

Capítulo 6. Clase Cestoda

Fabiana B. Drago & Verónica Núñez

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

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

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

Morfología

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

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

Entre las estructuras de sujeción más importantes encontramos:

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

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

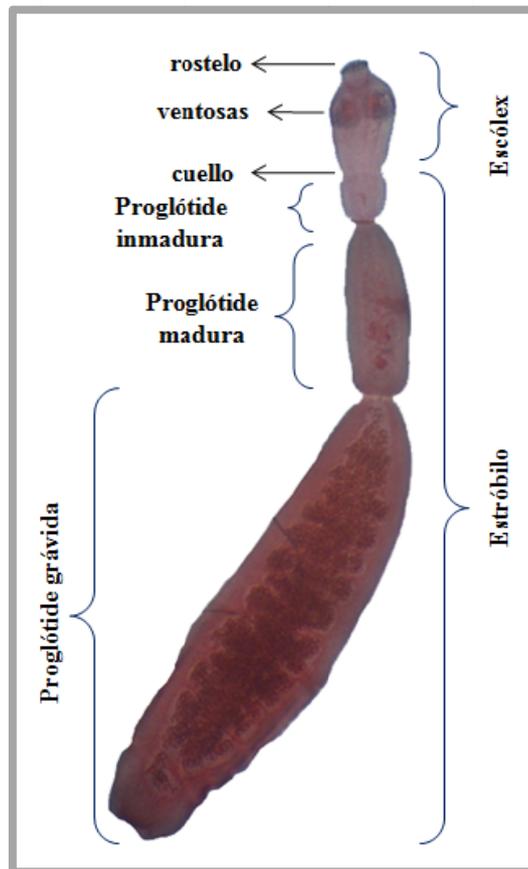


Figura 6.1. Partes del cuerpo de un cestode.

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

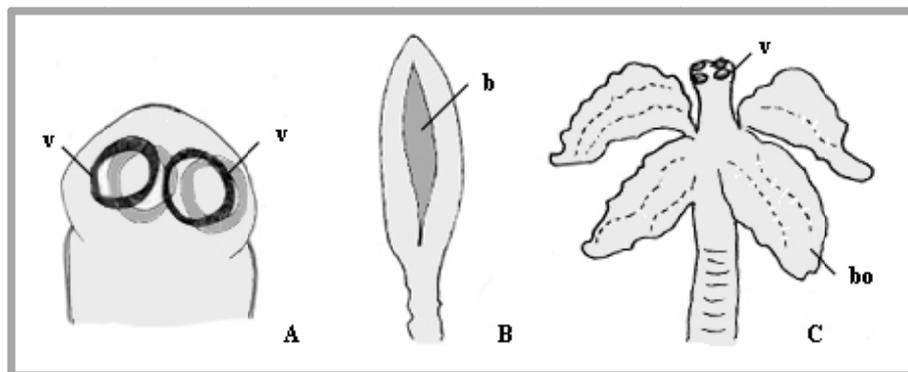


Figura 6.2. Representación esquemática de distintos tipos de escólex: A, Escólex con 4 ventosas; B, Escólex con 2 botrios; C, Escólex con botridios. Abreviaturas: v, ventosas; b, botrios; bo, botridios.

Estructuras accesorias:

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

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

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

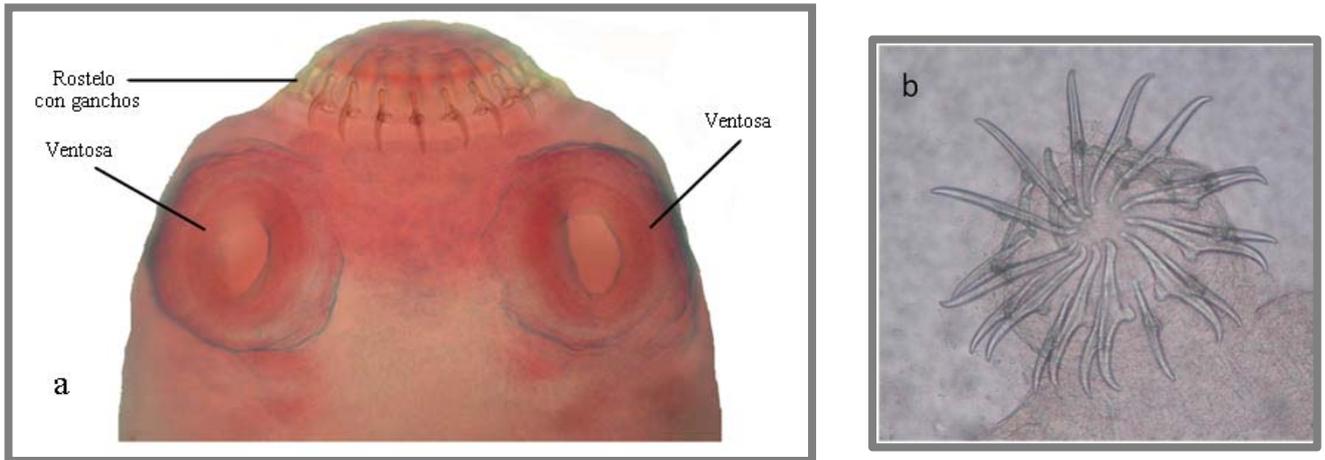


Figura 6.3. Fotografías de rostelos armados en microscopio óptico: a. Escólex de *Taenia solium*, con cuatro ventosa y rostelo armado; b. Rostelo armado de Dilepididae, vista apical.

