantes, tales como el sistema nervioso central, pulmones y huesos. En humanos las hidátides no producen protoescolices, por lo cual, frecuentemente son confundidos con tumores, revelándose la verdadera naturaleza de los mismos durante la intervención quirúrgica. Esta especie se encuentra principalmente en el hemisferio norte, aunque en los últimos años se lo ha detectado en nuevas áreas geográficas.

Echinococcus vogeli produce la **echinococcosis poliquística** o **hidatidosis poliquística Neotropical**. Los zorros pitocos, *Speothos venaticus*, son los hospedadores definitivos y los roedores, especialmente las pacas, *Cuniculus paca*, son los hospedadores intermediarios. Los perros domésticos también pueden actuar como hospedadores definitivos, si son alimentados con las vísceras de las pacas, de esta manera los humanos pueden contraer esta parasitosis por contacto con los perros. Las hidátides se desarrollan en el hígado y pulmones de los hospedadores intermediarios, miden desde 0,5 hasta 6 cm de diámetro, y se caracterizan por presentar numerosas divisiones, a menudo interconectadas, producidas por proliferación endógena de sus membranas en cada uno de los quistes; usualmente se infiltran en el órgano y luego invaden otras vísceras. Es considerada una zoonosis emergente, actualmente se ha detectado en 14 países de América del sur el ciclo silvestre y 250 casos en humanos. Particularmente en Argentina se la reportó en pacas de la provincia de Misiones. Sin embargo estas cifras probablemente estén subestimadas, dado la falta de conocimiento del cuadro clínico de esta parasitosis, que lleva a confundirla con tumores malignos u otras patologías (Vizcaychipi, 2015).

Echinococcus oligarthrus produce la **echinococcosis unikuística Neotropical**. En Argentina, recientemente se han reportado quistes en agutíes y adultos en felinos silvestres de la provincia de Misiones (Arrabal y otros, 2015).

- *Dipylidium caninum* (Fig. 6.11)

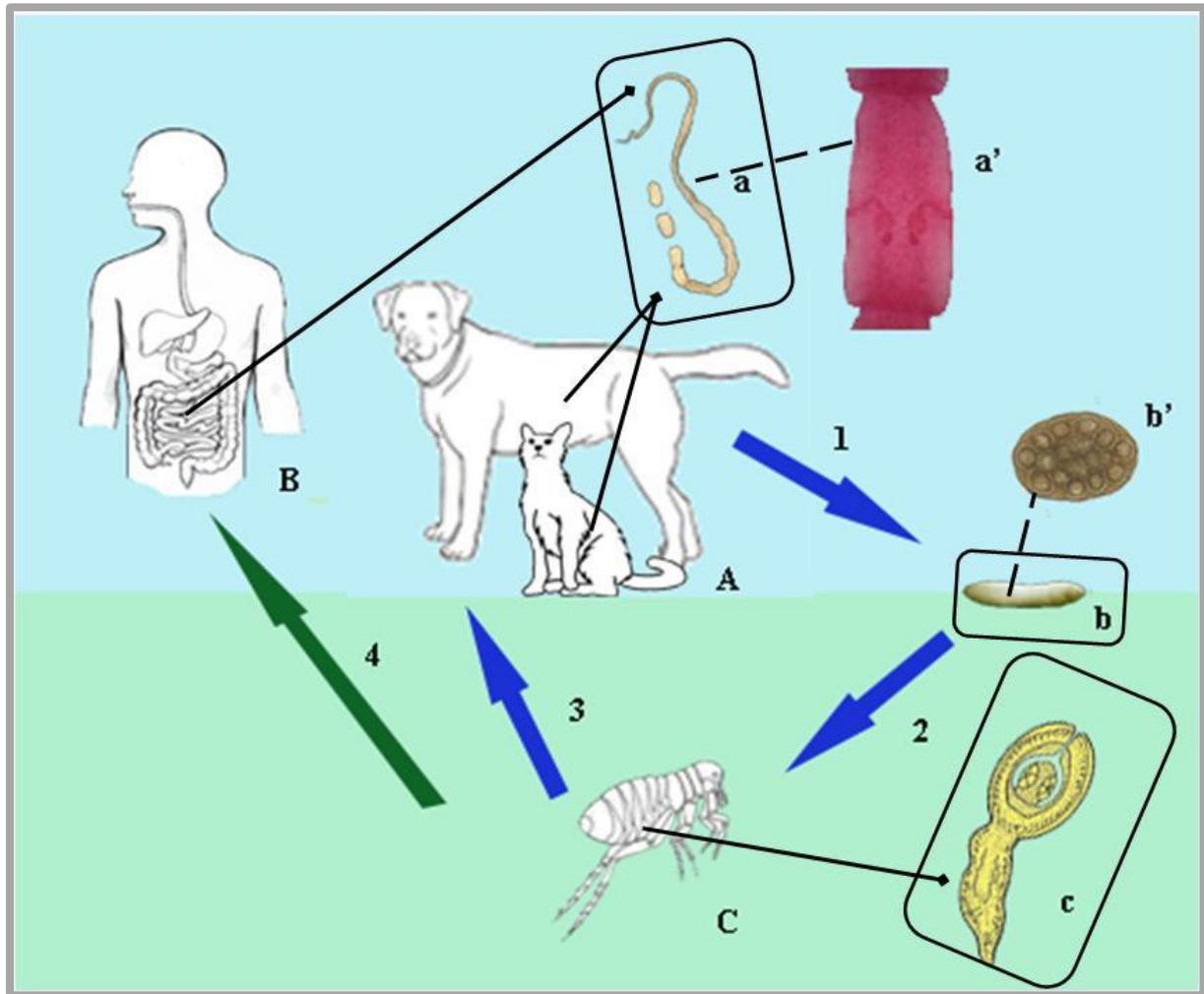


Figura 6.11. Esquema del ciclo de vida de *Dipylidium caninum*: A, Hd (perros y gatos); B, Hd (humano); C, Hi (pulga); a, verme grávido; a', detalle de una proglótide madura; b, proglótide grávida; b', detalle de las capsulas ovíferas; c, cisticercoide. 1. Los Hd eliminan proglótidos junto con las heces, 2. Las larvas de pulgas ingieren las proglótides con huevos, 3. Los Hd ingieren pulgas infectadas con cisticercoides, 4. Los humanos ingieren pulgas inadvertidamente a través del contacto con las mascotas.

Las formas adultas de este cestode parasitan perros, gatos y ocasionalmente humanos. Se caracterizan por presentar un rostelo con varias coronas de ganchos y dos sets de órganos reproductivos por proglótide. A medida que van madurando, el útero se desintegra formando cápsulas ovíferas que encierran varios huevos. Cuando las proglótides están grávidas pasan intactas a la materia fecal de hospedador, donde se visualizan fácilmente por asemejarse a granos de arroz. Las larvas de pulgas ingieren las proglótides y se liberan las oncósferas que atraviesan la pared intestinal y comienzan a transformarse en cisticercoides en el hemocele del insecto. Al tiempo que las pulgas llegan a su etapa adulta, contienen cisticercoides infectivos y comienzan a alimentarse de los perros y gatos. Los hospedadores vertebrados ingieren las pulgas infectadas con cisticercoides y en su intestino se desarrollan los adultos que alcanzan la madurez aproximadamente en un mes. Los humanos, especialmente los niños, adquieren esta parasitosis de la misma manera que los perros y gatos, es decir ingiriendo pulgas infectadas.

Sintomatología: esta parasitosis usualmente es asintomática en humanos y suele detectarse por la aparición de las proglótides entre las heces, Cuando las cargas parasitarias son elevadas pueden aparecer algunos síntomas, tales como prurito anal, dolor abdominal, diarrea, estreñimiento, insomnio y pérdida de peso.

En **Diphyllobothriidea** los huevos son eliminados en el medio acuático donde eclosionan y emerge el coracidio que nada activamente. Cuando es ingerido por el primer hospedador intermediario (Hi1), generalmente un artrópodo, pierde los cilios, atraviesa la pared del digestivo con ayuda de sus ganchos y en el hemocele se metamorfosea a larva **procercoide**. Cuando el primer hospedador intermediario es consumido

por un segundo hospedador intermediario (Hi2), comúnmente un pez, la procercoide atraviesa la pared del digestivo hacia la cavidad peritoneal y luego hasta los músculos esqueléticos, donde se desarrolla la larva **plerocercoides**. Cuando el segundo hospedador intermediario es ingerido por el hospedador definitivo (Hd), esta larva se fija en el intestino de este último, donde completa su desarrollo hasta convertirse en adulto. Ejemplos: *Diphyllobothrium*, *Diplogonoporus* y *Spirometra*.

Ciclo de *Diphyllobothrium* spp. (Fig. 6.12)

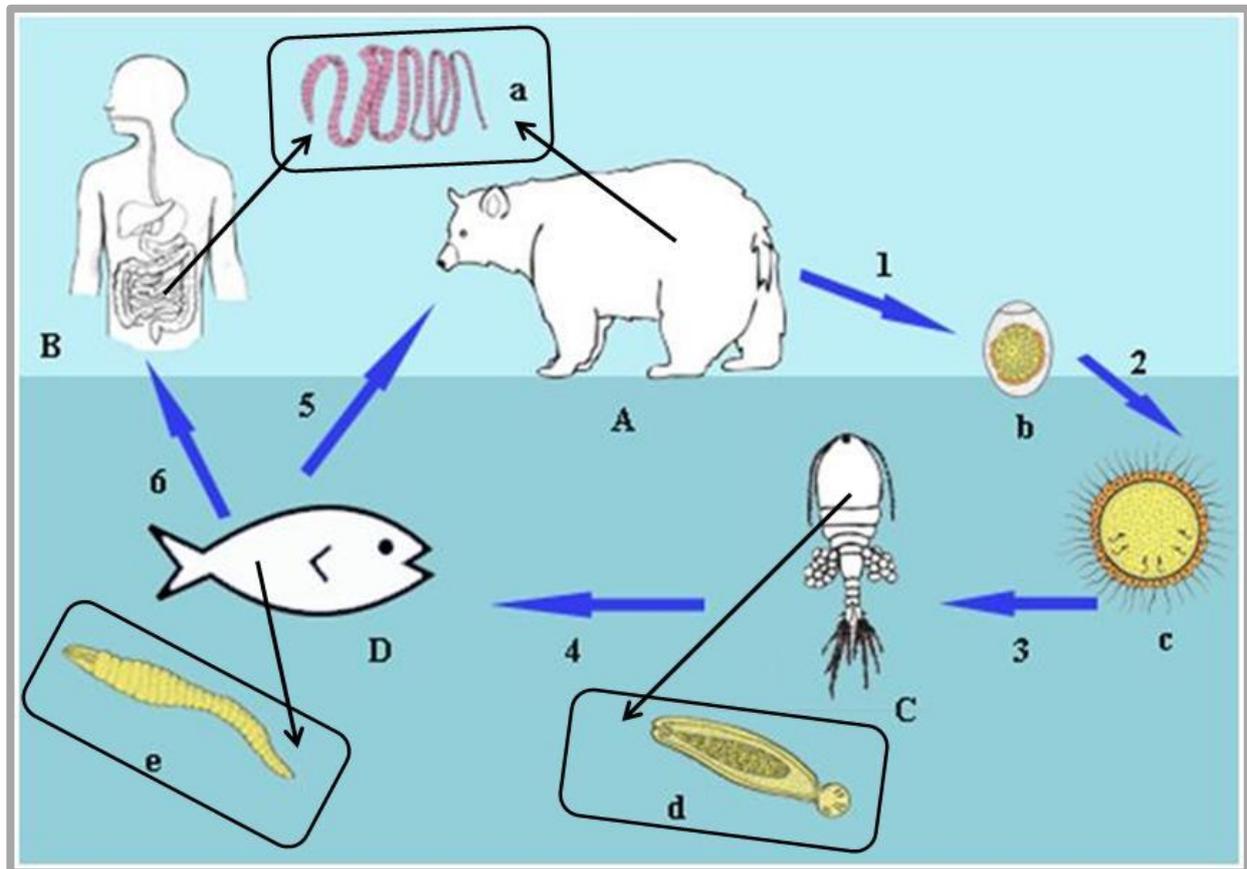


Figura 6.12. Esquema del ciclo de vida de *Diphyllobothrium* spp.: A, Hd (osos, zorros, mamíferos marinos y aves; B, Hd (humanos); C, Hi1 (copépodos); D, Hi2 (peces); a, verme grávido; b, huevos; c, coracidio; d, procercoide; e, plerocercoides. 1. Los Hd eliminan huevos al medio acuático junto con las heces, 2. Eclosiona el huevo y emerge el coracidio, 3. Los coracidios son ingeridos por los copépodos, donde se desarrollan las larvas procercoides, 4. Los peces ingieren los crustáceos parasitados y se desarrolla la larva plerocercoides, 5. Los Hd ingieren peces parasitados y se desarrollan los individuos adultos, 6. Los humanos ingieren peces parasitados crudos o insuficientemente cocidos.

La **difilobotriosis** es una zoonosis cosmopolita que afecta aproximadamente a 20 millones de personas. Es causada por los adultos de varias especies de los géneros *Diphyllobothrium* y *Adenocephalus*. Se consideran como potenciales patógenas para los humanos a *Diphyllobothrium latum*, *D. nihonkaiense*, *D. dendriticum* y *Adenocephalus pacificum* (= *D. pacificum*). Los humanos adquieren este parásito al consumir peces crudos o insuficientemente cocidos o ahumados, que se encuentren parasitados con larvas plerocercoides. En Argentina se han reportado dos especies, *D. latum* y *D. dendriticum*; el primer caso fue reportado en 1906, pero se trataba de un paciente extranjero y fue considerado como un caso no autóctono. En la década del 50 se registran larvas de *Diphyllobothrium* en salmonidos introducidos y adultos en gaviotas en el lago Nahuel Huapi. En 1982 se detecta el primer caso autóctono en humanos, actualmente se han reportado más de 50 casos autóctonos en Bariloche, Buenos Aires y Mar del Plata. Esta parasitosis es poco sintomática, pudiendo provocar anorexia, náuseas, disminución del peso, anemia y deficiencias vitamínicas (Semenas, 2014).

La **diplogonoporosis** es una zoonosis similar a la descrita anteriormente, pero causada por los individuos adultos de *Diplogonoporus* spp.

La **esparganosis** es una parasitosis tisular producida por las larvas plerocercoides (llamadas esparganos) del género *Spirometra*⁹. Dado que los humanos no son el hospedador definitivo natural, estas larvas se localizan en el tejido subcutáneo, músculos, ojos, cavidad abdominal, pulmones, corazón, hígado, etc. El parásito puede ingresar por varias vías 1) ingestión de agua no tratada con presencia de copépodos infectados con larvas procercoides 2) ingestión de carne cruda o poco cocida de anfibios, ofidios y otros tetrápodos; (3) mediante el uso de emplastes con carne de ranas o víboras, frecuentemente utilizados por la medicina tradicional en Asia, para tratar diversas afecciones oculares o úlceras en la piel. Las larvas pueden atravesar la piel afectada y ubicarse en distintos tejidos. En Argentina, se han reportado unos pocos casos, pero no autóctonos, los mismos se encuentran relacionados con pacientes que han viajado a países limítrofes o que han inmigrado recientemente.

Sintomatología: la esparganosis del hombre no suele ser demasiado peligrosa, excepto si es afectada la órbita ocular. Los estadios larvales, al movilizarse en los tejidos o en la piel, provocan dolor, edema y eosinofilia elevada.

En **Proteocephalidea**, los huevos son eliminados al agua con las heces y comidos por crustáceos planctónicos, usualmente copépodos, que actúan como primeros hospedadores intermediarios. Una vez ingeridos eclosionan, emergiendo la larva hexacanto que atraviesa la pared intestinal y se ubica en el hemocele, donde se desarrolla la larva plerocercoides¹⁰. Cuando un hospedador definitivo adecuado, ingiere al copépodo la larva se fija al intestino y completa su desarrollo hasta adulto. En algunas especies, puede intervenir un pez como segundo hospedador intermediario, tal es el caso de *Proteocephalus ambloplitis*, un parásito del róbalo, cuyos huevos son comidos por copépodos en los que se desarrolla la plerocercoides, al ser ingeridos estos crustáceos por pequeños peces, las plerocercoides se ubican en el peritoneo hasta que los peces son comidos por el róbalo, en cuyo intestino se desarrolla el cestode adulto.

En **Amphilinidea**, los ciclos de vida son poco conocidos, presentan huevos no operculados, que al eclosionar liberan a la larva licófora. Se conocen algunas especies que desarrollan una etapa juvenil en crustáceos, como *Austramphilina elongata*, parásita de tortugas de aguas continentales. Los adultos viven en la cavidad corporal y depositan sus huevos en los pulmones, luego entran a los bronquiolos e impulsados por la tráquea hasta la cavidad bucal, pueden ser expelidos al medio acuático a través del esputo o ser deglutidos y eliminados junto con las heces. Al eclosionar el huevo, emerge la larva licófora que nada hasta encontrar juveniles de cangrejos de río, en los que penetran activamente. Durante la penetración adhieren el extremo anterior y posterior formando una U, secretan una sustancia que disuelve la cutícula del cangrejo, los ganchos mantienen a la larva en posición y contribuyen a erosionar la cutícula. Una vez que ingresan pierden los cilios y migran hasta el abdomen donde se desarrollan como un juvenil. Cuando las tortugas comen cangrejos parasitados, los juveniles penetran a través de la pared del esófago, migran a lo largo de la tráquea hasta la cavidad corporal (Rohde, 1998).

En **Gyrocotylidea**, se desconoce el ciclo de vida completo, los únicos estadios conocidos son la larva licófora y los adultos que viven en la válvula espiral de peces holocéfalos. La larva licófora posee 10 ganchos en el extremo posterior y epidermis ciliada. El sistema protonefridial está formado por un pequeño número de bulbos flamígeros, que se unen formando dos tubos colectores que desembocan en el extremo anterior a través de dos poros excretores. En el extremo anterior presentan 2 pares de células secretoras, cada par de distinta naturaleza y numerosos fotoreceptores. Hasta el momento, no se ha podido reproducir su ciclo de vida experimentalmente, por lo cual, algunos autores sugieren la existencia de un hospedador intermediario.

Clasificación según Caira (2012)

Actualmente se consideran 18 órdenes

Orden Gyrocotylidea

⁹ Algunos autores consideran como agente causal de la esparganosis a cualquier larva plerocercoides del orden Diphyllbothriidea.

¹⁰ Este estadio larval ha sido referido en la literatura específica como procercoide o plerocercoides tipo I. Actualmente, plerocercoides es el término más aceptado (Chervy, 2002).

Monozoicos, de cuerpo grueso, fusiforme o alargado, con los márgenes ondulados. El extremo anterior presenta un órgano de fijación muscular similar a una ventosa y la región posterior posee un órgano adhesivo, llamado roseta, que presenta pliegues con distintos grados de desarrollo, con los cuales se fija a las microvellosidades del intestino del hospedador. Presentan un único set de órganos reproductivos. Son hermafroditas, con desarrollo protándrico. Testículos foliculares distribuidos en dos campos anterolaterales. Bolsa del cirro ausente. Poros genitales separados, poro masculino medioventral ubicado entre el poro uterino y el extremo anterior. Ovario posterior al útero, formado por folículos dispuestos en V o U, rodeando el receptáculo seminal. Vagina larga, poro vaginal dorsal, lateral al masculino. Útero enrollado en espiral, con la parte posterior formando un saco uterino, poro uterino medioventral en el extremo anterior del cuerpo. Vitelario folicular, dispuesto en las regiones laterales del cuerpo. Sistema osmorregulador reticulado con dos poros anteriores. El sistema nervioso está constituido por un anillo anterior, del que parte un par de cordones nerviosos que se dirigen posteriormente y se unen a un anillo ubicado en el extremo posterior por delante de la roseta. Huevos operculados, que contienen la larva decacanto con diez ganchos. Se desconoce el ciclo de vida completo de algún miembro de este orden, los estadios conocidos son la larva licófora que es libre y los adultos que viven principalmente en la válvula espiral de peces holocéfalos, aunque se han encontrado algunas especies en tiburones y existe un reporte en moluscos bivalvos, que la mayoría de los autores considera accidental. Hasta el momento, no se ha podido reproducir su ciclo de vida experimentalmente, por lo cual, algunos autores sugieren la existencia de un hospedador intermediario.

Son considerados el grupo más basal de los cestodes y los más relacionados con los monogeneos, tradicionalmente fueron agrupados en la subclase Cestodaria junto a los Amphilinidea. Se cree que la relación con sus hospedadores holocéfalos existe casi sin cambios desde hace más de 350 millones de años, y el origen del grupo puede datarse incluso con anterioridad.

Son cosmopolitas, con cerca de 10 especies, la mayoría pertenecientes al género *Gyrocotyle*, en el que se destacan 2 morfotipos, el correspondiente al grupo "urna", caracterizado por poseer una roseta bien desarrollada con pliegues muy elaborados y márgenes laterales con numerosas ondulaciones, y el grupo "confusa" con una pequeña roseta con pocos pliegues y márgenes laterales poco ondulados. El otro género, *Gyrocotylodes*, posee márgenes laterales lisos, carece de roseta y en su lugar presenta un apéndice caudal. La validez de *Gyrocotylodes* ha sido extensamente discutida; es considerado válido por numerosos autores (Yamaguti, 1959; Cheng, 1978; entre otros), otros consideran que las formas sin roseta se corresponden con la fase masculina de *Gyrocotyle* en los que se puede observar el desarrollo completo de los órganos masculinos y la formación de espermatozoides, en tanto que el ovario y útero no son funcionales y el vitelario no se ha formado (Szidat, 1967), sin embargo la hipótesis más aceptada por los especialistas es que se trata de individuos anormales de *Gyrocotyle*, dado que suelen encontrarse en escaso número y que se hallaron individuos con apéndice caudal y algunos huevos en el útero (Colin y otros, 1986; Williams y otros, 1987).

Representantes en Argentina: *Gyrocotyle maxima* parásito de *Callorhynchus callorhynchus* (Szidat, 1967).

Orden Cyclophyllidea

Vermes de menos de 1mm a 20m de largo, con dos a más de 1000 proglótides. Escólex con 4 ventosas, con o sin aparato rostellar, el cual generalmente se encuentra armado con ganchos. Hermafroditas, a excepción de Dioecocestidae. Presentan uno o dos sets de órganos reproductores por proglótide y poros genitales laterales (excepto Mesocestodidae con poros medianos). Poseen uno a varios cientos de testículos, vitelario compacto ubicado posterior al ovario y útero ciego.

Es el orden más diverso, con 380 o 400 géneros y más de 3000 especies. Junto a Nippotaeniidea y Tetrabothriidea conforman el clado más derivado del árbol filogenético. De distribución cosmopolita. Son parásitos intestinales (raramente en otras partes del sistema digestivo) de tetrápodos, fundamentalmente aves y mamíferos. Con dos o tres hospedadores en su ciclo, con invertebrados o vertebrados actuando como hospedadores intermediarios.

Representantes de importancia sanitaria en Argentina: *Taenia saginata*, *Taenia solium*, *Echinococcus granulosus*, *Echinococcus vogeli*, *Echinococcus oligarthrus*, *Hymenolepis nana*, *Dipylidium caninum*.

Orden Trypanorhyncha

Escólex generalmente con cuatro tentáculos apicales eversibles, usualmente armados con numerosos y complejos ganchos, que utilizan para fijarse a la mucosa intestinal. Proglótides habitualmente con solo un set de

órganos reproductivos masculinos y femeninos. Poros genitales laterales o sub-laterales. Vagina y bolsa del cirro frecuentemente unidos formando un conducto hermafrodita. Ovario tetra-lobado en corte transversal y útero saciforme que puede tener poro uterino. Folículos vitelínicos normalmente rodeando la médula.

Son parásitos de elasmobranquios, los adultos se desarrollan en la válvula espiral, y algunos en estómago y vesícula biliar. En los ciclos conocidos, la larva procercoide se desarrolla en un copépodo, mientras que la plerocercoides puede desarrollarse en el mismo crustáceo o en la cavidad de un pez teleósteo. Se han encontrado unas pocas plerocercoides en reptiles.

El orden es considerado monofilético, pero su sistemática está lejos de ser resuelta. Es el segundo más diverso de cestodes de elasmobranquios, con cerca de 280 especies agrupadas en 70 géneros y de distribución cosmopolita.

Especies representativas en Argentina: *Heteronybelinia mattisi*, adultos en rayas y plerocercoides en varias especies de peces (Menoret y Ivanov, 2012a); *Grillotia patagonica* plerocercoides en mesenterios de peces teleósteos y adultos en válvula espiral de rayas (Menoret y Ivanov, 2012b), *Dollfusiella acuta* y *Mecistobothrium oblongum* en válvula espiral de rayas (Menoret y Ivanov, 2015). Las plerocercoides y adultos de *Hepatoxylon trichiuri* son frecuentes en peces de ambientes marinos (Menoret, 2012).

Orden Proteocephalidea

Escólex generalmente con cuatro ventosas musculares, pueden tener un órgano apical (glandular o muscular), una ventosa apical funcional o vestigial, o un órgano armado con ganchos similar al rostelo de ciclofilídeos. Algunos poseen el escólex dividido en una conspicua región anterior y otra posterior llamada metaescólex. Proglótides usualmente anapolíticas, con poros genitales laterales y alternados irregularmente. Poseen 20 a más de 500 testículos, ovario bilobulado posterior, folículos vitelínicos generalmente dispuestos en dos bandas laterales, útero usualmente con divertículos laterales y huevos esféricos con cascara externa hialina.

Es un orden monofilético pero con relaciones intergenéricas aún no resueltas. Se conocen cerca de 400 especies y 64 géneros. De distribución cosmopolita, con 42 géneros limitados a Sudamérica.

Son parásitos intestinales de peces de aguas continentales, reptiles y anfibios, con una especie recientemente encontrada en un marsupial de México. No presentan coracidio libre. Los copépodos actúan como hospedadores intermediarios, ingieren los huevos que al eclosionar atraviesan el intestino y se desarrollan en la cavidad corporal como larvas plerocercoides. En unas pocas especies se han encontrado plerocercoides en el peritoneo de peces que actúan como segundo hospedador intermediario.

Géneros representativos en Argentina: *Cangatiella*, *Choanoscolex*, *Monticellia*, *Nomimoscolex*, *Regoella*, *Peltidocotyle*, *Pseudocrepidobothrium*, *Spatulifer* (Gil de Perterra y Viozzi, 1999; Arredondo y otros, 2014).

Orden Diphylobothriidea

Segmentación completa o incompleta, raramente ausente. Escólex con botrios pares. Generalmente con un set de órganos reproductivos por segmento. Poro genital ventral (medial o submedial). Testículos múltiples, cirro desarmado, vesícula seminal generalmente externa y de paredes gruesas. Ovario medular compacto, vitelario folicular cortical, útero tubular con poro uterino posterior al genital y huevos usualmente operculados.

El tradicional orden Pseudophyllidea fue suprimido recientemente y sus miembros fueron reubicados en dos grupos filogenéticamente no relacionados, Bothriocephalidea y Diphylobothriidea. Los Diphylobothriidea serían monofiléticos, se conocen aproximadamente 240 especies nominales (80 válidas) y 16 géneros. Alrededor de la mitad de las especies conocidas parasitan vertebrados terrestres, mientras que el resto parasitan vertebrados marinos y en menor medida (4%) afectan a vertebrados que habitan en aguas continentales. Son cosmopolitas. Ciclo de vida con dos o tres hospedadores. Los adultos generalmente se ubican en intestino de mamíferos, aves, reptiles y anfibios, y ocasionalmente en los conductos biliares. Los huevos generalmente se desarrollan en el agua, eclosiona un coracidio que es comido por un copépodo y en cuyo hemocele se desarrolla la larva procercoide. Las plerocercoides se desarrollan en un segundo hospedador intermediario vertebrado (peces teleósteos, anfibios, reptiles, mamíferos). Las larvas y adultos de *Diphylobothrium*, *Diplogonoporus* y *Spirometra* representan un gran riesgo zoonótico.

Representantes de importancia sanitaria en Argentina: *Diphylobothrium latum* y *D. dendriticum* (Semenas, 2014).

Orden Spathebothriidea

Escólex con un órgano apical en forma de embudo. Polizoicos, pero sin evidencia externa de segmentación. Poros genitales separados pero cercanos, dispuestos irregularmente alternados a lo largo del estróbilo, en las superficies dorsal y ventral a o solo ventrales. Testículos laterales, ovario en forma de roseta o bilobulado, útero tubular y enrollado. Huevos con un gran opérculo, con o sin filamentos.

Constituyen un pequeño grupo monofilético e indudablemente basal dentro de los cestodes, con dos familias, cinco géneros y seis especies válidas. Se distribuyen en el hemisferio Norte, fundamentalmente en la región ártica.

Ciclo de vida con dos hospedadores, adultos parásitos intestinales de peces y larvas plerocercoides en cavidad de crustáceos anfípodos. En varias especies se ha observado progénesis (plerocercoides capaces de madurar y producir huevos mientras parasitan al crustáceo).

Orden Cathetocephalidea

Escólex en forma de un órgano transversalmente expandido y grueso, con o sin abertura transversal media, con numerosas papilas distales y una base rugosa. Proglótides euapóliticas o anapóliticas, hermafroditas, con poros genitales laterales, vagina anterior al cirro, numerosos testículos, ovario posterior bilobulado, útero ciego tubular a sacciforme y vitelario folicular circumcortical.

Orden probablemente monofilético y grupo hermano del subconjunto de taxones considerados tradicionalmente como Tetraphyllidea. Con una sola familia reconocida, dos géneros y seis especies.

Los adultos son parásitos de la válvula espiral de tiburones de ambientes tropicales y subtropicales, pero se desconoce el ciclo de vida completo.

Orden Tetraphyllidea

Escólex usualmente con cuatro botridios de formas variables, sésiles o pedunculados, con o sin ganchos. Proglótides generalmente hermafroditas, con poros genitales laterales o sub-laterales, vagina anterior al cirro, testículos múltiples, ovario posterior bilobulado o tetralobulado, folículos vitelínicos generalmente laterales y útero ciego, de forma tubular a sacciforme, a veces con ramas laterales.

El orden no sería monofilético, pero incluiría subgrupos monofiléticos, algunos relacionados con Proteocephalidea, otros con Lecanicephalidea o Cyclophyllidea. Varios grupos reconocidos anteriormente como Tetraphyllidea son considerados actualmente como representantes de órdenes independientes (Litobothriidea, Cathetocephalidea, Rhinebothriidea). Se reconocen más de 400 especies y 64 géneros. Son cosmopolitas, la mayoría en aguas tropicales a subtropicales.

Parásitos en válvula espiral de Elasmobranquios, excepto *Chimaerocestus* que parasita holocéfalos. No se conoce el ciclo completo de ningún representante de este grupo, pero probablemente incluya de tres a cinco hospedadores, entre ellos teleósteos, moluscos, crustáceos y mamíferos marinos. Las etapas larvales probablemente estén conformadas por embrión hexacanto, procercoide, seguido de una plerocercoides o merocercoides como la etapa larval terminal.

Géneros representativos en Argentina: *Anthobothrium*, *Calliobothrium*, *Guidus*, *Symcallio* (Caira, 2012).

Orden Amphilinidea

Cuerpo relativamente grande y foliáceo, sin escólex, pero con un pequeño órgano similar a una ventosa que puede estar presente en el extremo anterior del cuerpo. Con diez pequeños ganchos, retenidos desde la forma larval, que pueden estar presentes en la extremidad posterior del adulto. Monozoicos, con un único conjunto de órganos reproductores masculinos y femeninos. Testículos numerosos, dispuestos en dos bandas laterales. Sin saco del cirro. Poros genitales generalmente separados en el extremo posterior del cuerpo. Ovario y receptáculo seminal posteriores. Folículos vitelínicos, distribuidos en bandas laterales externas a los testículos. Útero tubular, en forma de N, con poro uterino en el extremo anterior del cuerpo. Huevos no operculados, conteniendo con larvas con diez ganchos (decacanto).

Son considerados, junto con los Gyrocotylidea, como los taxones más basales de cestodes, aunque todavía resta determinar las relaciones exactas entre todos ellos. Tradicionalmente fueron agrupados en la

subclase Cestodaria junto a los Gyrocotylidea. Con ocho especies cosmopolitas, cuya clasificación en géneros y familias es controversial.

Son parásitos cavitarios de condrichtios y teleósteos basales de aguas continentales, algunos teleósteos marinos y unas pocas tortugas. Se conoce poco del ciclo pero parece involucrar dos hospedadores. Se conocen algunas especies que desarrollan una etapa juvenil en crustáceos como anfipodos, cangrejos y camarones de aguas continentales.

Orden Haplobothriidea

Poseen dos tipos de escólex y estróbilo segmentado. El escólex primario es claviforme y posee cuatro tentáculos, se continúa con un estróbilo primario con regiones segmentadas a intervalos. Cada una de estas regiones se separa para convertirse en un estróbilo secundario, cuyo segmento anterior se modifica en un escólex secundario o pseudoescólex, anteriormente aplanado y con cuatro hendiduras poco profundas alrededor de un domo central. Proglótides craspédotas, más largas que anchas y con cuatro apéndices planos y salientes. Poseen un set de órganos reproductivos por proglótide, con poro genital ventral. Testículos múltiples, cirro con pequeñas espinas y vesícula seminal externa grande, unida a la parte proximal de la bolsa del cirro. Ovario medular y compacto, folículos vitelínicos medulares, útero con conducto uterino en espiral, saco uterino dilatado y poro ventral persistente o transitorio. Huevos operculados y embrionados en el útero.

La sistemática y posición filogenética de *Haplobothrium* es controvertida. El escólex primario se asemeja al de Trypanorhyncha, pero las proglótides son similares a las de Diphylobothriidea. La mayoría de los análisis filogenéticos apoyan la cercanía de Haplobothriidea con Diphylobothriidea. Se conocen solo dos especies de U.S.A.: *Haplobothrium globuliforme* y *H. bistrobilae*.

Ciclo de vida con tres hospedadores. Los adultos son parásitos intestinales de *Amia calva*, un pez primitivo de aguas continentales. Los huevos se desarrollan y eclosionan en el agua, liberando un coracidio ciliado que es consumido por copépodos, donde se desarrolla la larva procercoide. El segundo hospedador es un teleósteo, en el cual la plerocercoides se enquistas en el hígado.

Orden Litobothriidea

Vermes de tamaño pequeño a mediano. Poseen un escólex con una ventosa apical, seguido por tres a cinco pseudo-segmentos musculares (algunos cruciformes). Proglótides euapofíticas y hermafroditas, con poros genitales laterales, abertura vaginal anterior a la bolsa del cirro, numerosos testículos, ovario posterior bilobulado, vitelario folicular circumcortical y útero tubular a sacciforme y sin poro uterino.

Orden probablemente monofilético y basal a los restantes cestodes parásitos de elasmobranquios. Con ocho especies del género *Litobothrium* en la familia Litobothriidae.

Son parásitos de la válvula espiral de tiburones que habitan en aguas tropicales y subtropicales del Pacífico. Ciclo de vida desconocido.

Orden Bothriocephalidea

Escólex de forma variable, pueden tener botrios pares, ganchos y/o disco apical. En unas pocas especies el escólex desaparece y su función es reemplazada por algunas proglótides anteriores que se modifican conformando un órgano, al que se denomina pseudoescólex. La mayoría presenta proglótides craspédotas, más anchas que largas. Con segmentación externa a veces ausente. Poseen un set de órganos reproductivos por proglótide o raramente dos sets simétricos. Poros genitales en la superficie dorsal, o lateral irregularmente alternados. Testículos numerosos, cirro a veces con espinas o protuberancias. Ovario medular compacto, útero de forma variable con o sin poro uterino. Huevos con o sin opérculo.

El orden Pseudophyllidea ha sido suprimido recientemente, ya que se componía de dos grupos filogenéticamente no relacionados, Bothriocephalidea y Diphylobothriidea. Bothriocephalidea parece representar uno de los grupos más derivados de cestodos con botrios, sus grupos hermanos probablemente sean Trypanorhyncha, Diphyllidea y Tetraphyllidea. Se clasifican en cuatro familias que al parecer no representan agrupaciones naturales, con 46 géneros y 120 especies. Cosmopolitas, la mayoría de los taxones habitan en los océanos Atlántico y Pacífico, mientras que las especies de aguas continentales ocurren mayormente en Eurasia y América del Norte.

La mayoría de los botriocéfálicos parasitan a peces teleósteos marinos y se conocen tres especies en anfibios. Los adultos habitan en el intestino, a veces en ciegos pilóricos y ocasionalmente atraviesan la pared intestinal para adherirse al hígado. Los huevos o el coracidio que eclosiona, son comidos por copépodos, donde se desarrolla la larva procercoide. Puede existir un segundo hospedador intermediario, un teleósteo, en el que se desarrolla la larva plerocercoides en musculatura o cavidad. Especies de *Eubothrium*, *Triaenophorus* y *Bothriocephalus* son considerados como posibles agentes patógenos de peces en acuicultura.

Géneros representativos en Argentina: *Ailinella*, *Clestobothrium*, *Bothriocephalus* (Caira, 2012).

Orden Lecanicephalidea

Se caracterizan por poseer un escólex con cuatro acetábulos, que pueden tener forma de ventosa o de botridio y una estructura apical de diversa morfología, a modo de tentáculos, de pequeño cono o de gran ventosa. La mayoría mide entre 2 mm y 5 cm.

Es un grupo monofilético basal en relación a los otros órdenes que poseen botridios. Actualmente son consideradas válidas 100 especies agrupadas en 19 géneros. Se encuentran en aguas tropicales a subtropicales y la mayor diversidad ocurre en la región del Indo-Pacífico.

Los adultos parasitan la válvula espiral de elasmobranquios, principalmente rayas. Aunque no se conoce ningún ciclo de vida completo, probablemente posean de 2 a 3 hospedadores. Larvas atribuidas a Lecanicephalidea se han registrado en una diversidad de posibles hospedadores intermediarios, principalmente moluscos y crustáceos, así como algunos teleósteos.

Orden Caryophyllidea

Escólex no especializado o con estructuras similares a botrios o con un disco apical. Cuerpo no segmentado. Monozoicos, con un único set de órganos reproductivos en el tercio posterior del cuerpo y poros genitales comunes o separados. Con pocos o cientos de testículos, cirro desarmado y pueden tener una vesícula seminal externa. Ovario posterior, folículos vitelínicos generalmente circumcorticales, útero tubular enrollado y huevos operculados, no embrionados.

La morfología indicaría que se trata de un grupo basal, sin embargo esto no es sostenido por los análisis moleculares. Estrechamente relacionados con Diphyllbothriidea, con cerca de 250 especies, 42 géneros (y 4 familias). Son parásitos intestinales de peces cipriniformes y siluriformes de aguas continentales.

El ciclo incluye dos hospedadores, oligoquetos como hospedadores intermediarios y peces consumidores de bentos como hospedadores definitivos. Se ha observado progénesis en *Archigetes* spp. y *Paraglari-dacris* spp. Se distribuyen en todas las regiones zoogeográficas, excepto en la Neotropical, sin embargo existen reportes de *Archigetes* spp. parasitando tubificidos de América del Sur, pero no en peces.

Orden Rhinebothriidea

Vermes generalmente pequeños, hasta 3 cm. Escólex con cuatro botridios pedunculados, algunos géneros pueden tener además, una ventosa apical pedunculada, denominada *myzorhynchus*. Vagina anterior al saco del cirro y vaso deferente unido al cirro en el margen anterior del saco del cirro. Generalmente sin testículos en la región post-poral, ovario bi o tetra lobulado, folículos vitelínicos laterales, a veces invadiendo la línea media de la proglótide.

Orden recientemente establecido agrupando a géneros anteriormente asignados a Tetrphyllidea. Con 13 géneros de distribución cosmopolita, la mayoría en ambientes marinos.

Parásitos de la válvula espiral de elasmobranquios. Probablemente con tres hospedadores, pero se desconocen sus ciclos completos. Los huevos liberan un hexacanto que es consumido probablemente por un copépodo donde se desarrolla hasta larva procercoide. El copépodo puede ser consumido por un bivalvo o un teleósteo, donde se desarrolla la plerocercoides que generalmente tiene una ventosa apical y cuatro acetábulos retráctiles o consiste en una vesícula con un pedúnculo distal y un escólex.

Representantes en Argentina: *Notomegarhynchus*, *Rhinebothrium*, *Rhinebothroides* (Caira, 2012).

Orden Diphyllidea

Escólex con dos botrios y un pedúnculo cefálico con o sin espinas. Pueden tener un rostelo apical. Proglótides hermafroditas y acraspédotas. Ovario bilobulado en corte transversal y posterior a los testículos. Poros genitales medio-ventrales, folículos vitelínicos laterales o circumcorticales y útero sacciforme sin poro preformado.

Grupo monofilético y hermano de Trypanorhyncha, con 49 especies válidas en tres géneros y dos familias, de distribución cosmopolita.

Parásitos intestinales (válvula espiral) de elasmobranquios. Se han observado larvas plerocercoides en varios órganos de crustáceos y moluscos marinos.

