

Capítulo 5. Clase Monogenea

Fabiana B. Drago & Verónica Núñez

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

ADAPTADO DE DAVID P. BARASH & JUDITH E. LIPTON
THE MYTH OF MONOGAMY

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

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

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

Morfología

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

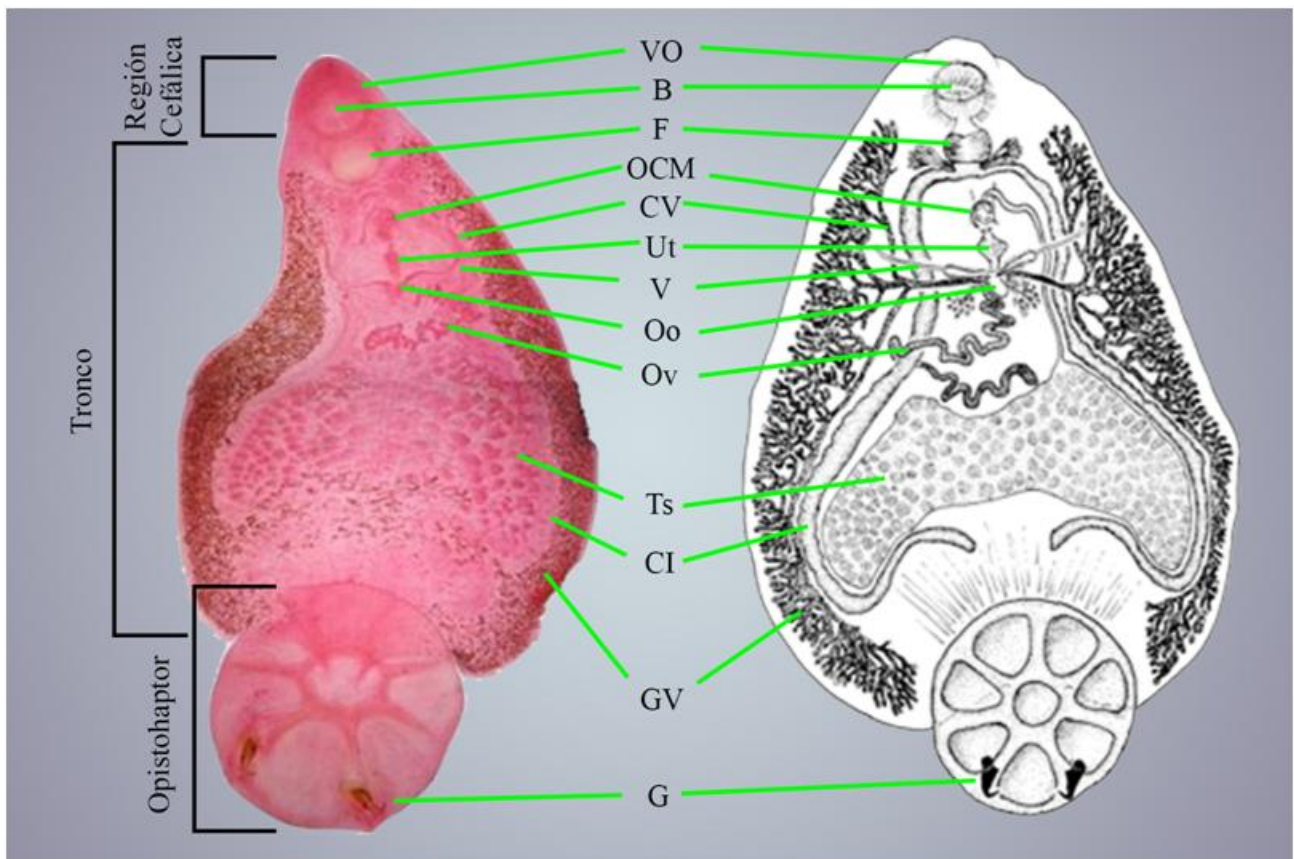


Figura 5.1. Morfología general de monogenea, fotografía en microscopio óptico y representación esquemática de *Calicotyle* sp. Abreviaturas: B, boca; CI, ciego intestinal; CV, conducto vitelínico; F, faringe; G, ganchos; GV, glándulas vitelínicas; OCM, órgano copulador masculino; Oo, ootipo; Ov, ovario;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