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

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

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

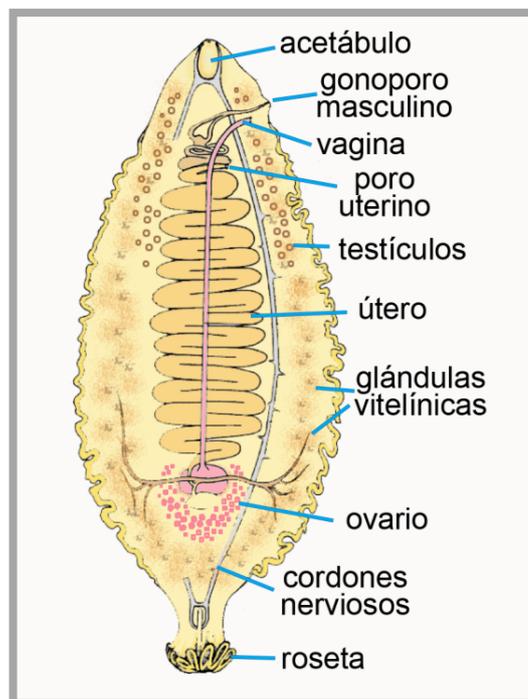


Figura 6.4. Representación esquemática de un cestode monozoico (*Gyrocotyle* sp.).

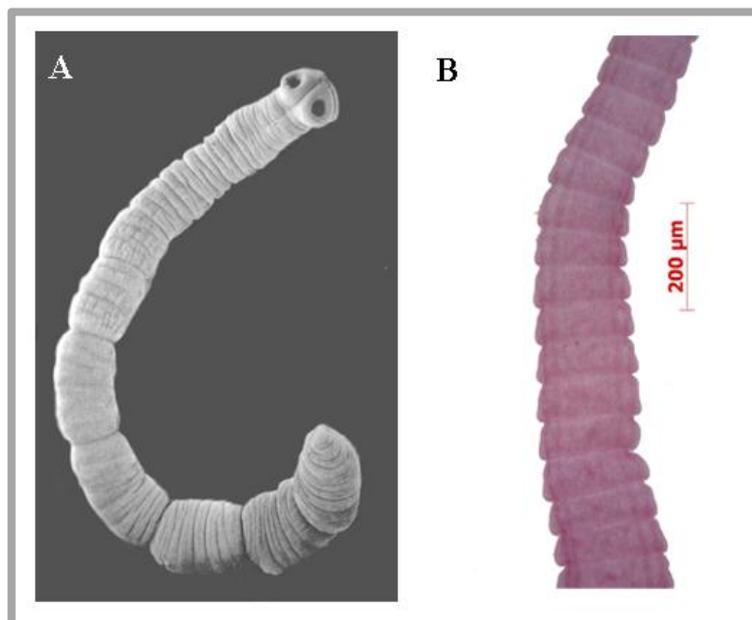


Figura 6.5. A Proglótide acraspedota (*Cangatiella macdonaghi*, fotografía en microscopio electrónico, 35x). B. Proglótide craspedota (*Mathevotaenia* spp. fotografía en microscopio óptico).

Pared corporal

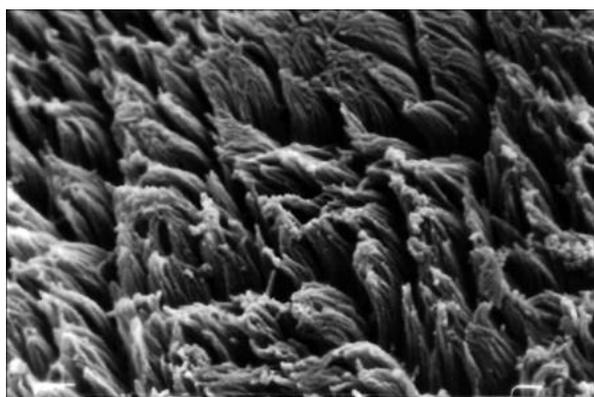


Figura 6.6. Fotografía de Microscopio electrónico de barrido de los microtricos de *Cangatiella macdonaghi* (Proteocephalidea), (10.000x).

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

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

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

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

Luego se encuentra el parénquima, que tienen la particularidad de presentar musculatura parenquimática, cuya disposición varía dependiendo del grupo (transversal, longitudinal, circular, dorsoventral), predomi-

nando los paquetes longitudinales. En la mayoría de los cestodes, la musculatura longitudinal parenquimática divide el parénquima en una zona cortical externa y una zona medular interna.

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

Sistema Excretor

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

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

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

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

Sistema nervioso

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

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

Sistema reproductor

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

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

El **Sistema Reproductor Femenino** (Fig. 6.7) está constituido por un ovario que se continúa con un oviducto, el cual presenta un esfínter llamado oocapto, que regula el pasaje de los ovocitos maduros. El oviducto presenta un ensanchamiento o cámara llamado ootipo, donde ocurre la fecundación y la formación de las membranas del huevo. Otras estructuras comunicadas con el ootipo son las glándulas de Mehlis, el conducto vitelínico común, la vagina y el útero. Las glándulas de Mehlis son unicelulares y producen compuestos que intervienen en la formación de las membranas del huevo. Las glándulas vitelínicas producen el vitelo para nutrir a los embriones en desarrollo y compuestos adicionales para la formación de la cáscara del huevo. Estas glándulas pueden ser compactas o formadas por numerosos folículos cuyos conductos se unen en un conducto vitelínico común, que puede presentar un reservorio vitelínico. El esperma llega al ootipo por la vagina que desemboca a través de un esfínter muscular en el atrio genital común. En algunas especies, la vagina puede presentar un ensanchamiento para almacenar esperma, denominado receptáculo seminal.