Géneros representativos en Argentina: *Coronocestus*, *Halysioncum* (Caira, 2012).

Orden Tetrabothriidea

Escólex con cuatro botridios y sin rostelo. Atrio genital unilateral, vitelario compacto alargado, anteroventral al ovario, útero tubular transversal y dorsal al ovario, con uno o múltiples poros.

Anteriormente clasificados dentro de Pseudophyllidea, Cyclophyllidea y Tetraphyllidea, sin embargo actualmente se los considera monofiléticos y relacionados a Mesocestoidea y Cyclophyllidea. Con cerca de 65 especies distribuidos en 6 géneros. Cosmopolitas, mayormente en regiones polares y ecosistemas pelágicos.

Son parásitos intestinales de vertebrados homeotermos marinos (el 74% en aves, el 22% en cetáceos y el 4% en pinnípedos). Se desconoce el ciclo completo, pero se supone que involucra a crustáceos, cefalópodos y/o teleósteos como hospedadores intermediarios.

Orden Nippotaeniidea

Presentan un escólex con solo una ventosa apical y un estróbilo corto, anapolítico o hiperapolítico. Con numerosos testículos en la medula previtelínica y poro genital casi marginal, en la parte anterior de la proglótide, con la vagina abriendo por detrás de la bolsa del cirro. Vitelario compuesto de dos lóbulos simétricos, ovario post-vitelino y útero medular sin poro uterino.

Estudios moleculares y morfológicos indican que es un orden estrechamente relacionado con Cyclophyllidea y Tetrabothriidea. Con seis especies en dos géneros. De distribución paleártica.

Son parásitos intestinales de peces de aguas continentales, con un solo hospedador intermediario, usualmente un copépodo. Las etapas tempranas del desarrollo que se conocen presentan una ventosa apical simple.

Bibliografía

- Arrabal J.P., Avila H.G., Rivero R., Salas M., Costa S., Rosenzvit M.C. & Kamenetzky L. (2015) Echinococcosis tropicales en Argentina: Primer reporte de *Echinococcus oligarthrus* en fauna silvestre del norte de Misiones. *Libro de Resúmenes VII Congreso Argentino de Parasitología*, pp. 91.
- Arredondo N.J., Gil de Pertierra A. & de Chambrier A. (2014) A. new species of *Pseudocrepidobothrium* (Cestoda: Proteocephalidea) from *Pseudoplatystoma reticulatum* (Pisces: Siluriformes) in the Paraná River basin (Argentina). *Folia Parasitologica* 61 (5): 462-472.
- Baer J.G. (1971). *El parasitismo animal*. Guadarrama, Madrid, 256 pp.
- Brusca R.C. & Brusca G.J. (2003). *Invertebrates*. Segunda edición. Sinauer Associate, Sunderland, Massachusetts, 936 pp.
- Caira J.N., Jensen K. & Barbeau E. (2012). *Global Cestode Database*. World Wide Web electronic publication. <http://tapeworms.uconn.edu/index.html>, Último acceso 20 de septiembre 2015.
- Cheng T.C. (1978) *Parasitología General*. Editorial A C, Madrid, 965 pp.
- Chervy L. (2002) The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1-33.
- (2009) Unified terminology for cestode microtriches: a proposal from the International Workshops on Cestode Systematics in 2002–2008. *Folia Parasitologica* 56 (3): 199-230.
- Colin J.A., Williams H.H. & Halvorsen O. (1986). One or three gyrocotylideans (Platyhelminthes) in *Chimaera monstrosa* (Holocephali). *Journal of Parasitology* 72: 10-21.
- Conn D.B. & Świdorski Z. (2008). A standardised terminology of the embryonic envelopes and associated developmental stages of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). *Folia Parasitologica* 55: 42-52.
- Cruz-Reyes A. & Camargo-Camargo B. (2001) *Glosario de términos en Parasitología y Ciencias Afines*. Plaza y Valdes, México, 347 pp.
- Gil de Pertierra A. & G. Viozzi. (1999). Redescription of *Cangatiella macdonaghi* (Szidat & Nani, 1951) comb. nov. (Cestoda: Proteocephalidae) a parasite of the Atheriniform fish *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909) from the Patagonian region of Argentina. *Neotropica*, 45 (113-114): 13 -20.
- Goater T., Goater C. & Esch G.W. (2014) *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Segunda edición. Cambridge University Press, Nueva York, 497 pp.
- Guarnera E.A. (2015). La Echinococcosis: desde la antropología hasta la salud pública. *Libro de Resúmenes VII Congreso Argentino de Parasitología*, pp. 22.
- Hyman L.H. (1951). *The invertebrates Volumen II: Platyhelminthes and Rhynchocoela; the acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, 550 pp.
- Jones M.C., Agosti M.R., D'Agustini M., Uriarte V. & Drut R. (2013) Esparganosis cerebral. Presentación de un caso pediátrico. Cerebral sparganosis in a child. Case report. *Archivos Argentinos de Pediatría* 111 (1): e1-e4.
- Khalil L.F., Jones A. & Bray R.A. (1994) *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. CAB International, Wallingford, Reino Unido, 751 pp.

- Kuchta R., Scholz T., Brabec J., & Narduzzi-Wicht B. (2015) *Diphyllobothrium*, *Diplogonoporus*, and *Spirometra*. En: Xiao L., Ryan U. & Feng Y. (Eds.). *Biology of Foodborne Parasites*. CRC Press, Florida, pp. 299-326.
- Marquardt W.C., Demaree R.S. & Grieve R. B. (2000) *Parasitology and vector biology*. Academic Press, San Diego, 702 pp.
- Menoret A. (2012) Relaciones tróficas y parasitismo en peces marinos: uso de cestodes Trypanorhyncha como marcadores biológicos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina, 254 pp.
- & Ivanov V.A. (2012a). A new species of *Heteronybelinia* (Cestoda: Trypanorhyncha) from *Sympterygia bonapartii* (Rajidae), *Nemadactylus bergi* (Cheilodactylidae) and *Raneya brasiliensis* (Ophidiidae) in the south-western Atlantic, with comments on host specificity of the genus. *Journal of Helminthology* 87 (4):467-82.
- & ————— (2012b). Description of plerocerci and adults of a new species of *Grillotia* (Cestoda: Trypanorhyncha) in teleosts and elasmobranchs from the Patagonian Shelf off Argentina. *Journal of Parasitology* 98 (6): 1185-1199.
- & ————— (2015). Trypanorhynch cestodes (Eutetrarhynchidae) from batoids along the coast of Argentina, including the description of new species in *Dollfusioella* Campbell et Beveridge, 1994 and *Mecistobothrium* Heinz et Dailey, 1974. *Folia Parasitologica* 62: 058.
- Olsen O.W. (1977) *Parasitología Animal Volumen I-II*. Aedos, Barcelona, 719 pp.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology*. Sexta edición. McGraw-Hill Higher education, USA, 670 pp.
- Rohde K. (1998) Amphilinidea. Amphilinidae. Version 05 November 1998. <http://tolweb.org/Amphilinidea/20379/1998.11.05>. En The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> Último acceso 15 septiembre 2015.
- (2012) The Gyrocotylinea: an aberrant group of tapeworms: Non-segmented tapeworms: an enigma in tapeworm evolution and biology <https://krohde.wordpress.com/article/the-gyrocotylinea-an-aberrant-group-of-xk923bc3gp4-79/>. Último acceso 28 septiembre 2015.
- Schmidt G.D. (1970) *How to know the tapeworms*. WM. C. Brown Company Publishers, Iowa, USA. 266pp.
- Semenas L. (2014) Zoonosis de origen acuático: la región de los bosques patagónicos. En: Basualdo Farjat F., Enría D., Martino P., Rozenzvit M. & Seijo A. (Eds.). *Temas de Zoonosis VI*. Asociación Argentina de Zoonosis, Buenos Aires, pp. 295-303.
- Szidat L. (1967) Estudio de la morfología y del desarrollo protándrico de *Amphiptches máxima* (Mac Donagh, 1927). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 1 (5): 49-60.
- Vizcaychipi K.A. (2015) Echinococcosis tropical ¿enfermedad olvidada? Situación e importancia en América del Sur. *Libro de Resúmenes VII Congreso Argentino de Parasitología*, pp. 46.
- Williams H. H., Colin J. A. & Halvorsen O. (1987) Biology of gyrocotylineans with emphasis on reproduction, population ecology and phylogeny. *Parasitology* 95: 173-207.

CAPÍTULO 7

Phylum Dicyemida

Francisco Brusa y Lisandro Negrete

"Desde su descubrimiento han constituido un rompecabezas taxonómico".

LIBBIE H. HYMAN, THE INVERTEBRATES (1940)

El *phylum* Dicyemida tradicionalmente se asociaba a los ortonéctidos, que parasitan varios grupos de invertebrados marinos ("turbelarios", nemertinos, poliquetos, moluscos gasterópodos y bivalvos, ofiuros y ascidias), y se los incluía en el *phylum* Mesozoa, por su grado de organización intermedio entre los protozoos y metazoos. Actualmente, debido a diferencias en su anatomía y en el ciclo de vida se los reconoce como pertenecientes a dos *phyla*, Dicyemida y Orthonectida.

Los diciémidos son un grupo de pequeños animales vermiformes que parasitan los apéndices renales de moluscos cefalópodos. Presentan especificidad parasitaria y generalmente un individuo hospedador puede albergar más de una especie parásita. Se reconocen 112 especies válidas distribuidas en nueve géneros, cinco de los cuales son monoespecíficos (Catalano, 2012). Los diciémidos están mejor representados en el hemisferio norte, mientras que se conocen pocos registros en el hemisferio sur; este sesgo podría deberse a los escasos estudios en esta región. Son animales muy sencillos con el cuerpo constituido por pocas células (menos de 40), sin tejidos ni órganos. No obstante se ha reportado la presencia de uniones intercelulares entre distintas células en los individuos de los diferentes estadios del ciclo de vida. Se ha observado la presencia de zónula adherens, mácula adherens y uniones gap. Si bien no se han encontrado componentes extracelulares formando una lámina basal o fibras de colágeno, sí se ha reportado la presencia de fibronectina y colágeno tipo IV con patrones de distribución similares a los de la lámina basal (Czaker y Janssen, 1998; Czaker, 2000).

Se pueden distinguir dos formas en el ciclo de vida, una **vermiforme** y otra **infusoriforme** (Fig. 7.1). Los individuos vermiformes poseen una célula axial rodeada de 8 a 30 células periféricas ciliadas. Dentro de la célula axial se desarrollan las siguientes generaciones de diciémidos, por reproducción sexual o asexual. En el extremo anterior de los ejemplares vermiformes, 4 a 10 células periféricas se diferencian formando la **calota**, que tiene una mayor densidad de cilios más cortos que las de las restantes células periféricas. Con la calota se adhieren a la pared interna de los apéndices renales de los cefalópodos. Las calotas están constituidas por distintos tipos celulares, células propolares de posición apical, seguidas por células metapolares y células parapolares (Fig. 7.2). Las calotas pueden ser de morfologías diferentes posiblemente como una adaptación a la localización de fijación a los tejidos renales, así como para ocupar distintos micro hábitats dentro de un mismo hospedador (Furuya y otros, 2003). La morfología de la calota es utilizada en la taxonomía del grupo para diferenciar familias y géneros, siendo las principales diferencias el número y disposición de sus células. Las calotas pueden ser cónicas, en forma de caperuza o capuchón, discoidales, o de forma irregular (Fig. 7.2). Furuya y Tsuneki (2003) mencionan que en presencia de dos especies de diciémidos en un mismo hospedador, sus calotas son cónicas y discoidales respectivamente; en presencia de más de dos especies parásitas, éstas presentan calotas cónicas, discoidales y otras de forma intermedia

entre ellas; asimismo al coexistir más de tres especies, se observan calotas irregulares que se suman a las otras tres (Fig. 7.2).

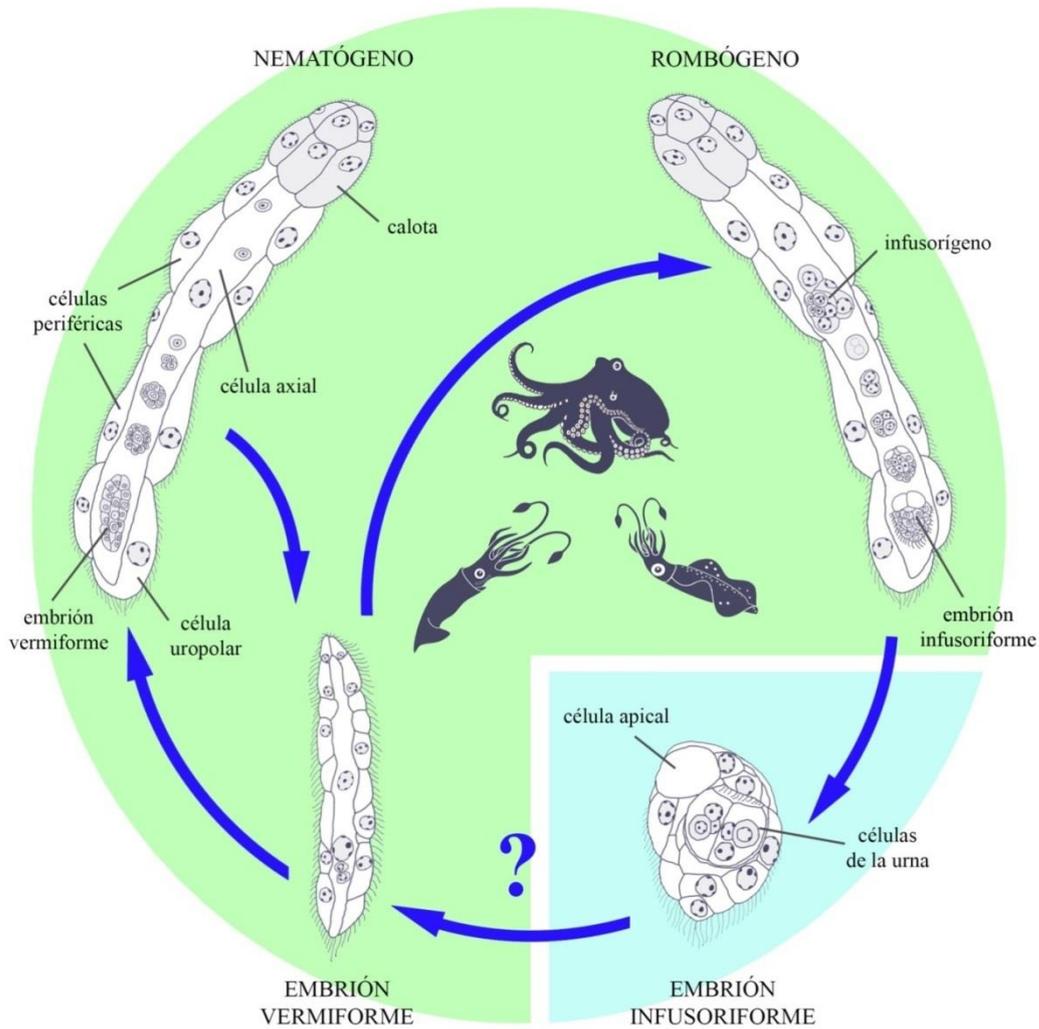


Figura 7.1. Ciclo de vida del *phylum* Dyciemida. Fase del ciclo dentro del hospedador (verde), fuera del hospedador (celeste). Modificado de Furuya y Tsuneki (2003).

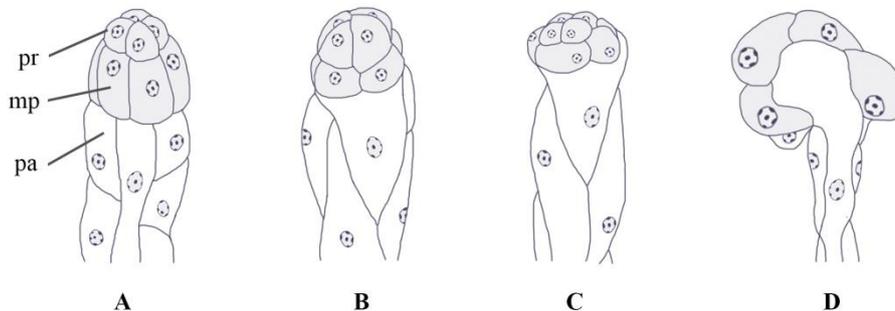


Figura 7.2. Diversidad de calotas. A, forma cónica; B, forma discoidal; C, forma plana; D, forma irregular. pr: células propolares, mp: células metapolares, pa: células parapolares. Modificado de Furuya y otros (2003).

Los individuos vermiformes pueden ser nematógenos (175–12.000 μm de longitud) que producen de manera asexual otros nematógenos, dentro de la célula axial, y contribuyen a aumentar el número de individuos de la población. Las otras formas vermiformes son los rombógenos (400–12.000 μm de longitud) que

se forman por diferenciación de embriones vermiformes. Los rombógenos son los encargados de la reproducción sexual, produciendo embriones infusoriformes a partir de una “gónada hermafrodita” que se encuentra en la célula axial. El cambio entre la reproducción asexual y la sexual podría estar dado por la alta densidad de estadios vermiformes en el interior de los apéndices renales de los hospedadores (Lapan y Morowitz, 1975). Se ha propuesto una sincronía entre la madurez sexual del hospedador y la producción de rombógenos a partir de embriones vermiformes (Cheng, 1986; Roberts y Janovy, 2009). Los infusoriformes son individuos cuasi cilíndricos (30 μm de longitud) compuestos por 37 a 39 células ciliadas (Furuya, 1999). Cuatro de ellas, internas, se conocen como células de la urna que contienen una célula germinal cada una, las que posiblemente originen la próxima forma en el ciclo de vida. Asimismo, presentan dos células apicales que contienen un cuerpo refringente cada una, formado por un compuesto de inositol hexafosfato de magnesio (Lapan, 1975). Mientras que los estadios vermiformes están restringidos a vivir en los sacos renales de los cefalópodos, los embriones infusoriformes abandonan su hospedador y en el mar nadan en busca de uno nuevo. Sin embargo, aún se desconoce cómo los embriones infusoriformes se desarrollan en estadios vermiformes en el nuevo hospedador.

Los diciémidos han sido considerados animales primitivos, hermanos de los restantes metazoos (Van Beneden, 1876; Hyman, 1940; Lapan y Morowitz, 1975). También se ha propuesto que han sufrido una “reducción” morfológica asociada a su modo de vida parásito (Nouvel, 1947; Stunkard, 1954, 1972; Ginetsinskaya, 1988). Por otro lado las filogenias moleculares no los consideran animales primitivos sino miembros de los Metazoa (Fig. 7.3), probablemente Lophotrochozoa (Katayama y otros, 1995; Pawlowski y otros, 1996; Siddall y Whiting, 1999; Kobayashi y otros, 1999; Suzuki y otros, 2010). También se los asoció con los Platyhelminthes con base en datos moleculares, morfológicos y del ciclo de vida (Katayama y otros, 1995). Telford y otros (2000), a partir de genes mitocondriales de diciémidos, concluyeron que al menos son organismos triploblásticos. Zrzavý (2001) ha sugerido una estrecha relación morfológica y molecular de los Mesozoa con el *phylum* Acoelomorpha. Asimismo Aruga y otros (2007) estudiando distintos genes del ADN (Pax6 e intrón Zic) concluyen que los diciémidos son bilaterios “reducidos”. También, morfológicamente los diciémidos exhiben ciertas características de bilaterios, como la simetría bilateral en los embriones infusoriformes y el patrón de clivaje espiral, que además indicaría un parentesco con los Spiralia, que incluye a platelmintos, moluscos y anélidos, entre otros (Ruppert y otros, 2004).

De esta manera, los estudios recientes sugieren que los diciémidos no serían animales primitivos aunque su posición filogenética es aún incierta, por lo que constituyen uno de los grupos de invertebrados más enigmáticos.

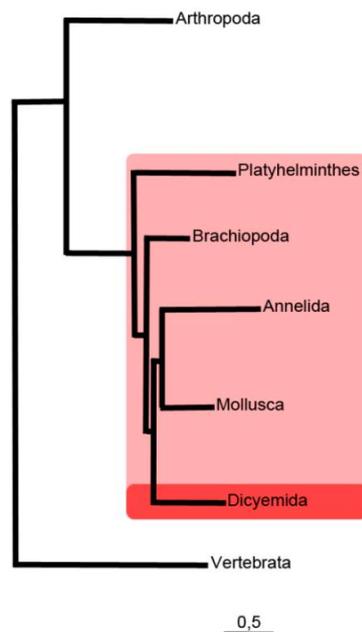


Figura 7.3. Posición filogenética de los diciémidos en el contexto de los Lophotrochozoa (sombreado en rojo claro). Árbol filogenético modificado de Suzuki y otros, (2010). La escala representa el largo de rama.

Bibliografía

- Aruga J., Odaka Y.S., Kamiya A. & Furuya H. (2007). *Dicyema* Pax6 and Zic: Tool-kit genes in a highly simplified bilaterian. *BMC Evolutionary Biology* 7: 201
- Catalano S.R. (2012). A review of the families, genera and species of Dicyemida Van Beneden, 1876. *Zootaxa* 3479: 1–32.
- Cheng T.C. (1986). *General Parasitology, 2nd Ed.* Academic Press. Orlando Florida, 827 pp.
- (2000). Extracellular matrix (ECM) components in a very primitive multicellular animal, the dicyemid mesozoan *Kantharella antarctica*. *The Anatomical Record* 259: 52–59.
- & Janssen H.H. (1998). Outer extracellular matrix (ECM) in the dicyemid mesozoan *Kantharella antarctica*. *Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology* 30: 349–353.
- Furuya H. (1999). Fourteen new species of dicyemid mesozoans from six Japanese cephalopods, with comments on host specificity. *Species Diversity* 4: 257–319.
- , Hochberg F.G. & Tsuneki K. (2003). Calotte morphology in the *phylum* Dicyemida: Niche separation and convergence. *Journal of Zoology* 259: 361–373.
- & Tsuneki K. (2003). Biology of Dicyemid Mesozoans. *Zoological Science* 20: 519–532.
- Ginetsinskaya T.A. (1988). *Trematodes, their life cycles, biology and evolution*. Amerind Publishing Company, Pvt, New Delhi, 559 pp.
- Hyman L.H. (1940). *The invertebrates. Protozoa through Ctenophora, Vol. I.* McGraw Hill. New York, 726 pp.
- Katayama T., Wada H., Furuya H., Satoh N. & Yamamoto M. (1995). Phylogenetic position of the dicyemid Mesozoa inferred from 18S rDNA sequences. *Biological Bulletin* 189: 81–90.
- Kobayashi M., Furuya H. & Holland W.H. (1999). Dicyemids are higher animals. *Nature* 401: 762.
- Lapan E.A. (1975). Inositol polyphosphate deposits in the dense bodies of mesozoan dispersal larvae. *Experimental Cell Research* 83: 143–151.
- & Morowitz H.J. (1975). The dicyemid Mesozoa as an integrated system for morphogenetic studies. 1. Description, isolation and maintenance. *Journal of Experimental Zoology* 193: 147–160.
- Nouvel H. (1947). Les Dicyémides. 1re partie: Systématique, générations, vermiformes, infusorigène et sexualité. *Archives de Biologie* 58: 59–220.
- Pawlowski J., Montoya-Burgos J.I., Fahrni J.F., Wüest J. & Zaninetti L. (1996). Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences. *Molecular Biology and Evolution* 13: 1128–1132.
- Roberts L.S. & Janovy Jr J. (2009). *Foundations of Parasitology, 8th Ed.* McGraw-Hill, New York, 701 pp.
- Ruppert E.E., Fox R.S. & Barnes R.D. (2004). *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach, 7th Ed* Brooks/Cole Thompson, Belmont, 962 pp.
- Siddall M.E. & Whiting M.F. (1999). Long-branch abstractions. *Cladistics* 15: 9–24.

- Suzuki T.G., Ogino K., Tsuneki K. & Furuya H. (2010). Phylogenetic analysis of dicyemid Mesozoans (*Phylum* Dicyemida) from innexin amino acid sequences: Dicyemids are not related to Platyhelminthes. *Journal of Parasitology* 96 (3): 614-625.
- Stunkard H.W. (1954). The life history and systematic relations of the Mesozoa. *Quarterly Review of Biology* 29: 230–244.
- (1972). Clarification of taxonomy in the Mesozoa. *Systematic Zoology* 21: 210–214.
- Telford M.J., Herniou E.A., Russell R.B. & Littlewood D.T.J. (2000). Changes in mitochondrial genetic codes as phylogenetic characters: Two examples from the flatworms. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 97: 11359–11364.
- Van Beneden E. (1876). Recherches sur les Dicyémides, survivants actuels d'un embranchement des mésozoaires. *Bulletins de l'Académie Royale de Belgique (Sér. II)* 41: 1160–1205.
- Zrzavý J. (2001). The interrelationships of metazoan parasites: A review of *phylum*- and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses. *Folia Parasitologica* 48: 81–103.

CAPÍTULO 8

Phylum Acanthocephala

Verónica Núñez y Fabiana B. Drago

*Los primeros acantocéfalos fueron descritos en 1684 por Francesco Redi (1626-1697), un médico italiano, quien reportó el hallazgo de gusanos blancos con ganchos en su extremo anterior (probablemente *Acanthocephalus anguillae*) en el intestino de anguilas europeas*

TIMOTHY GOATER, CAMERON GOATER Y GERALD W. ESCH,
PARASITISM (2014)

Los acantocéfalos constituyen un grupo monofilético de helmintos exclusivamente parásitos. Presentan una probóscide espinosa en el extremo anterior a la que le deben su nombre (del griego *acantha*: espina y *kephale*: cabeza) y mediante la cual se fijan a los tejidos de su hospedador. Son endoparásitos obligados del intestino de vertebrados y presentan un ciclo de vida heteroxeno, con al menos un hospedador intermedio artrópodo en el cual se desarrollan sus estadios larvales. Comprenden aproximadamente 1200 especies, que generalmente miden unos pocos milímetros de longitud, aunque algunas pueden sobrepasar los 60 cm, tal es el caso del parásito del cerdo *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. La morfología de los acantocéfalos presenta una gran adaptación a la vida parásita, con una reducción a lo largo de su evolución de los sistemas muscular, nervioso y excretor, y la ausencia del sistema digestivo. Son organismos acelomados, sin embargo presentan una gran cavidad llena de fluido por debajo de la pared del cuerpo, la cual carece de revestimiento celular mesodérmico.

Morfología

El cuerpo de los acantocéfalos adultos está compuesto por una probóscide anterior invaginable, un cuello y un tronco alargado y sacciforme (Fig. 8.1)

La **probóscide**, hueca y llena de líquido, presenta diversas formas, desde esférica hasta cilíndrica, dependiendo de las especies (Fig. 8.2.), puede invaginarse totalmente dentro de un saco muscular, denominado receptáculo o saco proboscideo, por acción de músculos retractores. Estos se fijan al ápice interno de la probóscide y se extienden posteriormente para insertarse en la pared del receptáculo. La evaginación de la probóscide ocurre por presión hidráulica creada por la contracción de la musculatura del saco de la probóscide. Usualmente la probóscide *in situ* se encuentra semi-invaginada, formando un embudo.

El tamaño, forma, disposición y número de los ganchos proboscídeos son caracteres de importancia taxonómica. Estos ganchos esclerotizados se originan de la lámina basal subepidérmica y están totalmente cubiertos por una fina capa de tegumento sincicial (Fig. 8.3).

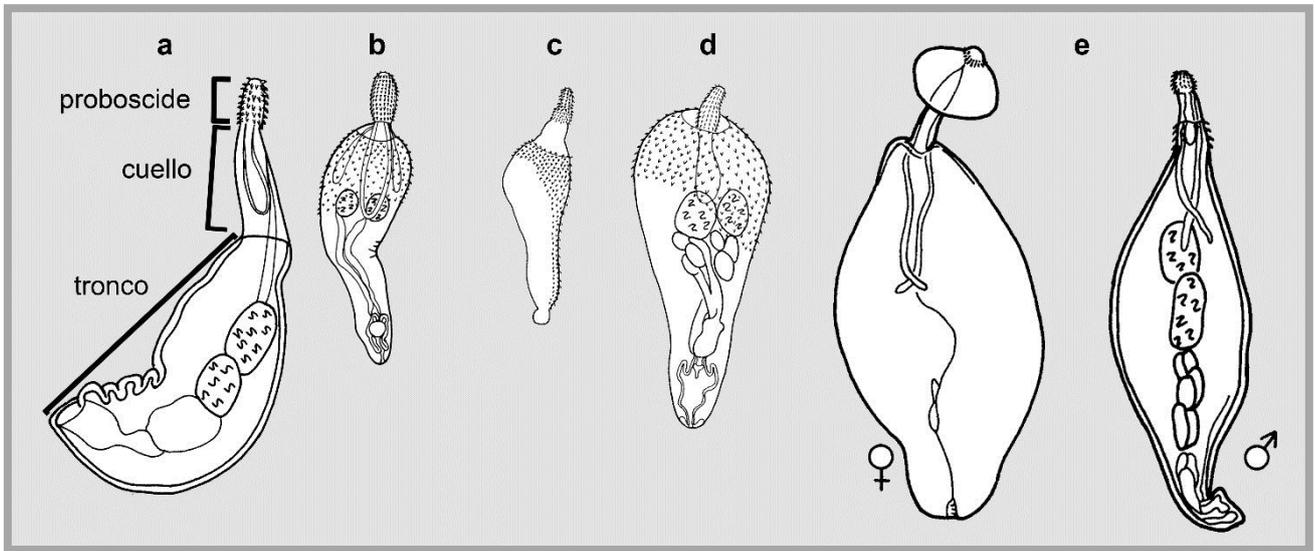


Figura 8.1. Diversidad morfológica: a, *Polymorphus acutis*; b, *Polymorphus mathevossianae*; c, *Corynosoma semerne*; d, *Corynosoma sudsuche*; e, *Filicollis trophimenkoi*.

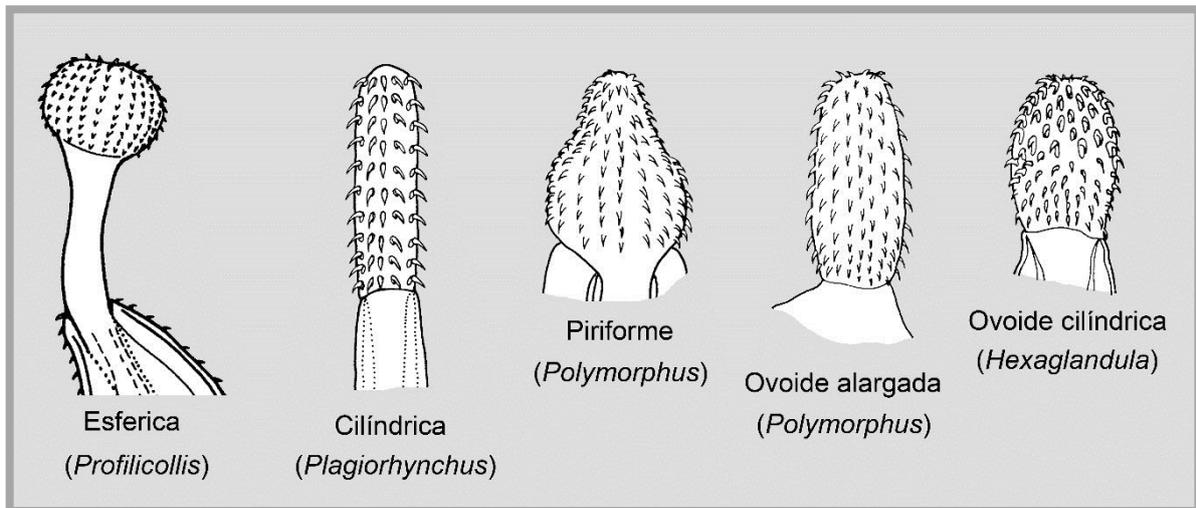


Figura 8.2. Tipos morfológicos de proboscides.

El **cuello** es una zona lisa, sin espinas, situada entre los ganchos más posteriores de la proboscide y una invaginación de la pared del cuerpo que marca el comienzo del tronco. Junto con la invaginación de la proboscide, puede producirse la invaginación del cuello dentro del tronco por acción de un par de músculos retractores del cuello, que se insertan en la superficie interna de la capa muscular del tronco.

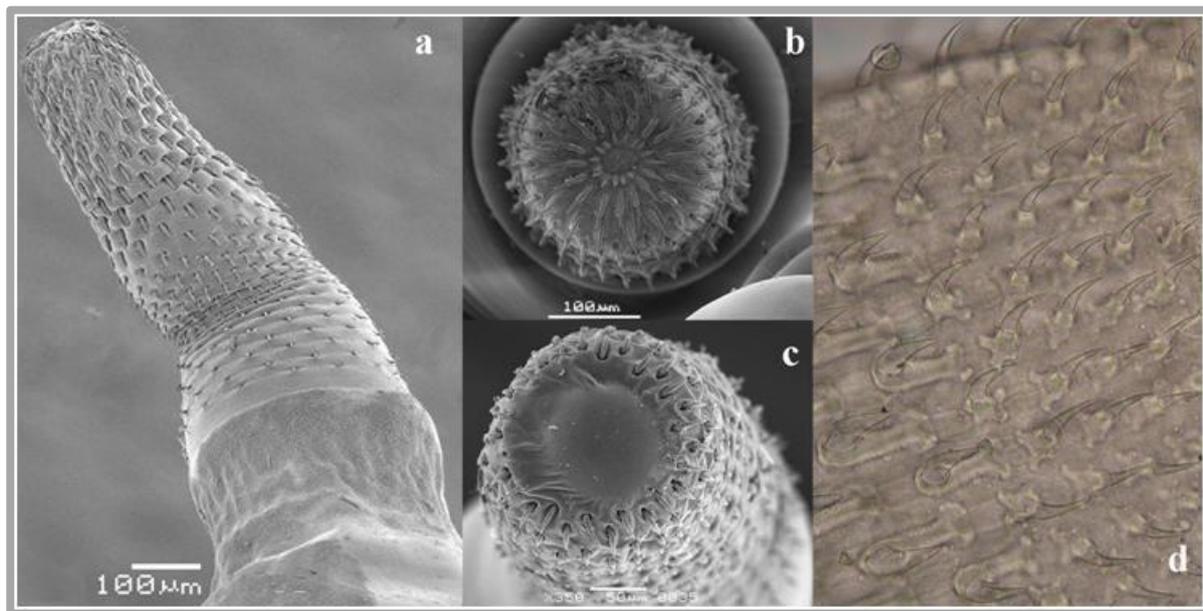


Figura 8.3. Probóscide de *Centrorhynchus guira*. a-c, fotografías de microscopio electrónico de barrido; a, vista lateral; b-c, vista apical; d, fotografía de microscopio óptico.

El **tronco** se encuentra situado detrás del cuello y es la porción del cuerpo que queda expuesta en el lumen intestinal del hospedador. En algunas especies puede tener aspecto anillado o presentar espinas que presumiblemente colaboran en la sujeción a la pared intestinal del hospedador y en el desplazamiento dentro del mismo. La pared del tronco está compuesta por un tegumento y capas internas de musculatura circular y longitudinal; y encierra la cavidad del cuerpo llena de fluido que contiene los **sacos ligamentarios**. *In situ*, la cavidad se encuentra llena de fluido, pero la turgencia es baja salvo en hembras grávidas. Los sacos ligamentarios son estructuras alargadas y huecas de tejido conectivo que contienen las gónadas. Se encuentran suspendidos en la cavidad del tronco y se extienden desde la parte posterior del saco de la probóscide hasta la campana uterina en las hembras o la bolsa copuladora en los machos. Puede haber un solo saco ligamentario (en Paleoacanthocephala) o dos de posición dorsal y ventral (en Archiacanthocephala, Polyacanthocephala y Eoacanthocephala). Dentro de las paredes de estos sacos hay hebras de tejido fibroso que algunos autores consideran remanentes del intestino. En ausencia del tubo digestivo es difícil definir las superficies dorsal y ventral, aunque el ganglio cerebral y el gonoporo se consideran ventrales.

A cada lado del cuello hay una invaginación de la pared del cuerpo que se extiende posteriormente dentro de la cavidad del tronco. Estas estructuras sacciformes denominadas **lemniscos** están llenas de fluido. La función precisa de los lemniscos se desconoce, pero pueden estar implicados en el transporte de fluido desde y hacia la probóscide, en el sistema hidráulico de eversión de la misma o puede servir como reservorios del fluido y lípidos.

La probóscide y el cuello constituyen el **presoma**, mientras que el tronco se denomina **metasoma** (Taraschewski, 2014; Marquardt y otros, 2000)¹¹. En adultos jóvenes el presoma constituye el 50% de la longitud del cuerpo, en cambio en hembras grávidas el presoma usualmente es apenas un pequeño apéndice anterior del tronco.

Pared del cuerpo

La pared del cuerpo del tronco de los acantocéfalos está conformada por un tegumento externo, una capa media de musculatura circular y una interna de musculatura longitudinal, en tanto que en la pared de la probóscide por debajo del tegumento generalmente solo hay musculatura circular (Fig. 8.4).

El **tegumento** consiste en un grueso epitelio sincicial conteniendo un entramado de filamentos proteicos que le confieren soporte y rigidez. Se encuentra cubierto por un glicocálix rico en mucopolisacáridos y glicoproteínas. Cumple numerosas funciones, como la protección, la inactivación de las enzimas digestivas del

¹¹ Roberts y Janovy (1996) consideran que el presoma está constituido por la probóscide y su receptáculo.

hospedador, la excreción y la adquisición y transporte de nutrientes, por lo cual es estructuralmente complejo. Está limitado externamente por una membrana plasmática con numerosas invaginaciones conformando criptas, que abren a la superficie a través de poros. Tanto el glicocálix como los poros actúan como un tamiz que permite que las partículas de cierto tamaño puedan llegar a las criptas, en cuya base son captadas por pinocitosis. Esta fina zona del tegumento, atravesada por criptas que le confieren una apariencia estriada, está compuesta por citoplasma homogéneo con fibras dispuestas radialmente y se denomina **estrato en barras**. Por debajo se encuentra un **estrato en fieltro**, algo más grueso que el anterior, compuesto por numerosos filamentos fibrosos dispuestos al azar, mitocondrias, gotas lipídicas, lisosomas y vesículas pinocíticas y fagocíticas, algunas conectadas a las criptas del estrato anterior. Basalmente se ubica el **estrato radial**, de mayor actividad metabólica, que conforma el 80% del tegumento. Presenta gruesos filamentos, en menor cantidad que en el estrato anterior, dispuestos radialmente y anclados a la lámina basal. En este estrato se ubican los canales del sistema lagunar, depósitos de glucógeno, vesículas, gotas de lípidos y la mayor parte de las organelas, mitocondrias, complejos de Golgi, lisosomas, ribosomas y núcleos. El tamaño, número y disposición de los núcleos epidérmicos presentan importancia taxonómica, por ser relativamente constante para cada especie, al menos en las etapas tempranas del desarrollo (eutelia). Suelen ser pocos y de gran tamaño (hasta 5 mm de diámetro), por lo cual se los denomina núcleos gigantes; con frecuencia producen abultamientos conspicuos en la pared corporal. En algunas especies los núcleos se fragmentan durante el desarrollo larval y se distribuyen a lo largo de la pared del tronco.

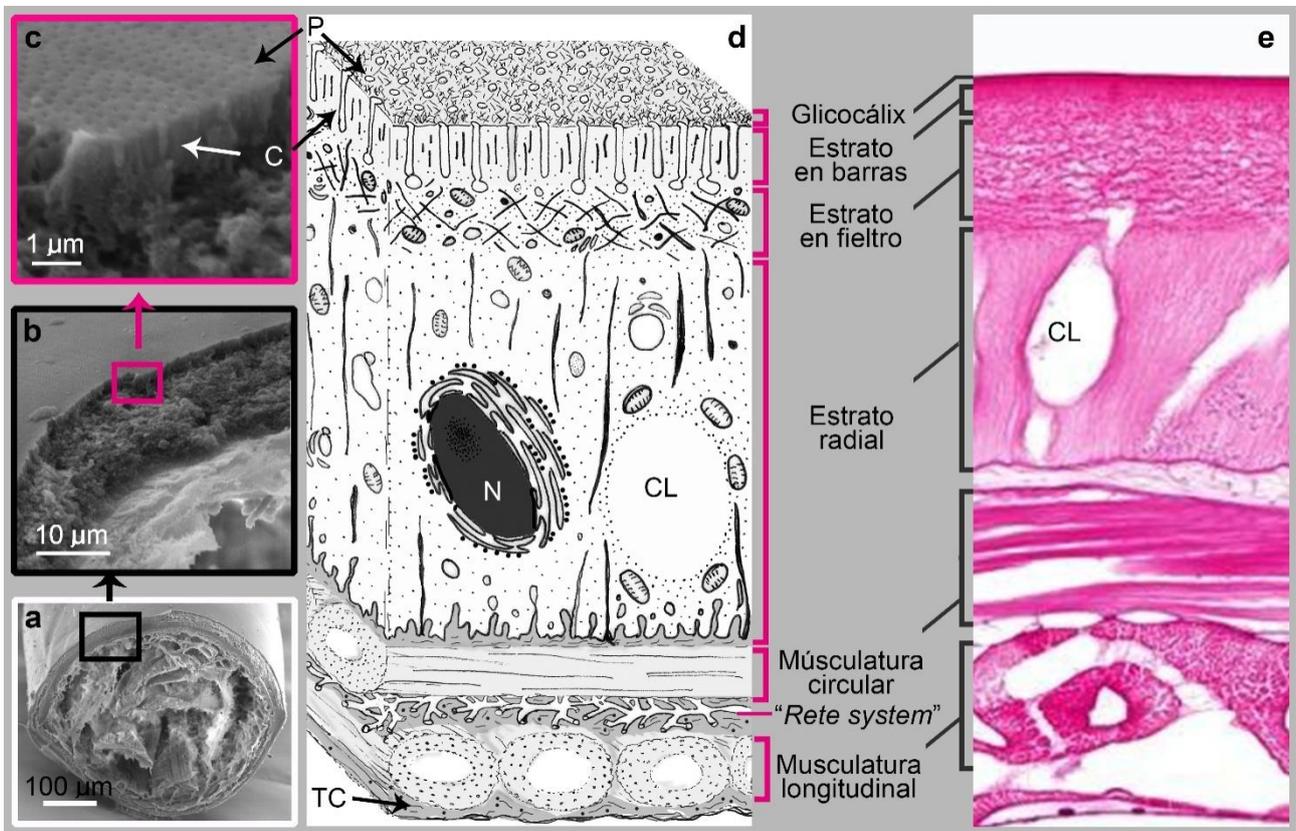


Figura 8.4. Corte transversal de la pared corporal a nivel del tronco: a-c, fotografías de microscopio electrónico de barrido; d, diagrama con el detalle de los estratos del tegumento y la musculatura; e, fotografía de microscopio óptico. Abreviaturas: C, criptas; CL, canal lagunar; N, núcleo; P, poros; TC, tejido conectivo.

