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 BAGUÑÀ (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 Macrostomorpha, Polycladida, Proseriata, Tricladida, Rhabdocoela (Typhloplanida, Kalyptorhynchia, Dalyelliida y Temnocephalida) y Neodermata (Fig. 2.1).

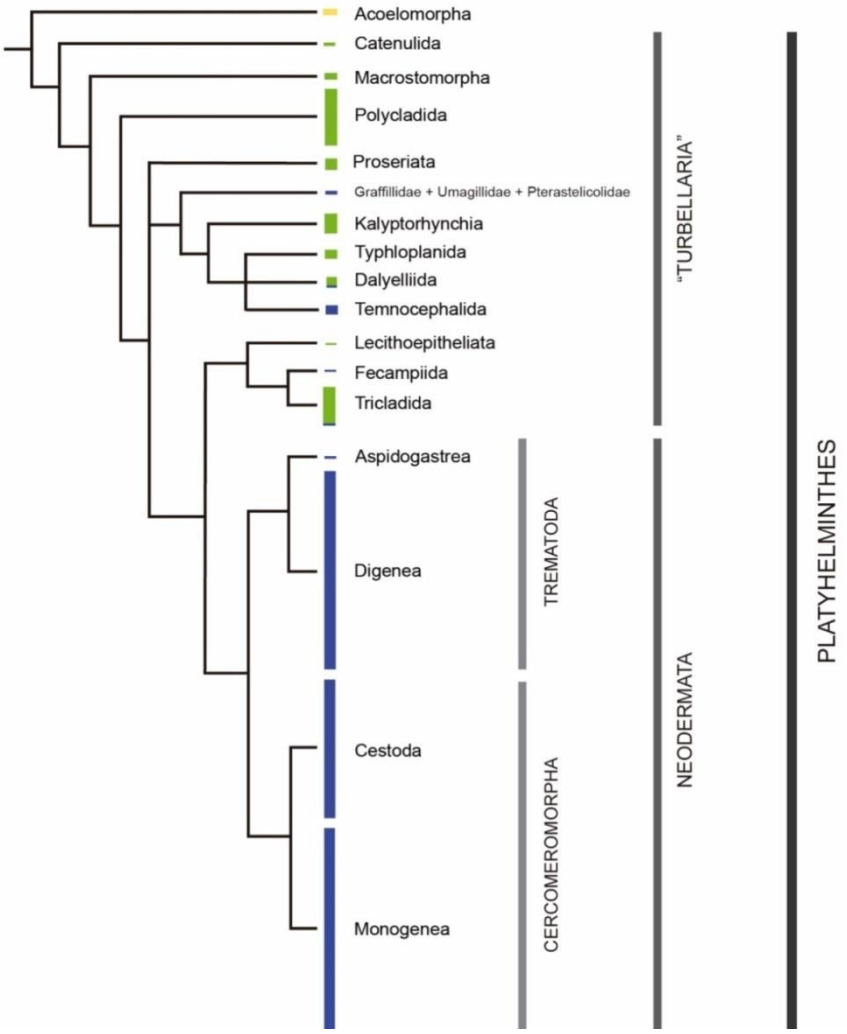

Figura 2.1. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de Platyhelminthes a partir de datos morfológicos y moleculares, basadas en diferentes fuentes (Littlewood y otros, 1999; Littlewood, 2006; Littlewood y Waeschenbach, 2015). La mayoría de los autores considera al clado Acoelomorpha como 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 simbiontes 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).