Estructuras de fijación al hospedador

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

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

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

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

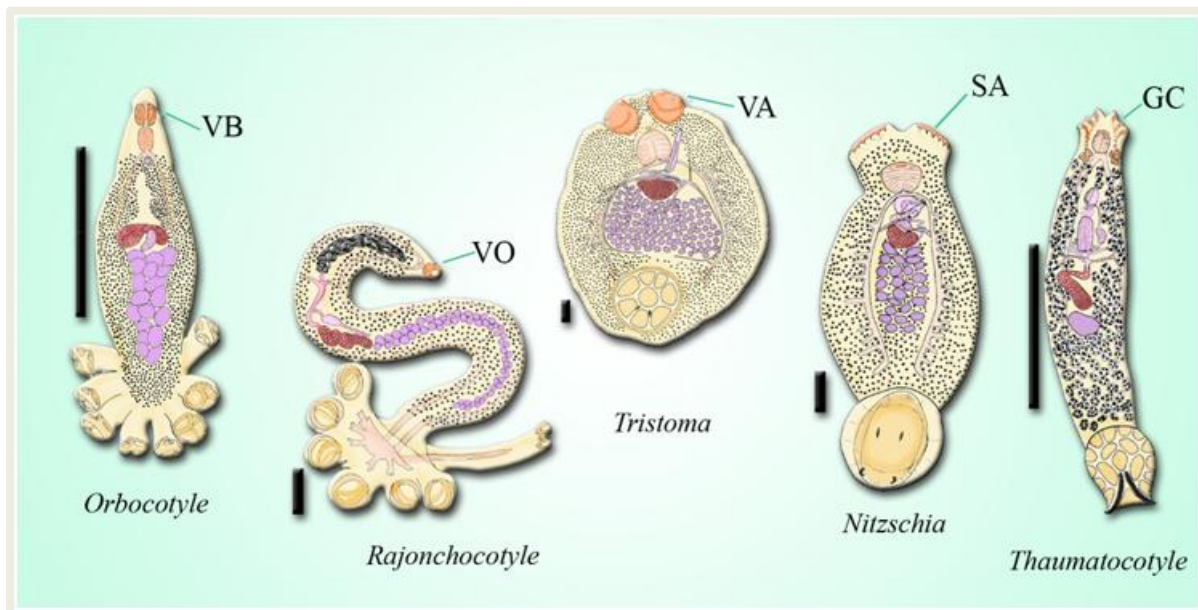


Figura 5.2. Diversidad de prohaptores. Abreviaturas: GC, glándulas cefálicas; SA, surcos anteriores (glandulares); VA, ventosas anteriores; VB, ventosas bucales asociadas al embudo bucal; VO, ventosa oral rodeando la boca; escala 1 mm.