El **Sistema lagunar** es una compleja red de canales llenos de fluido interconectados que se distribuyen a través del tegumento y de las capas musculares. El fluido lagunar es movido por contracción muscular. En microfotografías electrónicas cada canal es simplemente una parte libre de orgánulos del citoplasma epidérmico rodeado de numerosas mitocondrias, por lo cual su contenido sería citoplasma fluido, en el que no se han encontrado pigmentos respiratorios. El sistema lagunar se encuentra formado por dos regiones independientes, una en el metasoma y otra en el presoma, en el cual los canales de la probóscide y el cuello se conectan con el canal central de los lemniscos. El sistema lagunar metasomal consiste en una extensa red de canales longitudinales, que en algunas especies se disponen en forma dorsal y ventral o lateral, conec-

tados por canales transversales. La disposición de estos canales es lo suficientemente estable como para considerarse de importancia taxonómica.

El tegumento está limitado internamente por una membrana plasmática basal altamente invaginada, que puede estar involucrado en el transporte de agua y de iones. Basalmente al tegumento se encuentra una fina lámina basal y una dermis de tejido conectivo que también envuelve parcialmente los haces de musculatura. Por debajo se ubican las capas de musculatura lisa circular y longitudinal, ambas embebidas en una gruesa matriz extracelular fibrosa, la cual recubre la cavidad corporal llena de fluido.

La estructura de la **musculatura** de la pared del cuerpo es inusual. Los haces musculares son huecos, están compuestos por un tubo miogénico externo de fibras y un centro gelatinoso no contráctil con mitocondrias y rico en glucógeno. Presentan conexiones anastomosadas y el lumen de cada fibra muscular es continuo con el sistema lagunar. La interacción del sistema lagunar y las fibras musculares huecas probablemente permita el transporte eficiente de nutrientes y productos de desecho a través del organismo, al mismo tiempo sirve como un esqueleto hidrostático. Por otra parte, la musculatura de los acantocéfalos es eléctricamente inexcitable y tiene un bajo potencial de membrana. Se cree que los nervios controlan la contracción muscular a través de un sistema reticular (*Rete System*). Este sistema se ubica entre las capas musculares y está compuesto por túbulos ramificados y anastomosados, de paredes muy delgadas. Aparentemente esta red tubular está involucrada en la polarización y despolarización eléctrica muscular, similar al retículo sarcoplásmico de animales superiores. El líquido dentro de estos túbulos puede fluir desde la musculatura circular a la longitudinal y viceversa, sin embargo, no está conectado al sistema lagunar.

Mecanismo de eversión de la probóscide

La eversión de la probóscide se produce por presión hidrostática y se encuentra íntimamente relacionada con los lemniscos y el sistema lagunar. Los lemniscos se encuentran rodeados por el músculo retractor del cuello, cuya contracción empuja el líquido del lemnisco dentro del sistema lagunar del tegumento del cuello y de la probóscide, resultando en la extrusión de ambos. Para que estos cambios de presión funcionen como esqueleto hidrostático, el tegumento de la probóscide, cuello y lemniscos conforman un sincicio que está separado del tegumento del tronco.

Nutrición y metabolismo

Se presume que los acantocéfalos derivan de un antepasado con un sistema digestivo funcional y que lo han perdido secundariamente como una adaptación al parasitismo. Debido a la carencia de sistema digestivo, los nutrientes son adquiridos a través de la pared corporal desde el contenido intestinal del hospedador. Algunos azúcares, nucleótidos, aminoácidos y triglicéridos son absorbidos con regularidad. El transporte de azúcares se logra mediante la difusión facilitada e inmediatamente después de la absorción son fosforilados. Los pequeños péptidos son escindidos por aminopeptidasas del tegumento en aminoácidos que luego son absorbidos. El mecanismo de absorción de lípidos es poco conocida y aparentemente no selectiva, ya que acumulan grandes cantidades de lípidos neutros que luego no utilizan como fuentes de energía. Los nucleótidos son absorbidos e incorporados en el ADN mitocondrial en la pared del cuerpo, y en el ADN nuclear de las bolas ováricas y testículos.

El intercambio gaseoso se realiza por difusión simple a través del tegumento. En acantocéfalos, como en otros helmintos intestinales, no se ha observado la ruta metabólica aeróbica del ciclo de Krebs y probablemente funcionan como anaerobios facultativos.

Excreción

La mayoría de los acantocéfalos carece de sistema excretor y elimina las sustancias de desecho por difusión simple a través de la pared del cuerpo, probablemente mediante los poros del tegumento. Sin embargo, algunos acantocéfalos (*Oligacanthorhynchida*) presentan un sistema excretor protonefridial relacionado con el sistema reproductor. En los machos las células flamígeras desembocan en el vaso deferente, formando un conducto urogenital y eliminan sus productos a través del mismo. En las hembras están unidos a la campana uterina y desembocan en el útero. Los acantocéfalos son pobres osmorreguladores u osmoconformistas, y la presión osmótica del líquido en su cavidad del cuerpo es similar a la del intestino del hospede-

dador. Usualmente, se asume que las criptas de la capa externa del tegumento están involucradas en la descarga de iones, nutrientes, agua y desechos metabólicos.

Sistema Nervioso

Como ocurre en la mayoría de los endoparásitos obligados, el sistema nervioso y los órganos sensoriales de los acantocéfalos están muy reducidos. Presentan un ganglio cerebral situado dentro del saco proboscídeo, que da lugar a nervios que se dirigen hacia la pared del tronco, los órganos reproductores, la probóscide y estructuras sensoriales. En el extremo apical y en la base de la probóscide, se encuentran varios órganos que presumiblemente actúen como receptores táctiles y pequeños poros sensoriales. El cuello también puede poseer estructuras sensoriales laterales.

Los machos poseen un par de ganglios genitales, un ganglio bursal y estructuras sensoriales en el área genital, especialmente en el pene. Los dos ganglios genitales se encuentran adyacentes a la bolsa copuladora y parecen controlar la musculatura asociada al sistema reproductor. Varios tractos nerviosos conectan al ganglio cerebral con los ganglios genitales. El ganglio bursal inerva los músculos de la bolsa y la pared del cuerpo adyacente.

Sistema reproductor

Son organismos dioicos que presentan dimorfismo sexual, con hembras que suelen ser de mayor tamaño que los machos. Los órganos más conspicuos dentro del cuerpo de los acantocéfalos son los órganos reproductores, los cuales se encuentran sostenidos y contenidos dentro de uno o dos sacos ligamentarios. En algunas especies, los sacos ligamentarios son permanentes mientras que en otras se desintegran a medida que el acantocéfalo madura.

En las **hembras**, el tejido ovárico crece y se fragmenta formando numerosas esferas o bolas ováricas durante la etapa juvenil, en algunas especies incluso cuando aún se encuentran dentro del hospedador intermediario. Estas bolas flotan libremente en los sacos ligamentarios, aumentando de tamaño antes de que ocurra la fertilización. Cada bola ovárica consiste en una oogonia sincicial que da origen a ovocitos maduros y proporciona sustento nutricional y mecánico. La fecundación ocurre en las bolas ováricas y las cigotas se desarrollan allí hasta que se desprenden en la cavidad corporal, donde se completa la embriogénesis. La parte posterior del saco ligamentario está adosada a un órgano muscular con forma de embudo denominado campana uterina. Este órgano ejerce la función de selección por tamaño, permitiendo que solo los huevos maduros pasen hacia el útero y la vagina, para luego ser liberados a través del poro genital. En tanto, los huevos inmaduros retornan al saco ligamentario a través de pequeñas hendiduras (Fig. 8.5).

Los **machos** poseen dos testículos usualmente en tándem (uno detrás del otro), con espermiductos que se unen en un conducto deferente, el cual puede ensancharse formando una vesícula seminal. Presentan de una a ocho glándulas del cemento que pueden ser sinciciales y drenan su contenido al espermiducto o a la vesícula seminal. El número y la forma de estas glándulas son caracteres importantes usados en la clasificación de los acantocéfalos. La secreción de las glándulas del cemento, en algunas especies, se almacena en un reservorio hasta que ocurre la cópula. Una vez transferido el esperma, las glándulas descargan una sustancia cementante que se endurece rápidamente, obturando la vagina de la hembra. La vesícula seminal conduce a un pene que se encuentra dentro de una bolsa copuladora (bursa) conectada al gonoporo. La bolsa copuladora es una estructura con forma de campana, formada por una especialización de la pared corporal, que posee numerosas papilas sensoriales y se encuentra invaginada en el extremo posterior del tronco. Durante la cópula, se evierte por presión hidrostática generada por la contracción de un saco muscular adosado a su base, llamado bolsa de Saefftigen, que empuja al líquido del sistema lagunar hacia la bursa. (Fig. 8.6).

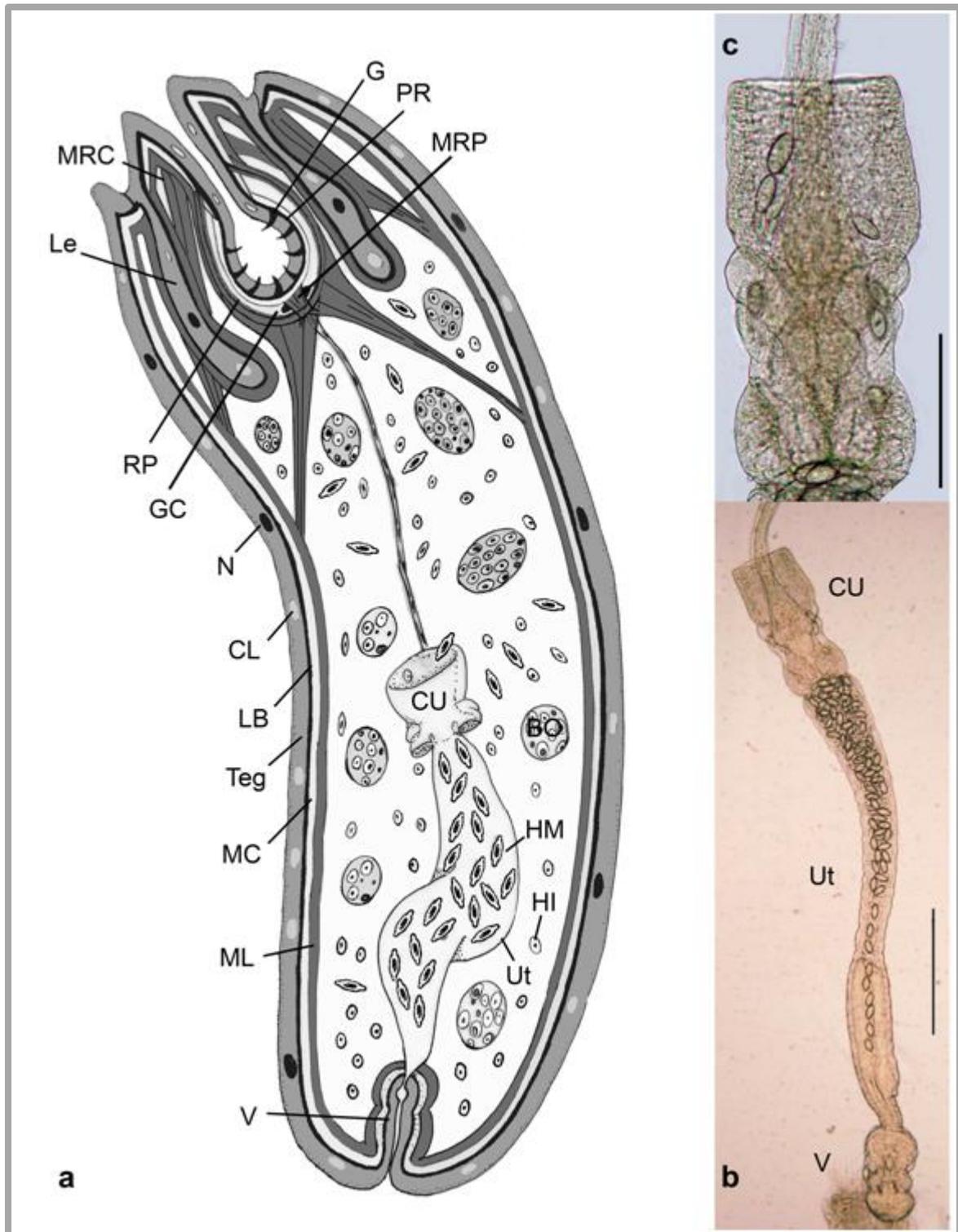


Figura 8.5. a. Representación esquemática de una hembra de acantocéfalo. b. Fotografías de microscopio óptico del aparato reproductor de la hembra de *Centrorhynchus guira*, escala 500 μm . c. Detalle de la campana uterina, escala 200 μm . Abreviaturas: BO, bola ovárica; CL, canal lagunar; CU, campana uterina; G, gancho; GC, ganglio cerebral; HI, huevo inmaduro; HM, huevo maduro; LB, lámina basal; Le, lemnisco; MC, musculatura circular; ML, musculatura longitudinal; MRC, músculo retractor del cuello; MRP, músculo retractor de la proboscide; N, núcleo; PR, proboscide retraída; RP, receptáculo proboscideo; Teg, tegumento; Ut, útero; V, vagina.

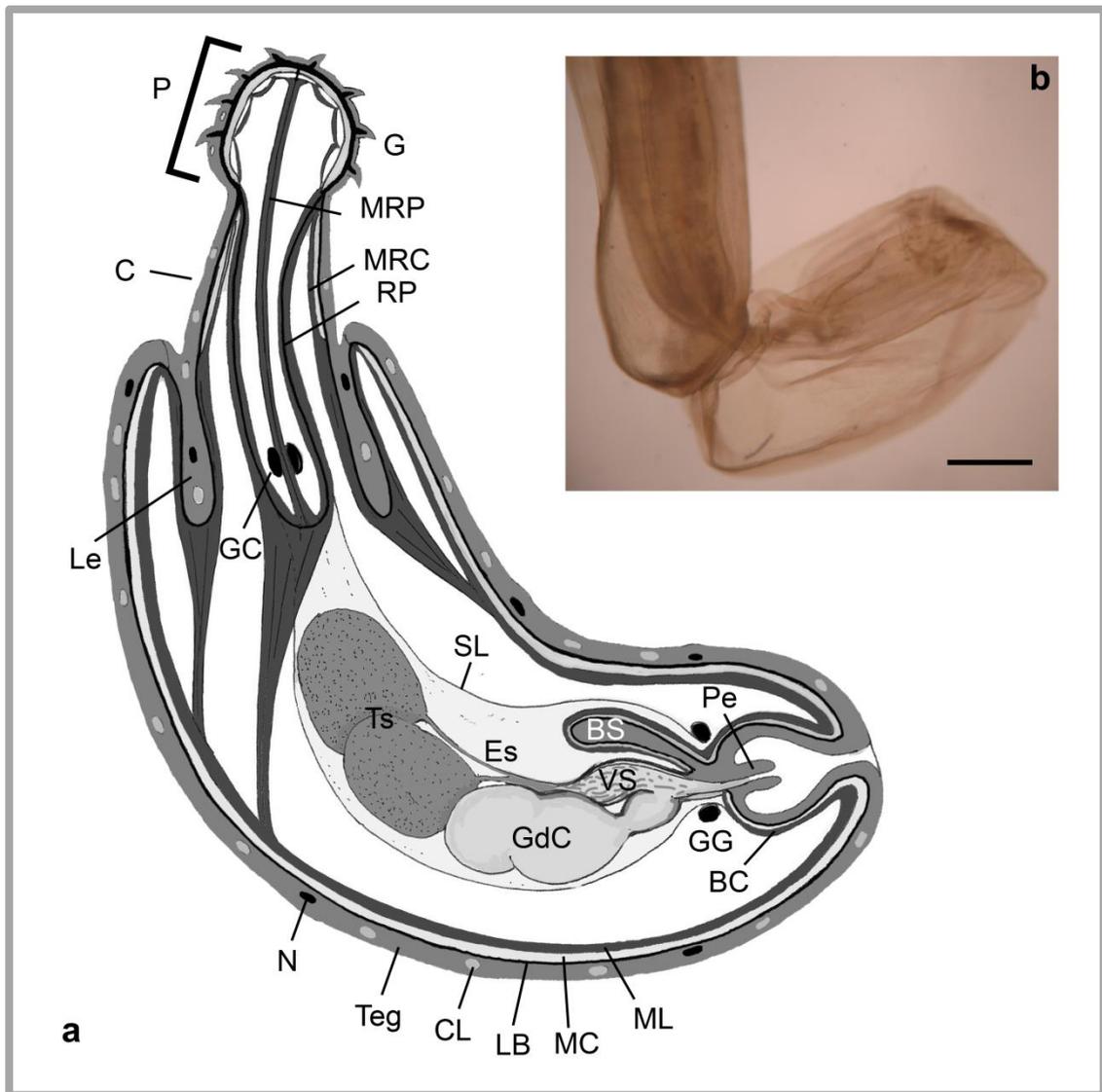


Figura 8.6. a. Representación esquemática de un macho de acantocéfalo. b. Fotografía de microscopio óptico de la bolsa copuladora evaginada de un macho de *Centrorhynchus guira*, escala 500 μm . Abreviaturas: BC, bolsa copuladora; BS, bolsa de Saeffigen; C, cuello; CL, canal lagunar; Es, espermiductos; G, gancho; GC, ganglio cerebral; GdC, glándulas del cemento; GG, ganglio genital; LB, lámina basal; Le, lemnisco; MC, musculatura circular; ML, musculatura longitudinal; MRC, músculo retractor del cuello; MRP, músculo retractor de la probóscide; N, núcleo; P, probóscide; Pe, pene; RP, receptáculo proboscideo; SL, saco ligamentario; Teg, tegumento; Ts, testículos; VS, vesícula seminal.

Fecundación y desarrollo

En la cópula el macho evagina la bursa, la cual envuelve el extremo posterior de la hembra, introduce el pene en la vagina, descarga los espermatozoides que presentan un flagelo anterior y tapona el gonoporo femenino con las secreciones de las glándulas del cemento. Este tapón copulatorio parece durar solo unos pocos días, actuando como una oclusión temporal para evitar la pérdida de los espermatozoides. Además, el tapón puede funcionar como una especie de "cinturón de castidad", impidiendo que otro macho fecunde a la hembra. Curiosamente, también se han observado acantocéfalos machos con tapones copulatorios. Esto podría ser resultado de un mal reconocimiento del sexo, sin embargo, no se ha observado transmisión de esperma entre los machos, lo que indica que el taponamiento se produce sin inseminación previa. Consecuentemente, es posible que se trate de una manifestación de la competencia entre machos por el recurso femenino limitado. El taponamiento de los machos, efectivamente los elimina temporalmente de la competencia por las hembras. La competencia entre machos por el acceso a las hembras también puede influir en la distribución espacial de los acantocéfalos en el intestino de su hospedador, ya que se han observado a los machos más grandes congregados alrededor de las hembras no apareadas.

Luego de la copula, los espermatozoides liberados migran a través de la vagina, útero y campana uterina al interior del saco ligamentario donde fecundan los ovocitos de las bolas ováricas. La mayor parte de la embriogénesis ocurre en la cavidad corporal de la hembra. El embrión presenta segmentación holoblástica desigual y con un patrón espiral altamente modificado. Se produce una estereoblástula, que es donde adquiere la condición sincicial perdiendo las membranas celulares. Cuando completa su desarrollo, el embrión usualmente está rodeado por tres membranas, la membrana del ovocito, la membrana de fertilización y la membrana de la cáscara. La textura de esta última varía según las especies, en aquellas que tienen un ciclo con hospedadores intermediarios terrestres la membrana de la cáscara es pesada, mientras que en aquellas con hospedadores intermediarios acuáticos es liviana.

Ciclo de vida

El apareamiento entre los acantocéfalos adultos se produce en el intestino del hospedador definitivo vertebrado y los huevos son eliminados con las heces. El **huevo** contiene una larva llamada **acantor**, que representa el estadio infectivo para el hospedador intermediario (Fig. 8.7.a). Esta larva es de forma alargada y presenta en su extremo anterior un rostelo, compuesto por seis a ocho ganchos o espinas y musculatura asociada (Fig. 8.7.b). La larva acantor es también un estadio de resistencia que, bajo condiciones normales y dependiendo de las especies, puede mantenerse viable dentro del huevo durante varios meses. Cuando los huevos son ingeridos por un hospedador intermediario adecuado (insectos, crustáceos, miriápodos), eclosionan en el intestino del artrópodo liberando el acantor, que usa sus ganchos para penetrar y atravesar la pared intestinal del artrópodo hasta alojarse bajo la serosa del intestino. A partir de allí comienza el siguiente estadio larval denominado **acantela**, que absorbe nutrientes del hospedador, crece y desarrolla los primordios de todos los órganos presentes en el adulto (Fig. 8.7.c).

Cuando ha completado su desarrollo, en algunas especies los extremos anterior y posterior se invaginan, y se secreta una pared quística hialina, alcanzando el estadio infectivo para el hospedador definitivo denominado **cistacanto** (Fig. 8.7.d). El aparato reproductor masculino se desarrolla antes que el femenino y los cistacantos masculinos pueden contener espermatozoides viables, mientras que los cistacantos femeninos apenas presentan primordios genitales y la fragmentación ovárica ocurre generalmente en el hospedador definitivo. Cuando el hospedador intermediario parasitado con un cistacanto es comido por un hospedador definitivo vertebrado adecuado, la larva se desenquista, se adhiere a la pared intestinal y madura sexualmente. La infección tanto del hospedador intermediario como del definitivo y los posibles paraténicos, es pasiva.

Adaptaciones del ciclo de vida

Los Acantocéfalos parasitan a una amplia variedad de vertebrados terrestres y acuáticos, tanto marinos como de aguas continentales, aunque la mayoría son parásitos de peces. Así como los trematodos están evolutivamente relacionados con los moluscos, la historia evolutiva de acantocéfalos está ligada a los artrópodos, principalmente con los dos grupos más ricos en especies, los crustáceos acuáticos y los insectos, fundamentalmente terrestres.

En algunos casos, un hospedador paraténico puede participar en el ciclo de vida. Cuando el hospedador intermediario es ingerido por otro invertebrado, o por un vertebrado no adecuado para el desarrollo del acantocéfalo, el cistacanto puede penetrar la pared del digestivo y re-enquistarse en algún lugar donde sobrevive sin desarrollo posterior. Un hospedador definitivo adecuado puede infectarse al ingerir al cistacanto enquistado dentro de un hospedador paraténico. También puede ocurrir que el hospedador definitivo ingiera al hospedador intermediario con larvas en un estado muy temprano del desarrollo (acantor, acantela), por lo cual el hospedador vertebrado se comporta como un paraténico, entonces la larva se desenquista, atraviesa el intestino y se vuelve a enquistar en cavidad hasta alcanzar la etapa de cistacanto, infectiva para otro hospedador definitivo.

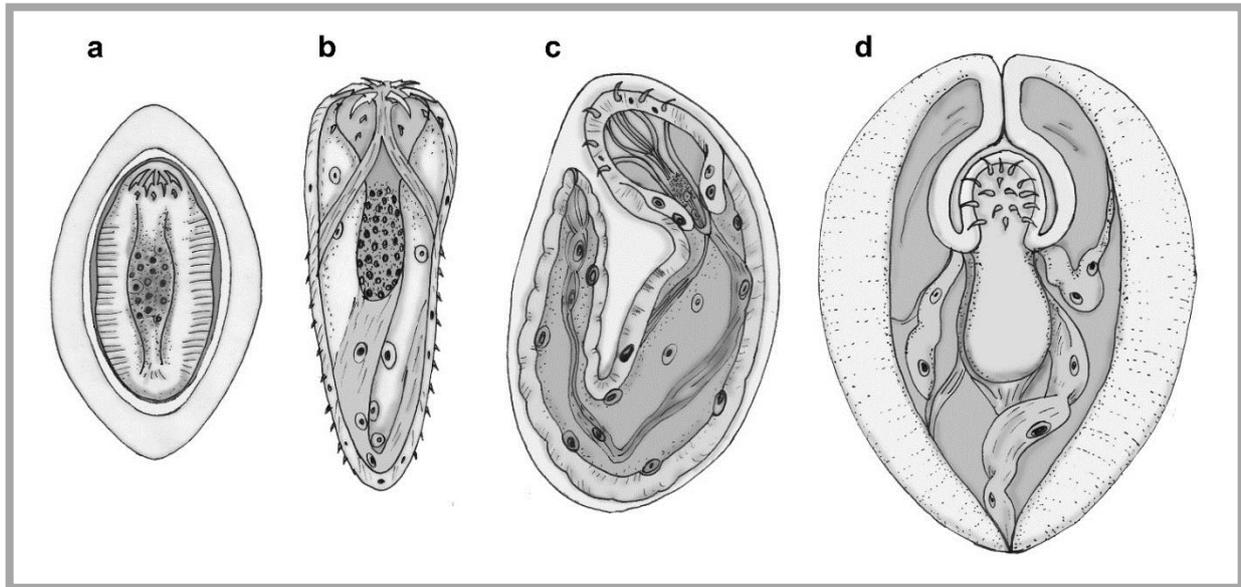


Figura 8.7. Estadios del desarrollo de Acanthocephala: a, huevo; b, larva acantor; c, larva acantela; d, cistacanto.

Varias especies de acantocéfalos parasitan vertebrados que no se alimentan directamente de artrópodos, observándose sus cistacantos en hospedadores paraténicos. Tal es el caso de especies de *Corynosoma*, parásitas de mamíferos piscívoros, con anfípodos como hospedadores intermediarios y peces como hospedadores paraténicos. Aunque el hospedador paraténico no es fisiológicamente necesario para la culminación del ciclo de vida, en estos casos, los hospedadores vertebrados paraténicos actúan como un puente en la relación trófica entre hospedador intermediario y hospedador definitivo, y constituyen una significativa adaptación en la transmisión, mejorando la dispersión espacial y temporal. Otra vía menos frecuente, es la transmisión post-cíclica. En este caso, un hospedador definitivo es ingerido por otro (predador o carroñero), y los helmintos intestinales pueden ser transferidos directamente de uno a otro hospedador, aunque ya se encontraran sexualmente maduros. Esto puede ser relevante en aquellas especies de hospedadores que practican el canibalismo.

Hay numerosos estudios que demuestran que los acantocéfalos inducen modificaciones del comportamiento, a menudo en combinación con otras alteraciones fenotípicas, en diversos hospedadores intermediarios artrópodos para aumentar el potencial de transmisión a sus hospedadores definitivos. Por ejemplo, se ha demostrado que la respuesta fototáctica de algunos hospedadores anfípodos se altera cuando están infectados con cistacantos. Los anfípodos no infectados presentan fotofobia y geotaxis positivo, nadando hacia el fondo y buscando esconderse en el sustrato cuando se les molesta. En tanto que los anfípodos infectados con cistacantos aumentan su actividad, presentan fototaxia positiva y geotaxia negativa, desplazándose por la superficie del agua y a menudo aferrándose a la vegetación. De este modo quedan más expuestos, provocando que los hospedadores definitivos consuman significativamente más anfípodos infectados. En algunas especies se evidencia también una mancha de color que los hace más visibles al predador. En otro caso, los isópodos terrestres infectados se alejan de sus refugios hacia zonas menos húmedas y de sustratos claros, aumentando las posibilidades de ser consumido por aves y de este modo completar su ciclo de vida.

Interés sanitario

Aunque es raro, la infección humana con acantocéfalos puede producirse por consumo de pescado crudo o cangrejos infectados con Polimórfidos, o mediante infecciones accidentales generalmente con acantocéfalos comunes de ratas (e.g. *Moniliformis moniliformis*) y representantes del género *Macracanthorhynchus*, que normalmente parasitan cerdos. Estos últimos se describen como patógenos y dolorosos, debido a su penetración profunda, y deben ser eliminados mediante cirugía.

Ciclos de interés veterinario

Macracanthorhynchus hirudinaceus (Fig. 8.8)

Los adultos de esta especie parasitan cerdos y jabalíes, aunque su especificidad no es estricta, ya que se los ha encontrado parasitando a más de 12 especies de vertebrados incluido el hombre. Viven usualmente menos de un año adheridos a la pared del intestino delgado del cerdo, pero no permanecen fijos en un solo punto. Presentan el cuerpo más o menos aplanado, de aspecto anillado, probóscide pequeña y esférica con 6 hileras transversales de ganchos. Los machos miden aproximadamente 10 cm, mientras que las hembras suelen ser hasta cuatro veces más largas. Las hembras una vez fecundadas ponen alrededor de 260.000 huevos diarios durante 10 meses. Los huevos son muy resistentes a los factores ambientales y pueden sobrevivir en el suelo durante varios años.

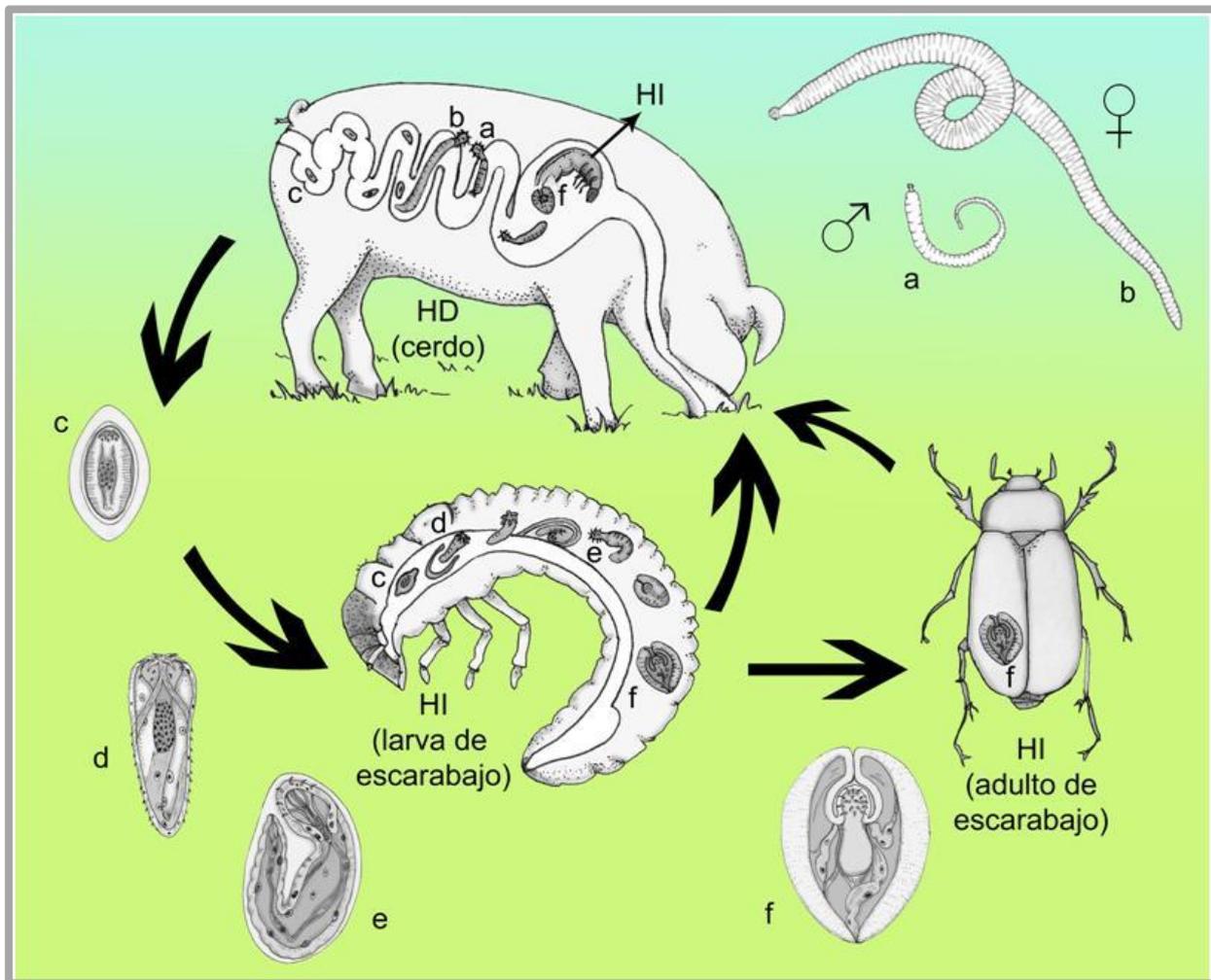


Figura 8.8. Ciclo de *Macracanthorhynchus hirudinaceus*: a, machos; b, hembras; c, huevos; d, larva acantor; e, acantela; f, cistacanto; Abreviaturas: HD, hospedador definitivo (cerdo); HI, hospedador intermediario (larvas y adultos de escarabajos coprófagos).

Los huevos abandonan el cuerpo del hospedador con las heces y contienen un acantor ya infectante para las larvas de numerosas especies de escarabajos coprófagos. Cuando son ingeridos por estas larvas, los huevos eclosionan al cabo de una hora, liberando en la luz intestinal una larva acantor de cuerpo afilado en los extremos, superficie espinosa y con un rosetelo con ganchos anterior. El acantor migra rápidamente a través de la pared intestinal hacia el hemocele donde se redondea, pierde rosetelo, ganchos, espinas y comienza a desarrollarse como acantela, con una probóscide rudimentaria, receptáculo y sacos ligamentarios. Generalmente permanece adherida a la superficie externa del intestino medio durante 5 a 20 días, adquiriendo una forma algo ovalada. A medida que prosigue el crecimiento las larvas se desprenden de la pared entérica y quedan libres en la cavidad corporal. Pasan por un periodo de desarrollo

gradual. Hacia el día 35 los testículos están bien desarrollados pero los primordios de las esferas ováricas y de los óvulos aparecen como células aisladas en los ligamentos. La acantela totalmente desarrollada, como una forma juvenil, puede presentar la probóscide extendida o retraída. Cuando se rodea de una vaina inactiva se denomina cistacanto, ya puede infectar al cerdo (aproximadamente a los 65 a 90 días de ingresar al escarabajo). Los cerdos se infectan al ingerir coleópteros, o sus larvas, con cistacantos en su hemocele. La cistacanto pierde su cubierta en el intestino del cerdo y se adhieren a él, alcanzando su madurez sexual en 2 o 3 meses. La mayor parte de las acantocéfalias humanas se presentan en niños de áreas rurales que ingieren escarabajos parasitados de modo accidental, o en algunos casos los consumen ligeramente tostados. En algunas regiones de China los coleópteros son administrados a los niños ya que se cree que son efectivos para tratar la nicturia.

Sujeción y Patologías

La fijación de los acantocéfalos se logra mediante la inserción de la probóscide ganchosa en la pared intestinal del hospedador vertebrado y en algunas especies, las espinas esclerotizadas en la superficie del tronco también actúan como órganos de fijación accesorios. La fijación no es permanente, en la mayoría de las especies el reposicionamiento es posible mediante la introversión seguida por la eversión de la probóscide. Por lo tanto, la mayoría de acantocéfalos pueden reubicarse dentro del intestino del hospedador en respuesta a la disponibilidad de alimentos, la competencia con otros parásitos, o para mejorar las oportunidades de apareamiento. Los machos generalmente se encuentran sujetos menos firmemente que las hembras, en tanto aquellas especies con cuello largo o las hembras grandes y grávidas tienden a quedar encapsuladas con tejido conectivo del hospedador alrededor de su cuello y por lo tanto se mantiene en un mismo punto de adhesión en el intestino.

Comparándolos con nematodos y cestodes, los acantocéfalos son parásitos menos frecuentes, pero en algunos hospedadores alcanzan altas intensidades parasitarias, de más de mil individuos, que pueden provocar un daño considerable en la pared intestinal.

A pesar del gran tamaño de algunas especies, es poca la patología manifiesta asociada a su presencia. La mayoría de las patologías parecen ser el resultado de una respuesta inflamatoria crónica al trauma mecánico resultante de una lesión causada por la probóscide, a menudo con la posterior fibrosis y la formación de nódulos, similar a la respuesta inflamatoria desencadenada por un cuerpo irritante inanimado. No obstante, ocasionalmente ocurren epizootias que provocan grandes mortalidades.

En los peces, las altas cargas de acantocéfalos son bien toleradas, incluso de aquellas especies de anclaje profundo en la pared intestinal. En hospedadores homeotermos, sin embargo, las especies cuya probóscide se ancla profundamente en la mucosa intestinal, incluso atravesándola, son bastante patógenas y pueden provocar mortalidad, probablemente debido a las bacterias que invaden la cavidad peritoneal.

Bioindicadores

En los últimos 20 años los acantocéfalos han recibido un creciente interés como posibles indicadores de la salud ambiental, ya que concentran metales hasta mil veces más que los tejidos de sus hospedadores. Éstos a su vez presentaron concentraciones de metales menores que aquellos no parasitados por acantocéfalos, sugiriendo que los parásitos pueden ser beneficiosos para sus hospedadores en ambientes contaminados.

Clasificación

La clasificación de Monks y Richardson (2011) es la más aceptada actualmente, donde se reconocen cuatro clases dentro del *phylum* Acanthocephala. Smales (2014) compendia y actualiza la información de este grupo de helmintos y aporta claves para los órdenes y familias.

Clase Archiacanthocephala: De gran tamaño, sin espinas en el tronco, tegumento con pocos núcleos alargados, ramificados o fragmentados, probóscide con ganchos sin cobertura tegumentaria y dispuestos en círculos concéntricos. Receptáculo de la probóscide compleja, a veces abierta ventralmente, canales principales del sistema lagunar de posición dorsal y ventral o solo dorsal, 2 sacos ligamentarios persistentes de posición dorsal y ventral, usualmente con ocho glándulas del cemento y huevos de cáscara gruesa conformada por cuatro capas, la interna quitinosa. Algunas especies poseen protonefridios. Parasitan vertebrados

terrestres (aves y mamíferos), con insectos, y ocasionalmente miriápodos y crustáceos terrestres, como hospedadores intermediarios. Incluye cuatro órdenes: Apororhynchida, Gigantorhynchida, Moniliformida y Oligacanthorhynchida

Clase Eoacanthocephala: De tamaño pequeño a mediano, con o sin espinas troncales, tegumento con muy pocos núcleos gigantes, canales principales del sistema lagunar de posición dorsal y ventral, probóscide con ganchos generalmente de disposición radial, y receptáculo de la probóscide con una capa muscular. Poseen dos sacos ligamentarios, uno dorsal y otro ventral que se rompen en la madurez, glándula cementante sincicial con núcleos gigantes y reservorio, huevos con cáscara de cinco capas, la más externa con carbohidratos. Parasitan peces, ocasionalmente anfibios y reptiles, con crustáceos como hospedadores intermediarios. Con dos órdenes: Gyraacanthocephala y Neoechinorhynchida.

Clase Palaacanthocephala: De tamaño variable, con o sin espinas troncales, tegumento con núcleos muy ramificados o fragmentados, receptáculo de la probóscide con dos capas musculares, canales principales del sistema lagunar de posición lateral. Poseen solo un saco ligamentario que se desintegra en la madurez. Con 2 a 8 glándulas de cemento multinucleadas y huevos de cáscara fina. Parasitan vertebrados, mayormente acuáticos, y crustáceos como hospedadores intermediarios. Representada por tres órdenes: Echinorhynchida, Polymorphida y Heteramorphida.

