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 argentensis*. 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 espermatidas que se transforman en espermatozoides. En algunas especies están contenidos en espermatóforos (*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 metatermo (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 deprede 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 prologados (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 Schistosomiasis 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 Helmintológica 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.