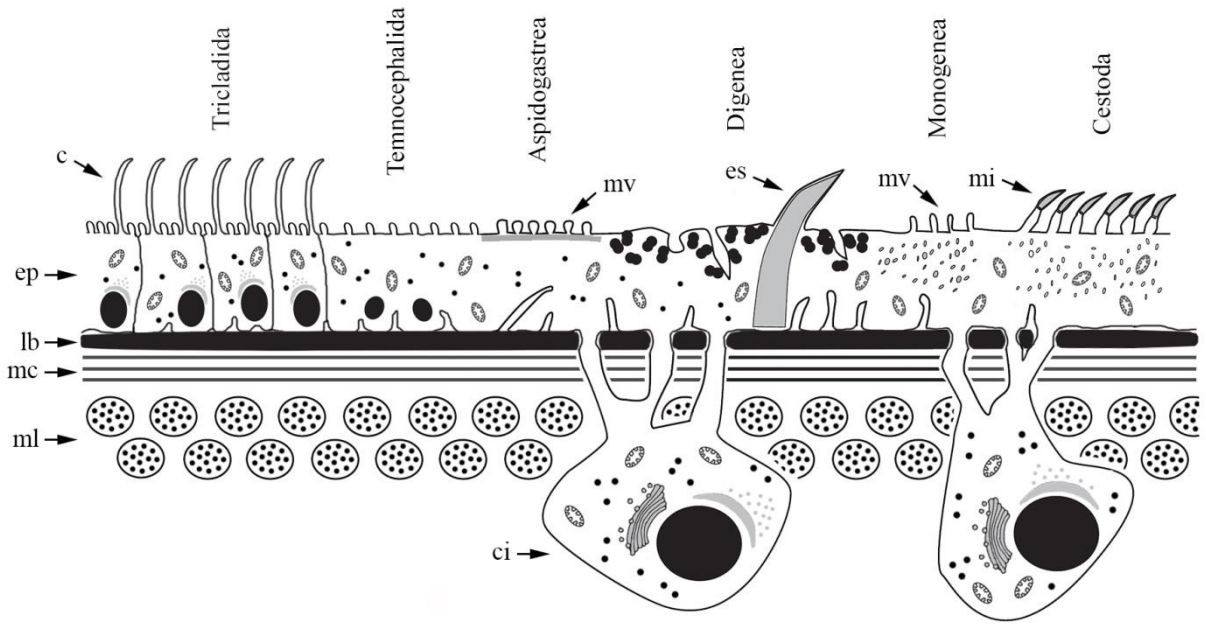

Figura 2.2. Dibujo esquemático de la pared corporal (en las formas adultas) de los principales grupos de platelmintos, en sección transversal (modificado de Tyler y Hooge, 2004). Abreviaturas: c, cilio; ci, citón; ep, epidermis; es, espina; lb, lámina basal; mc, musculatura circular; mi, microtriquias;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