Clase Polyacanthocephala: De tamaño mediano a grande, con tronco espinoso, tegumento con núcleos pequeños y numerosos, probóscide claviforme con numerosas hileras de ganchos y receptáculo con una capa muscular simple. Canales lagunares de posición dorsal y ventral, con dos sacos ligamentarios dorsal y ventral persistentes, 4 a 8 glándulas de cemento alargadas con núcleos gigantes y huevos ovalados con escultura radial. Son parásitos de peces y cocodrilos, con crustáceos como hospedadores intermediarios. Compuesta solo por el orden Polyacanthorhynchida.

Diversidad en Argentina

Entre los géneros reportados en peces de aguas continentales, se destacan *Neoechinorhynchus*, *Wolffhugelia*, *Gorytocephalus*, *Gracilisentis* (Neoechinorhynchida); *Pomphorhynchus*, *Paracavisoma*, *Echinorhynchus* (Echinorhynchida) y *Quadrigrurus* (Gyraacanthocephala) (Vizcaino y Lunaschi, 1988; Ortubay y otros, 1991; Vizcaíno, 1992; Lunaschi y Drago, 1995; Chemes y Takemoto, 2011; Chemes y Brusa, 2013).

En peces marinos, se ha reportado la presencia de *Floridosentis* (Neoechinorhynchida), *Hypoechinorhynchus* y *Breizacanthus* (Echinorhynchida) (Szidat, 1950; Suriano y otros, 2000; Hernández-Orts y otros, 2012).

Entre los anfibios el género *Pseudoacanthocephalus* (Echinorhynchida) es el más frecuente (Arredondo y Gil de Pertierra, 2009).

En aves, los géneros más representativos son *Centrorhynchus*, *Corynosoma*, *Plagiorhynchus*, *Polymorphus*, *Profillicollis* (= *Falsifilicollis*) (Polymorphida) (Martorelli, 1989; Kreiter y Semenas, 1997; Lunaschi y Drago, 2010; Díaz y otros, 2010, 2013; Valente y otros, 2014).

Entre los mamíferos de hábitos terrestres se destacan los géneros *Macracanthorhynchus* y *Oligacanthorhynchus* (= *Hamaniella*) (Oligacanthorhynchida) y en mamíferos marinos *Corynosoma* (Polymorphida) (Martínez, 1984; Sardella y otros, 2005).

Filogenia y evolución al parasitismo

Deducir las relaciones filogenéticas de invertebrados parásitos es particularmente difícil, ya que muchos rasgos morfológicos potencialmente valiosos taxonómicamente se han perdido en su camino evolutivo hacia el parasitismo. Tal es el caso de los acantocéfalos, que presentan evidencia filogenética, morfológica y molecular que indica que comparten un ancestro común con los Rotíferos. Esto es difícil de concebir a simple vista ya que ambos taxones son muy diferentes morfológica, fisiológica y ecológicamente. Los rotíferos presentan una corona anterior ciliada, son de vida libre en ambientes marinos o de aguas continentales, e incluyen especies partenogenéticas. Esto contrasta marcadamente con los acantocéfalos, endoparásitos obligados, dioicos y con un ciclo de vida indirecto. Sin embargo hay similitudes, ambos taxones presentan epidermis sincicial con criptas apicales y una red fibrosa intracitoplasmática, espermatozoides con un flagelo anterior y glándulas del cemento. En rotíferos estas glándulas, denominadas pedias, producen un adhesivo para la sujeción temporal al sustrato y se encuentran tanto en machos como en hembras. Las glándulas pedias de los rotíferos bdelloideos son morfológica y funcionalmente similares a las glándulas de cemento de los arqui-acantocéfalos, lo que sugiere que ambas estructuras son homólogas.

Análisis filogenéticos moleculares concluyen que Acanthocephala conforma un clado junto con Monogononta, Bdelloidea y Seisonidea, tradicionalmente tratados como Rotifera (del latín portador de ruedas, que refiere a la corona ciliada anterior). Este clado ha sido denominado como Syndermata, haciendo referencia a la presencia de una epidermis sincicial, en lugar de mantener el nombre Rotifera, debido a la ausencia de corona en los acantocéfalos¹².

Algunos autores sugieren que la reducción de la corona y la aparición de una probóscide ganchosa retráctil ocurrieron antes de la separación de los acantocéfalos. La evolución de la probóscide pudo haber sido un evento clave que condujera a la evolución del endoparasitismo. Se ha propuesto que el ancestro común de acantocéfalos y de *Seison*, un pequeño género de rotíferos que hoy vive como ectocomensal de crustáceos, desarrolló un estilo de vida epizoico o posiblemente ectoparásitos en un crustáceo marino. Este organismo invadió la cavidad del cuerpo del hospedador crustáceo estableciéndose como endoparásito. Posteriormente, los vertebrados se convirtieron en parte del ciclo de vida alimentándose de crustáceos acuáticos infectados. Con la radiación de los insectos y crustáceos isópodos terrestres, los acantocéfalos pudieron establecerse en nuevos hospedadores terrestres.

La clase de artrópodos utilizado como hospedador intermediario es altamente conservada en la filogenia, los miembros de Palaeoacanthocephala utilizan crustáceos malacostracos (isópodos y anfípodos) como hospedadores intermediarios, mientras que los crustáceos maxilópodos (ostrácodos y copépodos) son utilizados en Eoacanthocephala, en tanto que los insectos son hospedadores intermediarios en Archiacanthocephala. Tal notable conservación de los hospedadores intermediarios puede ser impulsada por limitaciones fisiológicas. Contrariamente, los acantocéfalos exhiben una amplia variación en el uso de hospedadores definitivos vertebrados y tanto Palaeoacanthocephala como Archiacanthocephala han colonizado independientemente a mamíferos y aves. Tal evolución independiente debe ser fuertemente influenciada por las interacciones tróficas entre hospedadores intermediarios y definitivos. Lo mismo ocurre con la evolución a ciclos terrestres probablemente promovidos por la disponibilidad de malacostracos tanto en los hábitats acuáticos como terrestres, lo que lleva a la diversidad de la utilización del hábitat en Palaeoacanthocephala. Esto no ocurrió con los miembros de Eoacanthocephala, ya que requieren como hospedadores a crustáceos maxilópodos totalmente acuáticos.

¹² Algunos autores postulan innecesario renombrar a este clado y lo mantienen como *Phylum* Rotifera, concibiendo a Acanthocephala como un subgrupo del mismo y considerando sus características peculiares como adaptaciones al parasitismo obligado.

Bibliografía

- Amin O.A. (2013) Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica* 60 (4): 273-305.
- Arredondo N.J. & Gil de Pertierra A.A. (2009) *Pseudoacanthocephalus lutzi* (Hamann, 1891) comb. n. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) for *Acanthocephalus lutzi* (Hamann, 1891), parasite of South American amphibians. *Folia Parasitologica* 56 (4): 295-304.
- Brusca R.C. & Brusca G.J. (2003) *Invertebrates. 2nd edition*. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts, USA, 936 pp.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W. & Seed J.R. (2001) *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 566 pp.
- Chemes S.B. & Takemoto R.M. (2011) Diversity of parasites from Middle Paraná system freshwater fishes, Argentina. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 3 (7): 249-266.
- . & Brusa R.G. (2013) Description of *Quadrigyrus machadoi* (Fabio, 1983) (Acanthocephala, Quadrigyridae) in native fish of wetlands associated with the San Javier River, Santa Fe, Argentina. *Neotropical Helminthology* 7 (2): 187-194.
- Cheng T.C. (1978) *Parasitología general*. AC, Madrid, España, 965 pp.
- Díaz J.I., Cremonte F. & Navone G.T. (2010) Helminths of the Magellanic Penguin, *Spheniscus magellanicus* (Sphenisciformes), during the breeding season in Patagonian coast, Chubut, Argentina. *Comparative Parasitology* 77 (2): 172–177.
- . Fusaro B., Longarzo L., Coria N.R., Vidal V., Jerez S., Ortiz J. & Barbosa A. (2013). Gastrointestinal helminths of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Stranger Point, 25 de Mayo/King George Island, Antarctica. *Parasitology Research* 112 (5): 1877-1881.
- Hankeln T., Wey-Fabrizius A. R., Herlyn H., Witek A., Weber M., Nesnidal M.P. & Struck, T.H. (2014) Phylogeny of platyzoan taxa based on molecular data Cap. 7. *En: Wägele J.W. & Bartolomaeus T. (Eds). Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life. New insights from analyses of molecules, morphology, and theory of data analysis*. De Gruyter, Berlin, Germany, pp. 105–126.
- Hernández-Orts J.S., Alama-Bermejo G., Crespo E.A., García N.A., Raga J.A & Montero F.E. (2012). *Breizacanthus aznari* sp. n. (Acanthocephala: Arhythmacanthidae) from the banded cusk-eel *Raneya brasiliensis* (Ophidiiformes: Ophidiidae) from the Patagonian coast in Argentina. *Folia Parasitologica* 59 (4):264-271.
- Kreiter A. & Semenas L. (1997) Helminth parasites of *Larus dominicanus* in Argentinian Patagonia. *Boletín Chileno de Parasitología* 52 (1-2): 39-42.
- Lunaschi L.I. & Drago F.B. (1995) *Wolffhugelia matercula* Mañe-Garzón y Dei Cas, 1974 (Neoechinorhynchidae - Gracilisentinae) en peces de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Gayana* 59 (2): 109-115.
- . (2010) A new species of *Centrorhynchus* (Acanthocephala, Centrorhynchidae) endoparasite of *Guira guira* (Aves, Cuculidae) from Argentina. *Helminthologia* 47 (1): 38-47.
- Marquardt W.C., Demaree R.S. & Grieve R. B. (2000) *Parasitology and vector biology*. Academic Press, San Diego, 702 pp.

- Martínez F.A. (1984) *Hamanniella carinii* Travassos, 1916 (Acanthocephalo; Gigantorhynchidae) en Dasipodi-
deos de Argentina. *Boletín Chileno de Parasitología* 39: 37-38.
- Martorelli S.R. (1989) El rol de *Cyrtograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) en los ciclos de vida de *Micro-
hallus szidati* (Digenea; Microphallidae) y *Falsifilicollis chasmagnathi* (Acanthocephala; Filicollidae). Algunos
aspectos de su ecología parasitaria. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84 (4): 567-574.
- Monks S. & Richardson D.J. (2011) *Phylum Acanthocephala*. *Zootaxa*, 3148, pp. 234-237.
- Ortubay S., Semenas L., Ubeda C. & Kennedy C. (1991) *Pomphorhynchus patagonicus* n.sp. (Acanthocephala:
Pomphorhynchidae) from freshwater fishes of Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology* 77 (3): 353-356.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology*. Sexta edición. McGraw-Hill Higher education,
USA, 670 pp.
- Ruppert E.E., Fox R.S. & Barnes R.B. (2004) *Invertebrate Zoology. A functional evolutionary approach*. 7th ed.
Brooks Cole Publishing, Belmont, California, USA, 963 pp.
- Sardella N.H., Mattiucci S., Timi J.T., Bastida R.O., Rodríguez D.H. & Nascetti G. (2005). *Corynosoma australe*
Johnston, 1937 and *C. cetaceum* Johnston & Best, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae) from marine
mammals and fishes in Argentinian waters: allozyme markers and taxonomic status. *Systematic Parasitology*
61: 143-156.
- Segers H. (2002) The nomenclature of the Rotifera: annotated checklist of valid family and genus-group names.
Journal of Natural History 36 (6): 631-640.
- Smales L. (2014) Acanthocephala Cap.6. En: Schmidt-Rhaesa A. (Ed). *Handbook of Zoology. Gastrotricha,
Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, Germany, pp.
317–336.
- Sures B. (2014) Ecology of the Acanthocephala Cap. 7. En: Schmidt-Rhaesa, A. (Ed). *Handbook of Zoology.
Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, Germany,
pp. 337–344.
- Suriano D.M., Çuburu M.L. & Labriola J.B. (2000) *Floridosentis mugilis* (Machado Filho, 1951) (Acanthocephala:
Neoechinorhynchidae) from *Mugil platanus* Gunther, 1880 (Mugiliformes: Mugilidae) in San Clemente del
Tuyu, Buenos Aires Province, Atlantic coast, Argentina. *Research and Reviews in Parasitology* 60 (3-4):
107-112.
- Szidat L. (1950). Los párasitos del Robalo ("*Eleginops maclovinus*" Cuv. & Val.). *Congreso Nacional de Pes-
querías Marítimas e Industrias Derivadas, Mar del Plata, Buenos Aires, Octubre 1949* 2: 235-270.
- Taraschewski H. (2014) Acanthocephala: functional morphology Cap. 5. En: Schmidt-Rhaesa, A. (Ed). *Hand-
book of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter,
Berlin, Germany, pp. 301–316.
- Valente R., Ibañez L.M., Lorenti E., Fiorini V.D., Montalti D. & Diaz J.I. (2014) Helminth parasites of the Europe-
an starling (*Sturnus vulgaris*) (Aves, Sturnidae), an invasive bird in Argentina. *Parasitology Research* 113,
2719-2724.
- Vizcaino, S.I. (1992) Especie nueva del género *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala-Neoechinorhynchidae)
parásita de peces de Argentina. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 63 (2): 179-184.
- & Lunaschi L.I. (1988). Acantocéfalos de peces argentinos I. *Gorytocephalus talaensis* sp. nov.
(Neoechinorhynchidae) parásita de *Curimata biornata* (Pisces-Curimatidae). *Neotropica* 33 (89): 51-56.

CAPÍTULO 9

Phylum Nematoda

Graciela T. Navone, M. Fernanda Achinelly, Juliana Notarnicola y M. Lorena Zonta

Es prácticamente imposible entender cómo funciona la biología fuera del contexto del entorno.

ROBERT SAPOLSKY, DOCUMENTAL ZEITGEIST: MOVING FORWARD (2011)

El *phylum* Nematoda (del griego, nema: hilo; oídos: con aspecto de) también conocidos como nemátodos, nematodes o nematelmintos, incluye alrededor de 25.000 especies descritas y ocupa el tercer lugar entre los *phyla* más ricos en especies dentro del Reino Animalia (junto con Arthropoda y Mollusca). Comúnmente se los llama gusanos redondos. La mayoría de los nematodes son de vida libre (aguas continentales, marinos y terrestres) y en menor proporción de vida parásita. Muchos nematodes de vida libre son detritívoros o descomponedores y juegan un rol importante en el reciclado de nutrientes del suelo. Las formas parásitas pueden encontrarse en plantas y animales (invertebrados y vertebrados, incluyendo el hombre) y muchas de éstas son de importancia agrícola, sanitaria y veterinaria. Existen especies que provocan enfermedades tales como triquinellosis, filariosis, anisakiosis, anquilostomiosis, ascariosis, entre otras. Entre los nematodes parásitos de invertebrados, los entomopatógenos son ampliamente utilizados para el control biológico; en tanto los fitoparásitos ocasionan, dependiendo del tipo de asociación parásita, daños en cultivos e importantes pérdidas económicas (por ejemplo, los nematodes agalladores de la raíz)¹³.

Características generales

La morfología del cuerpo incluye formas elongadas con ambos extremos ahusados, simetría bilateral y cavidad corporal primaria derivada del blastocel embrionario. Esta cavidad es referida como blastocel o blastoceloma fluido (Brusca y Brusca, 2003), como pseudoceloma (Robert y Janovy, 2009) o como hemocele (Ruppert y otros, 2004). Son organismos eutélicos, o sea presentan un número determinado de células y el crecimiento es por aumento de tamaño. Tienen un sistema digestivo completo, con boca en el extremo anterior y ano cercano al extremo posterior (Fig. 9.1). El lumen del esófago es trirradiado.

¹³ Nota de los autores: Debido a que la presente obra se refiere solo a organismos parásitos, no se ha profundizado en las características de las formas de vida libre, para lo cual recomendamos la consulta de libros de texto especializados en la biología y morfología de los invertebrados.

El cuerpo está recubierto con una cutícula, secretada por la hipodermis, la cual es reemplazada cuatro veces durante la ontogenia. Los músculos de la pared del cuerpo presentan un arreglo longitudinal, sin capa circular.

El sistema excretor consiste en un sistema de canales laterales, con o sin glándulas ventrales que se abren cerca del extremo anterior por un poro excretor ventral.

No presentan cilios ni flagelos, con excepción de algunos órganos sensitivos que tienen cilios modificados. Las gametas masculinas son células ameboides.

La mayoría de los nematodos son dioicos y presentan dimorfismo sexual: las hembras son generalmente más largas, en tanto el macho tiene el extremo posterior curvado, con espículas copulatorias y, en algunas especies, una bolsa caudal denominada bursa. Algunas especies son hermafroditas y otras partenogenéticas. La mayoría son ovíparos, pero algunos pueden ser ovovivíparos y vivíparos. El sistema reproductor femenino abre en un poro genital ventral, mientras que el masculino abre en una cloaca, junto con el aparato digestivo, también de posición ventral.

Los nematodos adultos varían en tamaño, pueden medir desde 1 mm como en *Caenorhabditis* spp. a más de un metro como en *Dracunculus* spp.

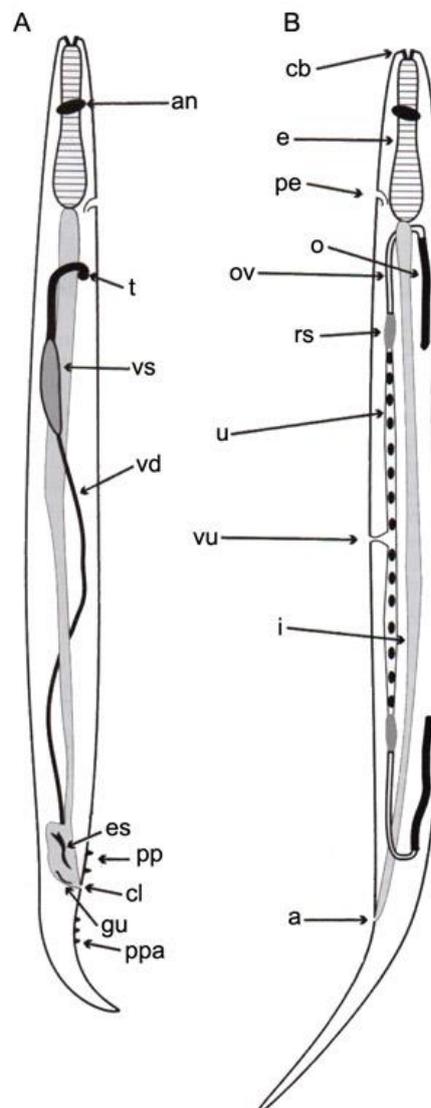


Figura 9.1. Esquema de la morfología general de un nematodo macho (A) y de una hembra (B) (modificado de Bush y otros, 2001).
 Abreviaturas: a, ano; an, anillo nervioso; cb, cavidad bucal; cl, cloaca; e, esófago; es, espícula; gu, gubernáculo; i, intestino; o, ovario; ov, oviducto; pe, poro excretor; pp, papila preanal; ppa, papila postanal; rs, receptáculo seminal; t, testículo; u, útero; vd, vaso deferente; vs, vesícula seminal; vu, vulva.

Pared del cuerpo

Está formada por una cutícula, una hipodermis y una capa muscular. La cutícula recubre también al estomodeo, proctodeo, poro excretor y vagina. Por fuera de la cutícula existe una capa de carbohidratos, la cual en las formas parásitas ayuda a evadir la respuesta inmune.

Cutícula

La cutícula, secretada por la hipodermis, es elástica, poco extensible y variable en su espesor en los diversos grupos, con una función primordial de protección. Está asociada con la locomoción revelando una gran actividad bioquímica, estimulada por la entrada de líquido y sales a partir del exterior. El grosor aumenta con la longitud y la edad del verme.

Está formada por tres capas de afuera hacia adentro: la capa cortical, la capa homogénea o matriz y la capa fibrosa.

La capa cortical se divide, a su vez, en cortical externa e interna. La externa puede presentar estriaciones, pelos, púas, papilas y poros para el intercambio con el medio externo. La composición en aminoácidos de la corteza sugiere la existencia de queratina. También presenta colágeno y alberga una polifenol-oxidasas. En la superficie, además hay una fina capa de lípidos.

La constitución de la capa homogénea o matriz varía su según la especie. Está compuesta por una capa fibrilar externa y una homogénea interna, más gruesa. La fibrilar tiene canales cuyo lumen está lleno de una sustancia rica en aminoácidos aromáticos. La capa interna homogénea está compuesta por proteínas albuminoideas de bajo peso molecular y por proteínas fibrosas similares a la elastina y la fibrina. También puede haber hidratos de carbono y algunos lípidos.

La capa fibrosa es el estrato más interno y está compuesto por tres capas: externa, media e interna. Presenta colágeno.

La cutícula puede presentar también engrosamientos laterales o sublaterales denominados alas. Estas alas pueden encontrarse en la región anterior del cuerpo (alas cervicales); estar en el extremo posterior en machos (alas caudales) o extenderse a lo largo del cuerpo en ambos sexos (alas longitudinales). Otra estructura modificada de la cutícula es el *synlophes*, conjunto de costillas o áreas cuticulares elevadas que corren longitudinalmente e intervienen en la locomoción, propio de los tricostrongilidos. En la mayoría de los nematodos la cutícula es impermeable a solutos y no hay evidencias que cumpla funciones de absorción de nutrientes, excepto en especies entomófilas. Está separada de los tejidos subyacentes por una lámina basal.

La cutícula impide el crecimiento del nematode, por lo que es necesaria la muda para que las células aumenten de tamaño.

Hipodermis

La hipodermis¹⁴ está ubicada debajo de la lámina basal. Es una capa de citoplasma sincicial o celular¹⁵ en la cual los núcleos se encuentran en zonas engrosadas que forman los cordones hipodermiales que se proyectan a la cavidad corporal (Fig. 9.2). Estos cordones corren longitudinalmente y dividen a la musculatura somática en cuatro cuadrantes. Los cordones dorsales y ventrales contienen a los troncos nerviosos longitudinales, mientras que los cordones laterales contienen a los canales excretores en la mayoría de las especies. En las regiones de los cordones, la hipodermis presenta una gran cantidad de mitocondrias y retículo endoplasmático. La función de la hipodermis es la secreción de la cutícula.

Musculatura

La musculatura de la pared del cuerpo está formada por una sola capa de músculos longitudinales que se apoya sobre la hipodermis. Está constituida por células mioepiteliales que constan de una porción contráctil adosada a la hipodermis y una porción protoplasmática en la cual se encuentra el núcleo, las mitocondrias y la acumulación de glucógeno y grasas. Las fibras musculares son intermedias, entre lisas y es-

¹⁴ También llamada epidermis por algunos autores como Brusca y Brusca (2003), Rupert y otros (2004) y Goater y otros (2014) entre otros.

¹⁵ Brusca y Brusca (2003), Rupert y otros (2004).

triadas. La inervación de estos músculos tiene lugar mediante prolongaciones nerviosas que van desde la parte no contráctil a los nervios longitudinales, y desde allí al anillo nervioso. La musculatura se fija a la cutícula mediante fibras que atraviesan la lámina basal y se fijan por un lado a la porción contráctil y por el otro, a la capa fibrosa. También existen músculos transversales que se dirigen desde la zona media ventral hacia las zonas dorso-laterales (Fig. 9.2).

Existen músculos platimiarios y celomarios. Las células de los músculos platimiarios son ovoides, contienen fibras contráctiles de un solo lado, adyacentes a la hipodermis y presentan una zona no-contráctil (miocitón) que se introduce en la cavidad corporal. Las células de los músculos celomarios son alargadas, en forma de "U", con la región contráctil en el extremo distal de la "U".

Esqueleto hidrostático

La musculatura somática y la pared del cuerpo limitan una cavidad llena de fluido, que funciona como un esqueleto hidrostático (Fig. 9.2).

Mecanismo del movimiento: cuando los músculos longitudinales de las regiones dorsal y ventral se contraen alternadamente, comprimen a la cutícula y la fuerza de la contracción es transmitida por el fluido de la cavidad del cuerpo, estirando la cutícula de la región opuesta. La compresión y el estiramiento de la cutícula sirven para antagonizar al músculo y son las fuerzas que retornan al cuerpo a la posición de reposo cuando los músculos se relajan. La alternancia de la contracción y de la relajación en los músculos de la región ventral y dorsal, lleva al cuerpo a una serie de curvas dando lugar al movimiento característico de los nematodos.

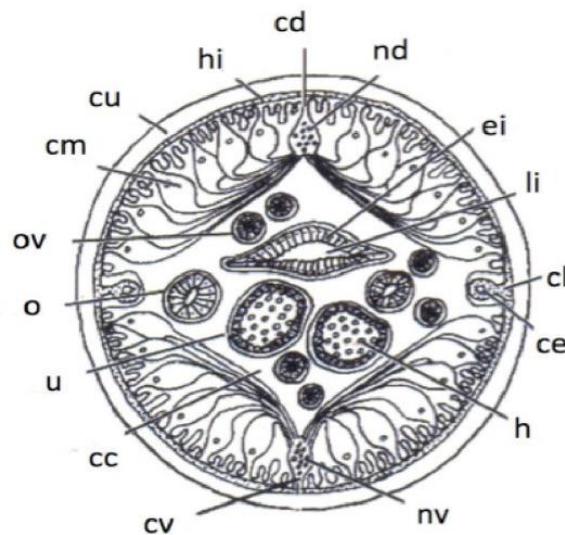


Figura 9.2. Dibujo esquemático de la estructura interna, en sección transversal a nivel del intestino (modificado de Biodidac. Abreviaturas: cc, cavidad corporal; cd, cordón dorsal; ce, canal excretor; cl, cordón lateral; cm, célula muscular; cu, cutícula; cv, cordón ventral; ei, epitelio intestinal; h, huevos; hi, hipodermis; li, lumen intestinal; nd, nervio dorsal; nv, nervio ventral; o, ovario; ov, oviducto; u, útero.

Sistema digestivo

Es completo en la mayoría de los nematodos, con boca, esófago (también llamado faringe), intestino y ano. En nematodos de la familia Mermithidae el ano está obliterado formando un órgano de almacenamiento (trofosoma).

La boca es circular y está rodeada por seis labios en las formas de vida libre, en tanto que en las formas zooparásitas pueden reducirse a tres labios. Presentan una cavidad bucal entre la boca y el esófago, que en algunas especies puede estar recubierta por una gruesa pared formando la cápsula bucal. Esta puede presentar estructuras accesorias como dientes, placas, estiletes y espinas.

El alimento (sangre, tejidos, células, contenidos intestinales) ingresa por la boca y se dirige a una zona muscular conocida como esófago, que succiona el alimento y lo introduce al intestino. El lumen del esófago es triradiado (Fig. 9.3). Algunas especies presentan glándulas en el esófago que secretan sustancias digestivas o anticoagulantes.

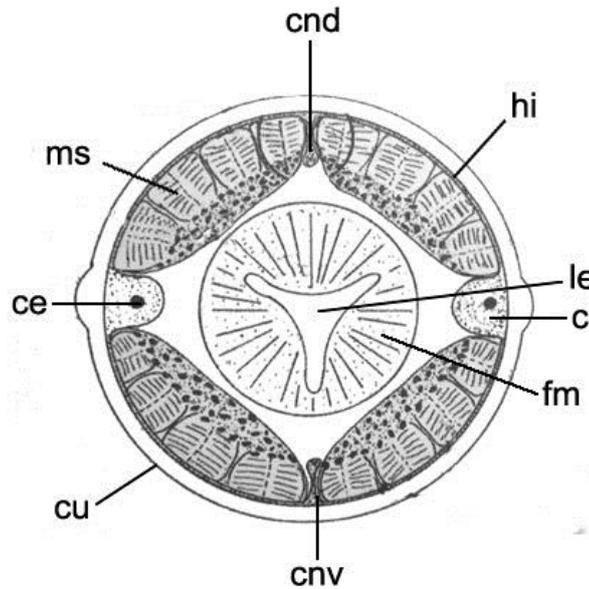


Figura 9.3. Dibujo esquemático del corte transversal a nivel del esófago (modificado de Roberts y Janovy 2009). Abreviaturas: ce, canal excretor; cl, cordón lateral; cnd, cordón nervioso dorsal; cnv, cordón nervioso ventral; cu, cutícula; fm, fibras musculares; h, hipodermis; le, lumen esofágial, ms, musculatura somática.

El esófago cuenta con una gruesa pared **sincicial** glandular y fibras contráctiles radiales. Hay tres glándulas esofágicas ramificadas (una dorsal y dos ventrolaterales) embebidas en la capa muscular. Sus secreciones son conducidas a la cápsula bucal.

En la clase Adenophorea el esófago, conforma un tubo muscular que rodea a una columna de células glandulares denominadas esticocistos, las cuales en conjunto forman el llamado esticosoma. El esófago en los Secernentea puede estar dividido en una parte anterior o corpus y una posterior o postcorpus que puede presentar un bulbo terminal. Este bulbo tiene un lumen agrandado y válvulas, cumpliendo la función de aspirar alimento líquido o semifluido. Puede haber otro bulbo en el trayecto del corpus. En los miembros de las superfamilias Filarioidea y Spiruroidea el esófago tiene naturaleza muscular en la parte anterior y glandular en la posterior. En la familia Anisakidae, en los nematodos del género *Contraecum* aparece un divertículo que surge del esófago y se lo denomina ciego esofágico.

Cada grupo de nematodos tiene un tipo de esófago característico. Por ejemplo, el tipo **rhabditoide** tiene dos bulbos, uno a nivel del corpus y otro posterior más desarrollado; el tipo **ascarioide** es principalmente muscular y no se diferencia el corpus del bulbo; el tipo **estrongiloide** es cilíndrico sin aparatos valvulares ni bulbos; el tipo **mermitoide** contiene esticocitos que sobresalen en las glándulas secundarias, se instalan en la luz del esófago y obliteran el camino al intestino (esticosoma) (Fig. 9.4).

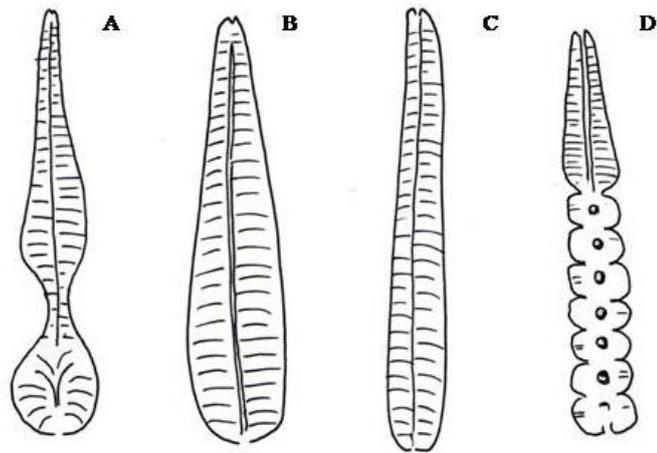


Figura 9.4. Tipos de esófagos. **A.** rhabditoide; **B.** ascarioide; **C.** estrongiloide; **D.** mermítoide.

El esófago se continúa con el intestino. En la unión de ambos hay una válvula esofágica intestinal. El intestino termina en un ano cerca del extremo posterior de posición ventral en las hembras y en una cloaca, junto con los elementos del sistema reproductor, en los machos. Está revestido por un epitelio cúbico-columnar con microvellosidades que aumentan la superficie de absorción. **Son mononucleares excepto el de estrongilídeos que es multinucleado.** Se asientan sobre una membrana basal esponjosa que permite el tránsito de las sustancias asimiladas hacia la cavidad del cuerpo.

El intestino se divide en una porción anterior, media y posterior. La primera, ventricular, es secretora, mientras que las otras dos son absorbentes. Pueden aparecer ciegos intestinales anteriores y/o posteriores. Un tipo de intestino no funcional es el de los mermítidos que se transforma en un trofosoma, esto es un saco lleno de células (trofocitos) que durante la vida parásita acumulan reservas proteicas y lipídicas las cuales servirán de alimento a los adultos, etapa en la que no se alimentan.

El intestino se comunica con el recto a través de una válvula, existiendo glándulas rectales (en las formas parásitas). Esta región es más compleja en los machos que en las hembras pero en ambos casos está ricamente inervada.

Sistema excretor

El sistema excretor de los nematodos, cuando existe, es único y no comparable a los sistemas de otros *phyla*. Este sistema carece de células flamígeras y hay dos tipos básicos, el glandular y el tubular.

El glandular se encuentra en formas de vida libre y está involucrado en la eliminación de enzimas, proteínas o mucoproteínas. El sistema excretor está compuesto por una célula renal (o bien un par de ellas) que se comunica al exterior a través de un poro excretor situado anteriormente a la altura del anillo nervioso. Estas células pueden desembocar al exterior a través de un corto canal o unirse y formar una estructura en forma de H o U. La célula renal y los tubos actúan como superficies absorbentes que recogen los desechos que se encuentran en la cavidad corporal. Los conductos laterales corren a través de las crestas hipodérmicas laterales.

No todos los parásitos tienen sistema excretor; por ejemplo los nematodos de las familias Dioctophymatidae y Trichuridae carecen de él, sin embargo en las larvas de estos se ha encontrado un sistema excretor semejante al de *Oesophagostomun* spp. (Strongylida).

Las especies que carecen de sistema excretor estructural, eliminan los desechos metabólicos a través de la cutícula y del ano. El principal desecho nitrogenado es el amoníaco que es diluido rápidamente a niveles no tóxicos. También excretan urea. El sistema funciona primariamente como osmorregulador más que como aparato excretor.

Los nematodos pueden controlar la concentración de calcio, magnesio, potasio e iones clorhídricos de los fluidos de la cavidad corporal. La tasa de excreción es inversamente proporcional a la presión osmótica de su ambiente inmediato.

Sistema nervioso

Es un sistema relativamente simple, consta de dos concentraciones de elementos nerviosos, una en la región esofágica y la otra en la región anal, conectadas por nervios longitudinales. La estructura más prominente de la región anterior es el anillo nervioso o comisura circumesofágica. El anillo se encuentra cerca de la pared externa del esófago y se observa fácilmente en la mayoría de las especies. Debido a que su localización es constante es un buen carácter taxonómico. Seis nervios papilares, que derivan del anillo nervioso, inervan las papilas sensoriales cefálicas, que rodean a la boca.

Los órganos sensitivos más importantes son los cefálicos, las papilas caudales, los ánfidos y fásmidos y en ciertas especies de vida libre, los ocelos.

El patrón en el que se encuentran las papilas sensitivas en la región cefálica es una característica de importancia taxonómica (Fig. 9.5). Los nematodos ancestrales presentan seis papilas labiales dispuestas en dos círculos, uno interno y otro externo, siempre localizadas sobre los labios y cuatro papilas cefálicas dispuestas dos dorsolateral y dos ventrolateral. En los organismos parásitos las papilas labiales generalmente se pierden o se fusionan y las papilas cefálicas son usualmente pequeñas. Los extremos sensoriales de las papilas son cilios modificados, probablemente de recepción táctil.

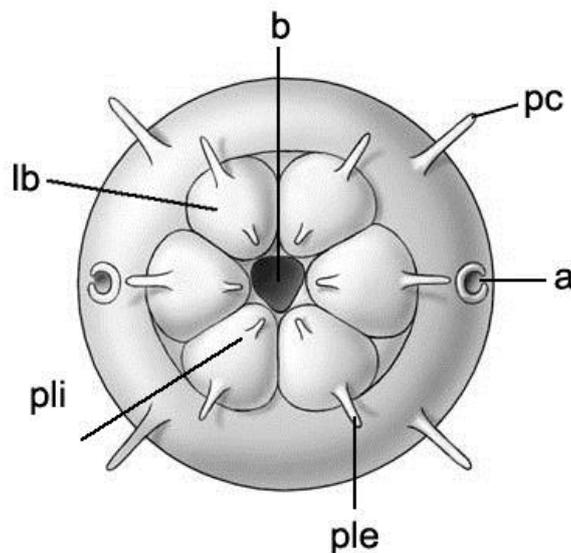


Figura 9.5. Esquema del extremo anterior en un nematodo generalizado (modificado de Roberts y Janovy, 2009). Abreviaturas: a, ánfido; b, boca; lb, labio; pc, papila cefálica; ple, papila labial externa; pli, papila labial interna.

Los ánfidos son órganos sensoriales más complejos que se encuentran a cada lado de la cabeza al mismo nivel que las papilas cefálicas. Son más conspicuos en las especies marinas y de vida libre mientras que en las formas parásitas están reducidos. Los extremos sensoriales llevan numerosos cilios modificados, considerándose quimiorreceptores.

Entre los nematodos parásitos, aparecen un par de papilas cuticulares llamadas deiridos o papilas cervicales, las cuales se presentan al mismo nivel que el anillo nervioso. Además, pueden aparecer otras papilas sensoriales a diferentes niveles a lo largo del cuerpo.

Las papilas caudales suelen estar más desarrolladas en los machos, en los cuales sirven para la cópula. El patrón de distribución de las papilas caudales es de valor taxonómico. En el orden Strongylida participan en la formación de una bursa copuladora.

Cerca del extremo posterior, en la cutícula de algunos nematodos, se encuentran los fásmidos. Son órganos sensoriales similares a los anfídeos pero con menos terminaciones neuronales. La presencia o ausencia de fásmidos ha sido un criterio utilizado para la separación de las dos clases de nematodos: Adenophorea (=Aphasmidia, sin fásmidos) y Secernentea (=Phasmidea, con fásmidos).

La composición de las neurosecreciones ha sido investigada por numerosos autores en diferentes géneros, tales como *Ascaris*, *Rhabditis*, *Phocanema*, *Caenorhabditis*, *Haemonchus*, estableciendo que la secreción está compuesta de aminas y catecolaminas (dopamina y noradrenalina). La transmisión de estímulos neurales y neuromusculares es predominantemente colinérgica, debido a que el neurotransmisor a nivel de las sinapsis es la acetilcolina. Sin embargo, ninguno de los estudios reveló la existencia de un verdadero órgano neurohemal. El líquido de la cavidad corporal de *Ascaris* spp. contiene más sodio que potasio, por ello se cree que los axones nerviosos de nematodos funcionan como el de los restantes animales.

Sistema reproductor

Son dioicos, con marcado dimorfismo sexual. Los machos se distinguen por presentar el extremo posterior curvado ventralmente y por la presencia de bolsas o estructuras accesorias. En algunas especies solo se conoce la hembra y por tanto la reproducción es por partenogénesis con mitosis o meiosis.

Sistema reproductor masculino

Generalmente hay un solo testículo, sin embargo, en algunas especies se pueden encontrar dos. Se distingue el testículo telogónico, donde las células germinales proliferan en el extremo ciego del mismo y el tipo hologónico, cuyas células germinales proliferan a todo lo largo del testículo. El extremo posterior del testículo se continúa con el espermiducto (vaso deferente) y antes de terminar se ensancha y forma la vesícula seminal (Fig. 9.6). Esta se comunica con el recto mediante el conducto eyaculador muscular. En algunas especies existen glándulas prostáticas unicelulares que desembocan en el conducto eyaculador. Este ducto abre en una cloaca. Algunas especies tienen un par de glándulas de cemento cerca del ducto eyaculador que secretan un material duro que utilizan para tapar la vulva después de la cópula. Los espermatozoides carecen de flagelos y son ameboides, esféricos, cónicos o aciculares.

Poseen generalmente dos espículas que se encuentran insertadas en las vainas espiculares. Son estructuras quitinizadas, localizadas en la pared cloacal. Cada espícula consta de un capítulo o porción proximal, un calamus o parte media y una lámina distal lateralmente comprimida. Puede existir un gubernáculo, pieza impar cuticularizada, situada entre las espículas. Puede tener una porción central llamada corpus y piezas laterales denominadas cruras.

En los miembros de la superfamilia Strongyloidea existe otra estructura endurecida y curvada llamada telamón. Cada uno de sus dos brazos está en relación con las paredes de la cloaca. El telamón y el gubernáculo guían a las espículas durante la cópula y estas últimas cumplen con la función de mantener abierta la abertura vulvar para la transferencia del esperma. Una vez en los ductos femeninos, los espermatozoides ganan la zona distal del oviducto y llegan al receptáculo seminal, donde tiene lugar la fecundación.

Sistema reproductor femenino

El reproductor femenino está formado por dos ovarios (didélficos) que corren en direcciones opuestas, uno anterior y otro posterior (anfidélficos). Algunas especies poseen solo un ovario (monodélficos) que puede ser de posición posterior (opistodélfico) o anterior (prodélfico). Los ovarios pueden ser telogónicos u hologónicos.

Los ovocitos se originan en el ovario y luego se dirigen al oviducto, en la zona proximal de este se distingue un receptáculo seminal (a veces llamado espermateca), donde se almacenan los espermatozoides. Cuando los ovocitos entran al oviducto se produce la fecundación y la formación de la cáscara del huevo.

El útero está recubierto por un epitelio cúbico y en su porción terminal aparecen fibras musculares a modo de esfínteres denominado oviyector, a este le sigue la vagina que se abre al exterior en la vulva. La vulva puede localizarse en el extremo anterior, o en la región ecuatorial o cerca del ano, dependiendo de las especies. Los huevos son expulsados al exterior por acción muscular del oviyector y de la vulva (Fig. 9.6).