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

Pared corporal

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

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

Aparato digestivo y alimentación

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

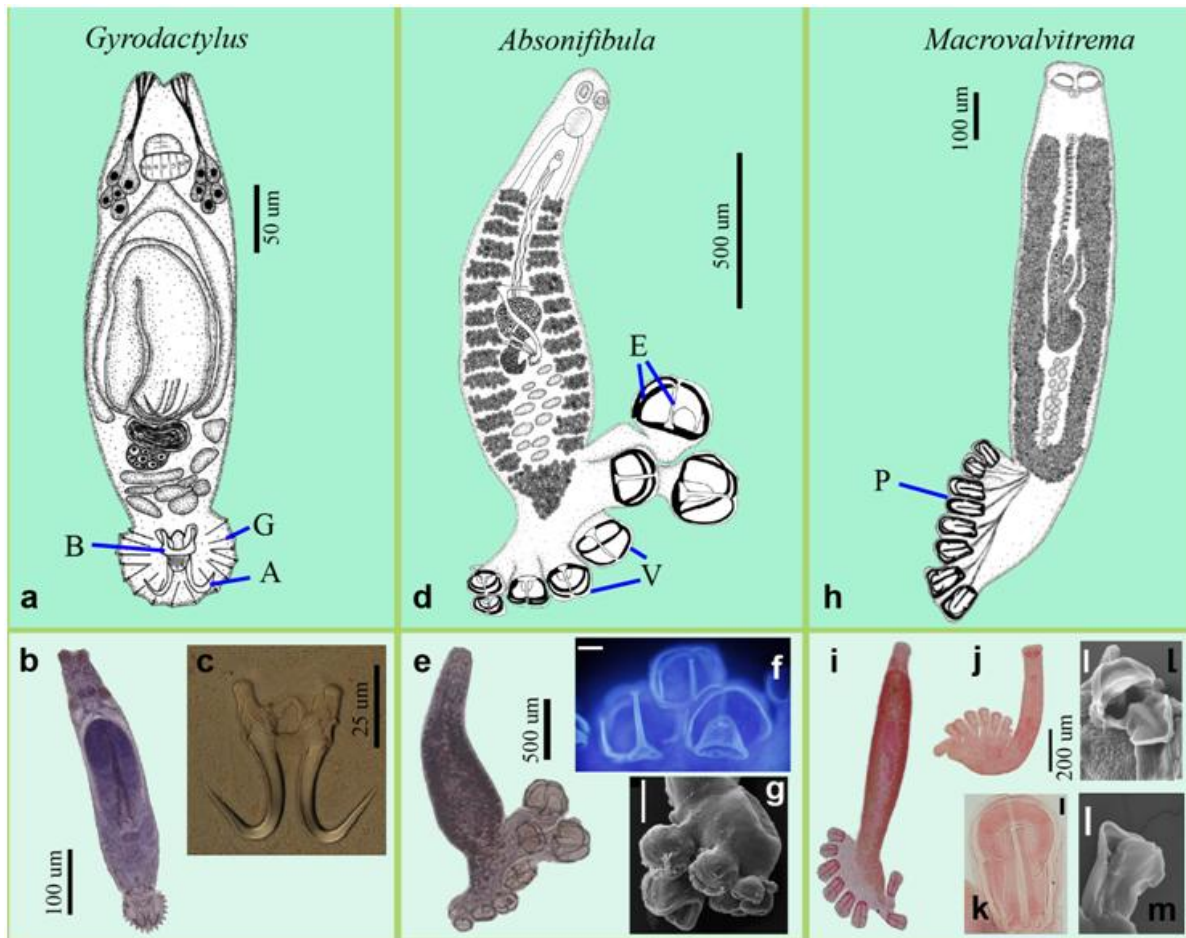


Figura 5.3. Opisthaptores. *Gyrodactylus mauri*: a, representación esquemática; b, fotografía en vista ventral de un ejemplar *in toto* teñido con Hematoxilina de Hill; c, fotografía de *anchors* y barras del opisthaptor. *Absonifibula bychowskyi*: d, representación esquemática; e, fotografía de un ejemplar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

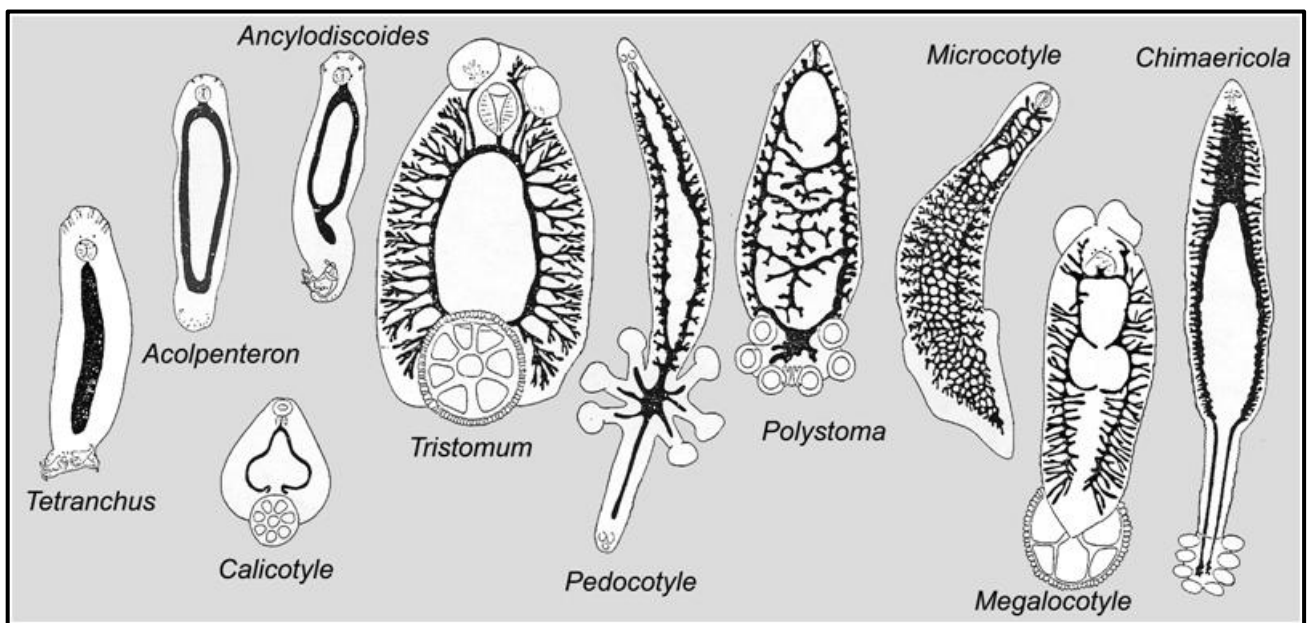


Figura 5.4. Sistema digestivo en distintos géneros de monogeneos.