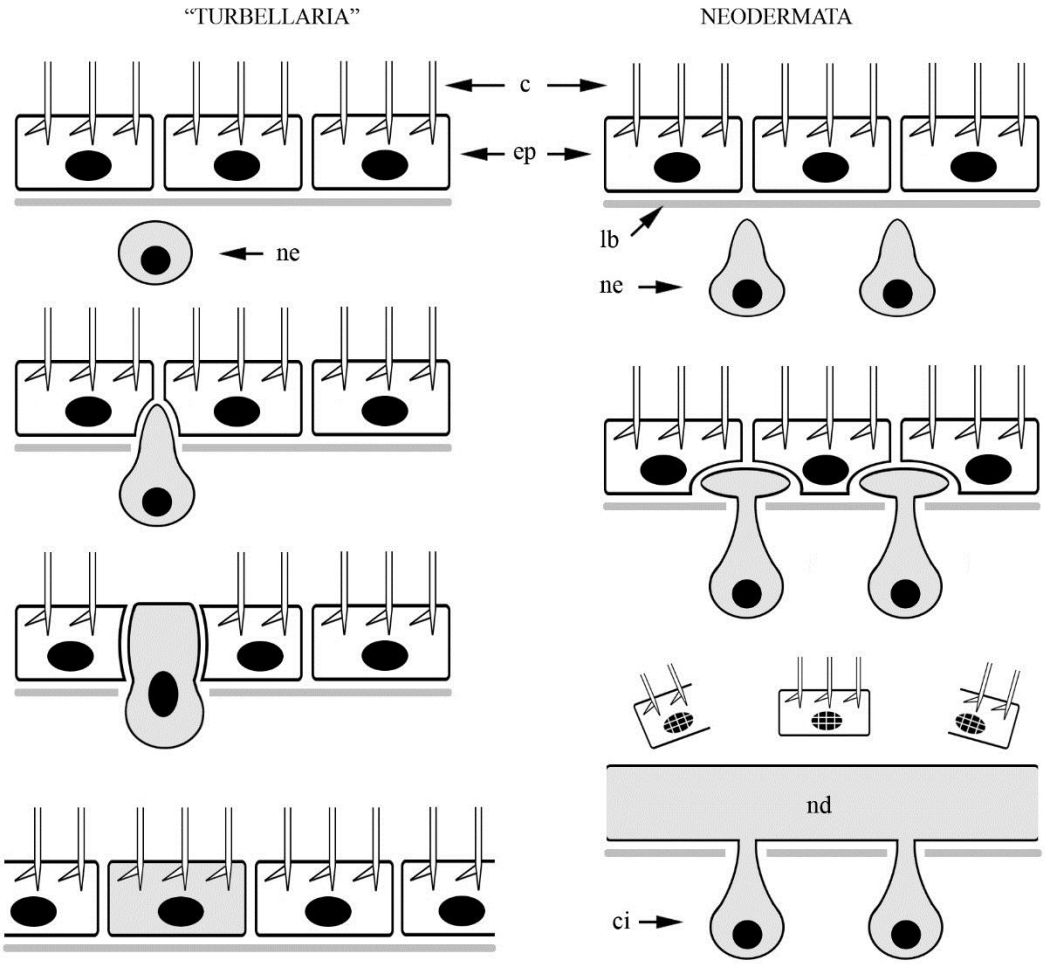

Figura 2.3. Representación esquemática del reemplazo de las células epidérmicas en las formas de vida libre ("Turbellaria") y del origen de la neodermis en las formas parásitas (Neodermata) (adaptado a partir de Ax, 1996). Abreviaturas: c, cilios; ci, citón; ep, epidermis; lb, lámina basal; nd, neodermis; 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 glicocálix, los que se unen a moléculas específicas del hospedador proveyendo una protección efectiva contra las defensas del hospedador (Dalton y otros, 2004).

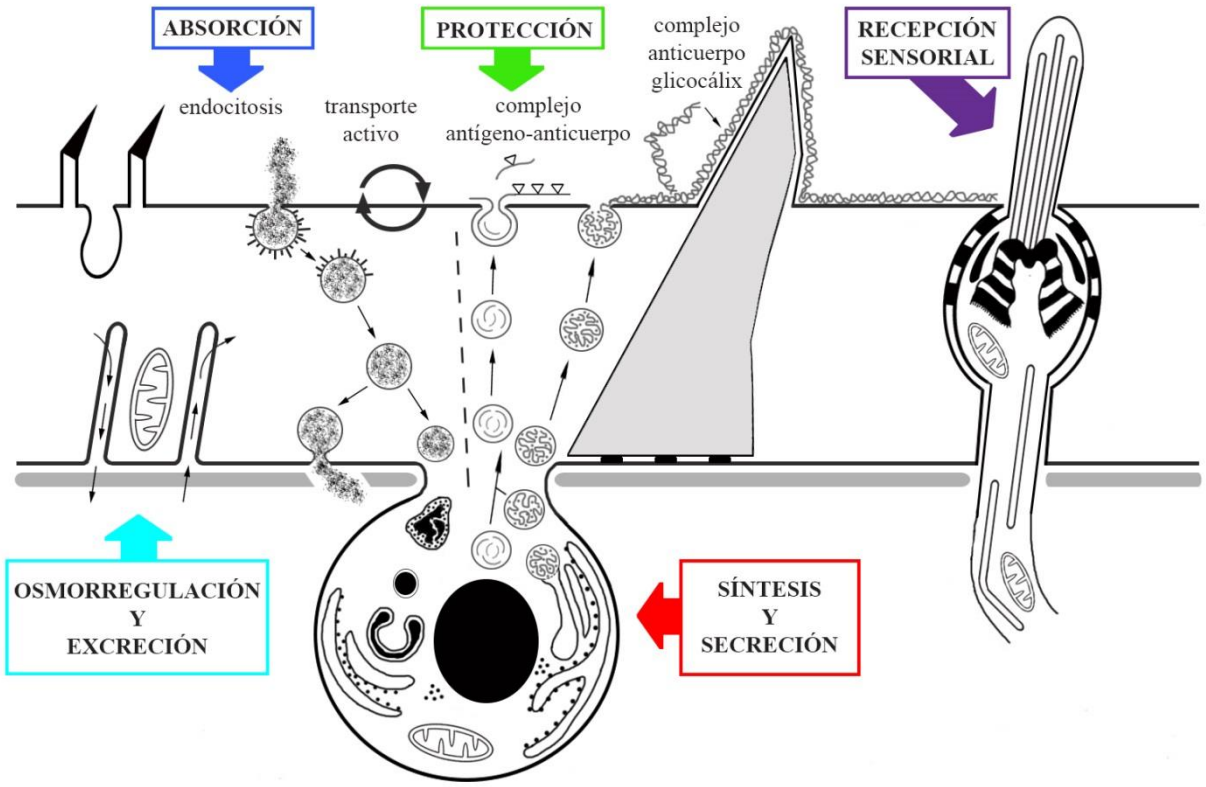

Figura 2.4. Representación esquemática, en sección longitudinal, de la ultraestructura funcional del tegumento (modificado de Dalton y otros, 2004).