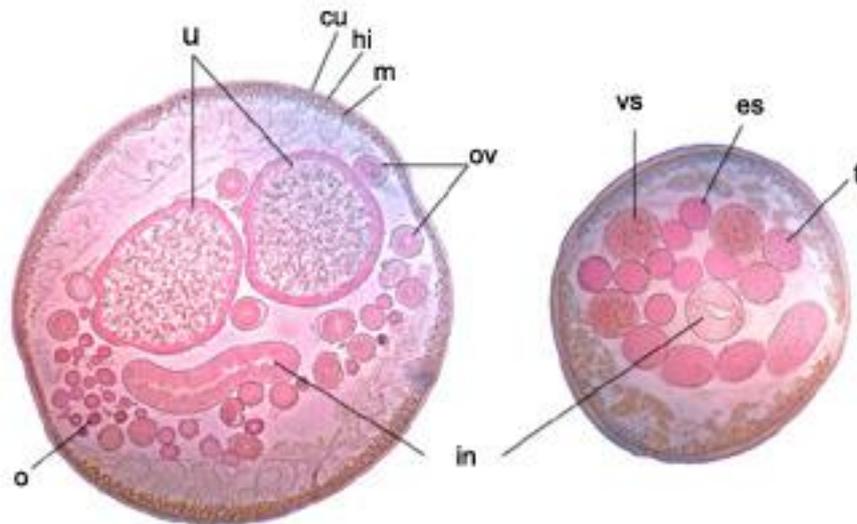


Figura 9.6. Fotografías del sistema reproductor femenino (izquierda) y masculino (derecha) en sección transversal a nivel del intestino (material de la Cátedra de Parasitología General). Abreviaturas: cu, cutícula; es, espermiducto; hi, hipodermis; i, intestino; m, musculatura; ov, ovario; o, oviducto; t, testículo; u, útero; vs, vesícula seminal.

Formación del huevo

El espermatozoide completo penetra en el óvulo (ovocito) y una vez que ha entrado se produce la meiosis y se expulsan los dos cuerpos polares. Al mismo tiempo se forma la cáscara del huevo. Dicha cáscara está dividida en tres capas: una capa lipídica interna, una capa quitinosa media y una vitelínica externa. Sumado a estas capas del huevo se pueden agregar una o dos capas en el útero. Estas capas consisten en poros, espacios, proteínas o alguna combinación de estas estructuras.

La cáscara está formada por proteínas, polisacáridos y polifenoles. Las proteínas son semejantes a la queratina y se destacan aminoácidos tales como la leucina, ácido aspártico, serina, histidina, tirosina y glicina. Los opérculos están constituidos por polisacáridos. La membrana más interna es lipídica.

La cáscara del huevo es importante porque actúa como barrera tanto en contra del hospedador como del medio ambiente. Pese a que las capas son permeables a los gases y solventes lipídicos, son muy resistentes a diferentes sustancias. Por ejemplo, el huevo de *Ascaris* spp. puede sobrevivir en soluciones de 9% ácido sulfúrico, 14% ácido clorídrico y hasta 12% de fomalina. Además, son resistentes a las bajas temperaturas y a la desecación.

El desarrollo de los huevos está condicionado por factores tales como luz, temperatura, presión de oxígeno y humedad. Los mecanismos de eclosión de los huevos de *Ascaris* spp. fueron estudiados por Rogers (1960). Adecuadas concentraciones de CO₂ inducen a la larva a la producción de una quinasa, una esterasa y posiblemente una proteasa. Estas enzimas disuelven parte de la cáscara externa pero la larva queda encerrada por la capa interna. La larva entonces empuja y sobresale por el orificio, hasta que rompe la membrana interna. Las enzimas hidrolíticas segregadas por las larvas deben atravesar la membrana interna y actuar sobre la membrana externa. La membrana interna es impermeable, pero durante el proceso de eclosión debe existir algún mecanismo que modifique su permeabilidad.

Desarrollo

El desarrollo de la cigota de los nematodos presenta un clivaje determinado. Muchos huevos de nematodos son ovipuestos en un estado de dos células, otros presentan una larva completamente desarrollada y en otros casos son ovovivíparos.

La primera división resulta en dos blastómeros. Uno de los blastómeros producirá solo células somáticas y el otro, células germinales. El blastómero que producirá las células somáticas presentará un proceso

inusual de disminución cromosómica. En este proceso se pierden fragmentos de cromosomas, con la consecuente pérdida de información genética. Para el estado de 64 blastómeras solo dos células retienen el código genético completo. Estas dos células producirán las gametas para la próxima generación.

El proceso de embriogénesis incluye los estadios de mórula y blástula y la gastrulación es por epibolia e invaginación. Una vez que la organogénesis se completa, la mitosis cesa y con excepción de algunas células intestinales o epidérmicas, hay constancia celular o eutelía por el resto de la vida.

Con excepción de los nematodos ovovivíparos, la mayoría elimina los huevos con las heces del hospedador. Una vez afuera, el huevo eclosiona y sale un primer estadio larvario, como en los estrombilidos, o puede permanecer como un estadio de resistencia, como en algunos ascáridos.

El proceso de eclosión en el medio involucra la ruptura de la capa lipídica (posiblemente mediante enzimas), la capa quitinosa con quitinasas y con la secreción de otras enzimas que ayudan a degradar la cáscara hasta el punto en que la larva puede eclosionar. En las formas parásitas, el primer estadio larvario es libre y se alimenta de microorganismos. Luego muda al segundo estadio larvario que también es libre y se alimenta de microorganismos. Esta forma larvaria muda y retiene la cutícula que rodea al tercer estadio larval. Este estadio, si bien es libre, no se alimenta y debe sobrevivir de reservas lipídicas. El tercer estadio larval es generalmente el estadio infectivo y dependiendo de la estrategia del ciclo de vida, debe penetrar o ser comido por un hospedador. Alternativamente el huevo puede quedar como en un estadio de resistencia en el medio ambiente hasta que sea ingerido por un hospedador apropiado. Algunas larvas de tercer estadio penetran en el hospedador definitivo directamente y pierden sus envolturas durante este proceso; otros son ingeridos directamente ya sea vía un hospedador intermediario o paraténico y deben desenquistarse. Este proceso requiere de estímulos específicos (enzimáticos).

La hipobiosis es una fase del desarrollo del parásito y representa una etapa de inactividad larval, ya sea del huevo o del estadio infectivo envainado. De esta manera, escapan a condiciones ambientales extremas ya sean del ambiente o fisiológicas. Comúnmente se da en los Trichostrongylidae, Strongylidae y Chabertiidae parásitos de vertebrados y en los Rhabditidae, comunes en invertebrados cuya estadio infectivo y de resistencia recibe el nombre de larva *dauer*, jugando un rol importante en la epidemiología de las infecciones.

Muda

Todos los nematodos experimentan cuatro mudas durante su desarrollo. La serie de mudas se puede expresar del siguiente modo:

HUEVO → L1/J1 + M1 → L2/J2 + M2 → L3/J3 + M3 → L4/J4 + M4 → ADULTO

El proceso de muda o ecdisis incluye la formación de una nueva cutícula, la pérdida de la cutícula vieja y por último, la ruptura de la cutícula vieja y la salida de la **larva (también llamado juvenil)**.

El crecimiento entre estadios no siempre es muy evidente y está favorecido por condiciones tales como temperatura y nutrición; en tanto las metamorfosis experimentadas por cada estadio juvenil, sí son marcadas. La cutícula se espesa en la última muda. En los parásitos estrombilidos la L1 presenta un esófago rhabditoide (esófago bulboso) y la L2 es estrombiloide (el esófago pierde los bulbos). La L1 y L2 se nutren de materia orgánica y bacterias (son saprófagos o bacteriófagos). La L3 no se alimenta y consume las reservas.

El aspecto de la cola de la vaina que recubre las larvas es un importante carácter diagnóstico para la taxonomía de los nematodos parásitos de rumiantes y los filarídeos.

En el proceso de la muda, el nematodo segrega un líquido desenquistante antes que se produzca la pérdida de la cutícula vieja. Esta sustancia ha sido identificada como una forma muy especializada de la enzima leucin-aminopeptidasa. La secreción de esta enzima es estimulada por dióxido de carbono y por el ácido carbónico sin disociar, además por el pH del medio. Estos elementos reaccionan con un "receptor" localizado posiblemente en el sistema nervioso central. La leucin-aminopeptidasa está relacionada con el desarrollo de distintos órganos y tejidos, y por lo tanto con la muda.

No existe evidencia entre los nematodos que puedan presentar un control hormonal en sus funciones; sin embargo no quedan dudas que eventos tales como la ecdisis ocurren bajo control neurosecretor. Además, la compleja fisiología de estos, sugiere que algunas células pueden tener más de una función.

Mecanismos de transmisión

Los nematodos que habitan el canal digestivo u otro órgano del hospedador tienen diferentes modos de transmisión. Estos pueden ser:

- por penetración pasiva: ya sea por ingesta de huevos o larvas infectivas que permanecen en el suelo o están en un hospedador intermediario (*parásitos de vertebrados: Ascaris spp., Trichinella spiralis, Trichostrongylus spp., Enterobius vermicularis; parásitos de invertebrados: Mermis spp., Diploscapter spp, Thelastoma spp., Leydinema spp.*).

- por penetración activa: a través de la pared del cuerpo del hospedador definitivo de las larvas infectivas que se encuentran en el ambiente (*Ancylostoma duodenale, Necator americanus, Strongyloides stercoralis* en vertebrados y Heterorhabditidae en invertebrados).

- por transmisión vectorial: mediante un insecto hematófago que inocula la larva infectante (*Dirofilaria spp., Onchocerca spp.*).

Algunos nematodos pueden realizar migraciones por diferentes órganos vitales del hospedador definitivo para alcanzar su localización definitiva, las cuales van acompañadas de crecimiento y desarrollo alcanzando la maduración del nematode (migración ontogenética).

La penetración de una larva en un hospedador no habitual puede producir una reacción cutánea o visceral que se conoce con el nombre de larva migrans (*Ancylostoma caninum, Toxocara canis*).

Sitios de infección

Los nematodos parasitan diferentes sistemas de órganos tanto de invertebrados como vertebrados y cada especie posee requerimientos específicos en términos de localización. Entre los parásitos de vertebrados distintas especies pueden coexistir, por ejemplo en colon o intestino, en virtud de sus diferentes necesidades de nutrientes y modos de alimentación. Las especies parásitas de invertebrados suelen alojarse en intestino, y en hemocele.

Entre las especies parásitas de plantas pueden mencionarse las ectoparásitas (aquellas que se alimentan desde el exterior de la planta introduciendo solo el estilete), semi-endoparásitas (aquellas que al alimentarse introducen la parte anterior del cuerpo en los tejidos de la planta) y endoparásitas (aquellas que se introducen en distintos órganos de la planta), alterando su histología, y ocasionando la deformación de los vasos conductores (xilema y floema) debido a un sitio de alimentación de los nematodos caracterizados por la vacuolización de las células, pérdida de límites celulares, lignificación de paredes y en muchos casos la formación de agallas.

A través de sus migraciones complejas varias especies de nematodos pueden reconocer y responder a una variedad de estímulos secuenciales concernientes a su desarrollo y son capaces de elegir el sitio donde residir.

Ritmo circadiano

El ritmo circadiano en los nematodos está asociado con la descarga de formas infectivas, desde un hospedador definitivo o con la migración del parásito. Nematodos parásitos del recto de mamíferos, tales como *Syphacia muris* en ratas o *Enterobius vermicularis* en el hombre, depositan sus huevos en la región perianal de sus hospedadores migrando desde el recto. La migración de las hembras está estimulada por el descenso de la temperatura corporal del hospedador durante el sueño y por requerimientos de oxígeno para el completo desarrollo de los huevos.

Por otra parte, entre los Onchocercidae, las microfilarias son transmitidas por diferentes especies de mosquitos y su aparición en la sangre periférica coincide con el momento del día en que los vectores presentan mayor actividad alimenticia. Por ejemplo, las microfilarias de *Dirofilaria immitis* son más abundantes durante el atardecer y en el caso de *Loa loa*, durante el día y raras o ausentes durante la noche. Sin embar-

go, cuando las microfilarias no están presentes en la sangre, se acumulan en el pulmón, atraídas por las altas presiones de oxígeno, específicamente en la circulación arterio-venosa del pulmón.

Ciclos de vida

Los ciclos de vida de los nematodos parásitos de vertebrados se pueden clasificar según los hospedadores involucrados en **monoxenos**: cuyos ciclos utilizan un único hospedador; **heteroxenos** cuyos ciclos presentan uno o más hospedadores intermediarios; y **autoheteroxeno** en el cual el hospedador definitivo también actúa como hospedador intermediario.

Algunas especies pueden presentar una fase larvaria libre y otras deben migrar por diferentes órganos en el hospedador definitivo hasta alcanzar su localización final.

Los ciclos de vida se pueden resumir en el siguiente cuadro:

Monoxenos

- (a) Con fase larvaria libre
 - (i) Con generación heterogónica (alternancia de generación parásita y generación de vida libre)
Ejs.: géneros *Rhabdias*, *Strongyloides*
 - (ii) Sin generación heterogónica
 - (1) Sin migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: *Trichostrongyloidea*
 - (2) Con migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: género *Ancylostoma*
- (b) Sin fase larvaria libre
 - (i) Sin migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: géneros *Enterobius*, *Syphacia*
 - (ii) Con migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: género *Ascaris*

Heteroxenos

- (a) Con un solo hospedador intermediario
 - (i) Con fase larvaria libre
 - (1) Sin migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: género *Habronema*
 - (2) Con migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: género *Angiostrongylus*
 - (ii) Sin fase larvaria libre
 - (1) Sin migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: género *Porrocaecum*
 - (2) Con migración larvaria dentro del hospedador
Ejs.: géneros *Onchocerca*, *Dirofilaria*
- (b) Con dos o más hospedadores intermediarios y/o paraténicos
Con fase larvaria libre
Ejs.: géneros *Gnathostoma*, *Anisakis*, *Contracaecum*

Autoheteroxeno

Sin fase larvaria libre y con migración larvaria dentro del hospedador
Ej.: género *Trichinella*

Ciclos monoxenos

Entre los nematodos que tienen ciclos monoxenos, existen aquellos que presentan una generación parásita y una generación libre (géneros *Rhabdias*, *Strongyloides*).

Aquellos nematodos que no presentan una generación libre, pueden ser transmitidos mediante huevos eliminados por las heces. Estos huevos son inmaduros y necesitan un tiempo de permanencia en el suelo para desarrollar la larva infectiva (géneros *Ascaris*, *Trichuris*, *Toxocara*) o bien son ovipuestos con una larva en su interior infectiva (género *Enterobius*).

En otros ciclos, los huevos inmaduros salen con las heces, desarrollan una larva (L1) que eclosiona y permanece en el suelo hasta alcanzar el estadio infectivo L3, que penetra en un nuevo hospedador de manera activa (*Ancylostoma* spp.) o mediante ingesta (géneros *Haemonchus*, *Ostertagia*). Otro modo de transmisión es mediante la eliminación de larvas con las heces las cuales penetran activamente en un nuevo hospedador (*Dictyocaulus* spp.).

Rhabdias bufonis

Son ciclos con un modo primitivo de transmisión. Se presentan, sucesivamente, una generación parásita y una generación libre que vive en el suelo. *Rhabdias bufonis* es un parásito del pulmón de anfibios y están representados por individuos hermafroditas protándricos. Los huevos pasan del pulmón al intestino del anfibio y son eliminados con las heces donde eclosionan las larvas L1 o larva rhabditiforme, y según las circunstancias, pueden continuar dos vías. En el primer caso, las L1 mudan dos veces en el suelo hasta alcanzar la L3 infectante e ingresan a un nuevo hospedador. En el segundo caso, las larvas L3 prosiguen su desarrollo y se transforman en gusanos adultos libres con individuos machos y hembras. Esta generación heterogónica pondrá huevos que eclosionan en la tierra húmeda y conducen los estados larvales hasta la L3 infectante. Las larvas infectantes penetran por la piel del hospedador y por vía sanguínea llegan al pulmón.

Strongyloides stercoralis

Es un parásito del intestino del hombre y otros mamíferos. El hombre puede infectarse principalmente por el contacto con animales domésticos. El ciclo de vida es similar al de *Rhabdias bufonis* y puede dividirse en dos fases: una generación de vida libre y una generación parásita. En la etapa libre, machos y hembras se encuentran en el suelo, copulan y ponen huevos hasta que eclosiona la larva L1 o rhabditiforme, muda dos veces y se transforma en larva L3 o larva filariforme infectiva. En la fase parásita, la larva filariforme penetra activamente por la piel, siendo transportada por los capilares hasta el pulmón, donde entran en los alvéolos. Luego son expectoradas y tragadas hasta llegar al intestino delgado, donde se localizan en la mucosa intestinal del duodeno y yeyuno. En el intestino delgado, mudan dos veces y se convierten en gusanos hembras adultos. En el epitelio del intestino por partenogénesis producen huevos y eclosionan las larvas rhabditiformes las cuales son eliminadas con las heces. *Strongyloides stercoralis* además, produce autoinfección cuando las larvas rhabditiformes del intestino delgado se transforman en larvas filariformes infectivas, las cuales penetran por el epitelio intestinal (autoinfección interna) o bien a través de la piel de la zona perianal (autoinfección externa). En cualquier caso, las larvas filariformes pueden seguir la ruta migratoria que se ha descrito anteriormente. La autoinfección es una característica de *S. stercoralis*, la cual permite que la enfermedad persista durante años, con niveles bajos de larvas, en sujetos que viven en zonas endémicas (Fig. 9.7).

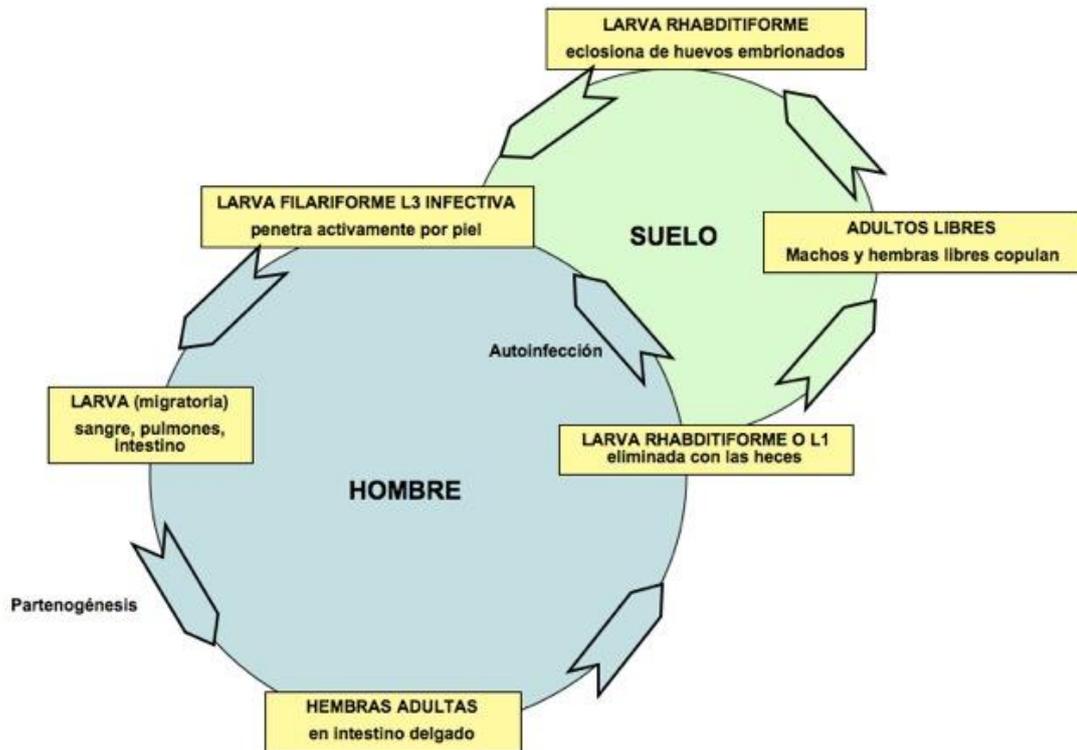


Figura 9.7. Ciclo de vida de *Strongyloides stercoralis*.

Ascaris lumbricoides

Es una especie cosmopolita que vive en el intestino delgado del hombre. Algunos adultos son capaces de perforar la pared intestinal y absorber sangre. La producción de huevos se ha estimado en 27 millones por hembra a lo largo de su vida. Estos son ovalados, de color pardo amarillento y poseen una cubierta delgada con mamelones, en tanto que los huevos infértiles son más alargados y con una cubierta con mamelones mucho más irregular. Los huevos fértiles que salen con las heces comienzan a dividirse en el suelo húmedo con presencia de oxígeno. Al cabo de 14 días se desarrolla el primer estadio larval, el cual no es infectivo hasta que experimenta la muda y madura al segundo estadio larval. Una vez que se ingieren los huevos infectivos, las larvas emergen en el intestino delgado y horadan activamente el revestimiento intestinal y son transportadas al hígado por las venas mesentéricas o vasos linfáticos. De allí migran al corazón, llegan al pulmón donde permanecen unos días y aumentan de tamaño. Las larvas pasan, luego a los bronquios, tráquea, son expectoradas y tragadas y llegan nuevamente al intestino. Durante esta migración, las larvas pasan de medir 200-300 micras a 10 veces más su tamaño. Las larvas que completan con éxito la cuarta ecdisis alcanzan la madurez y se reproducen.

Toxocara canis* y *Toxocara cati

Son parásitos del intestino de perros y gatos, respectivamente. Su ciclo directo es semejante al de *Ascaris* spp., con ingesta de huevos embrionados y migración larval dentro del hospedador. En ocasiones se ha detectado en el hombre el *síndrome de larva migrans visceral* como consecuencia de la ingesta de huevos embrionados de *T. canis* o *T. cati*, cuyas larvas realizan una migración errática dentro del hospedador inadecuado y pueden enquistarse en diferentes órganos produciendo patologías tales como la Toxocariosis ocular.

***Ancylostoma* spp.**

La anquilostomosis está ampliamente distribuida y afecta principalmente al hombre (*A. duodenale*) como a animales domésticos (*A. braziliense*, *A. caninum*). En su ciclo de vida, los adultos viven fijados a la pared

intestinal utilizando placas y dientes característicos de este grupo. Se alimentan de sangre y segregan una sustancia anticoagulante durante el proceso de fijación que produce la necrosis de los tejidos intestinales. Las hembras grávidas ponen alrededor de 5.000 a 10.000 huevos diarios que se eliminan con las heces presentando un embrión con cuatro **blastómeros**. El huevo debe permanecer en el suelo húmedo hasta la eclosión de la larva rhabditiforme. Esta larva experimenta dos mudas y se transforma en una larva estrogiliforme infectiva que tiene una penetración activa a través de la piel del hospedador. En el caso que ingrese a un hospedador no adecuado (hombre), produce el *síndrome de larva migrans cutánea*.

Enterobius vermicularis

Son nematodos que parasitan el intestino grueso del hombre. Tanto machos como hembras se encuentran fijados a la pared epitelial del intestino. Luego de la cópula, las hembras grávidas poseen periodicidad rítmica, ésto es, migran durante la noche a la región perianal, donde depositan los huevos provocando prurito. Los huevos son elípticos, muy livianos y encierran en su interior una larva móvil. Estos huevos son infectivos y pueden ser ingeridos por un nuevo hospedador o bien autoinfectarse. Los huevos se suelen encontrar en la ropa de cama o entre las uñas como consecuencia del rascado perianal (Fig. 9.8).

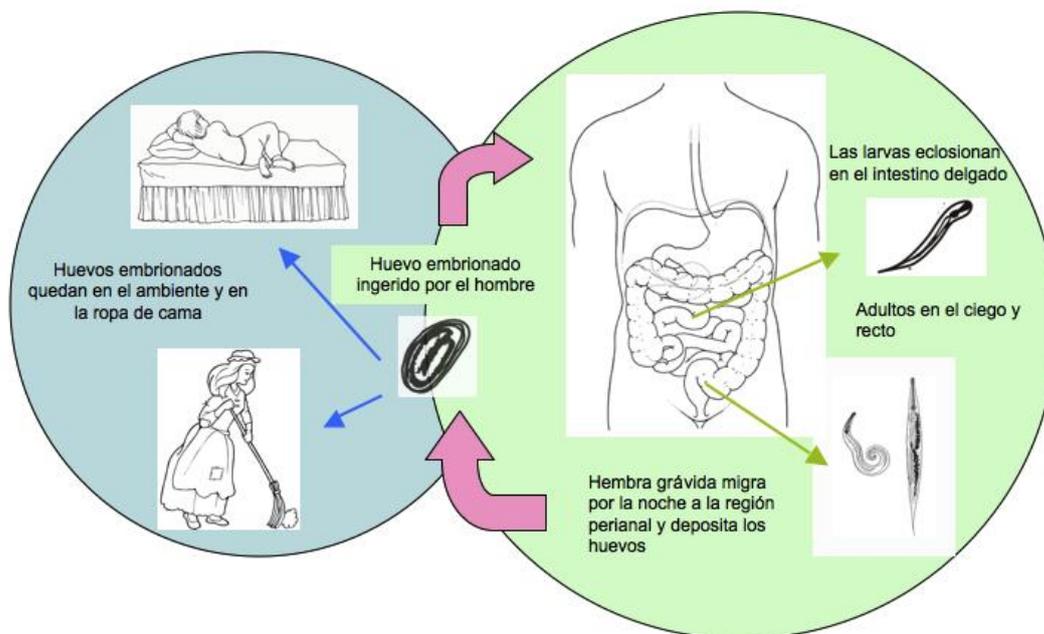


Figura 9.8. Ciclo de vida de *Enterobius vermicularis*.

Ciclos heteroxenos

Los nematodos con este tipo de ciclos necesitan de uno o varios hospedadores intermediarios para su desarrollo. Así, el modo de transmisión puede ser por ingesta del hospedador intermediario con el estadio infectante o ciclo predador-presa (géneros *Physaloptera*, *Pterygodermatites*, *Cosmocerca*, *Anisakis*) o bien vectorial, cuando interviene un artrópodo hematófago que actúa como vector del nematode (géneros *Diriofilaria*, *Mansonella*).

***Pterygodermatites* spp.**

Los adultos de estas especies son parásitos del intestino de carnívoros y roedores. Quentin (1969) describió el ciclo de vida de *Pterygodermatites zigodontomis*, especie parásita del intestino del roedor cricétido *Zigodontomys* para Brasil. Las hembras, localizadas en el intestino delgado eliminan huevos embrionados

con las heces, los cuales son ingeridos por un dermáptero del género *Doru* o cucarachas del género *Periplaneta*. En el intestino del insecto la L1 eclosiona e invade el hemocele del artrópodo para localizarse cerca de los túbulos de Malpighi. Al cabo de 11 días de post-infección, la larva muda hasta el estadio infectivo L3 y queda encapsulada por los tejidos del hospedador intermediario a la espera que el roedor lo ingiera. En Argentina se registran al menos cinco especies de *Pterygodermatites* que parasitan a roedores cricétidos, marsupiales y dasipódidos, sin embargo su ciclo aún no se conoce.

Anisakis spp.

Los nematodos pertenecientes a este género son parásitos del estómago e intestino de mamíferos marinos (focas, elefantes y lobos marinos, cetáceos, entre otros) y de aves ictiófagas. Pueden, accidentalmente, ser ingeridos por el hombre al comer pescado conteniendo larvas y causar la anisakiosis. En estos casos, se produce una reacción alérgica por aumento de la inmunoglobulina E. Las especies de *Anisakis* tienen ciclos de vida complejos que pasan por numerosos hospedadores en el curso de sus vidas. Estos involucran hospedadores intermediarios, definitivos y paraténicos o de transporte.

Los huevos eclosionan en el agua de mar y las larvas son comidas por crustáceos, generalmente eufáusidos, donde se desarrolla la L3 (hospedador intermediario). El crustáceo infectado es comido por un pez o un calamar y los nematodos atraviesan la pared del intestino y se enquistan, por lo general, en el músculo o bajo la piel sin cambiar su estado de L3 (hospedador paraténico). El ciclo de vida se completa cuando un pez o calamar infectado es comido por un mamífero marino (hospedador definitivo). Los nematodos se desenquistan en el intestino, se alimentan, crecen y reproducen.

En la actualidad, el número de especies del género *Anisakis* ha aumentado considerablemente con el advenimiento del uso de técnicas moleculares para la identificación específica. Se sabe que cada especie hospedadora final tiene su propia especie de *Anisakis* identificada mediante marcadores químicos y genéticos. Sin embargo, morfológicamente estas especies son indistinguibles y se las conoce como especies hermanas o *sibling species* (Fig. 9.9).

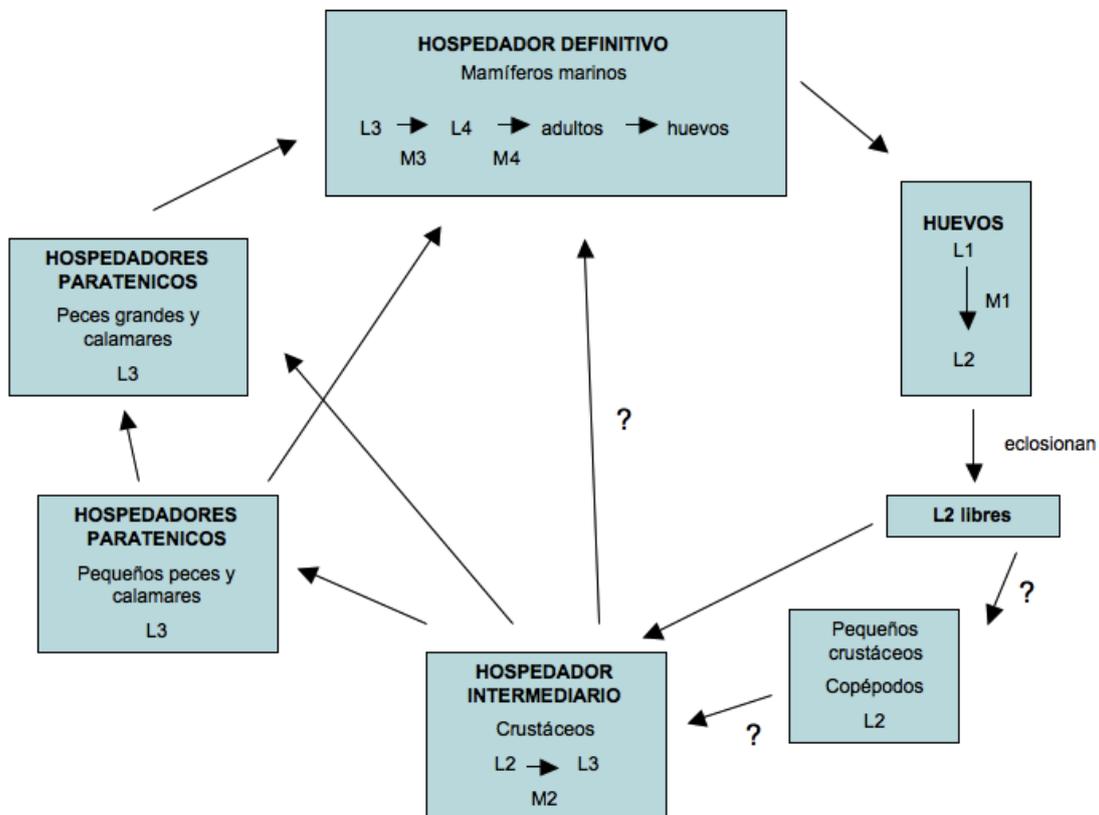


Figura 9.9. Ciclo de vida de *Anisakis simplex*. L1--L4: estadios larvales L1 a L4; M1-M4: primera muda a cuarta muda; los signos de interrogación denotan partes del ciclo que aún no se dilucidaron.

Dirofilaria immitis

El gusano del corazón del perro es un tipo de filaria que se transmite de un hospedador a otro mediante la picadura de mosquitos de los géneros *Aedes* o *Culex*. El hospedador definitivo es el perro, pero también puede infectar a gatos, lobos, coyotes, zorros y otros animales, como hurones, leones marinos e incluso, al hombre. Los adultos se localizan en el ventrículo derecho y arteria pulmonar, por lo que provocan un daño importante en los vasos y tejidos del pulmón y ocasionalmente causan la muerte como resultado de una insuficiencia cardiaca congestiva.

Los mosquitos ingieren las microfilarias o L1 con la picadura y en los túbulos de Malpighi crecen hasta desarrollar la L3 infectiva. Este proceso requiere alrededor de dos semanas. El mosquito infectado transfiere las L3 a un nuevo hospedador, las cuales luego de un proceso migratorio y de crecimiento, alcanzan su localización final. La maduración de los gusanos en el hospedador definitivo toma de seis a siete meses en perros y se conoce como "**período prepatente**", esto es desde el ingreso de la L3 con la picadura de un mosquito infectado hasta la aparición de microfilarias en sangre. Los adultos localizados en el corazón alcanzan medidas de 30 cm de longitud para las hembras y unos 23 cm para los machos y las microfilarias pueden circular en el torrente sanguíneo hasta dos años, a la espera que un mosquito las ingiera.

En Argentina, se han reportado casos de dirofilariosis en perros del centro y norte del país, como así también en animales silvestres, tales como el coatí común (*Nasua solitaria*). Además, se han reportado casos humanos (Fig. 9.10).

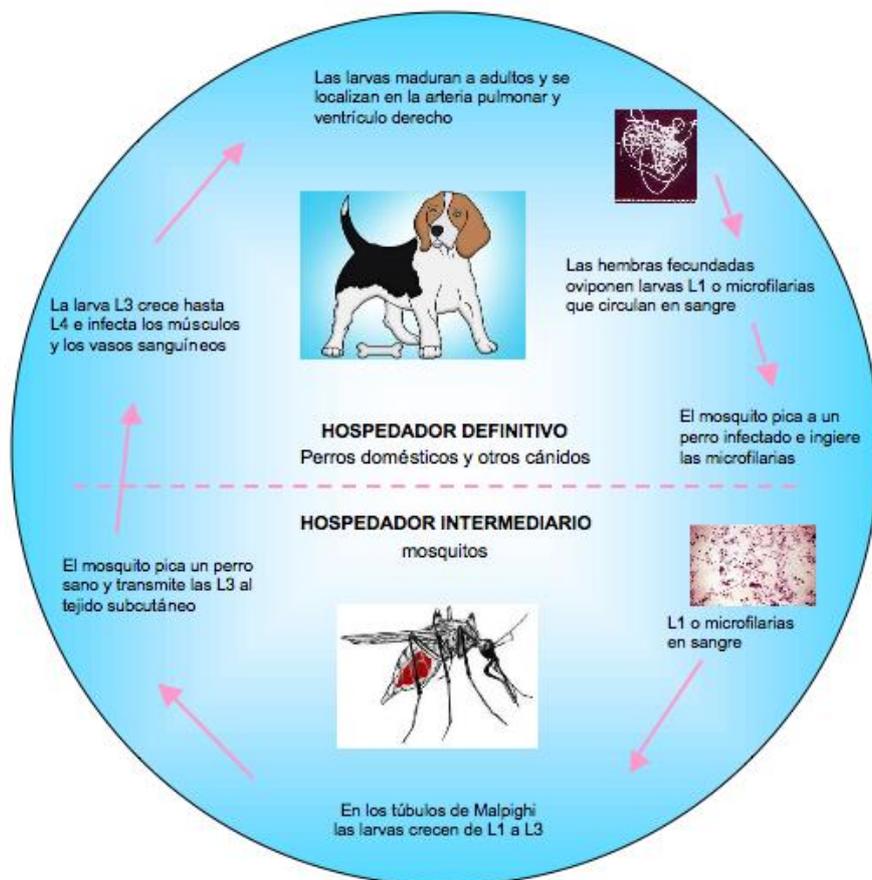


Figura 9.10. Ciclo de *Dirofilaria immitis*. L1 y L3: larvas del primer y tercer estado.

Ciclo autoheteroxeno

Trichinella spiralis

Los nematodos del género *Trichinella* infectan a una amplia gama de mamíferos, entre ellos el cerdo y roedores, aves y reptiles. Estos parásitos presentan un ciclo biológico inusual donde el hospedador definitivo también actúa como hospedador intermediario. Alternan su ciclo de vida pasando por una etapa entérica y una etapa en el músculo esquelético. Se conocen 11 especies o genotipos diferenciados en dos clados principales: un clado con ocho especies en el cual las larvas L1 que invaden las células musculares son rodeadas por una cápsula de colágeno (encapsulado) y otro clado comprendido por tres especies que no producen encapsulación.

Los adultos de *T. spiralis* son pequeños. Las hembras miden 1.4 a 4 mm y los machos 1.4 a 1.8 mm, en tanto que las larvas en el músculo son de aproximadamente de 1 mm. El ciclo de vida del parásito comienza con la fase entérica, cuando el animal o una persona comen carne contaminada con larvas del primer estadio o L1 enquistadas en el músculo. Los jugos digestivos del estómago (pepsina y el ácido clorhídrico) disuelven la cápsula del quiste y liberan las larvas que pasan al intestino delgado, donde invaden el epitelio columnar. Poco después, mudan en cuatro ocasiones hasta ser gusanos adultos maduros que se reproducen sexualmente. Las hembras pueden producir de 500-1500 larvas L1 durante su período de vida, antes de la expulsión por el sistema inmune del hospedador. La fase muscular ocurre cuando estas larvas migran y pasan del tejido a los vasos linfáticos y luego entran en la circulación general, se distribuyen ampliamente en el cuerpo del hospedador, llegando a los músculos a través de los capilares. Una vez en las fibras musculares, se enquistan y se vuelven infecciosas dentro de los 15 días y permanecen durante meses incluso años.

Trichinella spiralis pertenece al primer clado. El desarrollo de la cápsula de colágeno tiene implicancias filogenéticas y se cree que es una adaptación de las interacciones con el hospedador lo que facilitó la especiación y diversificación del género.

Filogenia y clasificación

El *phylum* Nematoda tradicionalmente se divide en las clases Adenophorea y Secernentea. Los Adenophorea se caracterizan por la presencia de **esticosoma**, **trofosoma**, escasas papilas caudales, sistema excretor ausente o sin canales laterales con una única célula ventral, ausencia de fásmidos y deiridos y el estadio L1 es el que infecta al hospedador definitivo. Incluye formas de vida libre, parásitas de plantas, de invertebrados y vertebrados.

Los Secernentea presentan papilas caudales numerosas, el sistema excretor presenta uno o dos canales laterales asociados a las células glandulares, fásmidos presentes y los deiridos generalmente están presentes. La larva L3 es la infectiva. Incluye nematodos de vida libre, parásitos de plantas, de invertebrados y principalmente de vertebrados.

Debido a la falta de conocimiento de muchos nematodos, la sistemática del grupo todavía es discutida. Este esquema se ha mantenido en muchas clasificaciones. Estudios moleculares sugieren que los Adenophorea son un conjunto parafilético simplemente por retener un número de caracteres ancestrales y que los Secernentea son un grupo natural. Los Secernentea, grupo que incluye a casi todos los principales nematodos parásitos de animales y plantas, aparentemente surgieron de algún Adenophorea.

Clase Adenophorea

Subclase	Orden	Familia	Géneros
Chromadorida (libres, marinos y de aguas continentales)	Araeolaimida		<i>Isolaimium, Aplectus</i>
	Desmodorida		<i>Ohridia, Austranema</i>
	Desmoscolecida		<i>Demanema, Paratricoma</i>
	Monhysterida (libres)		<i>Aponchium, Scaptrella</i>
Enoplida	Dorylaimida (libres y fitoparásitos)		<i>Dorylaimis, Phellonema, Miconchus</i>
	Enoplida		<i>Anoplostoma, Leptosomatides</i>
	Mermithida (parásitos de invertebrados)		<i>Mermis, Capitomermis, Strelkovimermis, Romanomermis</i>
	Muspiceida (parásitos de aves y mamíferos)		<i>Muspicea</i>
	Trichocephalida (parásitos de vertebrados)	Trichinellidae Dioctophymatidae Trichuridae	<i>Trichinella, Dioctophyma, Capilaria, Trichuris, Eucoleus</i>

Clase Secernentea

Orden	Superfamilia	Familia	Géneros
Tylenchida (libres y fitoparásitos)		Tylenchidae	<i>Aglenchus, Cephalenchus, Barisia, Tylenchus, Meloidogyne</i>
Rhabditida (libres, zooparásitos y fitoparásitos)		Rhabditidae	<i>Caenorhabditis, Rhabditis, Rhabditella, Pelodera, Rhabditis, Steinernema, Heterorhabditis</i>
		Strongyloididae	<i>Strongyloides, Parastrongyloides</i>
Strongylida	Diaphanocephaloidea		<i>Kalicephalus, Kalicephaloides, Diaphanocephalus, Cylicostrongylus</i>
	Ancylostomatoidea	Ancylostomatidae	<i>Ancylostoma, Necator, Uncinaria</i>
	Strongyloidea	Strongylidae	<i>Oesophagostomoides, Car-</i>

		Chabertiidae Deletrocephalidae Syngamidae Cooperidae Heligmonellidae	<i>diostomun</i> , <i>Deletrocephalus</i> , <i>Syngamus</i> <i>Cooperia</i> <i>Stilestrongylus</i> , <i>Carolinesis</i> , <i>Heligmonina</i>
	Trichostrongyloidea	Dictyocaulidae Trichostrongylidae Dictiocaulidae Molineidae Heligmosomidae	<i>Dictyocaulus</i> <i>Haemonchus</i> <i>Dyctiocaulus</i> <i>Oswaldocruzia</i> <i>Longistriata</i>
	Metastrongyloidea		<i>Angiostrongylus</i>
Oxyurida	Oxyuroidea		<i>Parapharingodon</i> , <i>Enterobius</i> , <i>Syphacia</i> , <i>Thelastoma</i> , <i>Leydi-</i> <i>nema</i>
Ascaridida	Cosmocercoidea Seuratoidea Heterakoidea Ascaridoidea Subuluroidea		<i>Cosmocercoides</i> , <i>Aplectana</i> <i>Seuratia</i> <i>Heterakis</i> <i>Ascaris</i> , <i>Toxocara</i> , <i>Toxascaris</i> <i>Subulura</i> , <i>Cyclobulura</i>
Spirurida	Camallanoidea Dracunculoidea Gnatostomatoidea Physalopteroidea Rictularoidea Thelazoidea Spiruroidea Habronematoidea Acuarioidea Filarioidea Aproctoidea Diplotrienoidea		<i>Camallanus</i> <i>Dracunculus</i> <i>Gnathostoma</i> <i>Physaloptera</i> <i>Rictularia</i> <i>Thelazia</i> <i>Spirura</i> <i>Habronema</i> <i>Acuaria</i> <i>Dirofilaria</i> <i>Aprocta</i> <i>Diplotriaena</i>

Zoonosis causadas por nematodes

En este apartado se pondrán como ejemplo aquellas zoonosis (ver capítulo 1) que tienen importancia tanto desde el punto de vista médico-clínico como epidemiológico.