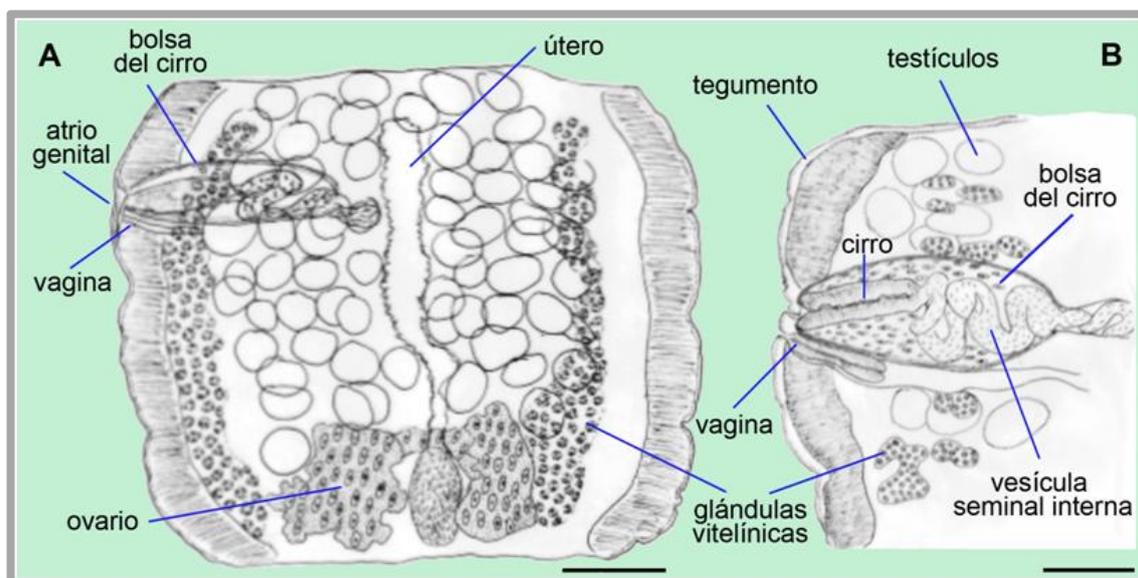


Fig 6.7. Representación esquemática de una proglótide madura de Proteocephalidea. A. aspecto general, escala 500 µm. B. Detalle de la región del atrio genital, escala 100 µm (gentileza de Lia Lunaschi).

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

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

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

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

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

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

Desarrollo

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

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

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

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

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

En vertebrados

Larvas monocéfalas

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

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

Larvas policéfalas

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

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

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

En Invertebrados

Cisticercoide: es una larva monocéfala, maciza (sin vesícula) que presenta un protoscólex totalmente desarrollado y retraído dentro del cuerpo, rodeado por una capa quística, con el cercómero¹ fuera del quiste (Fig. 6.8). Ejemplo: *Dipylidium* spp.

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

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

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

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

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

¹ Esta estructura es un órgano adhesivo posterior, armado con ganchos (6-16) presente en las larvas de cestodes y monogeneos, y que sólo se conserva en el opisthaptor de los monogeneos adultos.

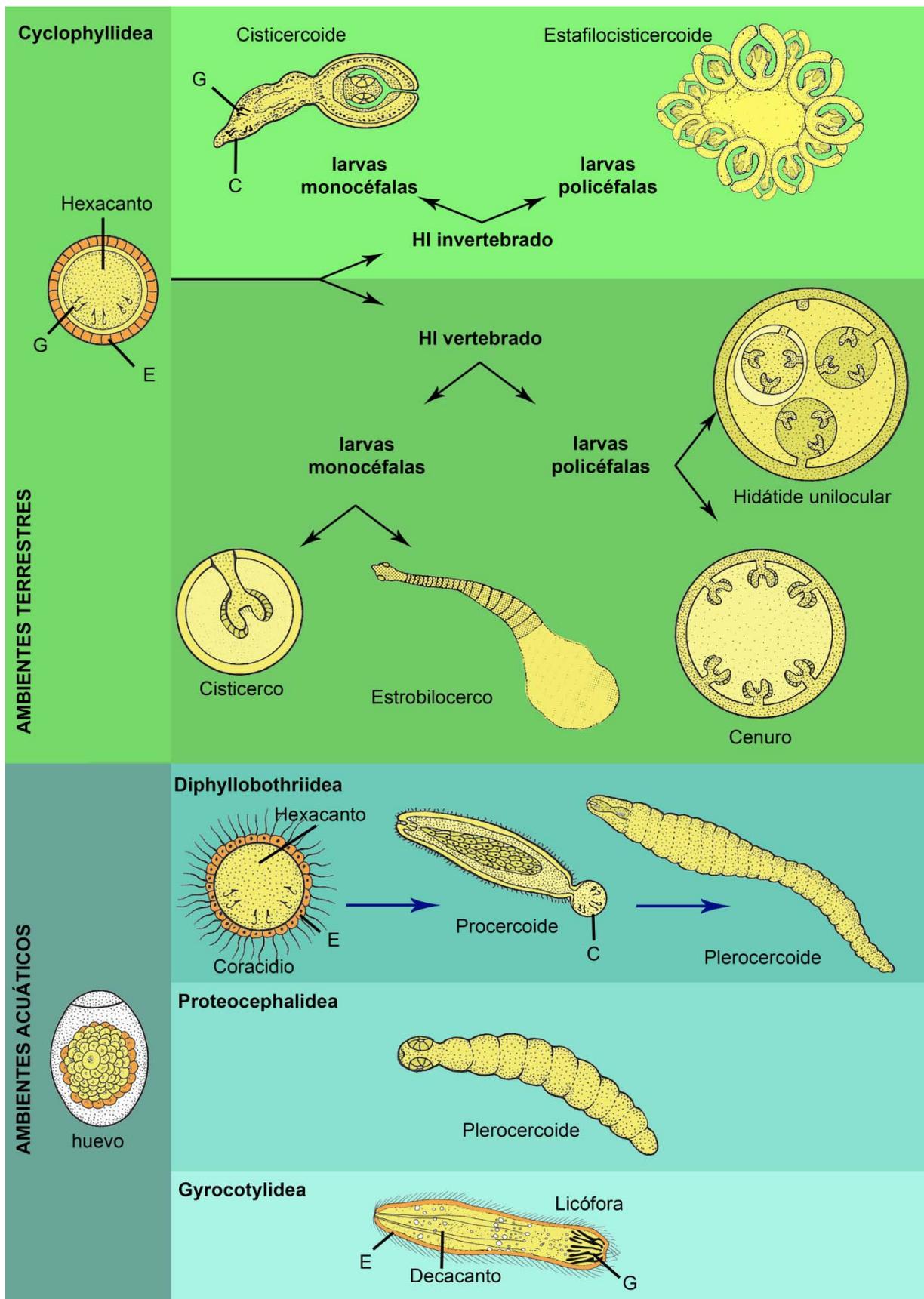


Figura 6.8. Representación esquemática de los tipos de larvas de cestodes. Abreviaturas: C, cercómero; E, embrióforo; G, ganchos; HI, Hospedador intermediario.

Modelos de ciclo de vida

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

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

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

- *Taenia saginata* (Fig. 6.9)

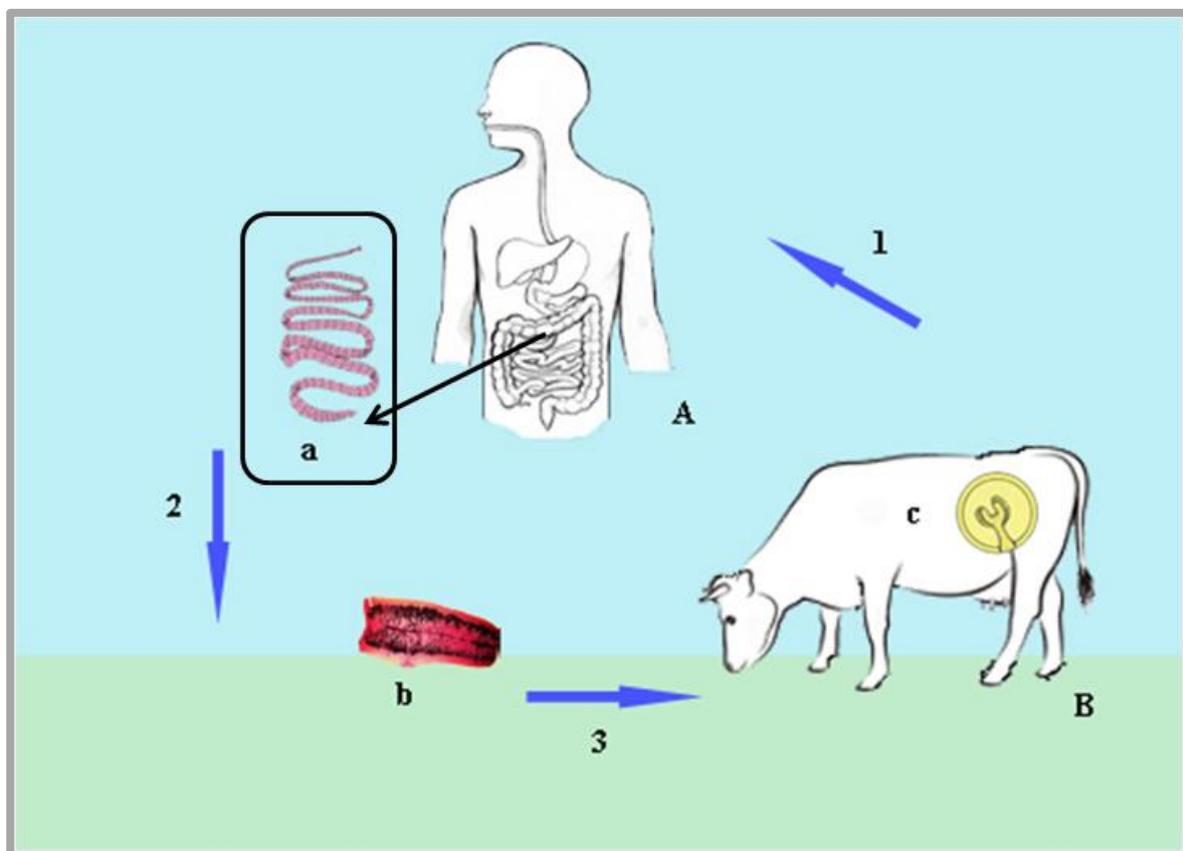


Figura 6.9. Esquema del ciclo de vida de *Taenia saginata*: A, Hd (Hombre); B, Hi (Vaca); a, tenia adulta; b, proglótide grávida; c, cisticerco. 1. Los humanos ingieren carne cruda o insuficientemente cocida con cisticercos. 2. Las proglótides grávidas son eliminadas junto con las heces. 3. Las vacas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

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

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

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

- *Echinococcus granulosus* (Fig. 6.10)