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

Sistema osmorregulador

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

Sistema nervioso

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

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

Sistema reproductor

Son monoicos y la fertilización es por fecundación cruzada

Sistema reproductor femenino

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

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

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

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

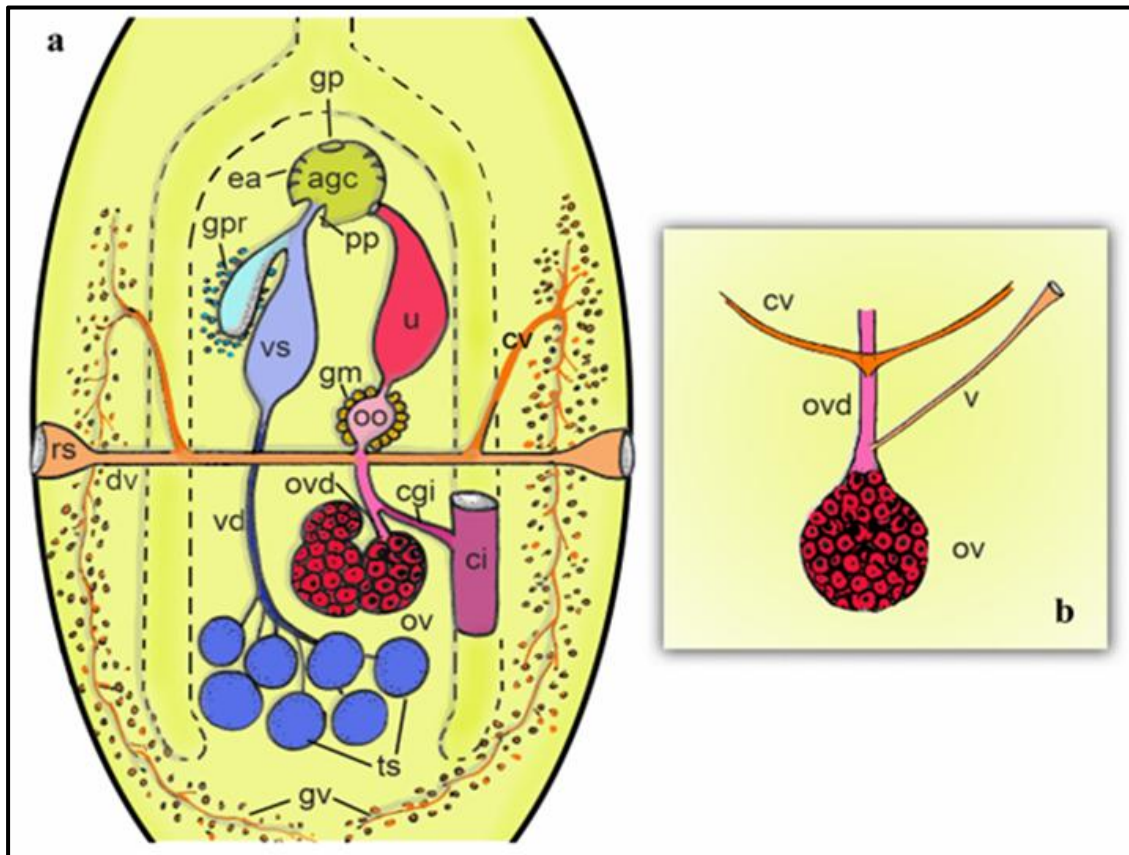


Figura 5.5. Representación esquemática del sistema reproductor de monogeneos con vagina conectada al conducto vitelínico (a) y con vagina conectada directamente al oviducto (b). Abreviaturas: agc, atrio genital común; cgi, conducto genitointestinal; ci, ciego intestinal; cv, conductos vitelínicos; dv,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

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

Sistema reproductor masculino

Consiste de 1, 2 a cientos de testículos, cada uno se continúa con los ductos o vasos eferentes que se unen formando un vaso deferente común o ducto eyaculador encargado de conducir a los espermatozoides. Este ducto puede presentar una dilatación denominada vesícula seminal cuya función es almacenar los espermatozoides. En algunas especies el ducto eyaculador es muy sencillo y desemboca directamente o formando una pequeña papila en el atrio genital común, junto al útero. En varias familias existe un **complejo copulador masculino** (Fig. 5.6) usualmente formado por el **órgano copulador masculino** (OCM)¹ y una pieza accesoria esclerosada que sirve de guía al órgano copulador, ambos se encuentran dentro de un saco membranoso controlado por musculatura. La morfología del complejo copulador y el modo de articulación

¹ Esta estructura ha sido tradicionalmente mencionada como cirro en la literatura específica.

entre el OCM y la pieza accesoria es de importancia taxonómica. El OCM puede ser muscular o esclerosado, la pieza accesoria puede estar ausente en algunos taxa o ser doble o triple en unos pocos. Las glándulas prostáticas pueden estar presentes, desembocando en el ducto eyaculador o en el órgano copulador. En los monogéneos que presentan un órgano copulador inerme, el atrio genital presenta un número variable de espinas o pequeños ganchos que facilitan la unión de los poros genitales. El número y morfología de los ganchos son de valor taxonómico.

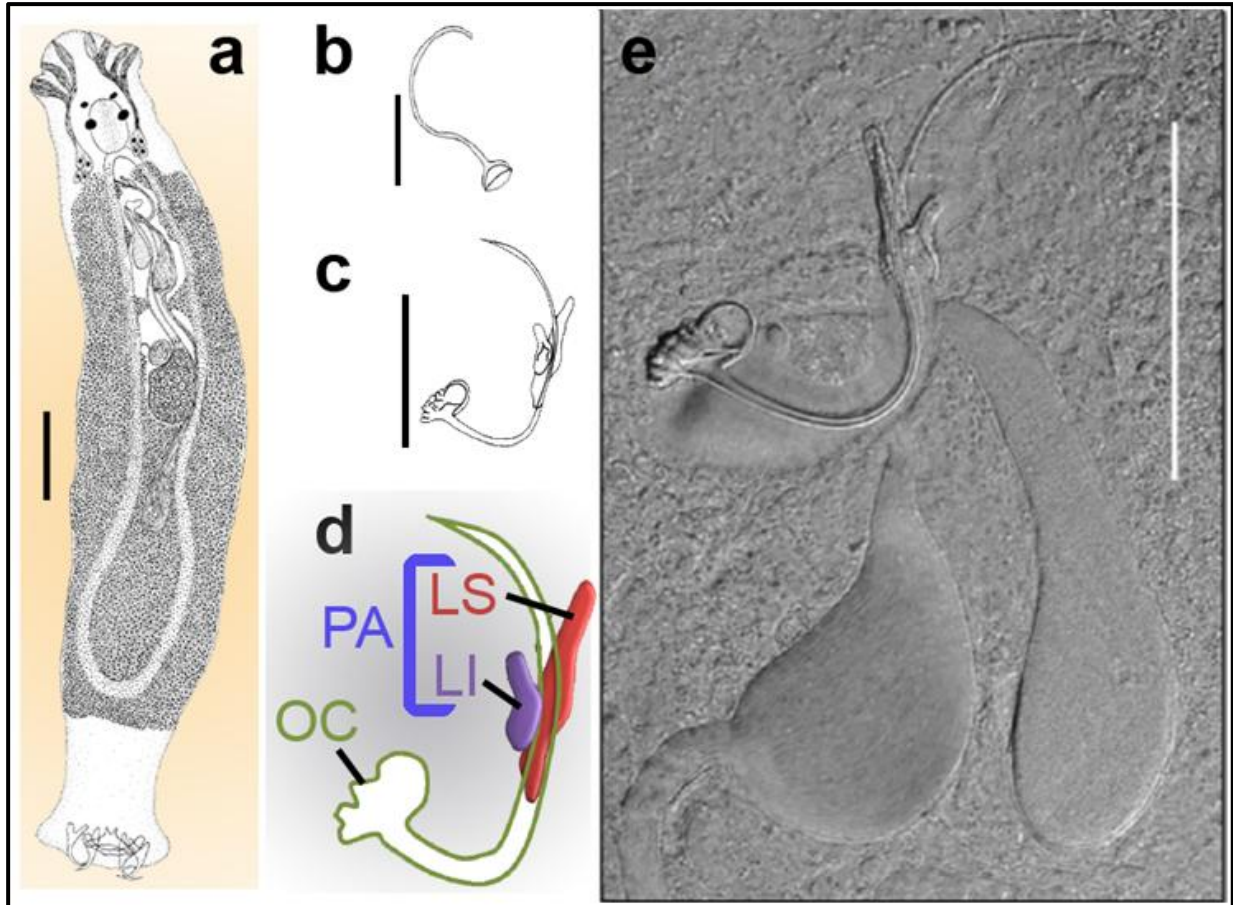


Figura 5.6. *Ligophorus saladensis*: a-d, representaciones esquemáticas; a, Ejemplar *in toto*, escala 60 µm; b, área esclerosada de la vagina, escala 25 µm; c, pieza accesoria; d, complejo copulador masculino, escala 50 µm e, fotografía del complejo copulador masculino, escala 50 µm. Abreviaturas: OC,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

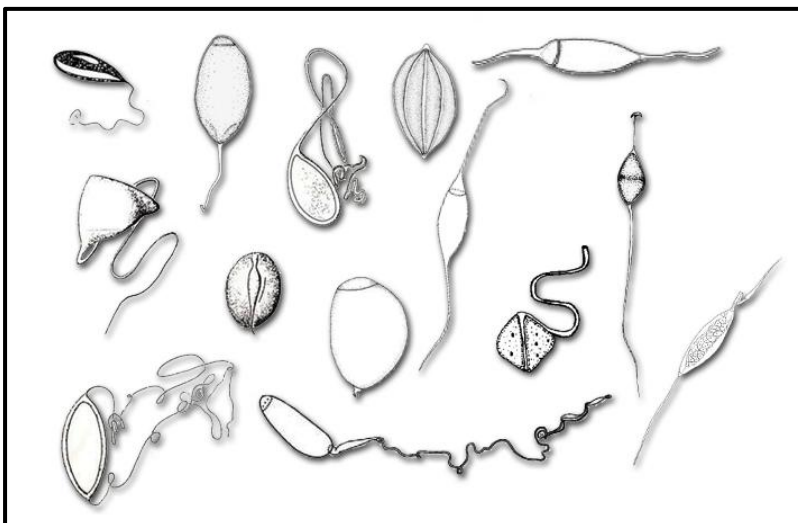


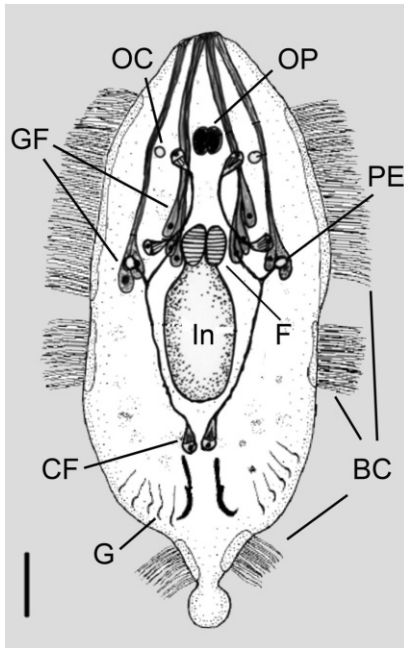
Figura 5.7. Diversidad morfológica de los huevos de monogéneos.

Desarrollo y ciclo de vida general

El ciclo de vida de los monogéneos es directo (con un sólo hospedador).

La mayoría son ovíparos u ovovivíparos.

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



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

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

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

Ciclos representativos

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

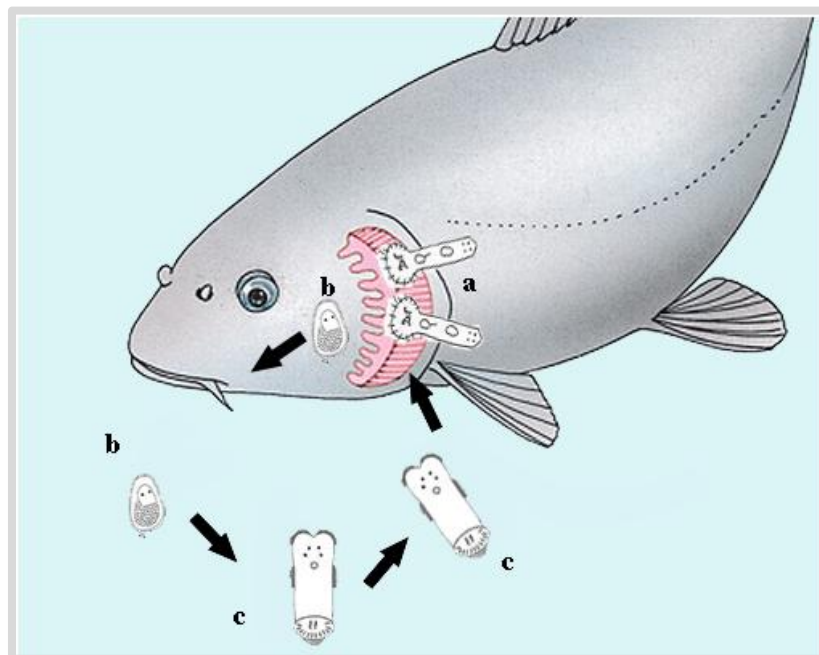


Figura 5.9. Ciclo de vida de *Dactylogyrus* sp., parásito branquial de peces cyprinidos: a, adultos; b, huevo; c, oncomiracidio.

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

Cuando los oncomiracidios toman contacto con un renacuajo que aún conservan las branquias externas se produce un desarrollo acelerado o progenético². Antes que el renacuajo se transforme en adulto, los oncomiracidios maduran sexualmente y producen un solo huevo viable, de los cuales se van a desarrollar nuevos oncomiracidios que al encontrar renacuajos con branquias internas, continúan su desarrollo junto con los demás oncomiracidios (Fig. 5.10).

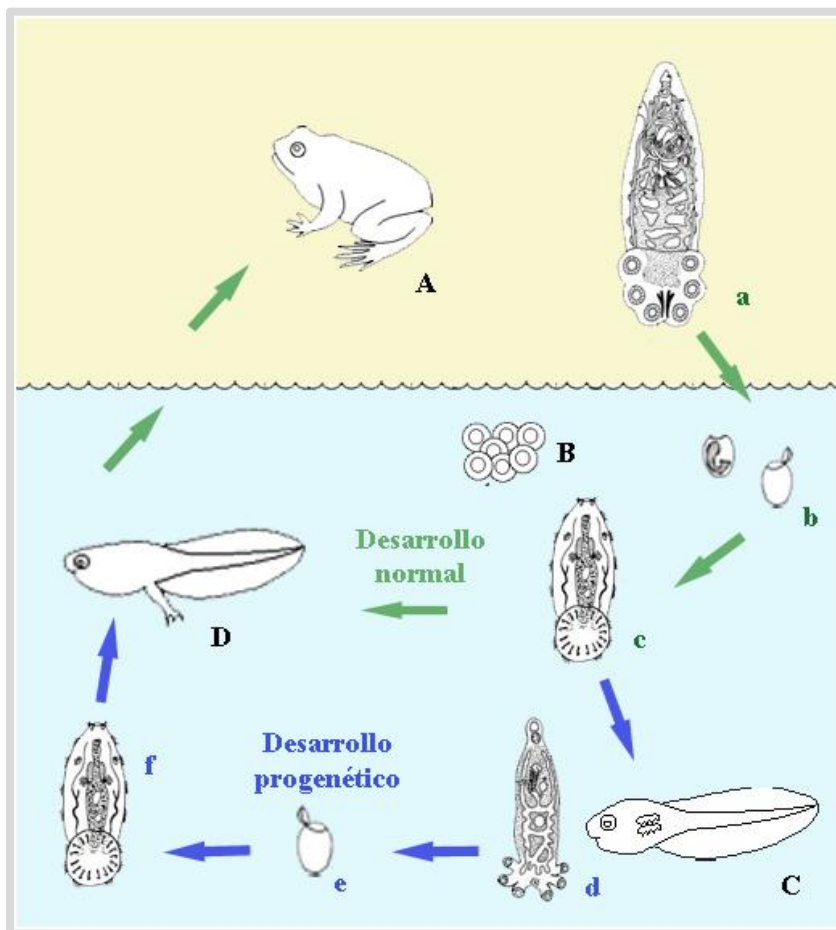


Figura 5.10. Ciclo de vida de *Polystoma integerrimum*. A. Ranas adultas; B. Huevos de ranas; C. Renacuajos con branquias externas; D. Renacuajos con branquias internas; a. adultos de *P. integerrimum*; b, e. Huevos de *P. integerrimum*; c. oncomiracidios de *P. integerrimum*; d. oncomiracidios maduros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

² Este tipo de desarrollo es descrito por muchos autores como neoténico (Cheng 1978, Olsen 1977). Sin embargo, Lefebvre & Poulin 2005, Bakke *et al.* 2007 consideran que el término más apropiado es progénesis, dado que este proceso implica una aceleración del ciclo de vida para permitir que el individuo se reproduzca como juvenil o larva. En tanto que la neotenia es la retención de caracteres larvales superada la etapa de desarrollo normal.

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

Diplozoon paradoxum es considerado uno de los organismos más monógamos del reino animal. Viven sobre las branquias de ciprínidos de Europa. Su ciclo de vida es muy interesante, sus huevos presentan un largo filamento con el que se fijan hasta que eclosiona la larva oncomiracidio. Estas larvas nadan activamente buscando un nuevo hospedador hasta fijarse en sus filamentos branquiales, allí pierden los cilios y desarrollan una pequeña ventosa en la superficie ventral y una papila en la superficie dorsal, este estadio juvenil es llamado **diporpa**³. Estos juveniles pueden vivir varios meses en las branquias pero no maduran sexualmente hasta encontrar otra diporpa. Cuando se encuentran, cada una fija su ventosa a la papila dorsal de la otra, entonces sus tejidos se fusionan completamente, lo cual estimula su maduración sexual. Las gónadas se desarrollan y el ducto genital masculino se encuentra cerca del femenino permitiendo la fecundación cruzada. Estos adultos permanecen unidos varios años hasta que mueren.

Especificidad

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

Bioindicadores

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

Interés sanitario

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

³ Cuando este estadio fue descubierto se describió como un nuevo género llamado *Diporpa*, cuando se comprobó que se trató de un estadio juvenil de *D. paradoxum* este nombre fue aplicado para dicho estadio.

Filogenia

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

Clasificación

No hay una clasificación aceptada unánimemente, tradicionalmente se consideró que la clase Monogenea⁴ estaba subdividida en dos subclases, Monopisthocotylea y Polyopisthocotylea, sin embargo los estudios filogenéticos indican que estos no son grupos naturales. Una de las clasificaciones más utilizadas actualmente es la propuesta por Boeger & Kritsky (2001).

Clase Monogenea

Subclase Polyonchoinea: Se alimentan principalmente de células epiteliales. Boca ventral. Órgano copulador masculino esclerotizado. Opisthaptor de los oncomiracidio y adultos con 16 ganchos (14 marginales y 2 centrales). Canales excretores fusionados anteriormente. Se alimentan principalmente de células epiteliales. Géneros representativos: *Benedenia*, *Encotyllabe*, *Entobdella*, *Nitzschia*, *Tetrasepta*, *Tristoma* (Cap-salidae); *Acolpenteron*, *Ancyrocephalus*, *Cryptocephalum*, *Dactylogyrus*, *Demidospermus*, *Philureter*, *Urocleidoides* (Dactylogyridae); *Diplectanum* (Diplectanidae); *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae); *Calicotyle*, *Dictyocotyle*, *Thaumatocotyle* (Monocotylidae); *Tetraonchus* (Tetraonchidae); *Udonella* (Udonellidae)⁵.

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

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

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

Diversidad en Argentina

En nuestro país, los estudios sobre monogeneos resultan aún escasos, los primeros trabajos fueron realizados por Lothar Szidat en la década del 60 y luego por Mabel Suriano a partir de los 70. Actualmente, han sido reportadas cerca de un centenar de especies parásitas de peces, siendo los géneros más frecuentes en peces marinos *Calicotyle*, *Callorhynchocotyle*, *Diclidophora*, *Nicolasia*, y *Neogrubea*; en tanto que en aguas continentales se destacan *Demidospermus*, *Gyrodactylus*, *Urocleidoides* y *Cryptocephalum* (Marcotegui 2011). Los reportes en anfibios son aún más escasos, se conocen 4 especies del género *Polystoma* que parasitan la vejiga de bufonidos, hylidos y Leptodactylidos (Cohen *et al.* 2013). Además, se han abordado aspectos ecológicos de monogeneos de peces de ambientes continentales, destacándose los estudios sobre distribución espacial, preferencia de nichos, estacionalidad, dinámica poblacional y comunitaria (Gutiérrez 1997; Gutiérrez & Martorelli 1994, 1999; Viozzi & Semenas 2009; Vega *et al.* 2013).

⁴ Boeger & Kritsky (1993) consideran que teniendo en cuenta el principio de prioridad recomendado por el Código Internacional de nomenclatura Zoológica, el nombre correcto es Clase Monogenoidea. Sin embargo, la mayoría de los taxónomos discrepan con estos autores, dado que en los taxa superiores no rigen reglas definidas. Teniendo en cuenta una combinación de criterios de prioridad, estabilidad y consenso entre los especialistas en el tema, el nombre más apropiado es Clase Monogenea (Wheeler & Chisholm 1995).