Toxocariosis

La toxocariosis humana es una zoonosis parasitaria de amplia distribución en el mundo, cuyos agentes etiológicos son *Toxocara canis* y *T. cati* (potencialmente zoonótica).

Toxocara canis y *T. cati* son dos especies de nematodes que parasitan a cánidos y félidos respectivamente, y pueden enfermar al hombre. Los perros y otros cánidos silvestres (zorros, coyotes, lobos) pueden infestarse por ingestión de huevos en el suelo, de tejidos de hospedadores paraténicos contaminados con larvas, por migración transplacentaria de larvas de la hembra preñada a sus fetos o por ingestión de larvas con la leche por pasaje transmamario.

El hombre resulta ser un hospedador accidental u ocasional. Una vez que ha ingerido los huevos infectivos, las larvas se liberan en el intestino, atraviesan la pared intestinal y por vía sanguínea se dirigen a diferentes órganos donde quedan atrapadas por una reacción granulomatosa promovida por la respuesta inmune del hombre. La localización de estas larvas puede variar, en hígado, pulmón, músculo esquelético, sis-

tema nervioso central y ojos. La gravedad del cuadro clínico está en relación con el órgano afectado. La importancia de *T. canis* radica en el hecho que provoca el *síndrome de larva migrans visceral, pulmonar, cerebral u ocular*. Este síndrome puede presentarse de forma asintomática, pero en la mayoría de los casos está asociado a severas complicaciones a nivel hepático y pulmonar. El síndrome ocular afecta la visión y consecuentemente puede derivar en ceguera, considerándose a *T. cati* como el principal causante de este síndrome. Estas infecciones se dan principalmente en niños que juegan en areneros, tienen hábitos de geofagia, interaccionan con mascotas y/o tienen inadecuados comportamientos higiénicos. El *síndrome de larva migrans visceral* ha sido asociado por otros autores a *Toxascaris leonina*.

El diagnóstico en el hombre se realiza mediante la investigación de anticuerpos circulantes contra antígenos de excreción-secreción del estadio II de la larva de *T. canis*, utilizando un test de ELISA.

En Argentina y en la mayor parte de América Latina, los determinantes socio-económicos y las condiciones ambientales de contaminación con huevos de *T. canis*, permiten considerar a esta infección con potencialidad endémica. Estudios realizados en poblaciones caninas de barrios periurbanos de la ciudad de La Plata (Buenos Aires), mostraron infecciones que van del 13 al 58%.

Anquilostomiosis

Esta enfermedad es causada por nematodos de las especies *Ancylostoma braziliense*, en perros y gatos y por *A. caninum* en perros. Las larvas infectantes, una vez que han ingresado al hospedador, por vía percutánea o digestiva, son conducidas a los pulmones por vía sanguínea, donde producen pequeñas hemorragias. Por esta misma vía, pueden llegar a la placenta, siendo la causa de la infección congénita que se observa en cachorros. Una vez que las larvas llegan al pulmón, continúan su migración por la tráquea, faringe, esófago para luego ser deglutidas y llevadas al intestino donde completan su ciclo de vida.

En referencia a *A. caninum*, distintos autores han indicado que el diagnóstico de esta especie es de importancia en la salud pública por causar lesiones cutáneas en humanos, al penetrar la larva a través de la piel, realizar migraciones subcutáneas (*síndrome de larva migrans cutánea*) y producir lesiones dérmicas serpenteantes y pruriginosas, limitándose a erizar por la piel. Asimismo, *A. caninum* puede también causar inflamación de la mucosa gastrointestinal con alta eosinofilia, cuando la larva es ingerida.

En Argentina en la zona del Gran Buenos Aires, la prevalencia de *A. caninum* varía entre un 13-49% de infección.

Dioctofimiosis

Dioctophyma renale es el nematode conocido como “gusano gigante del riñón”, que afecta a diversos mamíferos domésticos y silvestres. Los hospedadores definitivos y principales reservorios son los mamíferos carnívoros domésticos y silvestres (perro, visón, lobo, zorro, coatí, zorrino, comadreja, puma, gato) quienes contaminan el ambiente visitado frecuentemente por humanos, que al ingerir carne de peces y ranas o beber agua, adquieren la infección. El huevo de este nematode debe ser ingerido por el hospedador intermediario, *Lumbriculus variegatus*, un anélido oligoqueto acuático que solo vive en agua dulce, por lo que cobran importancia en las áreas ribereñas. Este invertebrado no ha sido reportado en el hemisferio sur, sin embargo existe la probabilidad que otra especie de oligoqueto pueda adquirir la infección y ampliarla con la existencia de hospedadores de transporte o paraténicos, como ranas y peces de agua dulce.

En el hombre, se han hallado diversas localizaciones con sintomatología inespecífica, en algunas oportunidades aparentando tumores retroperitoneales, quistes renales y peri-renales, nódulos subcutáneos, en cinco oportunidades se recuperaron los nematodos adultos a partir de autopsias y en seis casos fueron expelidos por la uretra.

En Argentina, los últimos estudios realizados en población canina de la ciudad de La Plata, indican una prevalencia del 42% en zonas ribereñas.

Dirofilariosis

La dirofilariosis canina o “enfermedad del gusano del corazón” es una enfermedad producida por *Dirofilaria immitis* que se transmite de hospedador a hospedador, a través de las picaduras de insectos hematófagos (géneros *Culex*, *Aedes*). Es una parasitosis que tiene su mayor incidencia en zonas tropicales, donde los hospedadores intermediarios obligados (mosquitos) cumplen un rol fundamental en la epidemiología de

esta zoonosis. En este sentido, el calor, humedad, lluvias, lagunas, zonas anegadas favorecen la supervivencia de estos vectores.

La incidencia de casos humanos en el mundo ha aumentado en los últimos años. El hombre es una vía muerta para el desarrollo de esta filaria y generalmente se la detecta en forma accidental como nódulos en los pulmones en radiografías de rutina. Sin embargo, en zonas endémicas de dirofilariosis canina, los casos humanos son más frecuentes.

El parásito afecta a los perros, gatos, lobos, coyotes, zorros, hurones, leones marinos, donde los adultos se alojan en el ventrículo derecho y aorta.

La dirofilariosis en los perros puede ocurrir de manera asintomática y en otros casos presentarse clínicamente como un síndrome de insuficiencia cardíaca, con manifestaciones cutáneas y nerviosas. En casos graves, las filarias pueden ocasionar problemas de embolia en el pulmón y cerebro, hasta provocar la muerte.

En Argentina, la dirofilariosis está muy extendida desde ciudades de clima templado como en la provincia de Buenos Aires, a ciudades subtropicales cercanas a la frontera norte del país, que cubre al menos siete provincias. La prevalencia nacional fue de aproximadamente 8% a finales de los años 80, y los valores locales oscilan entre 0 y 71%.

La especie *D. repens* es la causante de dirofilariosis subcutánea humana y canina, y entre los síntomas figuran prurito, eczemas, y nódulos, entre otros.

Trichinellosis

Es una zoonosis transmitida por el agente etiológico *Trichinella spiralis* que afecta a cualquier mamífero, incluido al ser humano. Se transmite por carnivorismo entre animales domésticos o peridomésticos (ciclo de vida doméstico o sinantrópico), y en algunas regiones del mundo, entre animales salvajes (ciclo de vida silvestre). En general el hombre se infecta al ingerir carne de cerdo cruda o mal cocida, aunque en otros casos la infección ocurre al comer carne de otros animales como jabalí, oso, foca.

En los brotes de trichinellosis, la fuente más común de infección humana es el alimento producido con carne de cerdos criados en la periferia de las ciudades (crianza de traspatio con acceso a alimentación con basura y convivencia con ratas), que se faenan domiciliariamente sin control veterinario, generando brotes estacionales de la enfermedad en periodo invernal, que afectan al grupo familiar relacionado a la faena y ocasionalmente a un número mayor de personas debido a la comercialización clandestina de chacinados y embutidos elaborados sin control.

Sin duda alguna, la presencia de parásitos gastrointestinales es una limitante económica en la producción porcina como así también, su importancia en salud pública por tratarse de formas parasitarias de transmisión zoonótica.

Los perros y gatos también pueden ser hospedadores de *T. spiralis*, ya que en muchas ocasiones ingieren desechos de animales infectados procesados en los rastros de faena.

Anisakiosis

La anisakiosis es una infección del aparato digestivo de diferentes mamíferos marinos ocasionada por las larvas de nematodos ascaroideos tales como *Anisakis* spp., *Pseudoterranova* spp., *Contracaecum* spp. e *Hysterothylacium* spp. Se trata de una zoonosis vehiculizada por los alimentos de origen marino, los cuales resultan contaminados con las larvas infectivas del tercer estadio que pueden penetrar la mucosa gástrica o intestinal, produciendo lesiones a ese nivel. Numerosas especies de peces y cefalópodos actúan como segundos hospederos intermediarios, en los cuales las larvas se encapsulan en los tejidos o vísceras transformándose en larvas del tercer estadio.

Los anisákidos de la especie *A. simplex* plantean un riesgo para la salud humana por desencadenar diferentes cuadros clínicos:

(i) la anisakiosis gástrica comienza entre 1 y 2 horas luego de ingesta de las larvas y la intestinal, a los 5-7 días. La enfermedad puede transcurrir con un intenso dolor abdominal debido a la acción traumática ocasionada por el diente boreal del parásito al erosionar y perforar la pared gástrica o intestinal. También puede provocar obstrucción intestinal, diarreas, úlceras, abdomen agudo, con o sin náuseas y vómitos, entre otros.

(ii) la anisakiosis ectópica, menos frecuente, es debida a la migración de las larvas hacia la cavidad peritoneal o pleural, hígado, páncreas y ovario.

(iii) la anisakiosis alérgica mediante reacciones de hipersensibilidad mediadas por IgE a las sustancias químicas que los gusanos dejan en el pescado. Esto da lugar a la aparición de una amplia variedad de síntomas que van desde reacciones muy leves hasta otras muy intensas: náuseas, vómitos, diarreas, calambres intestinales, urticaria, dermatitis, eczema, angioedema o picazón y en el tracto respiratorio, con aparición de rinitis, asma y edema de laringe. Es importante remarcar que el cocinado del pescado no previene estos cuadros alérgicos pues los alérgenos implicados son termo y ácido-estables.

Aparece con frecuencia en poblaciones en las que el pescado se consume crudo. Las áreas con mayor nivel de ocurrencia son: Japón (tras comer *sushi* o *sashimi*) donde se contabilizan el 95% de los casos de esta enfermedad que se producen en el mundo, Escandinavia (del hígado de bacalao), los Países Bajos (por comer arenques infestados y fermentados), y a lo largo de la costa pacífica de Sudamérica (por comer ceviche).

En Argentina, hasta el momento, no se han registrado casos humanos por anisakidosis, excepto en el año 2011 cuando Menghi y otros (2011) hallaron un único caso de una niña de 9 años en la provincia de Buenos Aires.

Trichostrongilosis

Es producida por diversas especies de *Trichostrongylus* spp., parásitos del intestino delgado de bovinos y ovinos, y ocasionalmente puede infestar al hombre. Se trata de nematodos de ciclo directo, donde los huevos son eliminados a través de las heces del hospedador y en el suelo se desarrolla la larva infectante, la cual es ingerida mediante el pastoreo. Numerosos casos fueron reportados para Asia y ocasionalmente en América Latina, en áreas donde las personas y el ganado están en estrecho contacto.

En el ganado producen daño en la mucosa intestinal o estomacal, dependiendo la especie involucrada, por lo que provoca enteritis o gastritis, diarrea, o estreñimiento, decaimiento, pérdida de apetito y peso, hasta la muerte en animales jóvenes.

En general, *Trichostrongylus* spp. aparecen asociada con otros nematodos gastrointestinales, tales como especies pertenecientes a los géneros *Haemonchus*, *Ostertagia*, *Nematodirus*, *Cooperia* que son causantes de la afección llamada gastroenteritis verminosa ocasionando graves pérdidas en la producción de carne bovina.

Habitualmente en el hombre la infección es asintomática, excepto en los casos de infección masiva, donde se registran signos de enteritis con diarrea, hemorragia y anemia secundaria.

Ascariosis

La ascariosis es otra geohelmintiosis de distribución mundial que se presenta en climas húmedos, tropicales y templados. El agente etiológico es *Ascaris suum* que afecta principalmente a cerdos entre 2 y 5 meses de edad y luego declina, causando pérdidas económicas en el período de engorde y también decomisos de los hígados afectados.

Este nematodo es frecuente en explotaciones donde la concentración de cerdos suele ser elevada o en aquellas granjas con malas o deficientes condiciones sanitarias, donde el suministro de alimentos se realiza en el suelo y las cuales, rara vez o nunca se encuentran limpias.

La prevalencia y perjuicio económico de esta parasitosis varía notablemente en relación al sistema de manejo, características de los alojamientos, medidas higiénico-sanitarias, localización geográfica de la explotación y edad del cerdo. Todas estas variables influyen en las condiciones básicas de los estadios pre-parásitos, mecanismos de transmisión y respuesta inmune del hospedador frente a los diferentes parásitos.

Los estadios larvales actúan a nivel del hígado y pulmón y los adultos en intestino delgado. Desde el punto de vista clínico, provocan retraso en el crecimiento y trastornos digestivos y respiratorios.

Nematodos parásitos de insectos

Los nematodos constituyen un grupo de parásitos y patógenos comunes principalmente en insectos que pueden producir importantes epizootias naturales con elevadas prevalencias. Son capaces de regular las poblaciones de insectos y mantenerlas por debajo de los niveles de daño económico. Existen registros además en crustáceos, anélidos y arácnidos. El tamaño varía en los distintos grupos con longitudes de 3-6 mm en los Rhabditidae y hasta 50 cm en los Mermithidae.

Existen especies asociadas a insectos cuya relación va desde una foresis (Rhabditidae) a parasitismo (Thelastomatidae), parasitoidismo (Mermithidae) o patogénesis (Heterorhabditidae, Steinernematidae). Muchos pueden provocar la muerte y/o la esterilización de su hospedador, por lo que son considerados excelentes agentes de control biológico de insectos considerados plagas de interés sanitario y agrícola (Mermithidae, Heterorhabditidae, Steinernematidae).

Algunos de estos parásitos de invertebrados tienen características únicas, no solo con el resto de los nematodos, sino con respecto al reino animal. Como ocurre con *Sphaerularia bombi*, cuyas hembras parásitas son capaces de introducir su sistema reproductor dentro de la cavidad del cuerpo del abejorro hembra y usar sus células uterinas para absorber los nutrientes. Otros tienen la característica particular, de llevar consigo en simbiosis una bacteria hacia la cavidad general del cuerpo de los insectos; como se observa en los géneros *Steinernema* y *Heterorhabditis*. Esta bacteria, mata y licúa los tejidos del hospedador, facilitando así el parasitismo del nematode. Estos pueden ser criados masivamente en insectos vivos (*in vivo*) o en medios artificiales (*in vitro*).

Los nematodos como agentes de control biológico

En la actualidad, las familias Heterorhabditidae y Steinernematidae, son usadas como insecticidas microbianos y producidos comercialmente por varias compañías alrededor del mundo. Para la producción de entomonematodos se ensayan diferentes métodos de cría "in vitro" e "in vivo" a fin de resolver el medio más óptimo. Estos entomonematodos pueden ser producidos en un hospedador susceptible: grillos, tenebriónidos, coleópteros y lepidópteros. Entre los más usados por su gran susceptibilidad se encuentran las larvas de *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) y de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae).

La utilización de enemigos naturales constituye uno de los pilares del manejo integrado de plagas, cuyo objetivo es reducir a niveles económicos la población de una plaga por medio de la utilización de diferentes estrategias de control, entre las que se encuentran el mencionado control biológico. Entre las más importantes se encuentran las liberaciones inoculativas, donde el enemigo natural se introduce en una etapa del ciclo vital con el objetivo de aumentar la densidad del patógeno que se encuentra presente en el ambiente de manera de inducir una epizootia natural y favoreciendo su establecimiento o las liberaciones inundativas, buscando inducir la epizootia en un corto plazo, de manera similar al accionar de un insecticida químico, sin importar que el organismo se establezca o no. Los factores involucrados en los procesos epizooticos son muy variados y pueden relacionarse con la susceptibilidad del hospedador al patógeno (comportamiento, fisiología) factores relacionados con la población del patógeno (patogenicidad, infección, virulencia, agresividad, producción de toxinas y del inóculo) y factores ambientales tales como temperatura, humedad, suelo, agroquímicos.

Su efectividad como biocontroladores ha sido comprobada ampliamente. Inclusive a nivel mundial algunas empresas los producen comercialmente con gran éxito y son numerosos los casos de control de insectos con liberaciones inoculativas. Entre los más conocidos se mencionan el control de la polilla taladradora de las grosellas *Synanthedon tipuliformis* (Lepidoptera: Sesiidae), el control del gorgojo negro del vino: *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae), el gorgojo de la raíz de los cítricos: *Pachnaeus litus* (Coleoptera: Curculionidae), el cortador negro: *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae), y el cortador de las gramíneas: *Papapediasis teterrella* (Lepidoptera).

La forma infectiva presenta diferentes requerimientos específicos y diferencias fisiológicas que deben tomarse en cuenta para evaluar la eficiencia de una cepa, tales como condiciones de temperatura, humedad, oxígeno en el suelo, y condiciones de almacenamiento, de lo contrario puede irse directo a un fracaso, aún cuando se apliquen altas concentraciones del nematode para maximizar el contacto entre los mismos y los insectos plaga. La pérdida de agua es un problema que presentan la mayoría de los organismos terrestres, e incluso los nematodos. Esta pérdida gradual de agua del cuerpo provoca una reducción en su metabolismo llamada anhidrobiosis, en la cual se encuentran en un estado de adormecimiento. Se ha establecido que en el estado anhidrobiótico, se incrementa en gran medida la resistencia a elevadas temperaturas, al vacío, la radiación y a los metabolitos tóxicos letales para los organismos activos. La eficiencia del parasitismo en condiciones naturales dependerá del tipo de estrategias que presenten los entomonematodos en la búsqueda, persistencia y viabilidad de la forma infectiva para enfrentar condiciones ambientales adversas y adaptarse a los ciclos de vida de sus hospedadores.

En nuestro país se han citado y estudiado siete especies pertenecientes al género *Steinernema*: *S. carpocapsae*, *S. feltiae*, *S. scapterici*, *S. rarum*, *S. ritteri*, *S. glaser*, *S. diaprepesi*, y una perteneciente al género *Heterorhabditis*: *H. bacteriophora*, con diferentes aislamientos. Este grupo de nematodos presentan una amplia distribución existiendo registros para las provincias de Córdoba, Neuquén, Río Negro, Santa Fe, La Pampa y Buenos Aires. Si bien numerosos estudios han sido realizados, no existen hasta el momento registro de bioinsumos formulados en base a nematodos y su aplicación en condiciones naturales es incipiente.

Bibliografía

- Archelli S. y Kozubsky L. (2008) *Toxoxara* y toxocariosis. *Acta Bioquímica Clínica Latinoamericana* 42 (3): 379-389.
- Anderson R.C. (2000) *Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission*. 2nd ed. CAB International, Wallingford, Oxon, U. K., 650 pp.
- Biodidac (2015) http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm/File_name/nema006b/File_type/gif Último acceso 10 de diciembre de 2015.
- Bolpe J., Scialfa E., Gallicchio O., Ledezma M., Benitez M. y Aguirre P. (2013) Triquinosis en la provincia de Buenos Aires: alimentos involucrados en brotes de la enfermedad. *Revista Argentina de Zoonosis y Enfermedades Infecciosas Emergentes* 8 (1): 9-13.
- Brusca R.C. y Brusca G.J. (2003) *Invertebrates*. 2nd edition. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts. 936 pp.
- Burgos L., Acosta R.M., Fonrouge R.D., Archelli S.M., Gamboa M.I., Linzitto O.R., Linzitto J.P., Osen B.A. y Radman N.E. (2014) Prevalence of a zoonotic parasite, *Diocetophyma renale* (Goeze, 1782), among male canines in a wild riverside area of La Plata river, province of Buenos Aires, Republic of Argentina. *Revista de Patología Tropical* 43 (4): 420-426.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W. y Seed J.R. (2001) *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 566 pp.
- Camino N. y Achinelly M.F. (2008) *Nemátodos de insectos. Generalidades*. Editorial: Dunken, Buenos Aires. 117 pp.
- Castro A.E. (2004) *Enfermedades Zoonóticas en la Provincia de Mendoza. Conocimiento y prevención*. Zeta Editores. Mendoza, 176 pp.
- Chiodo P., Basualdo J., Ciarmela L., Pezzani B., Apezteguía M. y Minvielle M. (2006) Related factors to human toxocariosis in a rural community of Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 101 (4): 397-400.
- Cuervo P.F., Mera y Sierra R., Waisman V., Gerbeno L., Sidoti L., Albonico F., Mariconti M., Mortarino M., Pepe P., Cringoli G., Genchi C. y Rinaldi L. (2013) Detection of *Dirofilaria immitis* in mid-western arid Argentina. *Acta Parasitológica* 58 (4): 612-614.
- Doucet M.E., Bertolotti M.A., Cagnolo S. y Lax P. (2008) Nematodos entomofílicos de la provincia de Córdoba, Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 62, 263-267.
- Fisher M. (2003) *Toxocara cati*: an underestimated zoonotic agent. *Trends in Parasitology* 19 (4): 167-170.
- Flisser A. y Perez Tamayo R. (2006) *Aprendizaje de la parasitología basado en problemas*. Primera edición. Editores de Textos. Mexicanos. México, 599 pp.
- Fontanarrosa M.F., Vezzani D., Basabe J. y Eiras D.F. (2006) An epidemiological study of gastrointestinal parasites of dogs from Southern Greater Buenos Aires (Argentina): age, gender, breed, mixed infections, and seasonal and spatial patterns. *Veterinary Parasitology* 136 (3): 283-295.

- García L.D., López M., Bojanich M.V., Laffont H.M. y Alonso J.M. (2012) Detección de IgG anti *Toxocara canis* en perros de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Revista de Veterinaria* 23 (1): 69-70.
- Goater T.M., Goater C.P. y Esch G.W. (2014) *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites, 2nd Ed.* Cambridge University Press, New York, 497 pp.
- Holterman M., van der Wurff A., van den Elsen S., van Megen H., Bongers T., Holovachov O., Bakker J. y Helder J. (2006) *Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades.* *Molecular and Biology Evolution* 23 (9): 1792-1800.
- Klinge M.E.S., Robayo P.C. y Barreto C.A.M. (2011) *Dirofilaria immitis*: una zoonosis presente en el mundo. *Revista de Medicina Veterinaria* (22): 57-68.
- Lee A.C., Schantz P.M., Kazacos K., Montgomery S.P. y Bowman D.D. (2010) Epidemiologic and zoonotic aspects of ascarid infections in dogs and cats. *Trends in Parasitology* 26 (4): 155-161
- Maggenti A. (1981) *General nematology.* Springer-Verlag New York, USA, 372 pp.
- Mancebo O., Russo A., Bulman G., Carabajal L. y Villavicencio de Mancebo V. (1992) *Dirofilaria immitis*: características, prevalencia y diagnóstico de la dirofilariasis en la población canina en áreas urbanas, suburbanas y rurales de la Provincia de Formosa (Argentina), y descripción de la enfermedad en el coati común (*Nasua solitaria*). *Pets* 8: 95-117.
- Marquart C.W., Demaree R.S. y Grieve R.B. (2000) *Parasitology and Vectors.* Academic Press, San Diego, California, USA, 702 pp.
- Martin U.O., Machuca P.B., Demonte M.A. y Contini L. (2008) Estudio en niños con diagnóstico presuntivo de toxocariasis en Santa Fe, Argentina. *Medicina (Buenos Aires)* 68 (5): 353-357.
- McCarthy J. y Moore T. (2000) Emerging helminth zoonoses. *International Journal of Parasitology* 30: 1351-1360.
- Mehlhorn H, D Düwel y Rhaether W. (1992) *Atlas de Parasitología Veterinaria.* Grass Ediciones, Barcelona, 436 pp.
- Meldal B.H.M., Debenham N.J., De Ley P., Tandingan De Ley I., Vanfleteren J.R., Vierstraete A.R., Bert W., Borgonie G., Moens T., Tyler P.A., Austen M.C., Blaxter M.L., Rogers A.D. y Lamshead P.J.D. (2007) An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42 (3): 622-636.
- Menghi C.I., Comunale E. y Gatta C.L. (2011) Anisakiosis: primer diagnóstico en Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Venezolana de Microbiología* 31: 71-73.
- Milano A.M.F., Oscherov E.B., Legal A.S. y Espinoza M.C. (2007) La vivienda urbana como ambiente de transmisión de algunas helmintiasis caninas de importancia zoonótica en el Nordeste Argentino. *Boletín de Malariología Salud Ambiental* 47 (2): 199-204.
- Minvielle M.C., Taus M.R., Ciarmela M.L., Francisoni M., Barlasina M., Pezzani B., Gasparovic A., Raffo A. y Goldaracena C. (2003) Aspectos epidemiológicos asociados a toxocarosis en Gualeguaychú, Entre Ríos: Argentina. *Parasitología Latinoamericana* 58 (3-4): 128-130.
- Mitrevva M. y Jasmer D.P. (2006) Biology and genome of *Trichinella spiralis*. *En: WormBook* (Ed.) The C. elegans Research Community, WormBook, doi/10.1895/wormbook.1.124.1. <http://www.wormbook.org>
- Moore J. (2002) *Parasites and behaviour of animals.* Oxford University Press, Oxford, New York, 315 pp.
- Muller R. (2002) *Worms and human disease.* 2nd edition. CABI publishing, New York, USA, 300 pp.

- Nagasawa K. (1990) The life cycle of *Anisakis simplex*: a review. En: Ishikura H. y Kikuchi K. (Eds.). *Intestinal Anisakiasis in Japan. Infected fish, sero-immunological diagnosis, and prevention*. Springer, Japan, 31-40.
- Navone G.T. (1989) *Pterygodermatites (Paucipectines) kozeki* (Chabaud y Bain, 1981) n. comb., parásito de *Lestodelphys halli* Tate, 1934, *Didelphys albiventris* L. y *Thylamys pusilla* (Desmarest) de la República Argentina. Anatomía y posición sistemática. *Revista Ibérica de Parasitología* 49: 219-226.
- . y Lombardero O. (1980) Estudios parasitológicos en Edentados Argentinos. I. *Pterygodermatites (Pterygodermatites) chaetophracti* sp. nov. en *Chaetophractus villosus* y *Dasypus hybridus* (Nematoda, Spirurida). *Neotropica* 26: 65-70.
- Noemí I. y Rugiero E. (1998) Larvas migrantes. En: Atías A. (ed). *Parasitología Médica* 3ª ed. Publicaciones Técnicas Mediterráneo Ltda. Santiago de Chile, pp. 332-337.
- Notarnicola J. y Navone G.T. (2007) Dirofilariosis canina: microfilaremia en perros de la ribera del Río de la Plata, Argentina. *Revista Veterinaria* 18 (2): 95-100.
- Peguero Y.V., Llorens Y.G., Ponce J.D.M. y Vázquez A. (2006) Comparación del parasitismo gastrointestinal en cerdos estatales y privados en diferentes categorías. *Revista de Producción Animal* 18: 141-144.
- Pinilla J., Dasilva N., González C. y Tepper R. (2008) Prevalencia e intensidad de infección de parásitos gastrointestinales en cerdos alojados en diferentes sistemas de producción. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología* 23: 51-61.
- Quentin J.C. (1969) Essai de classification des nématodes Rictulaires. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Ser A*: 1-115 pp.
- Quiroz RH. (1999) *Parasitología y Enfermedades Parasitarias de Animales Domésticos*, Editorial Limusa, México, 876 pp.
- Roberts L.S. y Janovy J.J.Jr. (2009) *Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill Publishers, 8th edition, USA, 701 pp.
- Rogers W. P. (1960) The physiology of infective processes of nematode parasite; the stimulus from the animal host. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 152 (948): 367-386.
- Rohde K. (1993) *Ecology of Marine Parasites*. 2nd ed. CAB International, Wallingford, U.K, 320 pp.
- Ruppert E.E., Fox R.S. y Barnes R.D. (2004). *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach, 7th Ed* Brooks/Cole Thompson, Belmont, 962 pp.
- Smyth J.D. (1994) *Introduction to Animal Parasitology*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K., 549 pp.
- Suárez V.H., Miranda A.O., Arenas S.M., Schmidt E.E., Lambert J., Schieda A., Felice G., Imas D., Sola E., Pepa H., Bugnone V., Calandri H. y Lordi L.V. (2011) Incidencia y control de los nematodos gastrointestinales bovinos en el este de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 37 (1): 26-36.
- Sutton C.A. (1984) Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica Argentina. XIII. Nuevos nematodos de la Familia Rictulariidae. *Neotropica* 30: 141-152.
- Trillo-Altamirano M., Carrasco A. y Cabrera F. (2003) Prevalencia de helmintos enteroparásitos zoonóticos y factores asociados en *Canis familiaris* en una zona urbana de la ciudad de Ica, Perú. *Parasitología Latinoamericana* 58: 136-141.
- Ugbomoiko U.S., Ariza L. y Heukelbach J. (2008) Parasites of importance for human health in Nigerian dogs: high prevalence and limited knowledge of pet owners. *BMC Veterinary Research* 4: 49-57.

- Vezzani D., Eiras D.F. y Wisnivesky C. (2006) *Dirofilariasis* in Argentina: historical review and first report of *Dirofilaria immitis* in a natural mosquito population. *Veterinary Parasitology* 136 (3): 259-273.
- Vignau M.L., Venturini L.M., Romero J.R., Eiras D.F. y Basso W.U. (2005) *Parasitología Práctica y Modelos de Enfermedades Parasitarias en los animales domésticos*. 1era edición. Facultad de Ciencias Veterinarias (UNLP), La Plata, 194 pp.
- Viñas Domingo M. (2014) *Implicación de ascáridos no diagnosticables por estudio coproparasitológico en urticarias de origen desconocido*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Departamento de Medicina, España. 125 pp.
- Wisnivesky C. (2003) *Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias*. Libro Universitario Regional, Costa Rica, 398 pp.

CAPÍTULO 10

Phylum Nematomorpha

M. Fernanda Achinelly y Juliana Notarnicola

Uno no puede enseñarle nada al hombre, solo puede permitirle aprender por sí mismo.

GALILEO GALILEI

Los nematomorfos son un grupo de parásitos de forma vermiforme con aspecto de crin, largos y delgados. Los adultos pueden medir de 10 a 70 cm, pudiendo llegar hasta varios metros. Son llamados vulgarmente pelos de agua. El *Phylum* incluye dos órdenes: los Nectonematida, parásitos de crustáceos marinos como cangrejos y camarones y los Gordiida, generalmente parásitos de artrópodos terrestres tales como grillos, saltamontes, escarabajos, mantis y cucarachas.

Se encuentran en ambientes marinos o de aguas continentales (manantiales, arroyos de montaña, mares, cursos de agua temporarios, aguas subterráneas). En primavera y verano se observan con mayor frecuencia machos y hembras que se agregan en bolas apretadas o nudos gordianos durante el apareamiento.

Características generales

Los nematomorfos son triblásticos, bilaterales, vermiformes y carecen de segmentación. Poseen una cutícula sin cilios. Internamente, solo poseen una capa de musculatura longitudinal y un intestino rudimentario no funcional. La cavidad del cuerpo está presente en los Nectonematida, en tanto que en los Gordiida se encuentra invadida por células mesenquimáticas. Carecen de sistema excretor, respiratorio y circulatorio. Son formas dioicas, con fertilización interna y las hembras depositan los huevos en cadenas gelatinosas. Los adultos presentan gónadas cilíndricas, que desembocan en ambos sexos en una cloaca. Suelen ser confundidos con nematodos, especialmente con aquellos de la familia Mermithidae.

Forma y Función

Externamente presentan colores que van desde el amarillo al marrón. Suele existir dimorfismo sexual. Los machos son más cortos que las hembras y el extremo posterior está enrollado ventralmente.

El extremo anterior o calota es cónico en ambos sexos (Fig.10.1), ligeramente adelgazado, falto de pigmentación, que se continúa con un anillo oscuro o banda pigmentada del que parten dos líneas longitudinales, dorsales y ventrales respectivamente hasta el extremo posterior.

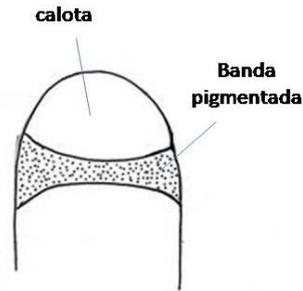


Figura. 10.1. Morfología del extremo anterior.

El extremo posterior en los machos termina en dos lóbulos (Fig. 10. 2), excepcionalmente puede ser entero. Existen formaciones cuticulares rodeando el orificio cloacal tales como cepillos peri-cloacales, tubérculos, pelos, saliencias espiniformes o pliegues cuticulares. El extremo posterior en las hembras generalmente es entero con el orificio cloacal terminal o trilobulado como en el género *Paragordius*.

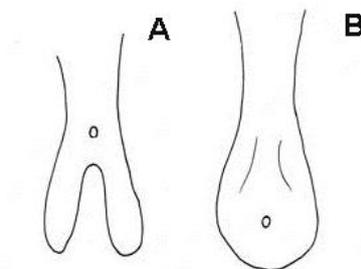


Figura. 10.2. Morfología del extremo posterior y localización de la cloaca. A. macho. B. hembra.

Pared del cuerpo, soporte y locomoción

La cutícula, secretada por la epidermis, es gruesa, está formada por dos capas y muda a medida que el animal crece (Fig. 10. 3).

La capa externa homogénea presenta salientes, verrugas o papilas denominadas areolas. Las areolas pueden proyectarse como papilas cónicas con cerdas, mientras que en otras presentan poros. Los espacios interareolares también pueden tener cerdas o poros según la especie. La disposición y morfología de estas estructuras son de importancia taxonómica. Las areolas coronadas son típicas del género *Chordodes*. Entre las formas subtropicales se destaca *Chordodes brasiliensis* por presentar hasta seis tipos diferentes de areolas.

La capa interna fibrosa está compuesta por un estrato de fibras de colágeno.

La epidermis consta de una única capa de células epiteliales cúbicas o columnares y cubre todo el cuerpo. En los Gordiida forma un cordón epidérmico ventral que contiene al cordón nervioso, en tanto que los Nectonematida aparece además un cordón epidérmico dorsal. La epidermis descansa sobre una lámina basal delgada. Por debajo de la misma se encuentra la capa muscular. Los músculos, al igual que en los Nematoda se disponen longitudinalmente.

La cavidad del cuerpo está constituida por un blastocele remanente en los Nectonematida y en los Gordiida está invadido por células mesenquimáticas (Fig. 10. 3).

Las características hidrostáticas de la cavidad corporal, junto a la gruesa cutícula, constituyen los elementos de soporte el cuerpo.

Los nematomorfos semi-terrestres y de aguas continentales utilizan los músculos para desplazarse por movimientos de enrollamiento y desenrollamiento (movimiento ondulatorio como un látigo). Los marinos en tanto nadan y utilizan movimientos ondulatorios y sedas natatorias.

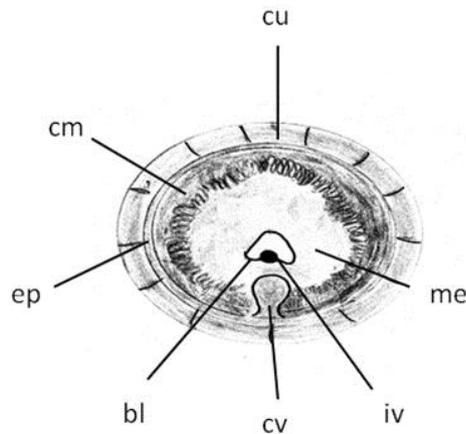


Figura 10.3. Esquema del corte transversal de un nematomorfo (Gordiida) a nivel medio del cuerpo. Abreviaturas: bl, blastocela; cu, cutícula; cm, capa muscular; cv, cordón ventral; ep, epidermis; iv, intestino vestigial; me, mesénquima.

Organización interna

Sistema digestivo

El sistema digestivo consiste en un tubo alargado que recorre toda la longitud del cuerpo. La boca se localiza en la calota, de posición apical o ventral y se continúa con el esófago celular (Fig. 10.4). La boca puede o no estar presente en los adultos, y dependiendo de las especies, el esófago puede estar cuticularizado o no, o bien estar ausente. A continuación se localiza el intestino, que corre dorsal al cordón nervioso ventral, es hueco y desemboca en la parte anterior de la cloaca en los machos y en la región dorsal en las hembras, por desplazamiento del receptáculo seminal. La cloaca está tapizada por cutícula. En la mayoría de los adultos el intestino no es funcional.

El intestino, en los juveniles, está implicado de forma activa en la absorción y en el almacenamiento de nutrientes que llegan hasta él a través de la pared del cuerpo. Además, puede tener un papel importante en la excreción.

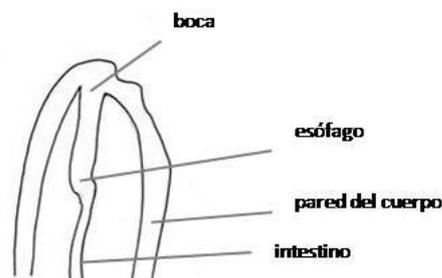


Figura 10.4. Esquema del sistema digestivo.

Sistema circulatorio, intercambio gaseoso, excreción y osmorregulación

El transporte interno se produce por difusión a través de la cavidad del cuerpo y el mesénquima, probablemente favorecido por movimientos del cuerpo.

La excreción y osmorregulación probablemente se producen a nivel celular y no existen protonefridios ni otra estructura para dichas funciones.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos

El sistema nervioso consiste en una masa cerebral circumentérica y un cordón nervioso ventral no ganglionado que corre a lo largo del cuerpo ligado al cordón epidérmico ventral por la lámina neural. El cerebro es altamente derivado y carece de la estructura tri-anular típica de otros Cycloneuralia.

El ganglio cerebroide está situado en la calota y se diferencian dos tipos de células: las células nerviosas gigantes y las células nerviosas pequeñas. A lo largo de todo el nervio ventral se presentan fibras ramificadas que inervan la superficie del cuerpo.

En el extremo posterior, los machos pueden presentar un ganglio cloacal dividido en dos ramas que inervan la musculatura de los lóbulos caudales. Todos los nematomorfos son sensibles al tacto y aparentemente algunos lo son a sustancias químicas. Los machos adultos son capaces de detectar hembras desde una cierta distancia. Posiblemente algunas areolas son táctiles y otras quimiorreceptoras.

Reproducción

Los nematomorfos son dioicos. El aparato reproductor masculino está formado por uno o dos testículos cilíndricos. Cada testículo está unido a la cloaca por un corto espermiducto que en algunos casos está dilatado y actúa como vesícula seminal. El aparato genital femenino consta de dos ovarios tubulares.

En el apareamiento la hembra se mantiene inactiva y los machos móviles. Cuando un macho localiza a una hembra receptiva, se enrolla rodeándola y le transfiere un espermátforo o una gota de esperma cerca del poro cloacal de la hembra. Los espermatozoides, aflagelados y con forma de varilla, se desplazan al receptáculo seminal donde se almacenan hasta que los óvulos maduran. La fertilización ocurre en el útero. El huevo es oval, hololecítico, con tres membranas y puede medir entre 40 y 50 micras.

