

CAPÍTULO 7

Phylum Dicyemida

Francisco Brusa y Lisandro Negrete

"Desde su descubrimiento han constituido un rompecabezas taxonómico".

LIBBIE H. HYMAN, THE INVERTEBRATES (1940)

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

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

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

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

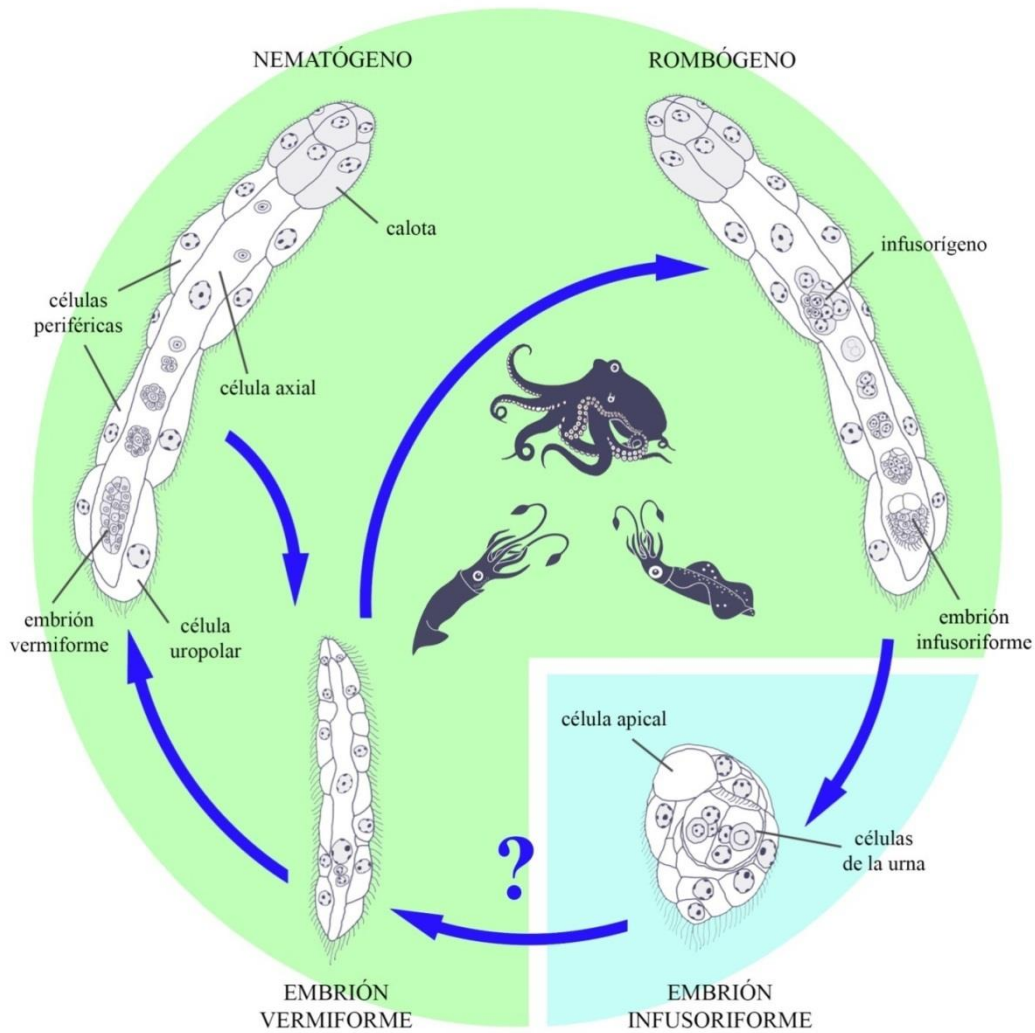


Figura 7.1. Ciclo de vida del *phylum* Dyciemida. Fase del ciclo dentro del hospedador (verde), fuera del hospedador (celeste). Modificado de Furuya y Tsuneki (2003).

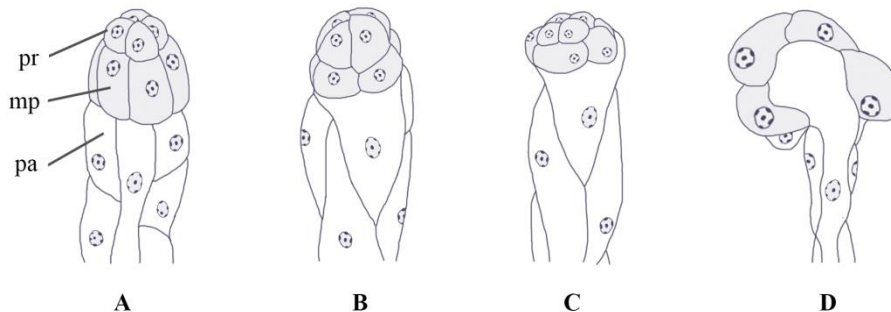


Figura 7.2. Diversidad de calotas. A, forma cónica; B, forma discoidal; C, forma plana; D, forma irregular. pr: células propolares, mp: células metapolares, pa: células parapolares. Modificado de Furuya y otros (2003).

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

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

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

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

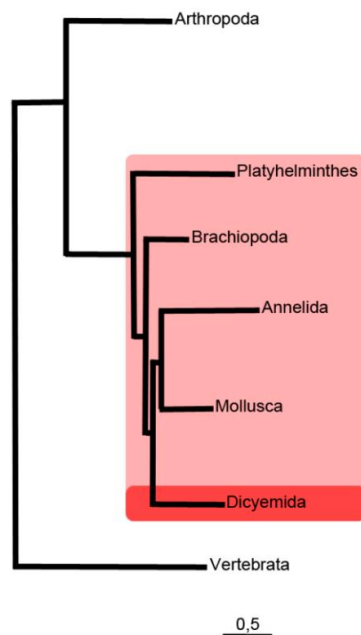


Figura 7.3. Posición filogenética de los diciémidos en el contexto de los Lophotrochozoa (sombreado en rojo claro). Árbol filogenético modificado de Suzuki y otros, (2010). La escala representa el largo de rama.

Bibliografía

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

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