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 ventroposterior. 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).

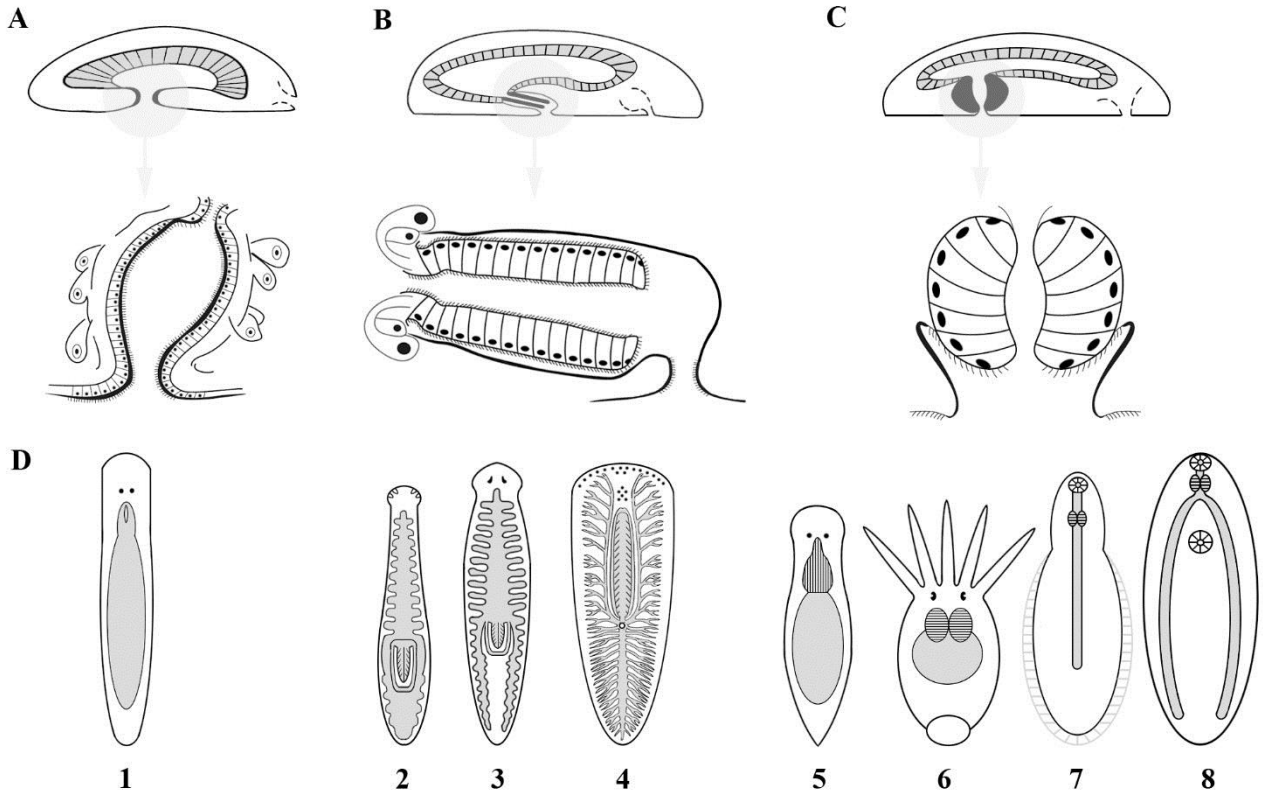

Figura 2.5. A–C, Representación esquemática de los tipos básicos de faringe, en sección longitudinal (A, simple; B, plegada; C, bulbosa). D, algunos representantes de cada tipo básico de faringe, con el sistema digestivo resaltado en gris (modificado a partir de Noreña *y otros,* 2015 y Rohde 2001). (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).

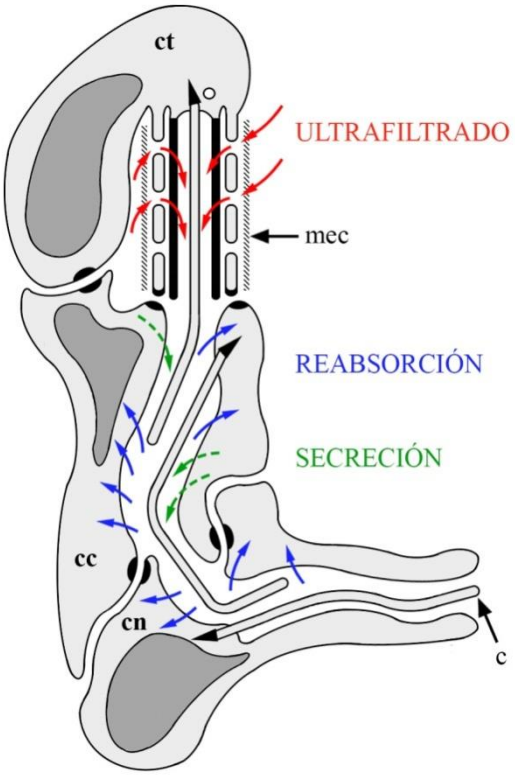

Figura 2.6. Dibujo esquemático de la morfología funcional de un protonefridio, en sección longitudinal (adaptado de Bartolomaeus y Ax 1992). Abreviaturas: c, cilio; cc, célula del conducto; cn, célula del nefridioporo; ct, célula terminal; mec, matriz extracelular.

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 endocitocis, 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 excretores.

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 descripto 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 aspidogastreos, en el escólex de cestodes y en el opistohaptor 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-embrionario (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.

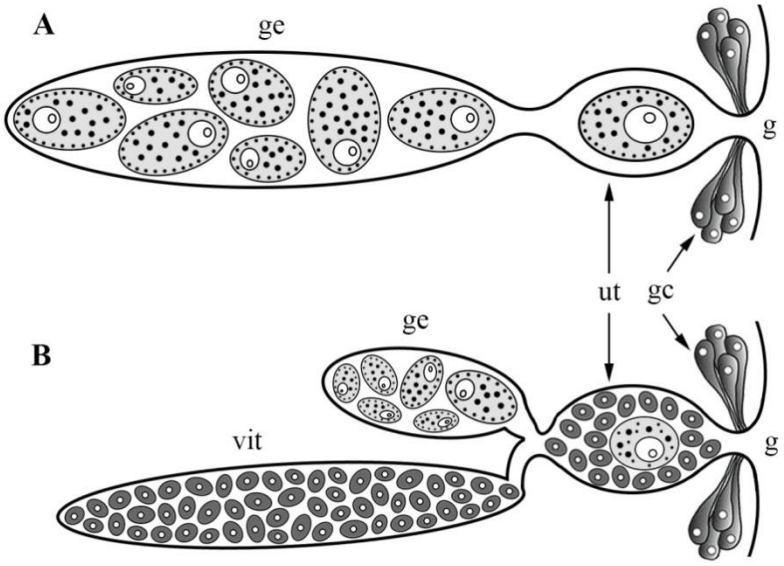

Figura 2.7. Representación esquemática del sistema reproductor femenino en platelmintos con huevos endolecitos (A) y ectolecitos (B) (modificado de Laumer y Giribet, 2014). Abreviaturas: g, gonoporo; gc, glándulas de la cáscara; ge, germario; vit, vitelario; ut, útero.

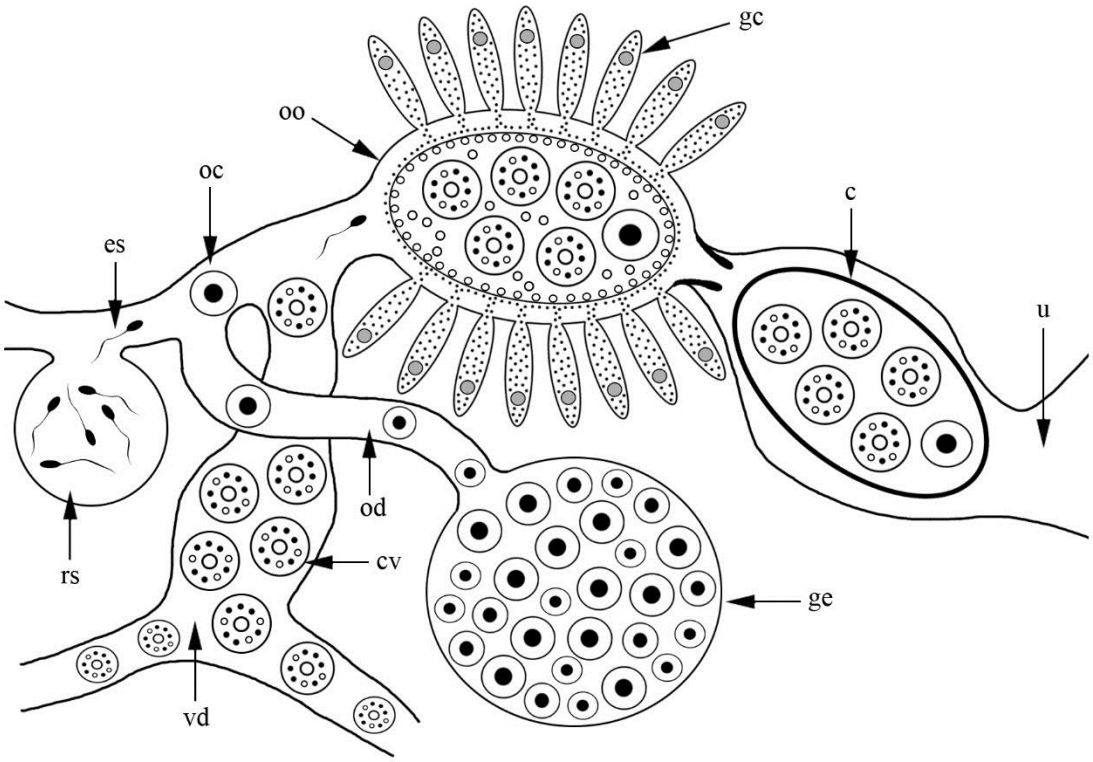

Figura 2.8. Representación esquemática de la formación de los huevos ectolecitos en el sistema reproductor femenino (modificado de Ax, 1996). Abreviaturas: c, cáscara del huevo; cv, célula vitelina (vitelocito); es, espermatozoide; gc, glándulas de la cáscara; ge, germario; oc, ovocito; od, oviducto;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

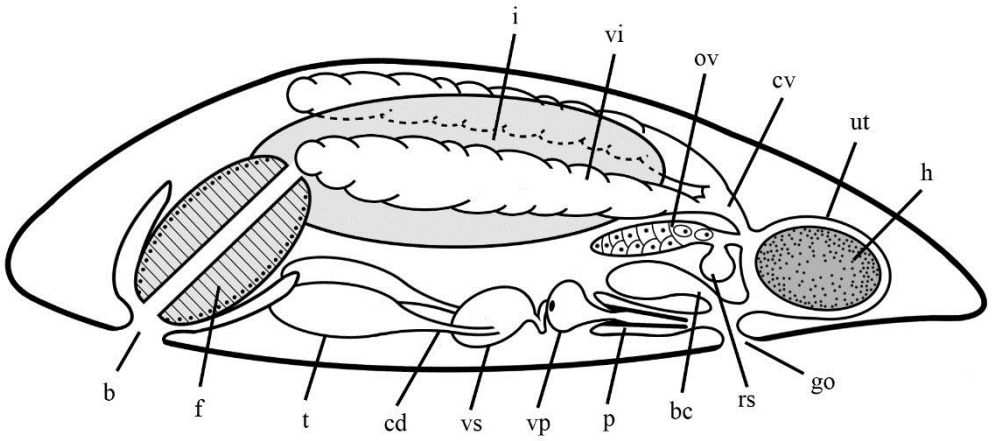

Figura 2.9. Representación esquemática de las principales estructuras del sistema reproductor en un platelminto Neoophora (modificado de Wang y Wu, 2008). Abreviaturas: b, boca; bc, bursa copuladora; cd, conducto deferente; cv, conducto vitelino; f, faringe; go, gonoporo; h, huevo; i, intestino; ov, 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 encontrase 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 larvarias 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 platyhelminths. *Canadian Journal of Zoology* 82: 211–232.

Dunn T.S., Nizamia W.A. & Hannaa 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 (Rhabdocoela: 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 (Rhabdocoela: 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, Rhabdocoela, Dalyellidae) 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.