Experimentalmente se observó que las hembras comienzan su puesta de ocho a quince días después de la fecundación y ésta dura de cuatro días a dos meses. El desove es en forma de cordones blanquecinos de contornos irregulares cuya longitud varía de 2 a 40 mm que se adhieren a las hojas de las plantas o piedras, o son llevados durante la formación de los nudos o también llamados pelotones sexuales, donde la mayoría de las hembras ya están fecundadas. Entre los comportamientos cabe destacarse la hembra de *Gordius aquaticus* que permanece enrollada, protegiendo los huevos del ataque de depredadores o del efecto de las corrientes de agua hasta que nacen las larvas, muriendo a menudo en esta posición. Los nematomorfos pueden llegar a oviponer hasta seis millones de huevos por hembra. Las larvas nacen al cabo de 15 a 80 días.

Desarrollo y ciclo de vida

Los nematomorfos pasan por tres estados: un estado larval con una larva equinoderiforme que puede ser libre o estar enquistada, un juvenil parásito y un adulto libre (Fig. 10. 5).

La segmentación es total. La primera segmentación se observa al tercer día, al sexto la gástrula y comienzo del desarrollo del mesénquima. A los 15 días el embrión se alarga antero-posteriormente y adquiere simetría bilateral. A los 20 días aparecen esbozados los principales órganos. El aparato perforante es lo último en diferenciarse, por este motivo, puede observarse un cambio de coloración en la masa de huevos de blanquecino a grisáceo.

Tanto la larva como el adulto son de vida libre y no se alimentan ni transforman, mientras que en la etapa parásita presentan mucha actividad metabólica por el desarrollo de los órganos, especialmente el sistema reproductor.

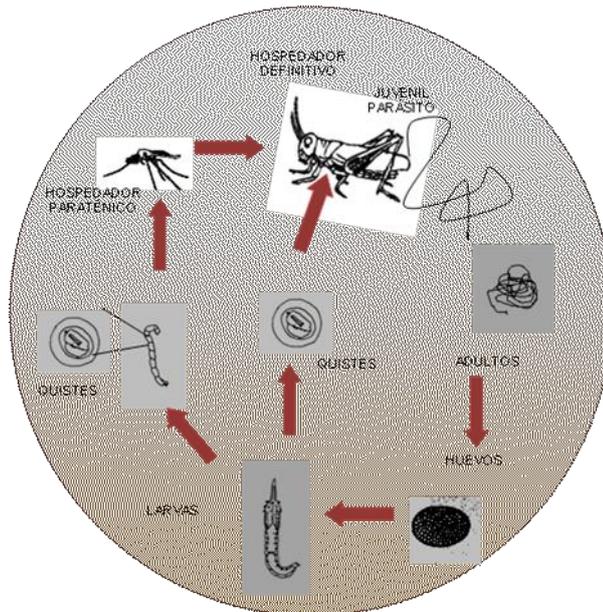


Figura 10. 5. Ciclo de vida.

Morfología de la larva

Para emerger del huevo, la larva hace presión con el aparato perforante, realiza un movimiento de vaivén y junto con la acción de sustancias fermentantes, rompe la cáscara del huevo.

La larva de los Gordiida, se asemeja a un pequeño verme cilíndrico y según las especies llega a medir entre 50 a 100 micras de longitud. Está dividida en dos regiones por un septo interno que separa la región preseptal de la región postseptal. La región preseptal presenta un introveto eversible armado con un estilete central y una probóscide espinosa protrusible (Fig. 10.5). La parte posterior de la región preseptal y la región postseptal presenta una cutícula con finas anulaciones. Algunos autores mencionan un número fijo de anillos (i.e.: 22 a 24 en la larva de *Chordodes morgani*).

La probóscide contiene estructuras cuticulares en forma de espinas y estiletos, los cuales quedan completamente retraídos en la región preseptal. Las espinas están dispuestas en tres círculos. El anillo externo presenta seis espinas y la espina ventral esta ahorquillada, dando el aspecto de poseer siete espinas, el anillo medio e interno presenta, respectivamente, seis espinas lanceoladas y seis aguzadas. El estilete puede estar formado por tres densas varillas cuticulares como en *Paragordius* spp. y *Gordius* spp. El extremo posterior de la región postseptal presenta un número variable de espinas terminales.

La morfología interna de la larva en la región preseptal consiste principalmente en musculatura atravesada por un canal cuticularizado que termina en una glándula. El aparato glandular está formado por ocho células granulosas cuyo conducto desemboca en la trompa y segrega mucus al exterior.

En el septo se insertan los músculos retractores de la trompa y los músculos de las coronas de espinas.

En la región postseptal aparecen dos estructuras: la glándula postseptal y el pseudointestino en forma de saco. Se desconoce la función de ambas estructuras. El sistema nervioso posee una doble cadena de núcleos epidérmicos ventrales, no separado aún del ectodermo.

Las larvas tienen un tiempo de vida libre donde pueden moverse por acción de los movimientos de la trompa, pudiendo quedar en estado de latencia por varios meses debido a la secreción de líquido mucoso por el saco intestinal que se endurece en contacto con el agua, formando un quiste ovoide que se adhiere al sustrato (Fig. 10.5). La larva sale de su estado de latencia al ser ingerida por un hospedador artrópodo, por acción de los jugos gástricos. Una vez dentro del hospedador, las larvas viven en el interior del hemocele absorbiendo nutrientes directamente a través de la pared del cuerpo.

Quistes

El enquistamiento de las larvas se produce rápidamente, posterior a la eclosión, ya que a 24 hs de su nacimiento son incapaces de enquistarse.

Los quistes presentan un cuerpo refringente central ocupado por la larva replegada y un borde claro producido por el mucus (Fig. 10.5). Los quistes de *Gordius aquaticus* pueden permanecer en agua corriente un mínimo de dos meses a temperaturas bajo cero sin perder su viabilidad.

Juveniles y Adultos

Los juveniles tienen forma de gusano, son blanquecinos y se los encuentra dentro del hospedador. Crecen en tamaño hasta alcanzar la forma de adulto. Esto puede tomar desde algunas semanas a varios meses. Los nematomorfos mudan a la forma adulta en el ambiente acuático al emerger del hospedador (Fig. 10.5). Los machos maduran sexualmente antes que las hembras, abandonando primero el hospedador, por lo que se encuentran al comienzo de la primavera en mayor abundancia.

Hospedadores y ciclos de vida

Los ciclos de vida para este *phylum* aún no están bien estudiados. Los nematomorfos parasitan artrópodos, principalmente terrestres.

Durante la fase principal los gusanos crin son parásitos. Después del desarrollo en el hospedador, emergen para copular en el medio acuático. Los huevos y larvas tienen lugar en la fase de vida libre, posteriormente estas ingresan a un hospedador. Pueden tener ciclos con desarrollo directo ya sea en un hospedador acuático, como es el caso de *Parachordodes* spp. en *Stenophylax* spp. (Tricoptera) o en un hospedador terrestre como *Gordius* spp. en *Glomeris* spp. (Diplopoda); o tener ciclos indirectos donde aparece un hospedador paraténico con larvas enquistadas (Fig. 10.5).

Las larvas enquistadas de Gordiida se pueden encontrar en casi cualquier animal acuático, que va desde trematodos parásitos de tritones hasta vertebrados, como peces o ranas. Sin embargo, el desarrollo completo se lleva a cabo en un limitado número de hospedadores. Entre los Gordiida estos son, con muy pocas excepciones, los artrópodos, siendo los escarabajos carábidos los hospedadores más comunes en Europa central, los saltamontes en América del Norte y las mantis en las regiones tropicales y subtropicales. En Sudamérica se los encuentra parasitando a Mántidos, Arácnidos y Blatarios.

Vías de transmisión

La infección se realiza por vía oral, por ingestión de larvas, quistes u hospedadores que contienen larvas enquistadas (hospedadores paraténicos) (Fig. 10.5). La larva equinoderoide de los Gordiida es bentónica y puede permanecer libre durante 2 semanas hasta infectar a su hospedador. Puede penetrar activamente la piel del hospedador y enquistarse en el tejido si no encuentra las condiciones favorables, o ingresar pasivamente al ser ingerida atravesando el epitelio del tracto digestivo.

Si el hospedador, usualmente un artrópodo, ingiere los quistes libres en el agua, estos se alojarán preferentemente en el cuerpo graso, sufriendo importantes transformaciones que podrían considerarse una metamorfosis. Estos quistes se diferencian de los de vida libre por presentar una gruesa pared, producto de la reacción del hospedador, que puede observarse a simple vista. Una vez en el interior del hospedador, el cuerpo se alarga, se espesa y pierde su segmentación superficial, además se retrae el aparato perforante. La larva se convierte en un verme de coloración blanquecina que se alimenta del hospedador hasta alcanzar el tamaño y desarrollo del adulto con una coloración oscura. Al abandonar el hospedador sus órganos genitales ya han madurado. La salida se realiza por perforación de la pared abdominal en cercanías del ano para alcanzar el agua, donde se realiza el acople y oviposición del hospedador.

La infección por nematomorfos afecta al cuerpo graso, ovarios y testículos del hospedador, provocando castración parasitaria, sin embargo el hospedador no muere. Una vez que emergen los nematomorfos, solo se observa el sistema digestivo del hospedador. Algunos estudios de campo indican que altas cargas parasitarias inducen cierta patología.

Spinichordodes tellinii y *Paragordius tricuspidatus* parasitan ortópteros y causan trastornos en el sistema nervioso del hospedador, provocando un cambio en el comportamiento, lo que ocasiona que busquen cuerpos de agua. Este comportamiento facilita el retorno de los nematomorfos al agua.

En ciclos terrestres, la infección puede realizarse a través de ingesta de quistes o larvas depositados en las hierbas, pudiendo infectarse los hospedadores a través del pastoreo. Inclusive, una misma especie de nematomorfo puede parasitar tanto un insecto de ciclo acuático como terrestre.

Inoue (1962) investigó la forma de infección de la mantis *Tenodera sinensis* por *Chordodes japonensis* (Gordiida) en Japón y observó que las larvas acuáticas de Diptera (*Culex* spp., *Chironomus* spp.) y Ephemeroptera sirven como hospedadores paraténicos de nematomorfos. Las larvas de éstos artrópodos están infectadas con larvas de *C. japonensis*, las cuales se enquistan y soportan la metamorfosis de su hospedador. El modo de infección en *Neochordodes occidentalis* y *Gordius aquaticus* ocurre pasivamente cuando las larvas de los mosquitos ingieren las larvas del nematomorfo y atraviesan activamente la pared intestinal y se enquistan en el tejido adyacente.

Existen registros accidentales de parasitismo en vertebrados, incluyendo el hombre.

Características ecológicas de los nematomorfos

Un factor importante para el desarrollo de los nematomorfos en especies de ambientes serranos es la temperatura del agua (constante y fría), la velocidad del agua y la oxigenación. Por ejemplo, especímenes de *Neochordodes uniareolatus* hallados en la orilla y remanso de arroyos de Sierra de la Ventana (Buenos Aires) no superaron los 12 cm. Las especies adaptadas a ambientes de alta montaña son dispersados por la corriente a otros lugares, observándose individuos delgados, largos y con un débil desarrollo de la musculatura (por ejemplo *Gordionus* spp; *Beatogordius* spp) para reducir la superficie de exposición a las corrientes y disminuir la resistencia. Sin embargo las especies de ambientes lénticos pueden presentar mayores dimensiones.

Filogenia y clasificación

Este grupo podría remontarse al Carbonífero. Ejemplares de Gordiida fósiles se han encontrado emergiendo de cucarachas atrapadas en ámbar fosilizado fechado en 15-45 millones de años.

Los nematomorfos comparten algunas apomorfías con los nematodos, tales como la cutícula, con capas de fibras de colágeno cruzadas, la pared del cuerpo solo con musculatura longitudinal y el cordón longitudinal ectodérmico, lo que hace incuestionable que los dos grupos constituyen un grupo monofilético. En cambio, los nematodos presentan células musculares que poseen un proceso apical hacia el cordón nervioso, y este está ausente en los nematomorfos. Otros caracteres como la ausencia de epicutícula, los espermatozoides en forma de varilla y la diferencia entre los estadios de larva y adulto, claramente distingue a los nematomorfos de los nematodos.

Los nematomorfos han retenido el introvertido en la larva y redujeron considerablemente el sistema digestivo en la línea de especialización hacia el parasitismo. El introvertido retráctil con espinas y un cono no eversible en la larva de los nematomorfos recuerda al introvertido de los kinorinco y loricíferos por lo cual se han indicado como grupo hermano. Sin embargo, estudios moleculares entre nematomorfos y nematodos mostraron a los dos grupos como grupos hermanos.

El *phylum* Nematomorpha se compone de dos órdenes: **Nectonematida**, monogénico (*Nectonema*) que incluye cinco especies conocidas y **Gordiida**, que comprende 19 géneros vivientes con más de 300 especies descritas y dos géneros fósiles. Mientras que las especies de *Nectonema* son marinas, los Gordiida se encuentran en aguas continentales, con mayor frecuencia a lo largo de las orillas de los estanques y arroyos, y algunos son semi-acuáticos y viven en suelos húmedos.

Orden Nectonematida. Marinos y planctónicos, con dos filas de setas laterales natatorias. Poseen una amplia cavidad corporal, dos cordones nerviosos, uno dorsal y otro ventral. Un solo género, *Nectonema*.

Orden Gordiida. De aguas continentales o semi-terrestres. Sin setas laterales. Poseen un único cordón nervioso ventral, blastocelo invadido por células mesenquimáticas. Géneros representativos: *Gordius*, *Chordodes*, *Paragordius*.

Gordiida de Argentina

Entre los géneros reportados para la Argentina se pueden citar: *Gordius*, *Gordionus*, *Chordodes*, *Noteochordodes*, *Neochordodes*, *Pseudochordodes*, *Beatogordius* y *Paragordius*. En este sentido, de Villalobos, Zanca, y colaboradores, han contribuido al conocimiento de los Gordiida con una profunda revisión sistemática de la fauna Argentina basada en estudios morfológicos estructurales y ultraestructurales, como así también la ampliación de la distribución geográfica de ciertas especies. Por ejemplo, cabe mencionar los estudios realizados sobre el comportamiento y supervivencia de los adultos y larvas, y las estrategias reproductivas de *Paragordius varius*; revisión del género *Beatogordius* y descripción de nuevas especies.

Bibliografía

- Blair D. (1983) Larval horsehair worms (Nematomorpha) from the tissues of native freshwater fish in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 10: 341-344.
- Bohall P.J., Wells M.R. y Chandler C.M. (1997). External morphology of larvae of *Chordodes morgani* (Nematomorpha). *Invertebrate Biology* 116: 26-29.
- Bolek M.G., Schmidt-Rhaesa A., De Villalobos L.C. y Hanelt B. (2015) *Phylum* Nematomorpha. En: Thorp J. y Rogers D.C. (Eds.). *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. Academic Press. pp. 303-326.
- Carvalho J.C. y Feio J.L. (1950) Sobre alguns gordiáceos do Brasil e da Republica Argentina (Nematomorpha, Gordioidea). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 22: 193-206.
- Cort W.W. (1915) *Gordius* larvae parasitic in trematode. *Journal of Parasitology* 1: 198-199.
- de Villalobos L.C. y Restelli M. (2001) Ultrastructural study of the cuticle and epidermis in *Pseudochordodes bedriagae*. *Cell y Tissue Research* 305: 129-134.
- y Zanca F. (2001) Scanning electron microscopy and intraspecific variation of *Chordodes festae* Camerano, 1897 and *C. peraccae* (Camerano, 1894) (Nematomorpha: Gordioidea). *Systematic Parasitology* 50: 117-125.
- , Schmidt-Rhaesa A. y Zanca F. (2003) Revision of the genus *Beatogordius* (Gordiida, Nematomorpha) II South American species with inclusion of two new species. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 115-128.
- , Rumi A., Núñez V., Schmidt-Rhaesa A. y Zanca F. (2003) Paratenic hosts: larval survival strategy in *Paragordius varius* (Leidy, 1851) (Gordiida, Nematomorpha). *Acta Parasitologica* 48: 98-102.
- Garey J.R. y Schmidt-Rhaesa A. (1998) The essential role of "minor" *phyla* in molecular studies of animal evolution. *American Zoology* 38: 907- 917.
- Hanelt B. y Janovy J.J. (1999) The life cycle of a horsehair worm, *Gordius robustus* (Gordioidea: Nematomorpha). *Journal of Parasitology* 85: 139- 141.
- (2002) Morphometric analysis of nonadult characters of common species of American gordiids (Nematomorpha: Gordioidea). *Journal of Parasitology* 88: 557-562.
- Inoue I. (1962) Studies on the life history of *Chordodes japonensis*, a species of Gordiacea III. The modes of infection. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 35: 12-19.
- Meldal B.H., Debenham N.J., De Ley P., De Ley I.T., Vanfleteren J.R., Vierstraete A.R., Bert W., Borgonie G., Moens T., Tyler P.A., Austen M.C., Blaxter M.L., Rogers A.D. y Lamshead P.J. (2007). An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 622-636.
- Miralles D. (1976) Notas sobre gordiáceos argentinos I. *Neotropica* 22: 77-80.

- (1977) Notas sobre gordiáceos argentinos II. *Neotropica* 23: 7-10.
- (1980) Observaciones bioecológicas sobre gordiáceos de Ventania. *Neotropica* 26: 217-224.
- y de Villalobos C. (1993) Gordioidea: distribución en la Argentina y la región neotropical. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina* 13: 5-32.
- Schmidt-Rhaesa A. (2001) The life cycle of horsehair worms (Nematomorpha). *Acta Parasitologica* 46: 151-158. 686.
- (2012). Nematomorpha. En Schmidt-Rhaesa A. (Eds.). Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Volume 1 Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera. de Gruyter, Berlin-Boston, pp. 29-146.
- Telford M.J., S.J. Bourtat, A. Economou, D. Papillon y Rota-Stabelli O. (2008) The evolution of the Ecdysozoa. *Philosophical Transaction of the Royal Society B* 363: 1529-1537.
- Winnepenninckx B., Backeljau T., Mackey L.Y., Brooks J.M., De Wachter R., Kumar S. y Garey J.R. (1995) 18S rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distinct clades. *Molecular Biology and Evolution* 12: 1132-1137.
- Zanca F. (2003). *Gordiida (Nematomorpha) de la República Argentina*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, 143 pp.
- , Schmidt-Rhaesa A., De Villalobos C. y Achiorno C. (2006). Revision of the genus *Chordodes* (Gordiida, Nematomorpha) from Africa. II Ultrastructural redescription of *C. africanus* Sciacchitano, 1933, *C. hawkeri* Camerano 1902; *C. sandoensis*, Sciacchitano 1937; *C. schoutedeni*, Sciacchitano 1933 and reinterpretation of *Chordodes butensis* Sciacchitano, 1937. *Zootaxa* 1191: 49-59.

CAPÍTULO 11

Artrópodos ectoparásitos

Marcela Lareschi

Se denominan comúnmente *ectoparásitos* a aquellos artrópodos parásitos de vertebrados que se encuentran por fuera del cuerpo de su hospedador. Si bien algunas especies habitan por debajo del tegumento, nunca se localizan en cavidades corporales. Los ectoparásitos representan un grupo sumamente heterogéneo en cuanto a su taxonomía y biología, que incluye a los ácaros, garrapatas, pulgas y piojos, entre otros. El complejo ectoparásito-hospedador constituye un modelo interesante para estudios teóricos de ecología, evolución y biogeografía. Además, la alternancia entre fases de vida libre y parasitaria que presentan muchos ectoparásitos en su ciclo de vida, les facilita su participación en diferentes eslabones de la cadena epidemiológica, ya sea como parásitos propiamente dicho, vectores de patógenos y hospedadores intermedios de helmintos.

Los artrópodos constituyen el *phylum* con mayor diversidad específica del reino animal, habiéndose reconocido un poco más de un millón de especies. Se caracterizan por tener cuerpo simétrico con presencia de segmentos repetitivos, fenómeno conocido como metamería, acompañada de una tagmatización con división del cuerpo en dos o tres regiones en la mayoría de los casos. El exoesqueleto es quitinoso y lo mudan periódicamente. Presentan apéndices articulados que muestran una plasticidad evolutiva enorme y que han dado lugar a las estructuras más diversas (patas, antenas, mandíbulas, quelíceros, etc.). Poseen un medio interno, que mediante mecanismos de distinto grado de complejidad, les permite colonizar eficientemente todos los biotopos del planeta. El sistema de transporte del oxígeno es muy particular, desde el medio externo puede difundirlo a la sangre a través de la pared corporal (respiración cutánea) o poseer una compleja red traqueal que vehiculiza el oxígeno atmosférico hacia las distintas células que conforman los órganos (respiración traqueal). El mecanismo alimentario también exhibe distintos patrones, desde la simple organización que permite incorporar el alimento por difusión, hasta las más complejas estructuras, de origen apendicular o no, que posibilitan la obtención, ingestión y posterior digestión del alimento.

Acari (Chelicerata)

Los Acari comprenden a los artrópodos conocidos como ácaros y garrapatas, son sumamente diversos y con distribución mundial. Un importante número ha desarrollado una relación íntima con otros animales, que va desde el comensalismo al parasitismo. Esta diversificación de los Acari en diferentes modos de vida, fue acompañada con una diversificación en su morfología y en adaptaciones de su ciclo de vida, que afectan la forma del cuerpo y apéndices bucales, y las estrategias que influyen en la supervivencia y la reproducción. La mayoría de las especies ectoparásitas habitan en el tegumento de anfibios, reptiles, aves y mamíferos, y una pequeña proporción en el tracto respiratorio, oído medio e interno y fosas nasales de estos animales (Guimarães y otros, 2001).

Los ácaros ectoparásitos de vertebrados se alimentan de sangre, linfa, restos dérmicos y secreciones sebáceas que ingieren al perforar el tegumento, causando gran irritación a sus hospedadores debido al

dolor producido por las picaduras. Gran parte de los ácaros pasan la vida en contacto íntimo con sus hospedadores, propagándose por contacto directo entre ellos. Los Acari no presentan segmentación somática evidente. La mayoría de las especies son microscópicas, pero visibles a ojo desnudo. Excepto en las garrapatas, en los demás Acari el consumo de sangre o líquidos tisulares es modesto, lo que hace que su cuerpo no se expanda notoriamente cuando están ingurgitados.

Un ácaro típico consta de gnatosoma anterior y un idiosoma posterior. La región donde se insertan las patas se llama podosoma, y la posterior a las patas, opistosoma. Las ninfas y los adultos presentan cuatro pares de patas, mientras que las larvas tienen tres. En el gnatosoma se insertan las piezas bucales y el orificio oral, incluye a los palpos y a los quelíceros. Estos últimos son apéndices retráctiles que se mueven dentro de vainas. También se encuentra el hipostoma, que es un órgano medioventral de fijación. En las garrapatas es alargado y presenta ventralmente hileras de dientes retrógrados que le permiten fijarse al tegumento del hospedador. El idiosoma desempeña funciones locomotoras, respiratorias y sensoriales. No presenta segmentación, pero sí presenta surco y suturas. Es fino y flexible y puede estar cubierto dorsal y/o ventralmente por placas esclerotizadas, que desempeñan funciones de protección contra la desecación y los depredadores. Ventralmente suelen presentar una placa anal (alrededor del ano) y una genital o genitoventral (también llamada epiginal) (alrededor del orificio genital), y anterior a ambas, la placa esternal. Dorsalmente el idiosoma presenta setas cuticulares cuya función es sensitiva (mecánica y química) y que siguen un patrón determinado en cada especie, siendo de valor diagnóstico para su identificación. Las patas, con función locomotora, presentan los siguientes siete segmentos, cuya quetotaxia es de importancia taxonómica: coxa, trocánter, fémur, genu, tibia, tarso y pretarso. Los espiráculos son estructuras externas del sistema respiratorio traqueal, su ausencia o presencia, y en este último caso su ubicación, son de importancia taxonómica.

Ciclo de vida

Huevo, un estadio larval (hexápodo), dos estadios ninfales (octópodos) y adulto. Algunas especies son ovíparas, y de otras nacen directamente las larvas vivas.

Clave para reconocimiento de los principales órdenes de Acari (modificada de Guimarães y otros, 2001)

- 1a. Hipostoma sin dientes curvos; espiráculos presentes o ausentes, si están presentes se abren en el gnatosoma o entre coxas II a III, con peritremes alargados; sin órgano de Haller..... 2
- 1b. Hipostoma con dientes curvos; con un par de espiráculos generalmente atrás de coxa IV ubicados en una placa estigmal, con peritremes nunca alargados; con órgano de Haller..... IXODIDA
- 2a. Espiráculos dorsolaterales a coxas II-IV, con peritremes alargados..... MESOSTIGMATA
- 2b. Espiráculos, cuando están presentes, asociados al gnatosoma3
- 3a. Quelíceros quelados; espiráculos y tráqueas ausentes; idiosoma nunca cubierto por placas, sin tricobotrias; cuerpo nunca vermiforme..... SARCOPTIFORMES
- 3b. Quelíceros generalmente adaptados para perforar, algunas veces quelados; tráqueas cuando están presentes se abren en espiráculos asociados a la base del gnatosoma; idiosoma puede presentar placas y tricobotrias; cuerpo algunas veces vermiforme..... TROMBIDIFORMES

Orden Mesostigamata

Los ácaros Mesostigmata se caracterizan por ser visibles a simple vista, miden generalmente alrededor de 0,7 mm de largo y 0,5 mm de ancho. El cuerpo es redondeado u elíptico con un par de espiráculos dorsolaterales a las coxas de las patas IV, con peritremes presentes y alargados, tubuliformes, que se continúan hacia la parte anterior del cuerpo. El idiosoma dorsalmente está cubierto por una placa única en las formas adultas; ventralmente con placas bien esclerotizadas en las hembras y generalmente con una única

placa en los machos llamada holoventral, la cual presenta en la parte anterior el poro genital. Con un par de pedipalpos segmentados y móviles a cada lado del gnatosoma, cuya región basal se denomina anillo basal e incluye los quelíceros y las coxas fusionadas de los pedipalpos. El hipostoma no está adaptado para perforar. Presenta formas de vida libre y parásita de invertebrados, reptiles, aves y mamíferos.

Ciclo de vida

Se desarrollan sobre el hospedador, en sus nidos o en el suelo. Algunas especies son ovíparas, en otras nacen directamente las larvas vivas. Cuando el hospedador natural abandona el nido, buscan otros alternativos. Entre ellos, según su grado de especificidad hospedatoria, puede ser el hombre y/o animales domésticos. Las larvas no se alimentan, mientras que las ninfas y adultos lo hacen de sangre, líquidos tisulares y secreciones sebáceas.

Importancia sanitaria

Producen anemia, dermatitis intensa y en individuos sensibles reacciones alérgicas importantes. Son vectores de virus, bacterias, protozoos y helmintos que afectan a la salud humana y animal. Algunas ejemplos: *Ornithonyssus* spp., *Laelaps* spp. y *Gigantolaelaps* spp.

Clave para las familias del orden Mesostigmata que incluyen especies de interés sanitario

1a. Placa anal cuadrangular con abertura anal en su tercio inferior; placa dorsal estrecha posteriormente con el borde posterior truncado; quelíceros largos con forma de estilete.....DERMANYSSIDAE

1b. Placa anal nunca cuadrangular, abertura anal en el primer o segundo tercio; placa dorsal estrecha o no posteriormente, nunca con el borde posterior truncado; quelíceros con un dedo fijo y otro móvil bien distinguibles, sin forma de estilete.....2

2a. Placa anal alargada con abertura anal en tercio superior; placa dorsal estrecha posteriormente; quelíceros con dedos del mismo grosor todo a su largo, formando una pinza; placa epiginal con borde posterior aguzado; hematófagos.....MACRONYSSIDAE

2b. Placa anal triangular o alargada, con abertura anal generalmente en el tercio medio; placa dorsal no se estrecha posteriormente, con borde posterior redondeado o recto; quelíceros con dedos más anchos en su base, formando una pinza; placa epiginal con borde posterior redondeado o recto; generalmente se alimentan de líquidos tisulares; generalmente no se observa sangre en su interiorLAELAPIDAE

Familia Dermanyssidae

Incluye a *Dermanyssus gallinae* (Fig.11.1), conocida como ácaro rojo o piojo de la gallina, con distribución cosmopolita. *Dermanyssus gallinae* es un ácaro hematófago, común en las gallinas y que también parasita a otras aves domésticas, como pavos, canarios y palomas. También se la encuentra en aves silvestres y puede llegar a alimentarse de mamíferos domésticos y del hombre, ante la escasez de aves en el ambiente. Su picadura es dolorosa e irritante, produciendo una dermatitis. Cuando su número es elevado, puede producir anemia y disminuir la puesta de huevos.

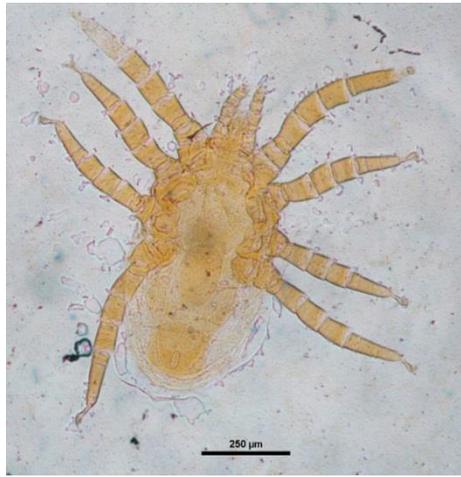


Figura 11.1. *Dermanyssus gallinae* (Dermanyssidae)
(Fotografía al microscopio óptico, gentileza de J. Mendoza y D. M. Barros Battesti).

Familia Macronyssidae

Incluye especies parásitas de reptiles, aves y mamíferos que son hematófagas obligadas. Los juveniles y adultos se encuentran sobre el cuerpo del hospedador, pero pueden abandonarlo y pasar un tiempo en los nidos o en los alrededores, donde además depositan sus huevos. Cuando las crías de los hospedadores abandonan los nidos, los ácaros recurren a hospedadores alternativos, que pueden ser animales domésticos y/o el hombre. Causan severas dermatitis y además pueden ser importantes vectores de patógenos que afectan a animales domésticos y al hombre.

Clave para las especies más comunes de la familia Macronyssidae con importancia sanitaria (modificado de González y otros, 2005)

- 1a. Placa dorsal de la hembra se estrecha posteriormente en forma brusca
 *Ornithonyssus bacoti* (ácaro tropical de los ratones)
- 1b. Placa dorsal de la hembra se estrecha posteriormente en forma gradual
 *Ornithonyssus bursa* (ácaro tropical de la gallina) (Fig.11.2)



Figura 11.2. *Ornithonyssus bursa* (Macronyssidae)
(Fotografía al microscopio óptico).

Familia Laelapidae (Fig. 11.3)

Es una familia muy amplia que incluye especies de vida libre, parásitas de invertebrados y de vertebrados. Son los parásitos más comunes de marsupiales y roedores, mayoritariamente de sigmodontinos, encontrándose tanto sobre el cuerpo de los hospedadores, como en sus nidos y en los microhábitat que estos frecuentan. Evolutivamente, se trata de varias líneas filéticas que progresaron en forma independiente desde la vida libre, o del comensalismo relacionado a los nidos de los mamíferos, al parasitismo. Desde el punto de vista epidemiológico, estos ácaros cumplen un papel importante en la perpetuación de patógenos entre los roedores silvestres, que afectan tanto a animales silvestres como al hombre. Entre los ácaros más comunes se incluyen especies de los géneros *Laelaps*, *Gigantolaelaps*, *Mysolaelaps* y *Androlaelaps*. Como consecuencia de su origen polifilético, la biología de los ácaros es diversa y poco conocida. Si bien el ciclo de vida es el básico para los ácaros, generalmente solo las hembras adultas se colectan de los hospedadores, lo que sugiere que los machos no serían parásitos y permanecerían en los nidos. Asimismo, las hembras de algunas especies pondrían huevos, mientras que otras darían nacimiento a las larvas, o directamente a las protoninfas. No se conoce bien de que se alimentan, se mencionó sangre de los hospedadores, líquidos tisulares, otros artrópodos y hasta heces de estos últimos. Respecto de la afinidad hospedatoria de los laelapidos, antiguamente se creía que eran generalista, pero más recientemente se detectaron variaciones morfológicas intraespecíficas, lo que sugiere la existencia de complejos de especies crípticas.



Figura 11.3. *Androlaelaps misonalis* (Laelapidae)
(Fotografía al microscopio óptico).

Clave para las hembras de los géneros más comunes de la familia Laelapidae (basado en Furman, 1972)

- 1a. Placa epiginal con un par de setas.....2
- 1b. Placa epiginal con 4 pares de setas.....3
- 2a. Placa peritremal se continúa más allá del estigma; placa dorsal menor de 1mm de longitud
.....*Androlaelaps*
- 2b. Placa peritremal no se continúa más allá del estigma; placa dorsal mayor de 1mm de longitud
..... *Gigantolaelaps*
- 3a. Setas centrales de la placa dorsal muy pequeñas; nunca con espinas en las coxas.....*Mysolaelaps*
- 3b. Setas centrales de la placa dorsal medianas o largas; puede presentar espinas en alguna de las coxas.....*Laelaps*

Orden Sarcoptiformes

Son ácaros pequeños que miden entre 0,20 y 1,20 mm de largo. No presentan espiráculos (=estigmas) y por este motivo antiguamente se los llamaba "Astigmata". Presentan el cuerpo redondeado, nunca vermiforme, cubierto por un tegumento muy fino que no presenta placas quitinizadas ni hipertriquias. Tampoco presentan peritremes, pudiendo eventualmente presentar un sistema traqueal que se exterioriza a través de áreas porosas en varias regiones del cuerpo. Las coxas están hundidas en la superficie ventral del cuerpo, los pedipalpos son simples, pequeños, bisegmentados y generalmente comprimidos contra los lados del hipostoma. Los quelíceros son quelados, generalmente en forma de pinzas, adaptados a la masticación. El orden Sarcoptiformes incluye más de 30 familias. Sarcoptidae y Psoroptidae son algunas de las más comunes y de importancia sanitaria.

Familia Sarcoptidae (Fig. 11.4)

Esta familia incluye a *Sarcoptes scabiei*, ácaro de la sarna sarcóptica o escabiosis, que afecta al hombre y a animales domésticos y silvestres, con diferentes variedades asociadas cada una a un hospedador distinto. Son ácaros muy pequeños, con hembras que miden entre 0,3 a 0,5 mm de largo. Idiosoma generalmente corto con una cutícula estriada con varias cerdas especializadas. Patas cortas y cónicas, dispuestas en dos grupos. El par anterior de ambos sexos termina en un pulvilo pedunculado en forma de disco, denominado ventosa o ambulacro, que ayuda al ácaro a asegurarse a la piel del hospedador y facilita su desplazamiento. El tercer y cuarto par de patas son muy cortos en ambos sexos, no se extienden más allá de los márgenes laterales y posteriores del cuerpo. En las hembras, los dos pares de patas posteriores terminan en una cerda larga; mientras que en los machos, solo el tercero termina en una cerca y el cuarto es similar al primer y segundo par de patas. Dorsalmente se observan numerosas líneas paralelas, excepto en una región postgnatosómica.



Figura 11.4. *Sarcoptes scabiei* (Fotografía al microscopio óptico).

Ciclo de vida de *Sarcoptes scabiei*

La hembra fecundada de *Sarcoptes scabiei* cava túneles en el estrato córneo de la piel a una velocidad de 2-3 mm/día y va depositando los huevos (2 a 3 huevos por día) y excremento, además segregan toxinas que causan reacciones alérgicas. Deposita en total 30 a 50 huevos y finalmente muere en el túnel a las 4 a 6 semanas. Tres o cuatro días después los huevos eclosionan y dan lugar a las larvas que excavan hacia la superficie cutánea, donde se movilizan para alimentarse, y por último, reposan en una bolsa de muda. Las ninfas también se movilizan sobre la piel pero pueden permanecer en la bolsa de muda hasta que maduran.

Los machos emergen y copulan con las hembras en la superficie de la piel, o en los nódulos, y luego mueren. Después de la fertilización, las hembras excavan nuevos túneles, que se pueden originar a partir de los nódulos en los que han evolucionado o se forman de nuevo, reiniciando el ciclo, que dura de 10 a 15 días. Las formas contagiosas son las ninfas y los adultos.

Importancia sanitaria

La sarna o escabiosis es una enfermedad de la piel de distribución mundial, sumamente contagiosa. El ácaro no vive más de 2 a 4 días en el ambiente, y el contagio se da por contacto directo entre individuos, o a través del uso común de ropa, toallas y sábanas. El principal síntoma es la picazón insistente, que se intensifica durante las noches y con el calor. El picor está causado por la reacción alérgica del cuerpo al parásito, que se manifiesta con pequeños granos, ampollas y pequeñas úlceras con costras. No causa fiebre, a menos que exista infección. Las lesiones más frecuentes son las pápulas eritematosas y las costras hemáticas. Estas últimas se producen al rascarse. Las lesiones más típicas y que son de gran ayuda para el diagnóstico son los surcos, líneas grisáceas y sinuosas de 1 a 15 mm de largo, que son el reflejo exterior de una galería excavada en la epidermis por la hembra con el fin de desovar, y las vesículas perladas, del grosor de una cabeza de alfiler, producidas por la secreción del parásito. Estas lesiones, que predominan en las muñecas, las caras laterales de los dedos y de las manos, los codos y las nalgas, se extienden a todo el cuerpo. La escabiosis puede ir acompañada por lesiones producidas por microorganismos. Algunas personas presentan pocos síntomas y no es pruriginosa, sin embargo es igualmente contagiosa.

Familia Psoroptidae (Fig.11.5)

Los ácaros de esta familia en general son ectoparásitos de mamíferos. No cavan túneles y viven en la superficie de la piel, especialmente en patas, cola y cuello. Son relativamente grandes con el cuerpo es más largo que ancho, algunos tarsos con pedicelos segmentados y ventosas. En los machos, el tercer par de patas es considerablemente más largo que el cuarto par, presentan ventosas adanales y margen posterior del opistosoma bilobado o ligeramente emarginado. Las especies más comunes de importancia sanitaria son: *Psoroptes* spp., ácaro de la sarna psoróptica, y *Chorioptes bovis*, ácaro de la sarna coriográfica, ambos parásitos de herbívoros domésticos. *Otodectes cyanotis*, ácaro de la sarna otodéctica en perros y gatos, se alimenta de la queratina que se encuentra en la superficie de la piel del canal auditivo, no produce galerías en el tegumento.



Figura 11.5. *Psoroptes* sp. (Fotografía al microscopio óptico).

Clave para las especies más comunes de Sarcoptiformes (modificado de González y otros, 2005)

1a. Con patas largas y delgadas; algunos tarsos con pedicelos segmentados y ventosas.....*Psoroptes* spp.

- 1b. Con patas robustas, generalmente cortas, tarsos nunca con pedicelos segmentados y ventosas.....2
- 2a. Machos sin ventosas en los tarsos del tercer par de patas.....*Sarcoptes scabiei*
- 2b. Machos con ventosas en todos los tarsos; hembras con ventosas en algunos tarsos.....3
- 3a. Hembras con ventosas en tarsos I, II y IV..... *Chorioptes bovis*
- 3b. Hembras con ventosas en tarsos I y II.....*Otodectes cyanotis*

Orden Trombidiformes

Ácaros de forma ovoide o alargada, que miden entre 0,10 y 1 mm. Con el cuerpo poco esclerotizado, con hipertriquias y los espiráculos, cuando están presentes, se sitúan anteriores al gnatosoma o en su proximidad, y por esto son conocidos también como "Prostigmata". Los pedipalpos son libres y desarrollados, quelíceros adaptados para perforar el tegumento, pueden tener forma de lámina o de estilete.

Familia Demodicidae (Fig. 11.6)

La familia presenta un único género, *Demodex* (ácaros de los folículos pilosos), con especies de distribución mundial que parasitan a todos los mamíferos. Se desarrollan en los folículos pilosos, glándulas sudoríparas y sebáceas, y en nódulos linfáticos y sistema circulatorio. Son ácaros muy pequeños y vermiformes, que miden entre 0,1 y 0,4 mm. El opistosoma presenta pseudosegmentación y las patas se ubican en la parte anterior del cuerpo. Los quelíceros tienen forma de estilete, los palpos presentan el segundo artejo más largo, con una espina en el dorso de importancia taxonómica. Se conocen numerosas especies, en algunos casos se encontraron más de una especie en un mismo hospedador.



Figura 11.6. *Demodex* sp. (Fotografía al microscopio óptico).

Ciclo de vida

El ciclo dura entre 13 y 28 días, según la especie, y se desarrolla completamente en el hospedador. La hembra deposita entre 20 y 24 huevos en el folículo piloso. Una vez eclosionados, las larvas y ninfas son arrastradas por el flujo sebáceo a la boca del folículo, donde mudan a adultos.