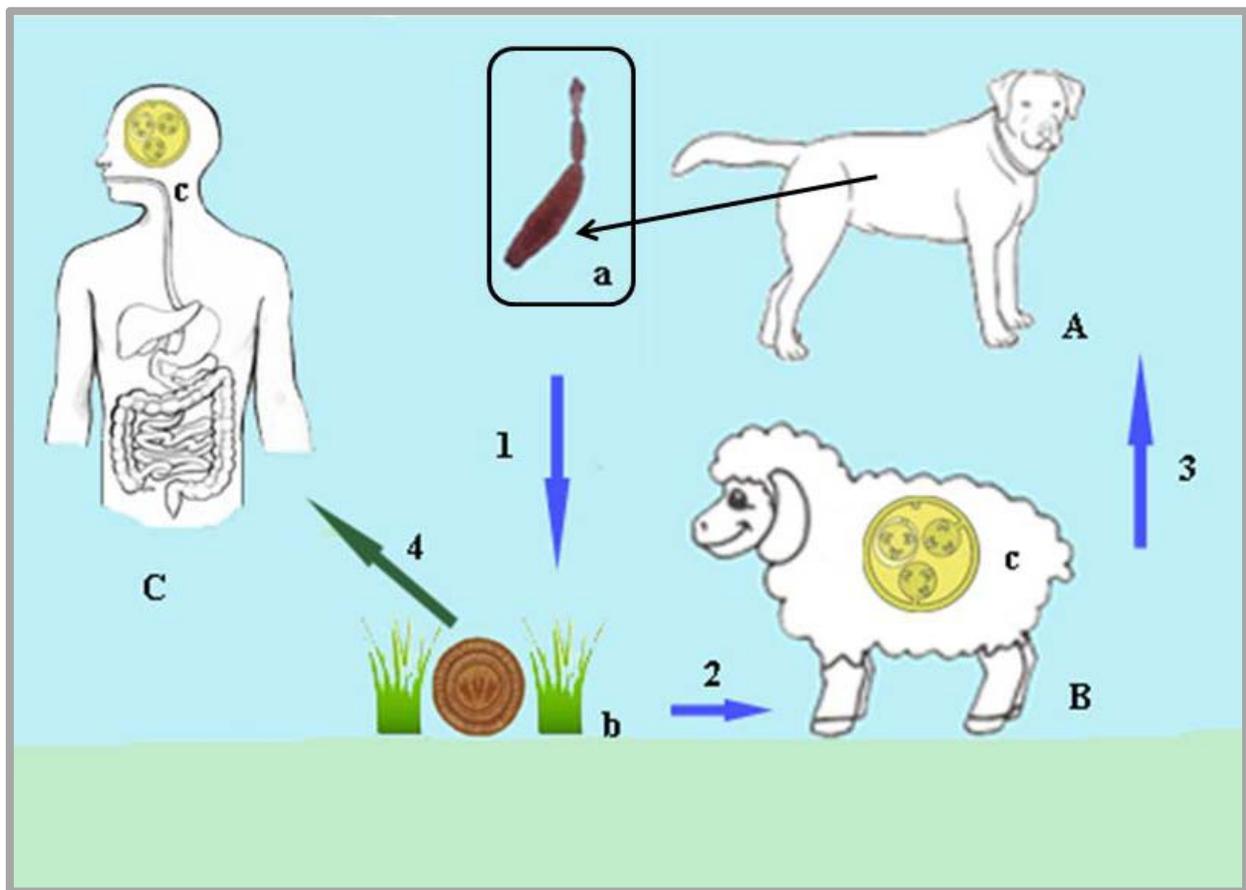


Figura 6.10. Esquema del ciclo de vida de *Echinococcus granulosus*: A, Hd (perro y otros cánidos); B, Hi (rumiantes); C, Hi (humano); a, verme grávido; b, huevos; c, hidátide. 1. Los cánidos eliminan huevos con las heces, 2. Los rumiantes ingieren huevos junto con la vegetación, 3. Los cánidos ingieren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

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

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

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

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

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

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

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

- *Dipylidium caninum* (Fig. 6.11)

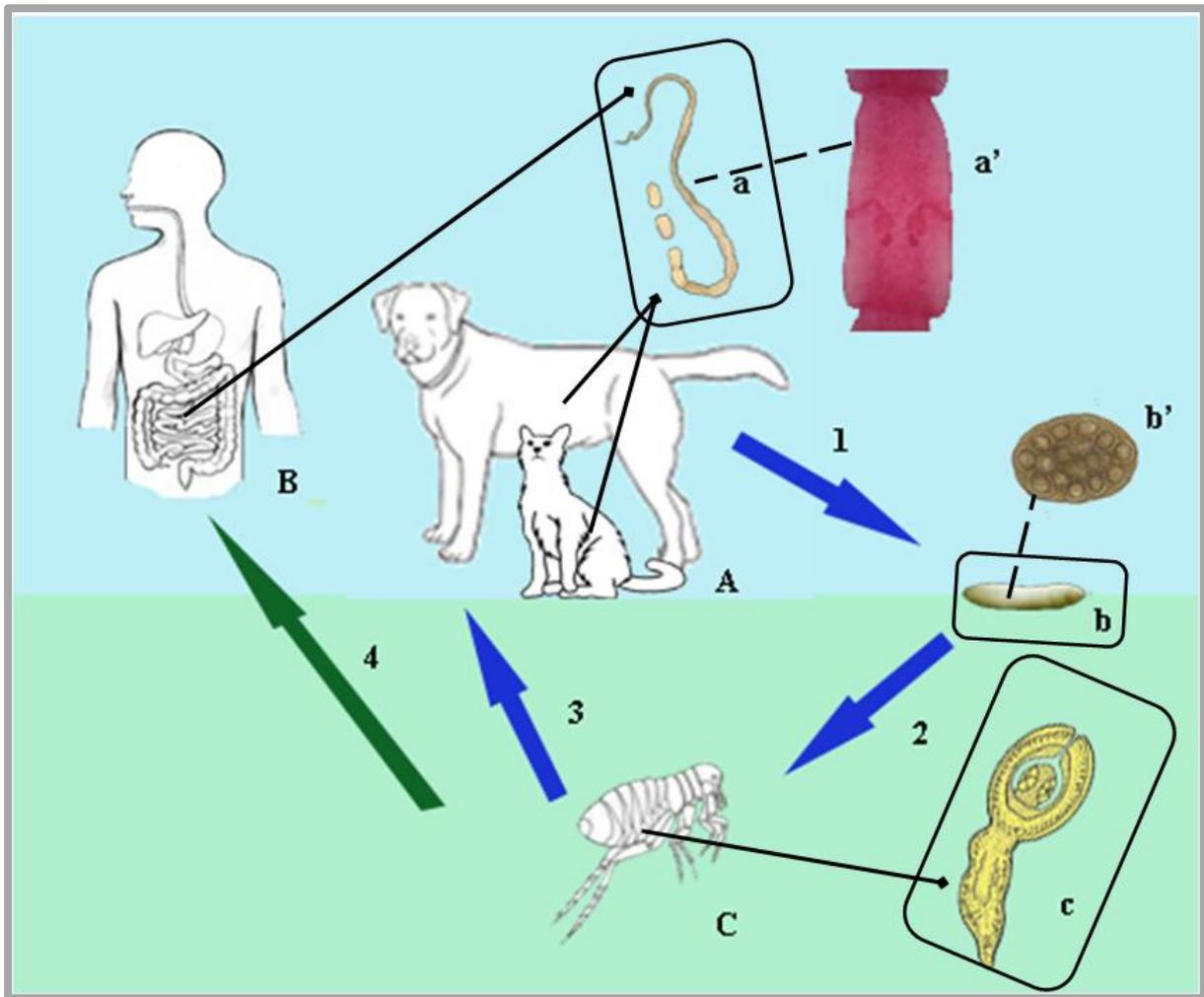


Figura 6.11. Esquema del ciclo de vida de *Dipylidium caninum*: A, Hd (perros y gatos); B, Hd (humano); C, Hi (pulga); a, verme grávido; a', detalle de una proglótide madura; b, proglótide grávida; b', detalle de las capsulas ovígeras; c, cisticercoide. 1. Los Hd eliminan proglótides junto con las heces,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

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

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

En **Diphyllobothriidea** los huevos son eliminados en el medio acuático donde eclosionan y emerge el coracidio que nada activamente. Cuando es ingerido por el primer hospedador intermediario (Hi1), generalmente un artrópodo, pierde los cilios, atraviesa la pared del digestivo con ayuda de sus ganchos y en el hemocel se metamorfosea a larva **procercoide**. Cuando el primer hospedador intermediario es consumido por un segundo hospedador intermediario (Hi2), comúnmente un pez, la procercoide atraviesa la pared del digestivo hacia la cavidad peritoneal y luego hasta los músculos esqueléticos, donde se desarrolla la larva **plerocercoides**. Cuando el segundo hospedador intermediario es ingerido por el hospedador definitivo (Hd), esta larva se fija en el intestino de este último, donde completa su desarrollo hasta convertirse en adulto. Ejemplos: *Diphyllobothrium*, *Diplogonoporus* y *Spirometra*.

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

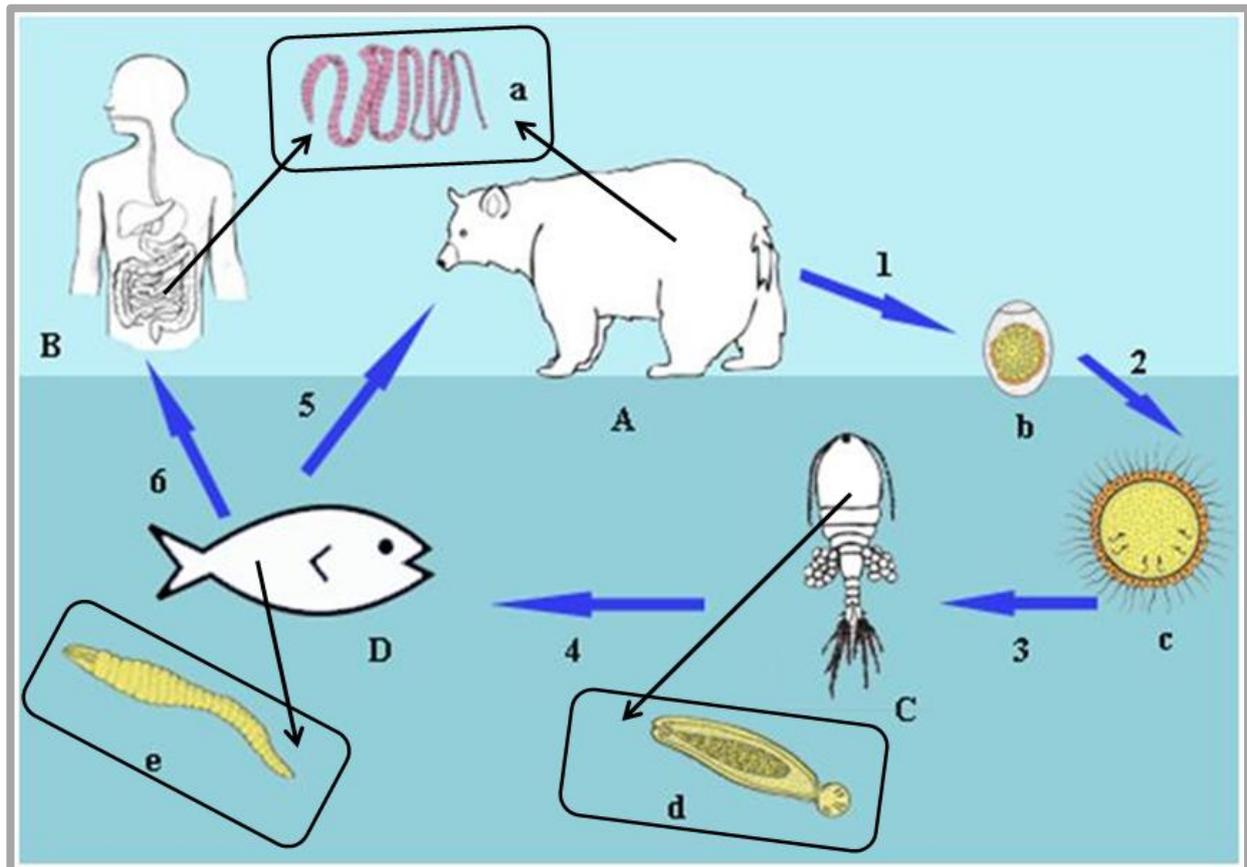


Figura 6.12. Esquema del ciclo de vida de *Diphyllobothrium* spp.: A, Hd (osos, zorros, mamíferos marinos y aves; B, Hd (humanos); C, Hi1 (copépodos); D, Hi2 (peces); a, verme grávido; b, huevos; c, coracidio; d, procercoide; e, plerocercoides. 1. Los Hd eliminan huevos al medio acuático junto con las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

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

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

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

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

En **Proteocephalidea**, los huevos son eliminados al agua con las heces y comidos por crustáceos planctónicos, usualmente copépodos, que actúan como primeros hospedadores intermediarios. Una vez ingeridos eclosionan, emergiendo la larva hexacanto que atraviesa la pared intestinal y se ubica en el hemocel, donde se desarrolla la larva plerocercoides³. Cuando un hospedador definitivo adecuado, ingiere al copépodo la larva se fija al intestino y completa su desarrollo hasta adulto. En algunas especies, puede intervenir un pez como segundo hospedador intermediario, tal es el caso de *Proteocephalus ambloplitis*, un parásito del róbalo, cuyos huevos son comidos por copépodos en los que se desarrolla la plerocercoides, al ser ingeridos estos crustáceos por pequeños peces, las plerocercoides se ubican en el peritoneo hasta que los peces son comidos por el róbalo, en cuyo intestino se desarrolla el cestode adulto.

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

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

² Algunos autores consideran como agente causal de la esparganosis a cualquier larva plerocercoides del orden Diphyllbothriidea.

³ Este estadio larval ha sido referido en la literatura específica como procercoide o plerocercoides tipo I. Actualmente, plerocercoides es el término más aceptado (Chervy 2002).

Clasificación según Caira (2012)

Actualmente se consideran 18 ordenes

Orden Gyrocotylidea

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

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

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

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

Orden Cyclophyllidea

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

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

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

Orden Trypanorhyncha

Escólex generalmente con cuatro tentáculos apicales eversibles, usualmente armados con numerosos y complejos ganchos, que utilizan para fijarse a la mucosa intestinal. Proglótides habitualmente con sólo un set de órganos reproductivos masculinos y femeninos. Poros genitales laterales o sub-laterales. Vagina y bolsa del cirro frecuentemente unidos formando un conducto hermafrodita. Ovario tetra-lobado en corte transversal y útero sacciforme que puede tener poro uterino. Folículos vitelínicos normalmente rodeando la médula.

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

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

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

Orden Proteocephalidea

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

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

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

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

Orden Diphyllbothriidea

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

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

pedador intermediario vertebrado (peces teleósteos, anfibios, reptiles, mamíferos). Las larvas y adultos de *Diphyllobothrium*, *Diplogonoporus* y *Spirometra* representan un gran riesgo zoonótico.

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

Orden Spathebothriidea

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

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

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

Orden Cathetocephalidea

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

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

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

Orden Tetraphyllidea

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

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

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

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

Orden Amphilinidea

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

Son considerados, junto con los Gyrocotylidea, como los taxones más basales de cestodes, aunque todavía resta determinar las relaciones exactas entre todos ellos. Tradicionalmente fueron agrupados en la subclase Cestodaria junto a los Gyrocotylidea. Con ocho especies cosmopolitas, cuya clasificación en géneros y familias es controversial.

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

Orden Haplobothriidea

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

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

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

Orden Litobothriidea

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

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

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

Orden Bothriocephalidea

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

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

La mayoría de los botriocefálicos parasitan a peces teleósteos marinos y se conocen tres especies en anfibios. Los adultos habitan en el intestino, a veces en ciegos pilóricos y ocasionalmente atraviesan la pa-

red intestinal para adherirse al hígado. Los huevos o el coracidio que eclosiona, son comidos por copépodos, donde se desarrolla la larva procercoide. Puede existir un segundo hospedador intermediario, un teleósteo, en el que se desarrolla la larva plerocercoides en musculatura o cavidad. Especies de *Eubothrium*, *Triaenophorus* y *Bothriocephalus* son considerados como posibles agentes patógenos de peces en acuicultura.

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

Orden Lecanicephalidea

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

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

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

Orden Caryophyllidea

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

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

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

Orden Rhinebothriidea

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

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

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

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

Orden Diphyllidea

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

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

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

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

Orden Tetrabothriidea

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

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

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

Orden Nippotaeniidea

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

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

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

Bibliografía

- Arrabal J.P., Avila H.G., Rivero R., Salas M., Costa S., Rosenzvit M.C. & Kamenetzky L. (2015) Echinococcosis tropicales en Argentina: Primer reporte de *Echinococcus oligarthrus* en fauna silvestre del norte de Misiones. *Libro de Resúmenes VII Congreso Argentino de Parasitología*, pp. 91.
- Arredondo N.J., Gil de Pertierra A. & de Chambrier A. (2014) A new species of *Pseudocrepidobothrium* (Cestoda: Proteocephalidea) from *Pseudoplatystoma reticulatum* (Pisces: Siluriformes) in the Paraná River basin (Argentina). *Folia Parasitologica* 61 (5): 462-472.
- Baer J.G. (1971). *El parasitismo animal*. Guadarrama, Madrid, 256 pp.
- Brusca R.C. & Brusca G.J. (2003). *Invertebrates*. Segunda edición. Sinauer Associate, Sunderland, Massachusetts, 936 pp.
- Caira J.N., Jensen K. & Barbeau E. (2012). *Global Cestode Database*. World Wide Web electronic publication. <http://tapeworms.uconn.edu/index.html>, Último acceso 20 de septiembre 2015.
- Cheng T.C. (1978) *Parasitología General*. Editorial A C, Madrid, 965 pp.
- Chervy L. (2002) The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1-33.
- (2009) Unified terminology for cestode microtriches: a proposal from the International Workshops on Cestode Systematics in 2002–2008. *Folia Parasitologica* 56 (3): 199-230.
- Colin J.A., Williams H.H. & Halvorsen O. (1986). One or three gyrocotylideans (Platyhelminthes) in *Chimaera monstrosa* (Holocephali). *Journal of Parasitology* 72: 10-21.
- Conn D.B. & Świdorski Z. (2008). A standardised terminology of the embryonic envelopes and associated developmental stages of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). *Folia Parasitologica* 55: 42-52.
- Cruz-Reyes A. & Camargo-Camargo B. (2001) *Glosario de términos en Parasitología y Ciencias Afines*. Plaza y Valdes, México, 347 pp.
- Gil de Pertierra A. & G. Viozzi. (1999). Redescription of *Cangatiella macdonaghi* (Szidat & Nani, 1951) comb. nov. (Cestoda: Proteocephalidae) a parasite of the Atheriniform fish *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909) from the Patagonian region of Argentina. *Neotropica*, 45 (113-114): 13 -20.
- Goater T., Goater C. & Esch G.W. (2014) *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Segunda edición. Cambridge University Press, Nueva York, 497 pp.

- Guarnera E.A. (2015). La Echinococcosis: desde la antropología hasta la salud pública. *Libro de Resúmenes VII Congreso Argentino de Parasitología*, pp. 22.
- Hyman L.H. (1951). *The invertebrates Volumen II: Platyhelminthes and Rhynchocoela; the acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, 550 pp.
- Jones M.C., Agosti M.R., D'Agustini M., Uriarte V. & Drut R. (2013) Esparganosis cerebral. Presentación de un caso pediátrico. Cerebral sparganosis in a child. Case report. *Archivos Argentinos de Pediatría* 111 (1): e1-e4.
- Khalil L.F., Jones A. & Bray R.A. (1994) *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. CAB International, Wallingford, Reino Unido, 751 pp.
- Kuchta R., Scholz T., Brabec J., & Narduzzi-Wicht B. (2015) *Diphyllobothrium, Diplogonoporus, and Spirometra*. En: Xiao L., Ryan U. & Feng Y. (Eds.). *Biology of Foodborne Parasites*. CRC Press, Florida, pp. 299-326.
- Marquardt W.C., Demaree R.S. & Grieve R. B. (2000) *Parasitology and vector biology*. Academic Press, San Diego, 702 pp.
- Menoret A. (2012) Relaciones tróficas y parasitismo en peces marinos: uso de cestodes Trypanorhyncha como marcadores biológicos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina, 254 pp.
- & Ivanov V.A. (2012a). A new species of Heteronybelinia (Cestoda: Trypanorhyncha) from *Sympterygia bonapartii* (Rajidae), *Nemadactylus bergi* (Cheilodactylidae) and *Raneya brasiliensis* (Ophidiidae) in the south-western Atlantic, with comments on host specificity of the genus. *Journal of Helminthology* 87 (4):467-82.
- & ————— (2012b). Description of plerocerci and adults of a new species of *Grillotia* (Cestoda: Trypanorhyncha) in teleosts and elasmobranchs from the Patagonian Shelf off Argentina. *Journal of Parasitology* 98 (6): 1185-1199.
- & ————— (2015). Trypanorhynch cestodes (Eutetrarhynchidae) from batoids along the coast of Argentina, including the description of new species in *Dollfusioella* Campbell et Beveridge, 1994 and *Mecistobothrium* Heinz et Dailey, 1974. *Folia Parasitologica* 62: 058.
- Olsen O.W. (1977) *Parasitología Animal Volumen I-II*. Aedos, Barcelona, 719 pp.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology*. Sexta edición. McGraw-Hill Higher education, USA, 670 pp.
- Rohde K. (1998) Amphilinidea. Amphilinidae. Version 05 November 1998. <http://tolweb.org/Amphilinidea/20379/1998.11.05>. En The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> Último acceso 15 septiembre 2015.
- (2012) The Gyrocotylidea: an aberrant group of tapeworms: Non-segmented tapeworms: an enigma in tapeworm evolution and biology <https://krohde.wordpress.com/article/the-gyrocotylidea-an-aberrant-group-of-xk923bc3gp4-79/>. Último acceso 28 septiembre 2015.
- Schmidt G.D. (1970) *How to know the tapeworms*. WM. C. Brown Company Publishers, Iowa, USA. 266pp.
- Semenas L. (2014) Zoonosis de origen acuático: la región de los bosques patagónicos. En: Basualdo Farjat F., Enría D., Martino P., Rozenzvit M. & Seijo A. (Eds.). *Temas de Zoonosis VI*. Asociación Argentina de Zoonosis, Buenos Aires, pp. 295-303.
- Szidat L. (1967) Estudio de la morfología y del desarrollo protándrico de *Amphiptches máxima* (Mac Donagh, 1927). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 1 (5): 49-60.
- Vizcaychipi K.A. (2015) Echinococcosis tropical ¿enfermedad olvidada? Situación e importancia en América del Sur. *Libro de Resúmenes VII Congreso Argentino de Parasitología*, pp. 46.
- Williams H. H., Colin J. A. & Halvorsen O. (1987) Biology of gyrocotylideans with emphasis on reproduction, population ecology and phylogeny. *Parasitology* 95: 173-207.