⁵ La posición filogenética de los Udonelidos ha sido motivo de controversia durante muchos años, originalmente fueron incluidos entre los monogeneos, luego con los "turbelarios" o como un clado separado dentro de los platelmintos. Sin embargo los estudios filogenéticos moleculares sugieren fuertemente que los udonelidos son monogeneos.

Bibliografía

- Ax P. (1996). *Multicellular animals. A New Approach to the Phylogenetic Order in Nature, Volumen I*. Springer, Berlin, 225 pp.
- Baer J.G. (1971) *El parasitismo animal*. Guadarrama, Madrid, 256 pp.
- Bakke T.A., Cable J. & Harris P.D. (2007) The biology of gyrodactylid monogeneans: the "Russian Doll-killers". *En: Baker, J.R. Muller R. & Rollinson D. (Eds.) Advances in Parasitology* 64, pp. 161-376.
- Boeger W.A. & Kritski D.C. (1993). Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes). *Systematic Parasitology* 26: 1-32.
- Boeger W.A. & Kritsky D.C. (2001). Phylogenetic relationships of the Monogenoidea. *En: Littlewood D.T.J. & Bray R.A. (Eds.). Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor & Francis, London, pp. 92-102
- Cheng T.C. (1978) *Parasitología General*. Editorial A C, Madrid, 965 pp.
- Cohen S.C., Justo M.C.N. & Kohn A. (2013) *South American Monogenoidea parasites of fishes, amphibians and reptiles*. Editorial Oficina de Livros, Rio de Janeiro, 662 pp.
- Dawes B. (1968) *The Trematoda: with special reference to British and ther European forms*. Cambridge University Press, London, 644 pp.
- Goater T., Goater C. & Esch G.W. (2014) *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Segunda edición. Cambridge University Press, New York, 497 pp.
- Grassé P.P. (1961) *Traité de zoologie: Anatomie, systématique, biologie. Volumen IV. Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens*. Masson et Cie, Paris, 944 pp.
- Gutiérrez P.A. (1997) *Ecología de monogenea en el Río de la Plata: patrones y procesos en las comunidades de Pimelodus maculatus y P. albicans*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina. 108 pp.
- Gutiérrez P.A. & Martorelli S.R. (1994). Seasonality, distribution, and ¿preferente? sites of *Demidospermus valenciennesi* Gutiérrez et Suriano, 1992 (Monogenea: Ancyrocephalidae) in catfish. *Research and Reviews in Parasitology* 54: 259-261.
- Gutiérrez P.A. & Martorelli S.R. (1999). Niche preferences and spatial distribution of monogenea on the gills of *Pimelodus maculatus* in Río de la Plata (Argentina). *Parasitology* 119: 183-188.
- Héritier L., Badets M., Du Preez L.H., Aisien M.S.O, Lixian F., Combes C. & Verneau O. (2015) Evolutionary processes involved in the diversification of chelonian and mammal polystomatid parasites (Platyhelminthes, Monogenea, Polystomatidae) revealed by palaeoecology of their hosts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 92: 1-10.
- Hyman L.H. (1951). *The invertebrates Volumen II: Platyhelminthes and Rhynchocoela; the acoelomate Bilateria*. McGraw-Hill, New York, 550 pp.
- Lefebvre F. & Poulin R. (2005) Progenesis in digenean trematodes: a taxonomic and synthetic overview of species reproducing in their second intermediate hosts. *Parasitology* 130: 587-605.
- Marcotegui P.S. (2011) *Estudios taxonómicos y ecológicos de monogenea y otros parásitos branquiales en peces de un ambiente estuarial*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina. 250 pp.
- Mehlhorn H. (1988). *Parasitology in Focus*. Facts and trends. Springer-Verlag, Berlin, 924pp.
- Olsen O.W. (1977) *Parasitología Animal Volumen I-II*. Aedos, Barcelona, 719 pp.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology. Sexta edición*. McGraw-Hill Higher education, USA, 670 pp.
- Vega R.M., Viozzi G.P. & Brugni N.L. (2011) Two new species of *Cryptocephalum* n. gen. (Monogenoidea: Dactylogyridae) from the cephalic lateral line of *Percichthys trucha* (Perciformes: Percichthyidae) in Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology* 97: 245-250.
- Vega R.M., Viozzi G.P. & Brugni N.L. (2013) La comunidad de monogeneos de *Percichthys trucha* (Perciformes: Percichthyidae) en relación con la historia de vida del hospedador. *Revista Argentina de Parasitología* 1 (2): 33-47.
- Viozzi G.P. & Semenas L. (2009). Do environmental differences between lakes in northwestern argentinean Patagonia affect the infection of *Philureter trigoniopsis* (Monogenea) in *Galaxias maculatus* (Osmeriformes)? *Journal of Parasitology* 95: 25-31.
- Wheeler T.A & Chisholm L.A. (1995) Monogenea versus Monogenoidea: the case for stability in nomenclature. *Systematic Parasitology* 30 (3): 159-164.