Importancia sanitaria

Producen dermatitis pruriginosa. Surgen elevaciones en la piel que luego se transforman en vesículas que pueden originar infecciones secundarias. Ocasionan pérdida de pelo, con escamas y seborrea; fiebre, vómitos, disturbios intestinales, cefalea, asma y linfadenopatía regional.

Familia Trombiculidae (Fig. 11.7)

Son ácaros que miden alrededor de 1 mm de largo y presentan el gnatosoma, propodosoma e histerosoma diferenciados. Con ojos presentes o ausentes, si están presentes se encuentran en el propodosoma. Palpos con una garra en la tibia. Quelícero con el dedo móvil con dientes. Abertura genital rodeada por tres pares de ventosas. Cuerpo con hipertriquia. Estigmas abiertos en la base de los quelíceros. En el propodosoma presentan un escudo dorsal, de forma variable, con varias cerdas pectinadas y un par de órganos estigmáticos, de los cuales emergen pelos sensoriales, largos y delgados o claviformes. Las larvas son generalmente coloradas, por eso se los conoce como bichos colorados, y parasitan a los vertebrados. *Eutrombicula alfreddugesi* es una de las especies más comunes que parasita al hombre y a otros vertebrados. Se fijan en zonas delgadas como la axila en número elevado, visualizándose como acúmulos rojos.



Figura 11.7. *Eutrombicula alfreddugesi* (Fotografía al microscopio óptico).

Ciclo de vida

Las larvas de los trombicúlidos se fijan durante días o semanas al hospedador a través de sus apéndices bucales y en número elevado. Luego dejan de alimentarse, se desprenden y mudan a ninfas y adultos, los que copulan y se reinicia el ciclo que dura entre 40 y 75 días. Las ninfas y adultos son de vida libre y predatoras, se alimentan de huevos y formas inmaduras de otros artrópodos.

Importancia sanitaria

Los trombicúlidos producen una dermatitis irritativa, hipersensibilidad e infecciones secundarias en el hombre y animales. Las larvas se alimentan principalmente de sustancias semidigeridas de los tejidos del hospedador, pero pueden ingerir algo de sangre. Cuando están firmemente fijados a la piel, los trombicúlidos inyectan un fluido digestivo que causan desintegración del contenido celular y el material desintegrado es utilizado como alimento. La piel del hospedador se endurece formando un tubo llamado estilostoma, en el cual el aparato bucal del ácaro permanece hasta el final de la alimentación. Este tubo representa una combinación de la reacción del hospedador y de la secreción del ácaro. Una vez alimentado, el ácaro se suelta y continua su desarrollo en el suelo. El líquido digestivo es el causante del prurito en la zona afectada, que puede extenderse en hospedadores más sensibles. Los trombicúlidos son importantes también como vectores de algunas rickettsias.

Orden Ixodida

Son los ácaros de mayor tamaño, llamados comúnmente garrapatas. Los ejemplares de *Boophilus* son los más pequeños (2 mm) y en el otro extremo, las hembras recién alimentadas de *Amblyomma*, son las de mayor tamaño, pudiendo medir hasta 25 mm. La estructura externa es la básica de los ácaros con una placa espiracular detrás de las coxas del cuarto par de patas. En el gnatosoma (también llamado capítulo) se diferencian: a) base del capítulo, b) hipostoma, c) quelíceros, y d) palpos. La base del capítulo se une al idiosoma por medio de una delgada membrana. El hipostoma es el aparato de fijación de la garrapata a su hospedador, está formado por dos piezas simétricas unidas que funcionan como una unidad. La cara ventral del hipostoma presenta dentículos curvos ubicados en hileras que dificultan la remoción de la garrapata de su hospedador. Los quelíceros pares se encuentran dorsales al hipostoma y están terminados en quelas dentadas que utilizan para perforar la piel del hospedador. Los palpos, ubicados a cada lado del hipostoma, son órganos táctiles. Cuando los palpos están juntos, protegen la superficie superior de hipostoma y quelíceros.

Familia Argasidae (Fig. 11.8)

Se denominan comúnmente garrapatas blandas, dado que no presentan el escudo dorsal. La cutícula es estriada y mamelonada regularmente o presentando fosetas ovales o circulares en número y disposición variable. El idiosoma tiene bordes continuos. En la mayoría de las especies, las ninfas y adultos se alimentan rápidamente (aproximadamente durante 30 minutos), mientras que las larvas permanecen fijas a los hospedadores durante 7-10 días. Cada estadio inmaduro debe alimentarse una o dos veces antes de cada muda. Los adultos se alimentan múltiples veces y la cópula ocurre fuera del hospedador. Son esencialmente hematófagos en todos sus estadios, con excepción de algunas especies donde los adultos no se alimentan sobre un hospedador (ej. géneros *Otobius* y *Antricola*). Algunas garrapatas de la familia Argasidae habitan en ambientes restringidos y se alimentan varias veces de un mismo animal, o de distintos animales de la misma o de especies diferentes. El hábitat de los Argasidae está relacionado con el hombre y animales domésticos, corrales, gallineros, cabañas rústicas, entre otros, pero pueden encontrarse también en cavernas, regiones semidesérticas, corteza de árboles, aves marinas, etc.



Figura 11.8. *Ornithodoros rioplatensis* (Argasidae) (Fotografía al microscopio estereoscópico binocular, gentileza de J. M. Venzal).

Ciclo de vida

El ciclo biológico de las especies de Argasidae comprende huevo, larva, dos o más estadios ninfales y adultos (machos y hembras). Los juveniles deben alimentarse antes de mudar al estadio siguiente, pero en algunas especies las larvas no alimentadas mudan a ninfas y, en otras, ninfas del primer estadio sin alimentarse mudan al segundo estadio ninfal. Los adultos se alimentan en forma repetida aunque en algunos casos,

como por ejemplo el género *Otobius*, las hembras no se alimentan, o en el caso del género *Antricola*, solo son hematófagas las larvas. Las ninfas y adultos se alimentan rápidamente (menos de una hora) pero las larvas permanecen fijadas a su hospedador por varios días. Muchas especies de este grupo son nidícolas y suelen ser longevas.

Familia Ixodidae (Fig. 11.9)



Figura 11.9. *Ixodes aragoi* (Ixodidae) (Fotografía al microscopio estereoscópico binocular, gentileza de J. M. Venzal).

Denominadas comúnmente garrapatas duras, se caracterizan por la presencia de una placa dorsal bien quitinizada en todas las fases de su desarrollo. Esta placa ocupa un tercio del dorso de las larvas, ninfas y hembras, y cubre enteramente el dorso de los machos. En este sentido, el dimorfismo sexual es bien marcado. El ciclo de vida es el básico, pero puede haber partenogénesis. Presenta una fase parásita hematófaga y otra de vida libre durante la cual ovipone o muda. El ciclo puede ser de uno, dos o tres hospedadores, dependiendo del número de animales que la garrapata parasita durante su desarrollo. Se caracterizan por presentar un hipostoma dentado, un órgano sensorial, denominado órgano de Haller, ubicado en el dorso del tarso del primer par de patas, y ausencia de uñas en los palpos. Parasitan a vertebrados terrestres, incluyendo al hombre y a animales domésticos. Son esencialmente hematófagos en todos sus estadios. Las hembras presentan en la cara dorsal del capítulo dos áreas deprimidas, generalmente sin límites definidos, que son las áreas porosas. Los poros son aberturas externas de numerosos ductos glandulares que producen secreciones para la protección de los huevos. En algunos géneros (ej. *Amblyomma* y *Dermacentor*) el escudo dorsal suele presentar dibujos coloridos, denominados “ornamentaciones” de valor diagnóstico. Las hembras presentan una serie de surcos en el idiosoma, poco visibles cuando están ingurgitadas. Paralelos al cuerpo, se encuentra el surco marginal, que delimita los festones. Ventralmente el idiosoma presenta el orificio genital, en el tercio superior, y el ano en el tercio inferior. Este último contorneado por el surco anal.

Entre los Ixodidos, los géneros *Ixodes* y *Amblyomma* son los más representativos en la Argentina. Las especies de *Ixodes* se caracterizan por presentar el escudo sin ornamentaciones, no presentan ojos ni festones. El surco anal rodea al ano anteriormente. Los machos presentan placas ventrales.

El género *Ixodes* abarca más de 200 especies distribuidas por todo el mundo. Algunas especies son poco específicas y pueden parasitar indistintamente a aves y mamíferos, mientras que otras son más específicas dependiendo de su estadio de desarrollo. En este sentido, los adultos de algunas especies parasitan preferentemente a vertebrados de tamaño mediano a grande, mientras que los estadios inmaduros prefieren a mamíferos pequeños. Muchas especies de *Ixodes* son vectores de patógenos de importancia zoonótica.

Las garrapatas adultas del género *Amblyomma* se caracterizan por la presencia de escudos de quitina sobre el dorso de la mayoría de las especies, los que son generalmente ornamentados. Carecen de surco anal o puede estar poco marcado o ser postanal. Todos los estadios poseen ojos y las piezas bucales son más largas que su base. Los huevos son depositados en cúmulos, son de color marrón pero empalidecen a medida que se desarrollan las larvas. El género *Amblyomma* comprende las garrapatas ornamentadas y de mayor tamaño. Está constituido por más de 100 especies cosmopolitas, muchas de las cuales habitan en América del Sur.

Ciclo de vida

Dentro de la familia Ixodidae, existen dos grupos definidos por aspectos morfológicos y biológicos: Prostriata, conformado por el género *Ixodes* exclusivamente, y Metastriata, que incluye al resto de los géneros. Los Prostriata se caracterizan por presentar un surco anal que circunvala al ano anteriormente, 7 placas ventrales en los machos, adultos que copulan sobre o fuera del hospedador y machos capaces de producir espermátidas sin alimentarse. En los Metastriata, el surco anal es posterior al ano, los machos poseen un número variable de placas ventrales, la larva presenta una glándula serosa ausente en los Prostriata, los adultos copulan sobre el hospedador y los machos producen espermátidas tras alimentarse. La excepción a esto último son algunas especies de los *Bothriocroton* y *Amblyomma* (*A. triguttatum*) las cuales pueden producir espermátidas en ayunas. Al igual a lo que sucede para varias especies de *Ixodes*, *A. triguttatum* también puede copular fuera del hospedador. El ciclo de vida de las especies de Ixodidae es el típico de los Acari. Larvas y ninfas se alimentan por varios días, posteriormente se desprenden de su hospedador y mudan al estadio siguiente. Con algunas excepciones, los adultos generalmente copulan exclusivamente sobre el hospedador. Tras completar su alimentación las hembras se desprenden del mismo, oviponen entre cientos y miles de huevos según la especie y luego mueren. La mayoría de las especies de Ixodidae tienen ciclos biológicos de tres hospedadores (larvas, ninfas y adultos se alimentan sobre diferentes individuos de la misma o distintas especies), no obstante en algunas especies del género *Hyalomma* y de la subfamilia Rhipicephalinae la fase parasítica del ciclo se desarrolla completamente sobre uno o dos hospedadores. En las hembras algunas de las características morfológicas (por ejemplo el surco marginal) se distorsionan o desaparecen a medida que la garrapata se alimenta y aumenta de tamaño. Los caracteres morfológicos de los machos permanecen estables tanto en especímenes en ayunas como en los alimentados, pues la estructura de su escudo dorsal impide la distorsión.

Importancia sanitaria de los Ixodida

Las garrapatas son vectores de un importante número de patógenos. Transmiten una mayor diversidad de agentes infecciosos que cualquier otro grupo de artrópodos hematófagos. Las garrapatas son principalmente ectoparásitos de animales silvestres, y en este sentido, la mayoría de los vertebrados terrestres son parasitados por garrapatas. Apenas el 10% de las garrapatas son consideradas de importancia médico-veterinaria por estar involucradas en dolencias entre el hombre y animales. La gran mayoría de las garrapatas son importantes por mantener microorganismos en el ambiente. Existe un porcentaje relativamente pequeño de especies que parasitan a animales domésticos, y esas especies son responsables de pérdidas económicas, dado que los animales pierden sangre y contraen patógenos.

Las garrapatas transmiten virus, rickettsias, bacterias, hongos y protozoos. Entre otras dolencias, causan la tristeza bovina al transmitir (la garrapata común del bovino, *Rhipicephalus microplus*) *Babesia bovis* y *Babesia bigemina*, y la fiebre manchada en humanos, ocasionada por *Rickettsia rickettsii*. Esta última es una enfermedad potencialmente mortal, que en la Argentina es transmitida por especies del complejo *Amblyomma cajennense*. Las garrapatas se infectan por vía transovárica o por su alimentación en el estadio previo en un mamífero silvestre infectado. La infección a los humanos ocurre si la garrapata se fija por al

menos 4-6 horas. La picadura de algunas garrapatas, principalmente de la familia Ixodidae, puede ocasionar parálisis motora debido a una neurotoxina presente en la saliva de las hembras, que puede ser fatal.

Clave para las familias de garrapatas (modificado de Boero, 1957 y Guimarães y otros, 2001)

1a. Capítulo ventral que no se visualiza dorsalmente. Escudo dorsal ausente, con el dorso del cuerpo cubierto por un tegumento coriáceo. Sin dimorfismo sexual. Placas espiraculares pequeñas y situadas entre las coxas III y IV. Los ojos cuando están presentes se ubican en pliegues laterales. Con áreas porosas. Palpos flexibles. Coxas sin espinas. Se alimentan rápidamente y varias veces en cada estadio..... ARGASIDAE

1b. Capítulo anterior. Escudo dorsal presente. Dimorfismo sexual bien marcado. Placas espiraculares grandes, situadas posteriormente a las coxas IV. Los ojos, cuando están presentes, se ubican próximos al margen lateral del escudo. Sin áreas porosas. Palpos rígidos. Coxas con espolones. Se alimentan lentamente y una sola vez en cada estadio.....IXODIDAE

Insecta (Hexapoda)

El cuerpo de los insectos está dividido en cabeza, tórax y abdomen. Poseen un solo par de antenas, un par de mandíbulas y dos de maxilas, el segundo fusionado medialmente para formar el labio. El tórax lleva tres pares de patas y puede llevar uno o dos pares de alas, las cuales están ausentes por ejemplo en pulgas y piojos. El abdomen no presenta apéndices ambulatorios y la abertura genital está situada cerca del extremo posterior del cuerpo. Son generalmente de sexos separados y se reproducen a partir de huevos fecundados, aunque hay casos de partenogénesis. El desarrollo embrionario generalmente no es directo, existe una metamorfosis. La respiración es por medio de tráqueas. Un elevado número de insectos son parásitos de plantas y animales, incluido el hombre, causando efectos de distinto grado de severidad.

Orden Siphonaptera (Fig. 11.10)



Figura 11.10. *Craneopsylla minerva* (Siphonaptera) (fotografía al microscopio óptico)

Los sifonáptera o pulgas son ectoparásitos hematófagos de aves y mamíferos en su fase adulta. Tanto machos como hembras se alimentan exclusivamente de sangre del hospedador, que sirve también de alimento a las larvas que la ingieren digerida en las heces de las pulgas adultas. Las pulgas son insectos ápteros, con el cuerpo comprimido lateralmente, cubierto por duras espinas dirigidas hacia atrás. Los adultos son insectos adaptados a la vida parasitaria y morfológicamente muy diferentes a otros insectos. Las pulgas son de color castaño-amarillento y miden un promedio de 2,5-3 mm; generalmente los machos son más pequeños que las hembras. La cabeza es estrecha y cuneiforme, los ojos pueden estar presentes, ser vestigiales o ausentes, las antenas son cortas, quimiorreceptoras y cuando no están en uso se repliegan hacia atrás dentro de surcos a los lados de la cabeza. Las piezas bucales están adaptadas para perforar y suc-

cionar. Algunas pulgas tienen ctenidios, que son hileras de espinas o dientes fuertes dirigidos hacia atrás, los cuales se localizan en la cabeza (frontal y genal) y en el tórax (pronotal y mesonotal), de importancia sistemática. El tórax presenta tres pares de patas con tarsos con cerdas, espinas plantares y un par de uñas largas para aferrarse al hospedador. El último par de patas está sumamente especializado para el salto. El abdomen presenta 10 segmentos, 8 con un par de espiráculos y en el extremo posterior presenta el pigidio (sensorial); los últimos segmentos modificados para la cópula y la puesta de huevos. Los machos presentan una estructura interna que se proyecta en el momento de la cópula (aedeagus) y hembras con espermateca. La genitalia y los segmentos modificados asociados, tienen valor diagnóstico.

Ciclo de vida

Las pulgas pasan por los estadios de huevo, larva, pupa y adulto, y solamente estos últimos (machos y hembras), son parásitos. Las hembras ponen entre 300 y 800 huevos en el suelo o sobre el cuerpo del hospedador, los cuales se desprenden y caen rápidamente. Los huevos son ovalados, blancos y miden entre 0,3 y 0,5 mm. Dependiendo de la especie, la temperatura y la humedad, los huevos maduran entre los 2 a 21 días después de puestos. Las larvas que miden entre 4 y 10 mm, son blancas, carecen de patas y ojos, y las piezas bucales están adaptadas para la masticación, no succionan sangre. Se alimentan de heces de pulgas adultas que contienen sangre del hospedador digerida, descamaciones de la piel o plumaje de los hospedadores y otras sustancias orgánicas. Tienen tres estadios larvales (con la excepción de *Tunga penetrans* que tiene 2) que duran entre 14 y 21 días. Luego dejan de alimentarse y mudan en pupas ovoides de 3 mm, termorresistentes, emergiendo los preadultos luego de 1 semana a un mes. Cuando la temperatura es muy baja o en ausencia del hospedador, las pupas permanecen quiescentes en sus capullos por varios meses. Los adultos hematófagos deben parasitar un hospedador para alimentarse, lo hacen más de una vez por día y solo hay procreación si ingieren sangre. El ciclo comprende en total de 3 a 6 semanas en condiciones óptimas, pero frecuentemente dura varios meses, dependiendo de las condiciones ambientales y la especie. Las pulgas pueden soportar prolongados períodos de desecación (6 meses o más) cuando no está presente el hospedador adecuado.

Las pulgas del género *Tunga* tienen un ciclo de vida diferente. La especie más común es *Tunga penetrans* que parasita al hombre y a animales domésticos y silvestres, produciendo una afección denominada tungiosis. La hembra penetra en la piel principalmente en zonas subungueales, periungueales, interdigitales y plantar, y el macho la fecunda desde la superficie. El abdomen de la hembra comienza a distenderse y la cabeza y las patas se hacen poco visibles, según la especie. Los dos o tres últimos segmentos abdominales quedan expuestos en la superficie y poseen espiráculos para la respiración, la abertura genital y el ano. Los huevos maduran a la semana y son expulsados, cayendo al suelo, donde se desarrollan los dos estadios larvales y en 10 a 14 días mudan a pupa. Pasada una semana emerge el adulto, y la hembra va en la búsqueda de un nuevo hospedador y de este modo se reinicia el ciclo cuya duración total es de 17 a 21 días.

Importancia sanitaria

Desde el punto de vista sanitario, las pulgas son importantes como parásitos propiamente dichos, como hospedadores intermediarios de otros invertebrados (por ejemplo helmintos) y como vectores potenciales de numerosos virus, bacterias y rickettsias, pudiendo provocar problemas sanitarios a sus hospedadores y participar en el mantenimiento de patógenos entre animales silvestres, principalmente que actúan como reservorios. Además, todas las especies de pulgas pueden picar a los seres humanos y animales domésticos, que también pueden actuar como hospedadores alternativos y como reservorios de patógenos. Los sitios de picaduras son principalmente las piernas y la cintura. La picadura provoca irritación, con pápulas, urticarias lineales o agrupadas. En personas alérgicas las lesiones pueden ser más severas (laceraciones, alopecias). El rascado puede producir sobreinfección bacteriana. La tungiosis es una zoonosis causada por la pulga *Tunga penetrans*, que afecta tanto a mamíferos silvestres y domésticos como al hombre, produciendo inflamaciones y laceraciones superficiales propensas a infecciones oportunistas. La tungiosis es una zoonosis con una amplia distribución geográfica. En la Argentina se registraron casos en las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán, Santiago del Estero, Chaco Misiones, Corrientes, Formosa y norte de Santa Fe.

También las siguientes pulgas presentan importancia epidemiológica: *Xenopsylla cheopis*, pulga de la rata, pero que también puede parasitar a otros vertebrados incluido el hombre, es vector del tifus murino causado por *Rickettsia mooseri*. La transmisión es por la picadura o por la contaminación de heridas en la piel por heces. *Xenopsylla cheopis* también es vector de la peste bubónica producida por la bacteria *Yersinia*

pestis: las pulgas se contaminan al succionar la sangre infectada de un roedor, en su interior la bacteria se multiplica y obstruye el proventrículo. Cuando la pulga vuelve a alimentarse, la sangre no ingresa al sistema digestivo y la sangre contaminada es regurgitada en el punto de la picadura. Otras pestes que puede transmitir son la neumónica primaria y la septicemia primaria. La peste bubónica produce una inflamación de los nódulos linfáticos, llegando en casos severos a la ruptura de estos ganglios. Es fatal en casi el 50% de los casos no tratados. La neumónica primaria involucra a los pulmones y es muy contagiosa. La septicemia primaria es una infección generalizada de la sangre, que tiene escasa manifestación en los nódulos linfáticos, debido probablemente a que la sangre es invadida tan rápidamente que la inflamación ganglionar no alcanza a desarrollar.

El género *Polygenis* abarca el más del 30% de las especies y subespecies de pulgas registradas para nuestro país, que actúan manteniendo a *Y. pestis* entre animales silvestres (forma silvestre de la peste bubónica), principalmente roedores, que actúan como reservorios de este patógeno.

Pulex irritans (pulga del hombre), *Ctenocephalides canis* (pulga del perro) y *C. felis* (pulga del gato) son hospedadores intermediarios de las tenias *Dipylidium caninum* y *D. felis*. Estas tenias pueden desarrollarse en el hombre si éste, inadvertidamente, ingiere la pulga infectada. *Pulex irritans* es vector también de la peste bubónica y *C. canis* y *C. felis* pueden transmitir a la filaria *Dipetalonema reconditum* que vive en el tejido subcutáneo. Además, *C. felis* es vector de *Bartonella henselae*, agente etiológico de la enfermedad conocida como "arañazo del gato", que es la causante más frecuente de las inflamaciones de los ganglios crónicas (de más de 3 semanas de duración) en niños y adultos jóvenes luego de estar en contacto con los gatos. Esta enfermedad también se puede manifestar como dolor a nivel regional y formarse una pápula en el área de inoculación. Algunos pacientes presentan fiebre y otros síntomas sistémicos como cefalea, escalofríos, dorsalgia, dolor abdominal y síntomas gastrointestinales. La mayoría de los casos son benignos o autolimitados, pero la linfadenopatía puede persistir por algunos meses luego que los demás síntomas desaparecen. La enfermedad generalmente evoluciona favorablemente en forma espontánea en el plazo de un mes, pero en pacientes inmunodeprimidos puede haber complicaciones más severas. Se encontraron *B. henselae* viables en las heces de *C. felis*. El medio de transmisión más probable de *B. henselae* de los gatos a humanos puede deberse a la inoculación con heces de pulga infectadas por medio de una herida producida por un rasguño de gato o a través de las mucosas.

Clave de las principales especies de pulgas de importancia sanitaria presentes en la Argentina (modificada de Lareschi y otros, 2005)

- 1a. Los 3 tergitos torácicos reunidos más cortos que el primer tergito abdominal. Hembras penetrantes.....*Tunga penetrans*
- 1b. Los 3 tergitos torácicos reunidos, más largos que el primer tergito abdominal. Hembras no penetrantes 2
- 2a. Ctenidios presentes 3
- 2b. Ctenidios ausentes 5
- 3a. Ctenidio genal vertical, paralelo al ctenidio pronotal*Leptopsylla segnis*
- 3b. Ctenidio genal horizontal 4
- 4a. Longitud de la cabeza menor que dos veces su ancho. Borde de la frente de las hembras redondeado; segundo diente del ctenidio genal dos veces el largo del primero.....*Ctenocephalides canis*
- 4b. Longitud de la cabeza mayor que dos veces su ancho. Borde de la frente de las hembras con curvatura oblicua; segundo diente del ctenidio genal un poco mayor que el largo del primero*Ctenocephalides felis*
- 5a. Tergitos abdominales con dos hileras de cerdas*Polygenis* spp.
- 5b. Tergitos abdominales con una hilera de cerdas 6

6a. Coxas de patas posteriores con un grupo de cerdas espiniformes en la cara interna. Región postantenal de la cabeza con una sola cerda larga. Generalmente asociada al hombre.....*Pulex irritans*

6b. Coxas de patas posteriores sin un grupo de cerdas en la cara interna. Región postantenal de la cabeza con varias cerdas formando una V. Generalmente asociada a las ratas.....*Xenopsylla cheopis*

Orden Phthiraptera (Fig. 11.11)

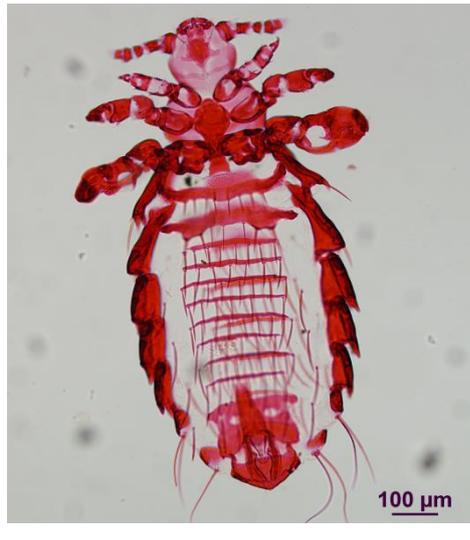


Figura 11.11. *Hoplopleura scapteromydis* (Phthiraptera, Anoplura) (Fotografía al micros-

Los piojos son insectos sumamente especializados para vivir como ectoparásitos permanentes del hombre, de aves y/o mamíferos silvestres y domésticos. La mayoría de los hospedadores son parasitados por al menos una especie de piojo. Los piojos permanecen toda su vida sobre el cuerpo del mismo hospedador. Algunos son muy especializados y parasitan áreas específicas del cuerpo del hospedador. Por ejemplo en el hombre: *Pediculus humanus capiti* en la cabeza, *Pediculus humanus corporis* en el cuerpo y *Phthirus pubis* en la región púbica (ladilla). Son insectos ápteros que miden entre 0,5 y 15 mm de largo. Presentan el cuerpo achatado dorso-ventralmente y bien quitinizado. Patas robustas y garras adaptadas para fijarse fuertemente a los pelos o a las plumas del hospedador. De coloración variando desde amarillo claro a castaño, pudiendo ser más oscuros, casi negros, luego de alimentarse. Los ojos son compuestos muy reducidos o ausentes, sin ocelos. Segmentos torácicos libres o fusionados. El aparato bucal está modificado. La respiración es traqueal con espiráculos torácicos y abdominales.

Ciclo de vida

Los huevos (liendres), ninfas y adultos machos y hembras se desarrollan sobre el hospedador. Los huevos son ovoides, pequeños y blanquecinos, suelen presentar ornamentaciones y proyecciones que les ayudan a fijarse a los pelos y a las plumas de sus hospedadores. Las ninfas están poco quitinizadas, de coloración blanquecina a marrón oscuro y más pequeñas que los adultos. Pasan por 3 estadios ninfales y se diferencian entre sí por el tamaño, setación y terminalia abdominal. Tanto ninfas como adultos se alimentan de sangre (Anoplura) y derivados tegumentarios epidérmicos (Amblycera, Ischnocera y Rynchophthirina). La duración de cada estadio depende de la especie y también de la temperatura ambiente. Los piojos pueden vivir fuera del hospedador por poco tiempo. Por ejemplo *P. h. capitis* vive fuera de la cabeza del hombre hasta 40 horas y las liendres permanecen viables por varios días. La transmisión de piojos de un hospedador a otro se da por contacto directo y reiterado entre los mismos.

Importancia sanitaria

La infección por piojos se conoce como pediculosis. Cuando los piojos son muy abundantes causan una irritación continua que obliga al hospedador a rascarse lo cual causa heridas e infecciones secundarias. Los piojos son vectores de borrellias, bartonelas, salmonellas, virus y hongos, causantes de tifus exantemático, tifus endémico o murino, fiebre de las trincheras, fiebre recurrente, peste bubónica, viruela porcina y potenciales vectores de cólera, particularmente al hombre y mamíferos domésticos. En medicina veterinaria la importancia de los piojos radica en los perjuicios directos que ocasiona la pediculosis. A densidades bajas los piojos pueden no ser un problema en el ganado, pero a densidades altas (generalmente asociadas a animales viejos o inmunodeprimidos) producen anemia, abortos, dermatomicosis, alopecias, obstrucciones intestinales, adenopatías, reacciones alérgicas e infecciones por estafilococos.

Las especies de importancia sanitaria asociadas al hombre son: *P. h. corporis* (piojo del cuerpo), *P. h. capitis* (piojo de la cabeza) y *Phthirus pubis* (ladilla). Estos piojos causan un cuadro inflamatorio tegumentario debido a la reacción del hospedador a los componentes de la saliva inyectada por los parásitos. Esta reacción produce un prurito generando como respuesta una acción de rascado, que cuando es severa puede servir de entrada a infecciones secundarias por parte de otros patógenos. *Pediculus h. capitis* puede producir en infecciones severas casquetes o placas de cabellos entremezclados con exudados tegumentarios, piojos aglutinados y costras infectadas secundariamente, con olor nauseabundo, cuadro que se conoce como "pica polonica". Además, *P. h. corporis* es vector de *Borrelia recurrentis*, causante de la fiebre recurrente, patógeno que se desarrolla en la hemolinfa del piojos y penetra en el hombre a través de la piel escoriada al ser aplastado el piojo contra la misma a consecuencia del rascado. *Pediculus h. corporis* es también vector de rickettsias, salmonellas y de *Y. pestis*.

Clave para los subórdenes de Phthiraptera presentes en la Argentina

- 1a. Cabeza alargada y más angosta que el tórax; antenas siempre libres y filiformes; aparato bucal adaptado para perforar y succionar. Parásitos de mamíferos..... ANOPLURA (piojos chupadores)
- 1b. Cabeza redondeada o subtriangular, generalmente más ancha que el tórax. Aparato bucal masticador. Parásitos de aves y mamíferos.....2
- 2a. Antenas hundidas en surcos o fosetas antenales; con cuatro segmentos; palpos maxilares presentes..... AMBLYCERA
- 2b. Antenas siempre expuestas; con tres a cinco segmentos; palpos maxilares ausentes..... ISCHNOCERA

Bibliografía

- Autino A.G. y Lareschi M. (1998) Capítulo 27: Siphonaptera. *En: Morrone J.J. y Coscarón S. (Eds.). Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica.* Ediciones Sur, La Plata, pp. 279-290.
- Boero J.J. (1957) *Las garrapatas de la República Argentina (Acarina- Ixodoidea).* Universidad de Buenos Aires, Departamento Editorial, Argentina, 113 pp.
- Castro D. y Cicchino A. (1998) Capítulo 10: Anoplura. *En: Morrone J.J. y Coscaron S. (Eds.). Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica.* Ediciones Sur, La Plata, pp. 125-139.
- Cicchino A. y Castro D. (1998) Capítulo 8: Amblycera. *En: Morrone J.J. y Coscaron S. (Eds.). Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica.* Ediciones Sur, La Plata, pp. 84-103.
- y ————— (1998) Capítulo 9: Ischnocera. *En: Morrone J.J. y Coscaron S. (Eds.). Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica.* Ediciones Sur, La Plata, pp. 104-124.
- Evans G.O. (1992) *Principies of Acarology.* CAB International. Cambridge, UK, 563 pp.
- González A, Castro D. y de Villalobos C. (2005) Capítulo 7. Phthiraptera- Piojos. *En: Salomón D. (Ed.). Artrópodos de interés médico en Argentina. Serie enfermedades Transmisibles. Publicación monográfica 6.* Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, pp. 41-46.
- Furman, D.P. (1972) Laelapid mites (Laelapidae: Laelapinae) of Venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin Biological Series 27: 1-58.*
- González A., Lareschi M. y de Villalobos C. (2005) Capítulo 1. Acari (excepto Ixodida) - Ácaros. *En: Salomón D. (Ed.). Artrópodos de interés médico en Argentina. Serie enfermedades Transmisibles. Publicación monográfica 6.* Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, pp. 7-14.
- y de Villalobos C. (2003) *Ectoparasitosis Humanas.* Ediciones Científicas Americanas (ECA), Buenos Aires, Argentina, 187 pp.
- Guglielmone A.A. y Nava S. (2005) Capítulo 2. Amblyomminae - Las garrapatas del género Amblyomma. *En: Salomón D. (Ed.). Artrópodos de interés médico en Argentina. Serie enfermedades Transmisibles. Publicación monográfica 6.* Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, pp. 15-20.
- Guimarães J.H., Tucci E.C. y Barros-Battesti D.M. (2001) *Ectoparasitos de importância veterinária.* Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo, Brazil, 218 pp.
- Johnson P.T. (1957) A classification of Siphonaptera of South America. *Memoirs of the Entomological Society of Washington, 1-298.*
- Krantz G.W. y Walter D.E. (2009) *A Manual of Acarology.* Third Edition. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, U.S., 807 pp.
- Kim K.C. (1985) *Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals.* New York: John Wiley and Sons, 800 pp.
- Lareschi M. y Mauri R. (1998) Capítulo 58: Dermanssoidea. *En: Morrone J.J. y Coscaron S. (Eds.). Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica.* Ediciones Sur, La Plata, pp. 581-590.

- , González A. y de Villalobos C. (2005) Capítulo 12. Siphonaptera- Pulgas. *En: Salomón D. (Ed.). Artrópodos de interés médico en Argentina. Serie enfermedades Transmisibles. Publicación monográfica 6.* Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, pp. 85-90.
- Linardi P.M. y Guimarães L.R. (2000) *Sifonápteros do Brasil*. Ed. MZUSP, FAPESP. São Paulo, Brasil, 291 pp.
- Marino A.M, Maciá, A. y Barragan L.H. (2010) Capítulo 17. Vecotres y salud. *En: Barragan, L.H.(Ed.) Desarrollo, salud humana y las amenazas ambientales. La crisis de la sustentabilidad.* Edulp, La Plata.
- Marshall A.G. (1981) *The ecology of ectoparasitic insects*. New York Academic, US, 459 pp.
- Richards O.W. y Davies R.G. (1983) *Tratado de entomología Imms. Volumen 1: Estructura, fisiología y desarrollo*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, España, 438 pp.
- Strandtmann R.W. y G.W. Wharton G.W. (1958) *A manual of mesostigmatid mites parasitic on vertebrates*. The Institute of Acarology, College Park, Maryland. Contribution N° 4, 330 pp.
- Tipton V.J. (1960) The genus *Laelaps* with a review of the Laelaptinae and a new subfamily Alphalaelaptinae (Acarina Laelaptidae). *University of California Publications Entomology* 16: 233-356.

Los autores

Graciela T. Navone es Doctora en Ciencias Naturales (Orientación Zoología): Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) - (CCT CONICET La Plata-UNLP). Miembro de la Carrera de Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET): Categoría Principal. Profesora Titular Ordinario, Parasitología General, materia optativa de grado y postgrado, FCNyM, UNLP. Docente Investigador Categoría I, Programa de Incentivos de la Universidades Nacionales. Directora del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE). 38 cursos de postgrado dictados en Universidades Nacionales y Extranjeras (1996-2014), 121 trabajos publicados y 230 trabajos presentados a congresos nacionales e internacionales. Jurado de 35 tesis doctorales de Universidades Nacionales. Miembro Titular de las comisiones asesoras técnicas (Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNLP, CONICET y FCNyM). Email: gnavone@cepave.edu.ar

Lisandro Negrete es Doctor en Ciencias Naturales. Licenciado en Biología (orientación Zoología), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Auxiliar Docente de Primera, Cátedra Zoología Invertebrados I, FCNyM – UNLP.

Investigador Asistente CONICET. Tema: Diversidad de planarias terrestres (Platyhelminthes) en Argentina.

Email: lnegrete@fcnym.unlp.edu.ar

Cristina Damborenea es Doctora en Ciencias Naturales Universidad Nacional de La Plata. Investigador Independiente Conicet. Tema: Diversidad de turbelarios (Platyhelminthes) de la región neotropical. Jefe de División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata y Profesor Adjunto Zoología Invertebrados I de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. E-mail: cdambor@fcnym.unlp.edu.ar

Francisco Brusa es Doctor en Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata. Investigador Adjunto Conicet. Tema: Diversidad de turbelarios (Platyhelminthes) de vida libre y parásitos en la Región Neotropical. Jefe de Trabajos Prácticos de Introducción a la Taxonomía y Ayudante de Primera en Zoología Invertebrados I de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. E-mail: fbrusa@fcnym.unlp.edu.ar

Lia I. Lunaschi es Doctora en Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata. Investigador Independiente de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). Tema: Estudio sistemático y taxonómico de los helmintos parásitos de vertebrados silvestres. Jefe de la Sección Helmintología en la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata. E-mail: lunaschi@fcnym.unlp.edu.ar

Fabiana B. Drago es Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). En la actualidad, se desempeña como Jefe de Trabajos Prácticos en la Cátedra Parasitología General y Auxiliar Docente en la Cátedra Zoología Invertebrados I (FCNyM-UNLP). Investigador asociado de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (C.I.C.). Tema de Investigación: Helmintos parásitos de aves de la Argentina: diversidad, ecología y vinculación con sus hospedadores intermediarios. E-mail: fdrago@fcnym.unlp.edu.ar

Verónica Núñez es Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP). Ha desempeñado tareas de investigación, extensión, diagnósticos ambientales y asesoramiento en malacología de interés ambiental y sanitario. Ha participado en la autoevaluación de las carreras de Biología de la FCNyM-UNLP, en el marco de la acreditación ante CONEAU. En la actualidad es Jefe de Trabajos Prácticos en la Colección de la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata. Asimismo, participa en dos proyectos de investigación, sobre malacología y parasitología, y es docente investigador de la Cátedra Zoología Invertebrados I de la FCNyM-UNLP e Investigador asociado de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (C.I.C.), realizando estudios referidos a los parásitos de aves silvestres y sus hospedadores intermediarios. E-mail: nveronica@fcnym.unlp.edu.ar

M. Fernanda Achinelly es Doctora en Ciencias Naturales. Licenciada en Biología (orientación Zoología), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Auxiliar Docente de Primera, Cátedra de Parasitología General, FCNyM, UNLP. Investigador CONICET. Lugar de trabajo: Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE). Tema: estudio de nematodos parásitos de insectos, plantas y suelo, con énfasis en la aplicación de estrategias no contaminantes para el control de plagas de interés agrícola-sanitario. Email: fachinelly@cepave.edu.ar

Juliana Notarnicola es graduada de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) y Doctora en Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Fue docente de la Cátedra de Zoología I Invertebrados. Se formó en el estudio de los Filarioidea, beca doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Durante su postdoctorado estudió las comunidades parasitarias de roedores del NE de Argentina y obtuvo una beca Fulbright para estudiar la taxonomía de Filarioidea y Nippostrongylinae en el H. W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska. Actualmente es docente de la Cátedra de Parasitología General de la FCNyM e Investigador del CONICET estudiando las asociaciones parásito-hospedador en roedores sigmodontinos utilizando dos modelos: los nematodos con ciclo monoxeno (Trichostrongyloidea) y con ciclo heteroxeno (Filarioidea); es directora de proyectos de investigación y dirige tesis y becarios. Email: julinota@cepave.edu.ar

M. Lorena Zonta es Doctora en Ciencias Naturales. Licenciada en Biología (orientación Zoología), Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Auxiliar Docente de Primera en Cátedra Zoología Invertebrados I, FCNyM – UNLP. Investigadora en CONICET, con lugar de trabajo en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE- CCT CONICET La Plata-UNLP). Su área de investigación está enmarcada en Parasitología, Epidemiología, Salud Pública y Estado Nutricional. En el marco de estas investigaciones ha realizado publicaciones en revistas científicas de alto impacto y de divulgación nacional e internacional. Asimismo ha participado como integrante en proyectos de investigación acreditados y como directora de proyectos de extensión universitaria. Además ha dictado cursos y seminarios de postgrado, como así también ha sido invitada como panelista a congresos de la especialidad. E-mail: lorenzonta@cepave.edu.ar

Marcela Lareschi es Licenciada en Biología (orientación Zoología) y Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Investigadora Independiente CONICET. Biodiversidad y ecología de artrópodos ectoparásitos de animales silvestres, domésticos y del hombre, Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) (CONICET CCT La Plata-UNLP). Jefe de Trabajos Prácticos de Zoología General y Profesor Libre de Parasitología General, ambas de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. E-mail: mlareschi@cepave.edu.ar

Macroparásitos : diversidad y biología / Graciela Navone ... [et al.] ;
coordinación general de Fabiana Drago. - 1a ed . - La Plata : Universidad
Nacional de La Plata, 2017.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-950-34-1521-4

1. Parasitología. I. Navone, Graciela II. Drago, Fabiana , coord.
CDD 571.999

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
47 N.º 380 / La Plata B1900AJP / Buenos Aires, Argentina
+54 221 427 3992 / 427 4898
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2017
ISBN 978-950-34-1521-4
© 2017 - Edulp

n
naturales



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA