

Capítulo 8.

Phylum Acanthocephala

Verónica Núñez y Fabiana B. Drago

*Los primeros acantocéfalos fueron descritos en 1684 por Francesco Redi (1626–1697), un médico italiano, quien reportó el hallazgo de gusanos blancos con ganchos en su extremo anterior (probablemente *Acanthocephalus anguillae*) en el intestino de anguilas europeas”*

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

Los acantocéfalos constituyen un grupo monofilético de helmintos exclusivamente parásitos. Presentan una probóscide espinosa en el extremo anterior a la que le deben su nombre (del griego *acantha*: espina y *kephale*: cabeza) y mediante la cual se fijan a los tejidos de su hospedador. Son endoparásitos obligados del intestino de vertebrados y presentan un ciclo de vida heteroxeno, con al menos un hospedador intermedio artrópodo en el cual se desarrollan sus estadios larvales. Comprenden aproximadamente 1200 especies, que generalmente miden unos pocos milímetros de longitud, aunque algunas pueden sobrepasar los 60 cm, tal es el caso del parásito del cerdo *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. La morfología de los acantocéfalos presenta una gran adaptación a la vida parásita, con una reducción a lo largo de su evolución de los sistemas muscular, nervioso y excretor, y la ausencia del sistema digestivo. Son organismos acelomados, sin embargo presentan una gran cavidad llena de fluido por debajo de la pared del cuerpo, la cual carece de revestimiento celular mesodérmico.

Morfología

El cuerpo de los acantocéfalos adultos está compuesto por una probóscide anterior invaginable, un cuello y un tronco alargado y sacciforme (Fig. 8.1)

La **probóscide**, hueca y llena de líquido, presenta diversas formas, desde esférica hasta cilíndrica, dependiendo de las especies (Fig. 8.2.), puede invaginarse totalmente dentro de un saco muscular, denominado receptáculo o saco proboscideo, por acción de músculos retractores. Éstos se fijan al ápice interno de la probóscide y se extienden posteriormente para insertarse en la pared del receptáculo. La evaginación de la probóscide ocurre por presión hidráulica creada por la contracción de la musculatura del saco de la probóscide. Usualmente la probóscide *in situ* se encuentra semi-invaginada, formando un embudo.

El tamaño, forma, disposición y número de los ganchos proboscídeos son caracteres de importancia taxonómica. Estos ganchos esclerotizados se originan de la lámina basal subepidérmica y están totalmente cubiertos por una fina capa de tegumento sincitial (Fig. 8.3).

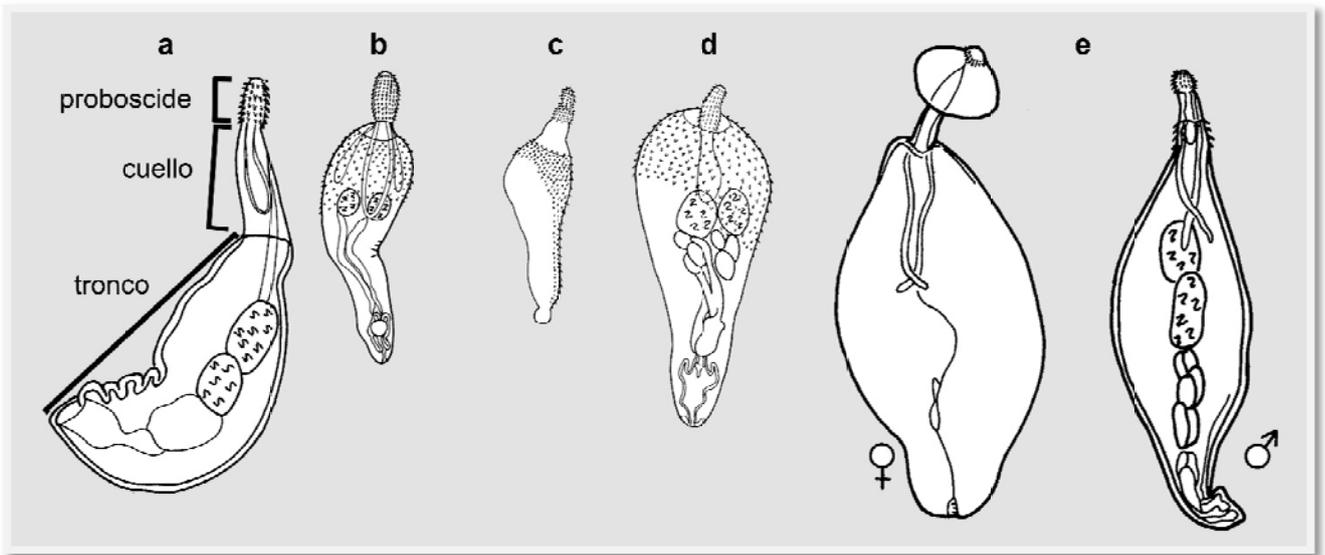


Figura 8.1. Diversidad morfológica: a, *Polymorphus acutis*; b, *Polymorphus mathevossianae*; c, *Corynosoma semerne*; d, *Corynosoma sudsuche*; e, *Filicollis trophimenkoi*.

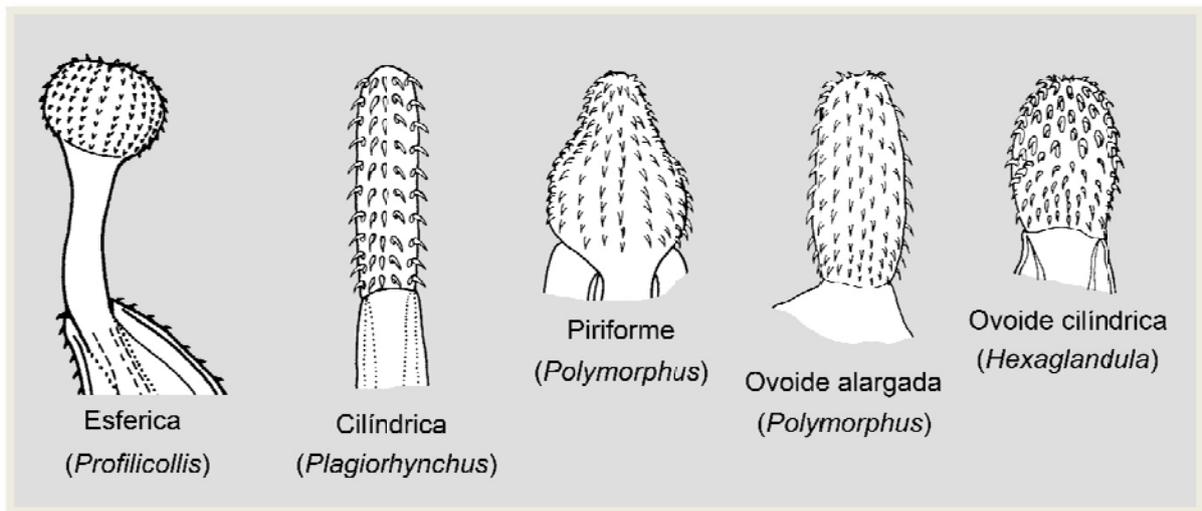


Figura 8.2. Tipos morfológicos de proboscídeos.

El **cuello** es una zona lisa, sin espinas, situada entre los ganchos más posteriores de la probóscide y una invaginación de la pared del cuerpo que marca el comienzo del tronco. Junto con la invaginación de la probóscide, puede producirse la invaginación del cuello dentro del tronco por acción de un par de músculos retractores del cuello, que se insertan en la superficie interna de la capa muscular del tronco.

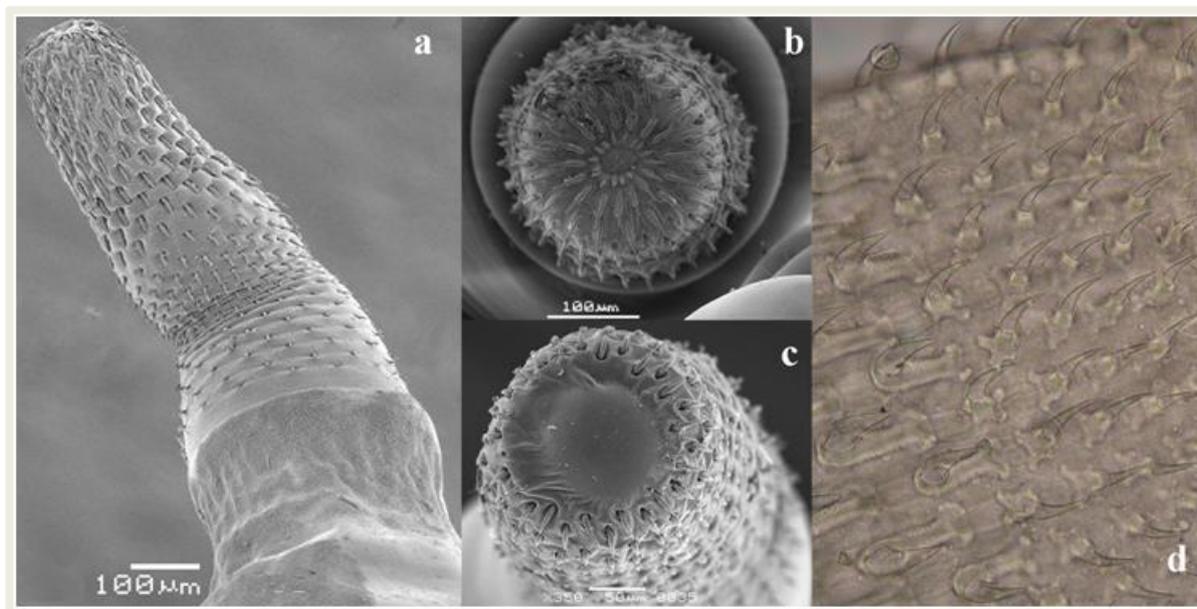


Figura 8.3. Probóscide de *Centrorhynchus guira*. a-c, fotografías de microscopio electrónico de barrido; a, vista lateral; b-c, vista apical; d, fotografía de microscopio óptico.

El **tronco** se encuentra situado detrás del cuello y es la porción del cuerpo que queda expuesta en el lumen intestinal del hospedador. En algunas especies puede tener aspecto anillado o presentar espinas que presumiblemente colaboran en la sujeción a la pared intestinal del hospedador y en el desplazamiento dentro del mismo. La pared del tronco está compuesta por un tegumento y capas internas de musculatura circular y longitudinal; y encierra la cavidad del cuerpo llena de fluido que contiene los **sacos ligamentarios**. *In situ*, la cavidad se encuentra llena de fluido, pero la turgencia es baja salvo en hembras grávidas. Los sacos ligamentarios son estructuras alargadas y huecas de tejido conectivo que contienen las gónadas. Se encuentran suspendidos en la cavidad del tronco y se extienden desde la parte posterior del saco de la probóscide hasta la campana uterina en las hembras o la bolsa copuladora en los machos. Puede haber un solo saco ligamentario (en *Paleoacanthocephala*) o dos de posición dorsal y ventral (en *Archiacanthocephala*, *Polyacanthocephala* y *Eoacanthocephala*). Dentro de las paredes de estos sacos hay hebras de tejido fibroso que algunos autores consideran remanentes del intestino. En ausencia del tubo digestivo es difícil definir las superficies dorsal y ventral, aunque el ganglio cerebral y el gonoporo se consideran ventrales.

A cada lado del cuello hay una invaginación de la pared del cuerpo que se extiende posteriormente dentro de la cavidad del tronco. Estas estructuras sacciformes denominadas **lemniscos** están llenas de fluido. La función precisa de los lemniscos se desconoce, pero pueden estar implicados en el transporte de fluido desde y hacia la probóscide, en el sistema hidráulico de eversión de la misma o puede servir como reservorios del fluido y lípidos.

La probóscide y el cuello constituyen el **presoma**, mientras que el tronco se denomina **metasoma** (Taraschewski 2014, Marquardt *et al.* 2000)¹. En adultos jóvenes el presoma constituye el 50% de la longitud del cuerpo, en cambio en hembras grávidas el presoma usualmente es apenas un pequeño apéndice anterior del tronco.

Pared del cuerpo

La pared del cuerpo del tronco de los acantocéfalos está conformada por un tegumento externo, una capa media de musculatura circular y una interna de musculatura longitudinal, en tanto que en la pared de la probóscide por debajo del tegumento generalmente sólo hay musculatura circular (Fig. 8.4).

¹ Roberts & Janovy (1996) consideran que el presoma está constituido por la probóscide y su receptáculo.

El **tegumento** consiste en un grueso epitelio sincitial conteniendo un entramado de filamentos proteicos que le confieren soporte y rigidez. Se encuentra cubierto por un glicocálix rico en mucopolisacáridos y glicoproteínas. Cumple numerosas funciones, como la protección, la inactivación de las enzimas digestivas del hospedador, la excreción y la adquisición y transporte de nutrientes, por lo cual es estructuralmente complejo. Está limitado externamente por una membrana plasmática con numerosas invaginaciones conformando criptas, que abren a la superficie a través de poros. Tanto el glicocálix como los poros actúan como un tamiz que permite que las partículas de cierto tamaño puedan llegar a las criptas, en cuya base son captadas por pinocitosis. Esta fina zona del tegumento, atravesada por criptas que le confieren una apariencia estriada, está compuesta por citoplasma homogéneo con fibras dispuestas radialmente y se denomina **estrato en barras**. Por debajo se encuentra un **estrato en fieltro**, algo más grueso que el anterior, compuesto por numerosos filamentos fibrosos dispuestos al azar, mitocondrias, gotas lipídicas, lisosomas y vesículas pinocíticas y fagocíticas, algunas conectadas a las criptas del estrato anterior. Basalmente se ubica el **estrato radial**, de mayor actividad metabólica, que conforma el 80% del tegumento. Presenta gruesos filamentos, en menor cantidad que en el estrato anterior, dispuestos radialmente y anclados a la lámina basal. En este estrato se ubican los canales del sistema lagunar, depósitos de glucógeno, vesículas, gotas de lípidos y la mayor parte de las organelas, mitocondrias, complejos de Golgi, lisosomas, ribosomas y núcleos. El tamaño, número y disposición de los núcleos epidérmicos presentan importancia taxonómica, por ser relativamente constante para cada especie, al menos en las etapas tempranas del desarrollo (eutelia). Suelen ser pocos y de gran tamaño (hasta 5 mm de diámetro), por lo cual se los denomina núcleos gigantes; con frecuencia producen abultamientos conspicuos en la pared corporal. En algunas especies los núcleos se fragmentan durante el desarrollo larval y se distribuyen a lo largo de la pared del tronco.

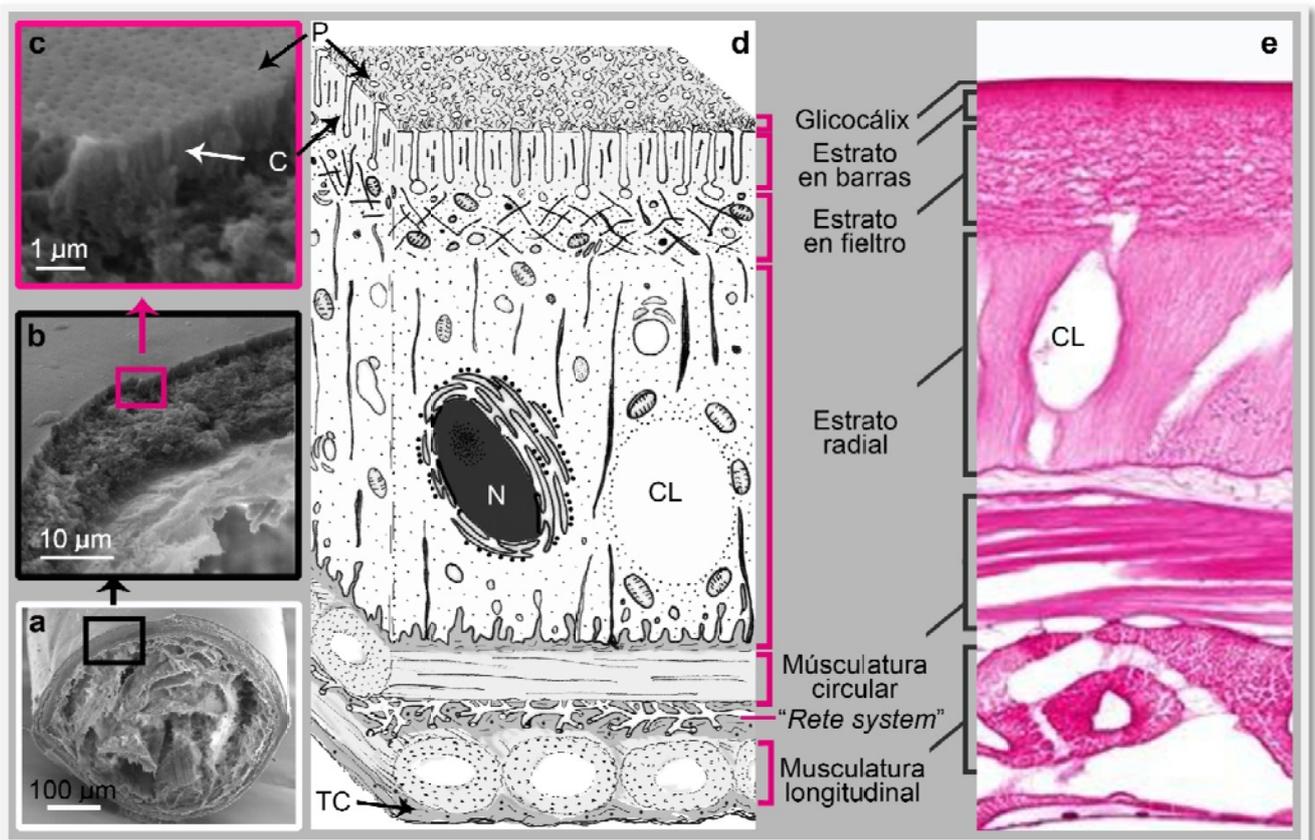


Figura 8.4. Corte transversal de la pared corporal a nivel del tronco: a-c, fotografías de microscopio electrónico de barrido; d, diagrama con el detalle de los estratos del tegumento y la musculatura; e, fotografía de microscopio óptico. Abreviaturas: C, criptas; CL, canal lagunar; N, núcleos; P, poros; TC, tejido conectivo.

El **Sistema lagunar** es una compleja red de canales llenos de fluido interconectados que se distribuyen a través del tegumento y de las capas musculares. El fluido lagunar es movido por contracción muscular. En microfotografías electrónicas cada canal es simplemente una parte libre de orgánulos del citoplasma epidérmico rodeado de numerosas mitocondrias, por lo cual su contenido sería citoplasma fluido, en el que no se han encontrado pigmentos respiratorios. El sistema lagunar se encuentra formado por dos regiones

independientes, una en el metasoma y otra en el presoma, en el cual los canales de la probóscide y el cuello se conectan con el canal central de los lemniscos. El sistema lagunar metasomal consiste en una extensa red de canales longitudinales, que en algunas especies se disponen en forma dorsal y ventral o lateral, conectados por canales transversales. La disposición de estos canales es lo suficientemente estable como para considerarse de importancia taxonómica.

El tegumento está limitado internamente por una membrana plasmática basal altamente invaginada, que puede estar involucrado en el transporte de agua y de iones. Basalmente al tegumento se encuentra una fina lámina basal y una dermis de tejido conectivo que también envuelve parcialmente los haces de musculatura. Por debajo se ubican las capas de musculatura lisa circular y longitudinal, ambas embebidas en una gruesa matriz extracelular fibrosa, la cual recubre la cavidad corporal llena de fluido.

La estructura de la **musculatura** de la pared del cuerpo es inusual. Los haces musculares son huecos, están compuestos por un tubo miogénico externo de fibras y un centro gelatinoso no contráctil con mitocondrias y rico en glucógeno. Presentan conexiones anastomosadas y el lumen de cada fibra muscular es continuo con el sistema lagunar. La interacción del sistema lagunar y las fibras musculares huecas probablemente permita el transporte eficiente de nutrientes y productos de desecho a través del organismo, al mismo tiempo sirve como un esqueleto hidrostático. Por otra parte, la musculatura de los acantocéfalos es eléctricamente inexcitable y tiene un bajo potencial de membrana. Se cree que los nervios controlan la contracción muscular a través de un sistema reticular (*Rete System*). Este sistema se ubica entre las capas musculares y está compuesto por túbulos ramificados y anastomosados, de paredes muy delgadas. Aparentemente esta red tubular está involucrada en la polarización y despolarización eléctrica muscular, similar al retículo sarcoplásmico de animales superiores. El líquido dentro de estos túbulos puede fluir desde la musculatura circular a la longitudinal y viceversa, sin embargo, no está conectado al sistema lagunar.

Mecanismo de eversión de la probóscide

La eversión de la probóscide se produce por presión hidrostática y se encuentra íntimamente relacionada con los lemniscos y el sistema lagunar. Los lemniscos se encuentran rodeados por el músculo retractor del cuello, cuya contracción empuja el líquido del lemnisco dentro del sistema lagunar del tegumento del cuello y de la probóscide, resultando en la extrusión de ambos. Para que estos cambios de presión funcionen como esqueleto hidrostático, el tegumento de la probóscide, cuello y lemniscos conforman un sincitio que está separado del tegumento del tronco por una invaginación de la membrana.

Nutrición y metabolismo

Se presume que los acantocéfalos derivan de un antepasado con un sistema digestivo funcional y que lo han perdido secundariamente como una adaptación al parasitismo. Debido a la carencia de sistema digestivo, los nutrientes son adquiridos a través de la pared corporal desde el contenido intestinal del hospedador. Algunos azúcares, nucleótidos, aminoácidos y triglicéridos son absorbidos con regularidad. El transporte de azúcares se logra mediante la difusión facilitada e inmediatamente después de la absorción son fosforilados. Los pequeños péptidos son escindidos por aminopeptidasas del tegumento en aminoácidos que luego son absorbidos. El mecanismo de absorción de lípidos es poco conocida y aparentemente no selectiva, ya que acumulan grandes cantidades de lípidos neutros que luego no utilizan como fuentes de energía. Los nucleótidos son absorbidos e incorporados en el ADN mitocondrial en la pared del cuerpo, y en el ADN nuclear de las bolas ováricas y testículos.

El intercambio gaseoso se realiza por difusión simple a través del tegumento. En acantocéfalos, como en otros helmintos intestinales, no se ha observado la ruta metabólica aeróbica del ciclo de Krebs y probablemente funcionan como anaerobios facultativos.

Excreción

La mayoría de los acantocéfalos carece de sistema excretor y elimina las sustancias de desecho por difusión simple a través de la pared del cuerpo, probablemente mediante los poros del tegumento. Sin embargo, algunos acantocéfalos (*Oligacanthorhynchida*) presentan un sistema excretor protonefridial relacionado con el sistema reproductor. En los machos las células flamíferas desembocan en el vaso deferente, formando un conducto urogenital y eliminan sus productos a través del mismo. En las hembras están unidos a

la campana uterina y desembocan en el útero. Los acantocéfalos son pobres osmorreguladores u osmoconformistas, y la presión osmótica del líquido en su cavidad del cuerpo es similar a la del intestino del hospedador. Usualmente, se asume que las criptas de la capa externa del tegumento están involucradas en la descarga de iones, nutrientes, agua y desechos metabólicos.

Sistema Nervioso

Como ocurre en la mayoría de los endoparásitos obligados, el sistema nervioso y los órganos sensoriales de los acantocéfalos están muy reducidos. Presentan un ganglio cerebral situado dentro del saco proboscídeo, que da lugar a nervios que se dirigen hacia la pared del tronco, los órganos reproductores, la probóscide y estructuras sensoriales. En el extremo apical y en la base de la probóscide, se encuentran varios órganos que presumiblemente actúen como receptores táctiles y pequeños poros sensoriales. El cuello también puede poseer estructuras sensoriales laterales.

Los machos poseen un par de ganglios genitales, un ganglio bursal y estructuras sensoriales en el área genital, especialmente en el pene. Los dos ganglios genitales se encuentran adyacentes a la bolsa copuladora y parecen controlar la musculatura asociada al sistema reproductor. Varios tractos nerviosos conectan al ganglio cerebral con los ganglios genitales. El ganglio bursal inerva los músculos de la bolsa y la pared del cuerpo adyacente.

Sistema reproductor

Son organismos dioicos que presentan dimorfismo sexual, con hembras que suelen ser de mayor tamaño que los machos. Los órganos más conspicuos dentro del cuerpo de los acantocéfalos son los órganos reproductores, los cuales se encuentran sostenidos y contenidos dentro de uno o dos sacos ligamentarios. En algunas especies, los sacos ligamentarios son permanentes mientras que en otras se desintegran a medida que el acantocéfalo madura.

En las **hembras**, el tejido ovárico crece y se fragmenta formando numerosas esferas o bolas ováricas durante la etapa juvenil, en algunas especies incluso cuando aún se encuentran dentro del hospedador intermediario. Estas bolas flotan libremente en los sacos ligamentarios, aumentando de tamaño antes de que ocurra la fertilización. Cada bola ovárica consiste en una oogonia sincitial que da origen a ovocitos maduros y proporciona sustento nutricional y mecánico. La fecundación ocurre en las bolas ováricas y las cigotas se desarrollan allí hasta que se desprenden en la cavidad corporal, donde se completa la embriogénesis. La parte posterior del saco ligamentario está adosada a un órgano muscular con forma de embudo denominado campana uterina. Este órgano ejerce la función de selección por tamaño, permitiendo que sólo los huevos maduros pasen hacia el útero y la vagina, para luego ser liberados a través del poro genital. En tanto, los huevos inmaduros retornan al saco ligamentario a través de pequeñas hendiduras (Fig. 8.5).

Los **machos** poseen dos testículos usualmente en tándem (uno detrás del otro), con espermiductos que se unen en un conducto deferente, el cual puede ensancharse formando una vesícula seminal. Presentan de una a ocho glándulas del cemento que pueden ser sincitiales y drenan su contenido al espermiducto o a la vesícula seminal. El número y la forma de estas glándulas son caracteres importantes usados en la clasificación de los acantocéfalos. La secreción de las glándulas del cemento, en algunas especies, se almacena en un reservorio hasta que ocurre la cópula. Una vez transferido el esperma, las glándulas descargan una sustancia cementante que se endurece rápidamente, obturando la vagina de la hembra. La vesícula seminal conduce a un pene que se encuentra dentro de una bolsa copuladora (bursa) conectada al gonoporo. La bolsa copuladora es una estructura con forma de campana, formada por una especialización de la pared corporal, que posee numerosas papilas sensoriales y se encuentra invaginada en el extremo posterior del tronco. Durante la cópula, se evierte por presión hidrostática generada por la contracción de un saco muscular adosado a su base, llamado bolsa de Saeffigen, que empuja al líquido del sistema lagunar hacia la bursa. (Fig. 8.6).

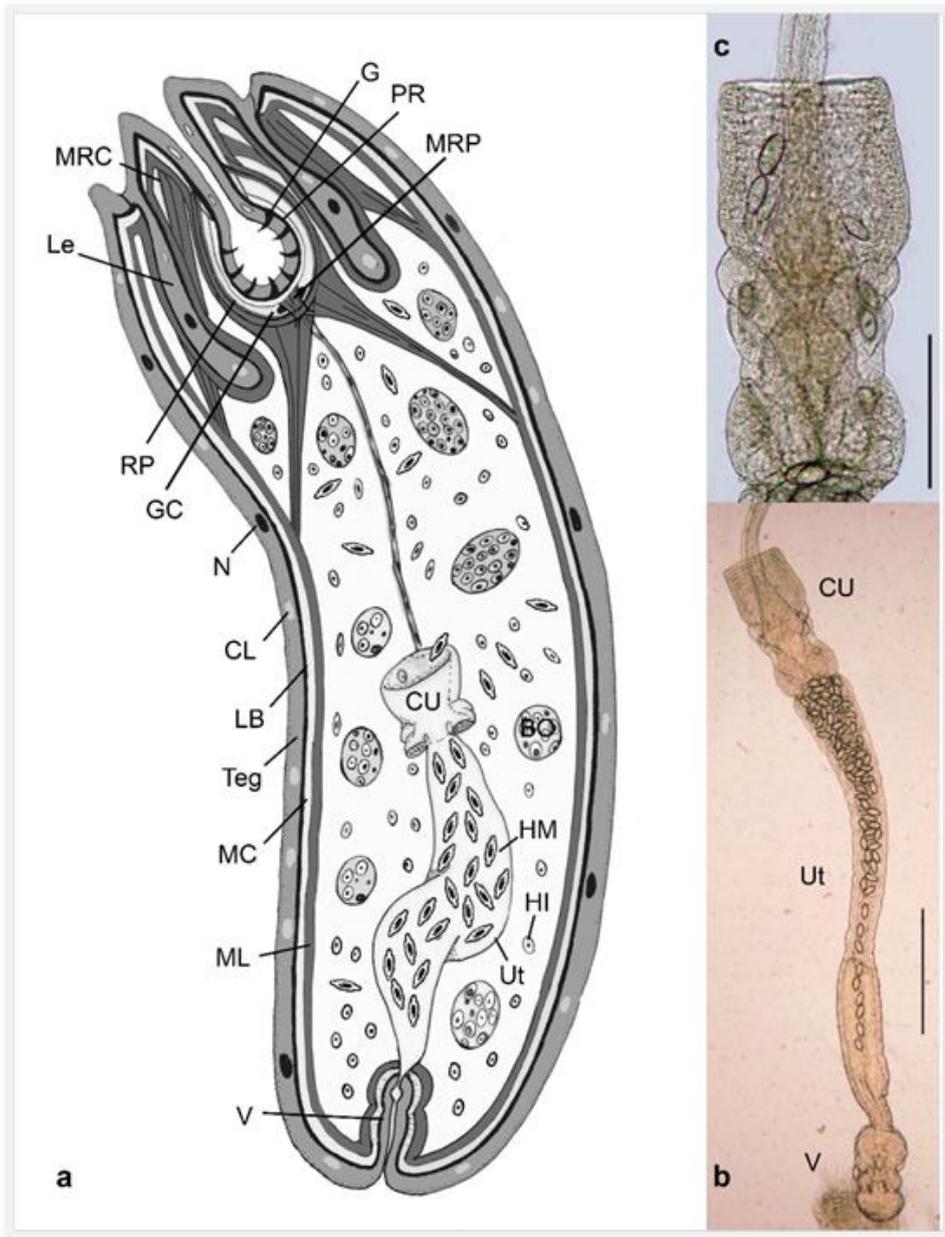


Figura 8.5. a. Representación esquemática de una hembra de acantocéfalo, b. Fotografías de microscopio óptico del aparato reproductor de la hembra de *Centrorhynchus guira*, escala 500 μm , c. Detalle de la campana uterina, escala 200 μm . Abreviaturas: BO, bola ovárica; CL, canal lagunar; CU, campana uterina; G, gancho; GC, ganglio cerebral; HI, huevo inmaduro; HM, huevo maduro; LB, lámina basal; Le, lemnisco; MC, musculatura circular; ML, musculatura longitudinal; MRC, músculo retractor del cuello; MRP, músculo retractor de la proboscide; N, núcleo; PR, proboscide retraída; RP, receptáculo proboscideo; Teg, tegumento; Ut, útero; V, vagina.

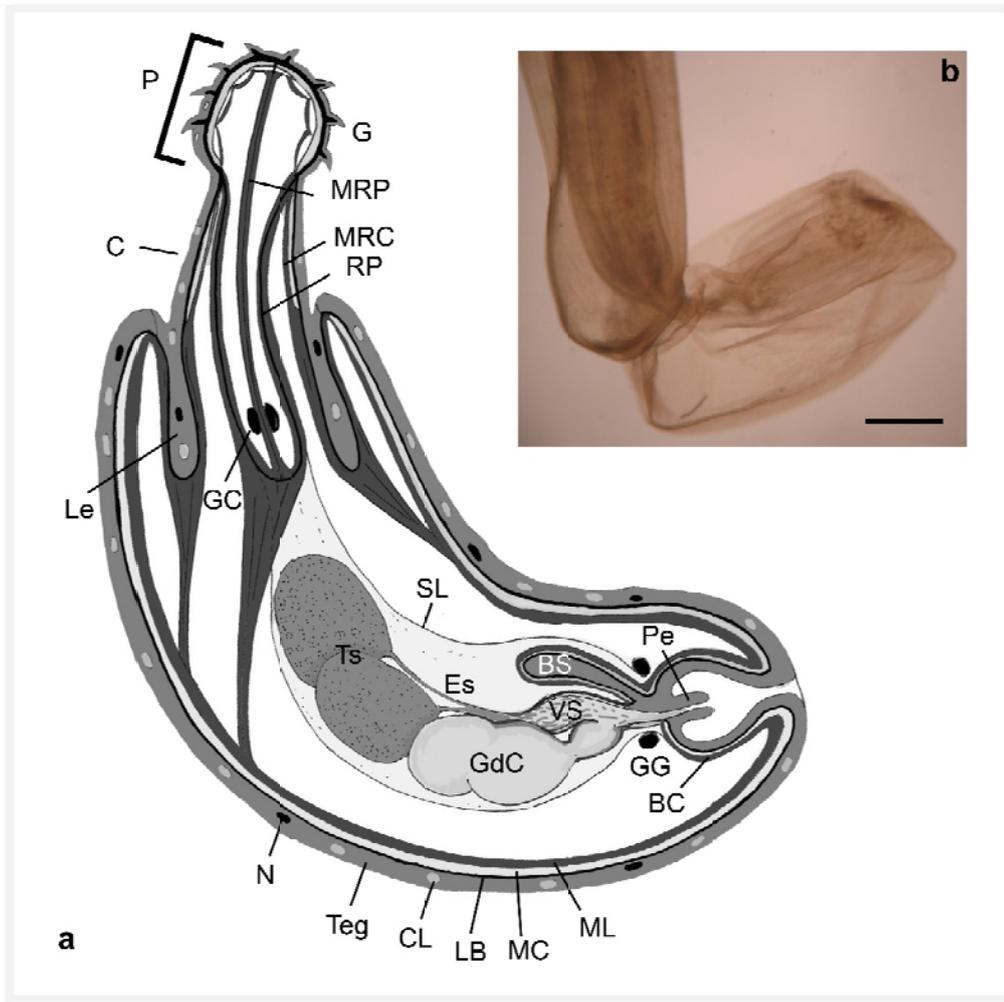


Figura 8.6. a. Representación esquemática de un macho de acantocéfalo. b. Fotografía de microscopio óptico de la bolsa copuladora evaginada de un macho de *Centrorhynchus guira*, escala 500 μm . Abreviaturas: BC, bolsa copuladora; BS, bolsa de Saeffigen; C, cuello; CL, canal lagunar; Es, espermiductos; G, gancho; GC, ganglio cerebral; GdC, glándulas del cemento; GG, ganglio genital; LB, lámina basal; Le, lemnisco; MC, musculatura circular; ML, musculatura longitudinal; MRC, músculo retractor del cuello; MRP, músculo retractor de la proboscide; N, núcleo; P, proboscide; Pe, pene; RP, receptáculo proboscideo; SL, saco ligamentario; Teg, tegumento; Ts, testículos; VS, vesícula seminal.

Fecundación y desarrollo

En la cópula el macho evagina la bursa, la cual envuelve el extremo posterior de la hembra, introduce el pene en la vagina, descarga los espermatozoides que presentan un flagelo anterior y tapona el gonoporo femenino con las secreciones de las glándulas del cemento. Este tapón copulatorio parece durar sólo unos pocos días, actuando como una oclusión temporal para evitar la pérdida de los espermatozoides. Además, el tapón puede funcionar como una especie de "cinturón de castidad", impidiendo que otro macho fecunde a la hembra. Curiosamente, también se han observado acantocéfalos machos con tapones copulatorios. Esto podría ser resultado de un mal reconocimiento del sexo, sin embargo, no se ha observado transmisión de esperma entre los machos, lo que indica que el taponamiento se produce sin inseminación previa. Consecuentemente, es posible que se trate de una manifestación de la competencia entre machos por el recurso femenino limitado. El taponamiento de los machos, efectivamente los elimina temporalmente de la competencia por las hembras. La competencia entre machos por el acceso a las hembras también puede influir en la distribución espacial de los acantocéfalos en el intestino de su hospedador, ya que se han observado a los machos más grandes congregados alrededor de las hembras no apareadas.

Luego de la copula, los espermatozoides liberados migran a través de la vagina, útero y campana uterina al interior del saco ligamentario donde fecundan los ovocitos de las bolas ováricas. La mayor parte de la embriogénesis ocurre en la cavidad corporal de la hembra. El embrión presenta segmentación holoblástica

desigual y con un patrón espiral altamente modificado. Se produce una estereoblástula, que es donde adquiere la condición sincitial perdiendo las membranas celulares. Cuando completa su desarrollo, el embrión usualmente está rodeado por tres membranas, la membrana del ovocito, la membrana de fertilización y la membrana de la cáscara. La textura de esta última varía según las especies, en aquellas que tienen un ciclo con hospedadores intermediarios terrestres la membrana de la cáscara es pesada, mientras que en aquellas con hospedadores intermediarios acuáticos es liviana.

Ciclo de vida

El apareamiento entre los acantocéfalos adultos se produce en el intestino del hospedador definitivo vertebrado y los huevos son eliminados con las heces. El **huevo** contiene una larva llamada **acantor**, que representa el estadio infectivo para el hospedador intermediario (Fig. 8.7.a). Esta larva es de forma alargada y presenta en su extremo anterior un rostelo, compuesto por seis a ocho ganchos o espinas y musculatura asociada (Fig. 8.7.b). La larva acantor es también un estadio de resistencia que, bajo condiciones normales y dependiendo de las especies, puede mantenerse viable dentro del huevo durante varios meses. Cuando los huevos son ingeridos por un hospedador intermediario adecuado (insectos, crustáceos, miriápodos), eclosionan en el intestino del artrópodo liberando el acantor, que usa sus ganchos para penetrar y atravesar la pared intestinal del artrópodo hasta alojarse bajo la serosa del intestino. A partir de allí comienza el siguiente estadio larval denominado **acantela**, que absorbe nutrientes del hospedador, crece y desarrolla los primordios de todos los órganos presentes en el adulto (Fig. 8.7.c).

Cuando ha completado su desarrollo, en algunas especies los extremos anterior y posterior se invaginan, y se secreta una pared quística hialina, alcanzando el estadio infectivo para el hospedador definitivo denominado **cistacanto** (Fig. 8.7.d). El aparato reproductor masculino se desarrolla antes que el femenino y los cistacantos masculinos pueden contener espermatozoides viables, mientras que los cistacantos femeninos apenas presentan primordios genitales y la fragmentación ovárica ocurre generalmente en el hospedador definitivo. Cuando el hospedador intermediario parasitado con un cistacanto es comido por un hospedador definitivo vertebrado adecuado, la larva se desenquista, se adhiere a la pared intestinal y madura sexualmente. La infestación tanto del hospedador intermediario como del definitivo y los posibles paraténicos, es pasiva

Adaptaciones del ciclo de vida

Los Acantocéfalos parasitan a una amplia variedad de vertebrados terrestres y acuáticos, tanto marinos como de aguas continentales, aunque la mayoría son parásitos de peces. Así como los trematodos están evolutivamente relacionados con los moluscos, la historia evolutiva de acantocéfalos está ligada a los artrópodos, principalmente con los dos grupos más ricos en especies, los crustáceos acuáticos y los insectos, fundamentalmente terrestres.

En algunos casos, un hospedador paraténico puede participar en el ciclo de vida. Cuando el hospedador intermediario es ingerido por otro invertebrado, o por un vertebrado no adecuado para el desarrollo del acantocéfalo, el cistacanto puede penetrar la pared del digestivo y re-enquistarse en algún lugar donde sobrevive sin desarrollo posterior. Un hospedador definitivo adecuado puede infestarse al ingerir al cistacanto enquistado dentro de un hospedador paraténico. También puede ocurrir que el hospedador definitivo ingiera al hospedador intermediario con larvas en un estado muy temprano del desarrollo (acantor, acantela), por lo cual el hospedador vertebrado se comporta como un paraténico, entonces la larva se desenquista, atraviesa el intestino y se vuelve a enquistar en cavidad hasta alcanzar la etapa de cistacanto, infectiva para otro hospedador definitivo.

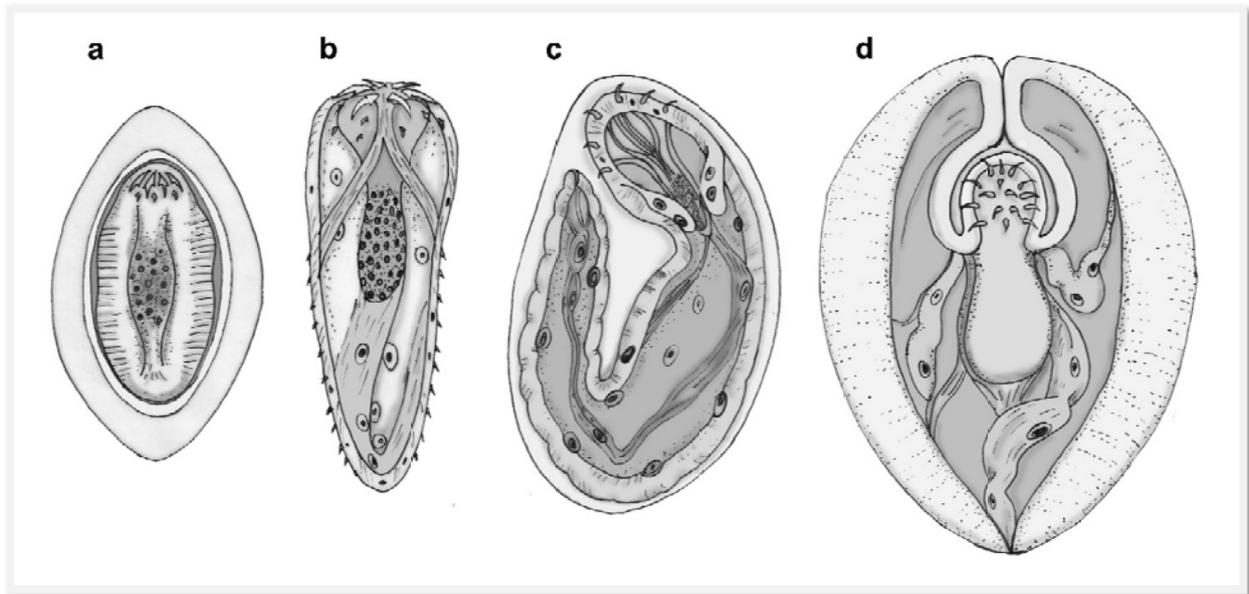


Figura 8.7. Estadios del desarrollo de Acanthocephala: a, huevo; b, larva acantor; c, larva acantela; d, cistacanto.

Varias especies de acantocéfalos parasitan vertebrados que no se alimentan directamente de artrópodos, observándose sus cistacantos en hospedadores paraténicos. Tal es el caso de especies de *Corynosoma*, parásitas de mamíferos piscívoros, con anfípodos como hospedadores intermediarios y peces como hospedadores paraténicos. Aunque el hospedador paraténico no es fisiológicamente necesario para la culminación del ciclo de vida, en estos casos, los hospedadores vertebrados paraténicos actúan como un puente en la relación trófica entre hospedador intermediario y hospedador definitivo, y constituyen una significativa adaptación en la transmisión, mejorando la dispersión espacial y temporal. Otra vía menos frecuente, es la transmisión post-cíclica. En este caso, un hospedador definitivo es ingerido por otro (predador o carroñero), y los helmintos intestinales pueden ser transferidos directamente de uno a otro hospedador, aunque ya se encontraran sexualmente maduros. Esto puede ser relevante en aquellas especies de hospedadores que practican el canibalismo.

Hay numerosos estudios que demuestran que los acantocéfalos inducen modificaciones del comportamiento, a menudo en combinación con otras alteraciones fenotípicas, en diversos hospedadores intermediarios artrópodos para aumentar el potencial de transmisión a sus hospedadores definitivos. Por ejemplo, se ha demostrado que la respuesta fototáctica de algunos hospedadores anfípodos se altera cuando están infestados con cistacantos. Los anfípodos no infestados presentan fotofobia y geotaxismo positivo, nadando hacia el fondo y buscando esconderse en el sustrato cuando se les molesta. En tanto que los anfípodos infestados con cistacantos aumentan su actividad, presentan fototaxia positiva y geotaxia negativa, desplazándose por la superficie del agua y a menudo aferrándose a la vegetación. De este modo quedan más expuestos, provocando que los hospedadores definitivos consuman significativamente más anfípodos infestados. En algunas especies se evidencia también una mancha de color que los hace más visibles al predador. En otro caso, los isópodos terrestres infestados se alejan de sus refugios hacia zonas menos húmedas y de sustratos claros, aumentando las posibilidades de ser consumido por aves y de este modo completar su ciclo de vida.

Interés sanitario

Aunque es raro, la infestación humana con acantocéfalos puede producirse por consumo de pescado crudo o cangrejos infestados con Polimórfidos, o mediante infestaciones accidentales generalmente con acantocéfalos comunes de ratas (e.g. *Moniliformis moniliformis*) y representantes del género *Macracanthorhynchus*, que normalmente parasitan cerdos. Estos últimos se describen como patógenos y dolorosos, debido a su penetración profunda, y deben ser eliminados mediante cirugía.

Ciclos de interés veterinario

Macracanthorhynchus hirudinaceus (Fig. 8.8)

Los adultos de esta especie parasitan cerdos y jabalíes, aunque su especificidad no es estricta, ya que se los ha encontrado parasitando a más de 12 especies de vertebrados incluido el hombre. Viven usualmente menos de un año adheridos a la pared del intestino delgado del cerdo, pero no permanecen fijos en un solo punto. Presentan el cuerpo más o menos aplanado, de aspecto anillado, probóscide pequeña y esférica con 6 hileras transversales de ganchos. Los machos miden aproximadamente 10 cm, mientras que las hembras suelen ser hasta cuatro veces más largas. Las hembras una vez fecundadas ponen alrededor de 260.000 huevos diarios durante 10 meses. Los huevos son muy resistentes a los factores ambientales y pueden sobrevivir en el suelo durante varios años.

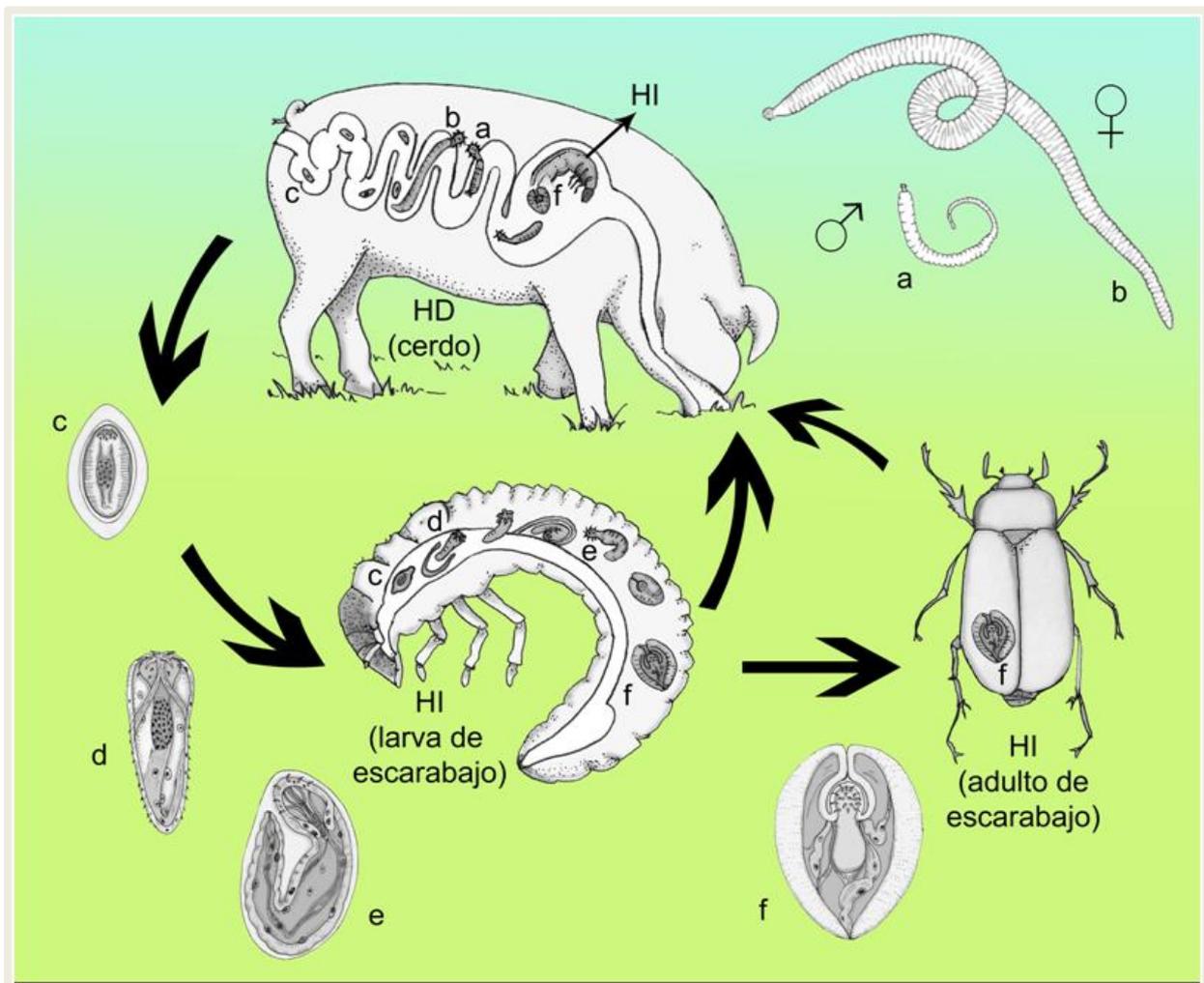


Figura 8.8. Ciclo de *Macracanthorhynchus hirudinaceus*: a, machos; b, hembras; c, huevos; d, larva acantor; e, acantela; f, cistacanto; Abreviaturas: HD, hospedador definitivo (cerdo); HI, hospedador intermediario (larvas y adultos de escarabajos coprófagos).

Los huevos abandonan el cuerpo del hospedador con las heces y contienen un acantor ya infestante para las larvas de numerosas especies de escarabajos coprófagos. Cuando son ingeridos por estas larvas, los huevos eclosionan al cabo de una hora, liberando en la luz intestinal una larva acantor de cuerpo afilado en los extremos, superficie espinosa y con un rostelo con ganchos anterior. El acantor migra rápidamente a través de la pared intestinal hacia el hemocele donde se redondea, pierde rostelo, ganchos, espinas y comienza a desarrollarse como acantela, con una probóscide rudimentaria, receptáculo y sacos ligamentarios. Generalmente permanece adherida a la superficie externa del intestino medio durante 5 a 20 días, adquiriendo una forma algo ovalada. A medida que prosigue el crecimiento las larvas se desprenden de la pared entérica y quedan libres en la cavidad corporal. Pasan por un periodo de desarrollo gradual. Hacia el día 35

los testículos están bien desarrollados pero los primordios de las esferas ováricas y de los óvulos aparecen como células aisladas en los ligamentos. La acantela totalmente desarrollada, como una forma juvenil, puede presentar la probóscide extendida o retraída. Cuando se rodea de una vaina inactiva se denomina cistacanto, ya puede infestar al cerdo (aproximadamente a los 65 a 90 días de ingresar al escarabajo). Los cerdos se infestan al ingerir coleópteros, o sus larvas, con cistacantos en su hemocele. La cistacanto pierde su cubierta en el intestino del cerdo y se adhieren a él, alcanzando su madurez sexual en 2 o 3 meses. La mayor parte de las acantocefalosis humanas se presentan en niños de áreas rurales que ingieren escarabajos parasitados de modo accidental, o en algunos casos los consumen ligeramente tostados. En algunas regiones de China los coleópteros son administrados a los niños ya que se cree que son efectivos para tratar la nicturia.

Sujeción y Patologías

La fijación de los acantocéfalos se logra mediante la inserción de la probóscide ganchosa en la pared intestinal del hospedador vertebrado y en algunas especies, las espinas esclerotizadas en la superficie del tronco también actúan como órganos de fijación accesorios. La fijación no es permanente, en la mayoría de las especies el reposicionamiento es posible mediante la introversión seguida por la eversión de la probóscide. Por lo tanto, la mayoría de acantocéfalos pueden reubicarse dentro del intestino del hospedador en respuesta a la disponibilidad de alimentos, la competencia con otros parásitos, o para mejorar las oportunidades de apareamiento. Los machos generalmente se encuentran sujetos menos firmemente que las hembras, en tanto aquellas especies con cuello largo o las hembras grandes y grávidas tienden a quedar encapsuladas con tejido conectivo del hospedador alrededor de su cuello y por lo tanto se mantiene en un mismo punto de adhesión en el intestino.

Comparándolos con nematodos y cestodes, los acantocéfalos son parásitos menos frecuentes, pero en algunos hospedadores alcanzan altas intensidades parasitarias, de más de mil individuos, que pueden provocar un daño considerable en la pared intestinal.

A pesar del gran tamaño de algunas especies, es poca la patología manifiesta asociada su presencia. La mayoría de las patologías parecen ser el resultado de una respuesta inflamatoria crónica al trauma mecánico resultante de una lesión causada por la probóscide, a menudo con la posterior fibrosis y la formación de nódulos, similar a la respuesta inflamatoria desencadenada por un cuerpo irritante inanimado. No obstante, ocasionalmente ocurren epizootias que provocan grandes mortalidades.

En los peces, las altas cargas de acantocéfalos son bien toleradas, incluso de aquellas especies de anclaje profundo en la pared intestinal. En hospedadores homeotermos, sin embargo, las especies cuya probóscide se ancla profundamente en la mucosa intestinal, incluso atravesándola, son bastante patógenas y pueden provocar mortalidad, probablemente debido a las bacterias que invaden la cavidad peritoneal.

Bioindicadores

En los últimos 20 años los acantocéfalos han recibido un creciente interés como posibles indicadores de la salud ambiental, ya que concentran metales hasta mil veces más que los tejidos de sus hospedadores. Éstos a su vez presentaron concentraciones de metales menores que aquellos no parasitados por acantocéfalos, sugiriendo que los parásitos pueden ser beneficiosos para sus hospedadores en ambientes contaminados.

Clasificación

La clasificación de Monks & Richardson (2011) es la más aceptada actualmente, donde se reconocen cuatro clases dentro del *Phylum* Acanthocephala. Smales (2014) compendia y actualiza la información de este grupo de helmintos y aporta claves para los órdenes y familias.

Clase Archiacanthocephala: De gran tamaño, sin espinas en el tronco, tegumento con pocos núcleos alargados, ramificados o fragmentados, probóscide con ganchos sin cobertura tegumentaria y dispuestos en círculos concéntricos. Receptáculo de la probóscide compleja, a veces abierta ventralmente, canales principales del sistema lagunar de posición dorsal y ventral o sólo dorsal, 2 sacos ligamentarios persistentes de posición dorsal y ventral, usualmente con ocho glándulas del cemento y huevos de cáscara gruesa conformada por cuatro capas, la interna quitinosa. Algunas especies poseen protonefridios. Parasitan vertebrados terrestres (aves y mamíferos), con insectos, y ocasionalmente miriápodos y crustáceos terrestres, como

hospedadores intermediarios. Incluye cuatro órdenes: Apororhynchida, Gigantorhynchida, Moniliformida y Oligacanthorhynchida

Clase Eoacanthocephala: De tamaño pequeño a mediano, con o sin espinas troncales, tegumento con muy pocos núcleos gigantes, canales principales del sistema lagunar de posición dorsal y ventral, probóscide con ganchos generalmente de disposición radial, y receptáculo de la probóscide con una capa muscular. Poseen dos sacos ligamentarios, uno dorsal y otro ventral que se rompen en la madurez, glándula cementante sincitial con núcleos gigantes y reservorio, huevos con cáscara de cinco capas, la más externa con carbohidratos. Parasitan peces, ocasionalmente anfibios y reptiles, con crustáceos como hospedadores intermediarios. Con dos órdenes: Gyraacanthocephala y Neoechinorhynchida.

Clase Palaeacanthocephala: De tamaño variable, con o sin espinas troncales, tegumento con núcleos muy ramificados o fragmentados, receptáculo de la probóscide con dos capas musculares, canales principales del sistema lagunar de posición lateral. Poseen sólo un saco ligamentario que se desintegra en la madurez. Con 2 a 8 glándulas de cemento multinucleadas y huevos de cáscara fina. Parasitan vertebrados, mayormente acuáticos, y crustáceos como hospedadores intermediarios. Representada por tres órdenes: Echinorhynchida, Polymorphida y Heteramorphida.

Clase Polyacanthocephala: De tamaño mediano a grande, con tronco espinoso, tegumento con núcleos pequeños y numerosos, probóscide claviforme con numerosas hileras de ganchos y receptáculo con una capa muscular simple. Canales lagunares de posición dorsal y ventral, con dos sacos ligamentarios dorsal y ventral persistentes, 4 a 8 glándulas de cemento alargadas con núcleos gigantes y huevos ovalados con escultura radial. Son parásitos de peces y cocodrilos, con crustáceos como hospedadores intermediarios. Compuesta sólo por el orden Polyacanthorhynchida.

Diversidad en Argentina

Entre los géneros reportados en peces de aguas continentales, se destacan *Neoechinorhynchus*, *Wolffhugelia*, *Gorytocephalus*, *Gracilisentis* (Neoechinorhynchida); *Pomphorhynchus*, *Paracavisoma*, *Echinorhynchus* (Echinorhynchida) y *Quadrigyus* (Gyraacanthocephala) (Hamann 1982, Vizcaino & Lunaschi 1988, Ortubay *et al.* 1991, Vizcaino 1992, Lunaschi & Drago 1995, Chemes & Takemoto 2011, Chemes & Brusa 2013).

En peces marinos, se ha reportado la presencia de *Floridosentis* (Neoechinorhynchida), *Echinorhynchus*, *Breizacanthus*, *Hypoechinorhynchus* (Echinorhynchida) y *Quadrigyus* (Gyraacanthocephala) (Szidat 1950, Suriano *et al.* 2000, Hernández-Orts *et al.* 2012).

Entre los anfibios el género *Pseudoacanthocephalus* (Echinorhynchida) es el más frecuente (Arredondo & Gil de Pertierra 2009).

En aves, los géneros más representativos son *Centrorhynchus*, *Profilicollis* (= *Falsifilicollis*), *Plagiorhynchus* y *Polymorphus* (Polymorphida) (Martorelli 1989, Kreiter & Semenas 1997, Lunaschi & Drago, 2010, Valente *et al.* 2014).

Entre los mamíferos de hábitos terrestres se destacan los géneros *Macracanthorhynchus* y *Oligacanthorhynchus* (= *Hamaniella*) (Oligacanthorhynchida) y en mamíferos marinos *Corynosoma* (Polymorphida) (Martínez 1984, Díaz *et al.* 2010).

Filogenia y evolución al parasitismo

Deducir las relaciones filogenéticas de invertebrados parásitos es particularmente difícil, ya que muchos rasgos morfológicos potencialmente valiosos taxonómicamente se han perdido en su camino evolutivo hacia el parasitismo. Tal es el caso de los acantocéfalos, que presentan evidencia filogenética, morfológica y molecular que indica que comparten un ancestro común con los Rotíferos. Esto es difícil de concebir a simple vista ya que ambos taxones son muy diferentes morfológica, fisiológica y ecológicamente. Los rotíferos presentan una corona anterior ciliada, son de vida libre en ambientes marinos o de aguas continentales, e incluyen especies partenogenéticas. Esto contrasta marcadamente con los acantocéfalos, endoparásitos obligados, dioicos y con un ciclo de vida indirecto. Sin embargo hay similitudes, ambos taxones presentan epidermis sincitial con criptas apicales y una red fibrosa intracitoplasmática, espermatozoides con un flagelo anterior y glándulas del cemento. En rotíferos estas glándulas, denominadas pedias, producen un adhesivo para la sujeción temporal al sustrato y se encuentran tanto en machos como en hembras. Las glándulas

pedias de los rotíferos bdelloideos son morfológica y funcionalmente similares a las glándulas de cemento de los arquiacantocéfalos, lo que sugiere que ambas estructuras son homólogas.

Análisis filogenéticos moleculares concluyen que Acanthocephala conforma un clado junto con Monogononta, Bbdelloidea y Seisonidea, tradicionalmente tratados como Rotifera (del latín portador de ruedas, que refiere a la corona ciliada anterior). Este clado ha sido denominado como Syndermata, haciendo referencia a la presencia de una epidermis sincitial, en lugar de mantener el nombre Rotifera, debido a la ausencia de corona en los acantocéfalos.²

Algunos autores sugieren que la reducción de la corona y la aparición de una probóscide ganchosa retráctil ocurrieron antes de la separación de los acantocéfalos. La evolución de la probóscide pudo haber sido un evento clave que condujera a la evolución del endoparasitismo. Se ha propuesto que el ancestro común de acantocéfalos y de *Seison*, un pequeño género de rotíferos que hoy vive como ectocomensal de crustáceos, desarrolló un estilo de vida epizoico o posiblemente ectoparásitos en un crustáceo marino. Este organismo invadió la cavidad del cuerpo del hospedador crustáceo estableciéndose como endoparásito. Posteriormente, los vertebrados se convirtieron en parte del ciclo de vida alimentándose de crustáceos acuáticos infestados. Con la radiación de los insectos y crustáceos isópodos terrestres, los acantocéfalos pudieron establecerse en nuevos hospedadores terrestres.

La clase de artrópodos utilizado como hospedador intermediario es altamente conservada en la filogenia, los miembros de Palaeoacanthocephala utilizan crustáceos malacostracos (isópodos y anfípodos) como hospedadores intermediarios, mientras que los crustáceos maxilópodos (ostrácodos y copépodos) son utilizados en Eoacanthocephala, en tanto que los insectos son hospedadores intermediarios en Archiacanthocephala. Tal notable conservación de los hospedadores intermediarios puede ser impulsada por limitaciones fisiológicas. Contrariamente, los acantocéfalos exhiben una amplia variación en el uso de hospedadores definitivos vertebrados y tanto Palaeoacanthocephala como Archiacanthocephala han colonizado independientemente a mamíferos y aves. Tal evolución independiente debe ser fuertemente influenciada por las interacciones tróficas entre hospedadores intermediarios y definitivos. Lo mismo ocurre con la evolución a ciclos terrestres probablemente promovidos por la disponibilidad de malacostracos tanto en los hábitats acuáticos como terrestres, lo que lleva a la diversidad de la utilización del hábitat en Palaeoacanthocephala. Esto no ocurrió con los miembros de Eoacanthocephala, ya que requieren como hospedadores a crustáceos maxilópodos totalmente acuáticos.

Bibliografía

- Amin O.A. (2013) Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica* 60 (4): 273-305.
- Arredondo N.J. & Gil de Perterra A.A. (2009) *Pseudoacanthocephalus lutzi* (Hamann, 1891) comb. n. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) for *Acanthocephalus lutzi* (Hamann, 1891), parasite of South American amphibians. *Folia Parasitologica* 56 (4): 295-304.
- Brusca R.C. & Brusca G.J. (2003) *Invertebrates. 2nd edition*. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts, USA, 936 pp.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W. & Seed J.R. (2001) *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 566 pp.
- Chemes S.B. & Takemoto R.M. (2011) Diversity of parasites from Middle Paraná system freshwater fishes, Argentina. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 3 (7): 249-266.
- Cheng T.C. (1978) *Parasitología general*. AC, Madrid, España, 965 pp.
- Díaz J.I., Cremonte F. & Navone G.T. (2010) Helminths of the Magellanic Penguin, *Spheniscus magellanicus* (Sphenisciformes), during the breeding season in Patagonian coast, Chubut, Argentina. *Comparative Parasitology* 77 (2): 172-177.

Hamann 1982

- Hankeln T., Wey-Fabrizius A. R., Herlyn H., Witek A., Weber M., Nesnidal M.P. & Struck, T.H. (2014) Phylogeny of platyzoan taxa based on molecular data Cap. 7. En: Wägele J.W. & Bartolomaeus T. (Eds). *Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life. New insights from analyses of molecules, morphology, and theory of data analysis*. De Gruyter, Berlin, Germany, pp. 105-126.

² Algunos autores postulan innecesario renombrar a este clado y lo mantienen como *Phylum* Rotifera, concibiendo a Acanthocephala como un subgrupo del mismo y considerando sus características peculiares como adaptaciones al parasitismo obligado.

- Hernández-Orts J.S., Alama-Bermejo G., Crespo E.A., García N.A., Raga J.A & Montero F.E. (2012). *Breizacanthus aznari* sp. n. (Acanthocephala: Arhythmacanthidae) from the banded cusk-eel *Raneya brasiliensis* (Ophidiiformes: Ophidiidae) from the Patagonian coast in Argentina. *Folia Parasitologica* 59 (4):264-271.
- Jesús Servando Hernández-Orts¹, Kreiter A. & Semenas L. (1997) Helminth parasites of *Larus dominicanus* in Argentinian Patagonia. *Boletín Chileno de Parasitología* 52 (1-2): 39-42.
- Lunaschi L.I. & Drago F.B. (1995) *Wolffhugelia matercula* Mañe-Garzón y Dei Cas, 1974 (Neoechinorhynchidae - Gracilisentinae) en peces de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Gayana* 59 (2): 109-115.
- Lunaschi, L.I. & Drago F.B (2010)
- Marquardt W.C., Demaree R.S. & Grieve R. B. (2000) *Parasitology and vector biology*. Academic Press, San Diego, 702 pp.
- Martínez F.A. (1984) *Hamanniella carinii* Travassos, 1916 (Acanthocephalo; Gigantorhynchidae) en Dasipodi-deos de Argentina. *Boletín Chileno de Parasitología* 39: 37-38.
- Martorelli S.R. (1989) El rol de *Cyrtograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) en los ciclos de vida de *Microphallus szidati* (Digenea; Microphallidae) y *Falsifilicollis chasmagnathi* (Acanthocephala; Filicollidae). Algunos aspectos de su ecología parasitaria. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84 (4): 567-574.
- Monks S. & Richardson D.J. (2011) Phylum Acanthocephala. *Zootaxa*, 3148, pp. 234-237.
- Ortubay S., Semenas L., Ubeda C. & Kennedy C. (1991) *Pomphorhynchus patagonicus* n.sp. (Acanthocephala: Pomphorhynchidae) from freshwater fishes of Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology* 77 (3): 353-356.
- Roberts L.S. & Janovy J.J. (1996). *Foundations of Parasitology. Sexta edición*. McGraw-Hill Higher education, USA, 670 pp.
- Ruppert E.E., Fox R.S. & Barnes R.B. (2004) *Invertebrate Zoology. A functional evolutionary approach. 7th ed.* Brooks Cole Publishing, Belmont, California, USA, 963 pp.
- Segers H. (2002) The nomenclature of the Rotifera: annotated checklist of valid family and genus-group names. *Journal of Natural History* 36 (6): 631-640.
- Smales L. (2014) Acanthocephala Cap.6. En: Schmidt-Rhaesa A. (Ed). *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, Germany, pp. 317-336.
- Sures B. (2014) Ecology of the Acanthocephala Cap. 7. En: Schmidt-Rhaesa, A. (Ed). *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, Germany, pp. 337-344.
- Suriano D.M., Çuburu M.L. & Labriola J.B. (2000) *Floridosentis mugilis* (Machado Filho, 1951) (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from *Mugil platanus* Gunther, 1880 (Mugiliformes: Mugilidae) in San Clemente del Tuyu, Buenos Aires Province, Atlantic coast, Argentina. *Research and Reviews in Parasitology* 60 (3-4): 107-112.
- Szidat L. (1950)**
- Taraschewski H. (2014) Acanthocephala: functional morphology Cap. 5. En: Schmidt-Rhaesa, A. (Ed). *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 3 Gastrotricha and Gnathifera*. De Gruyter, Berlin, Germany, pp. 301-316.
- Vizcaino, S.I. (1992) Especie nueva del género *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala-Neoechinorhynchidae) parásita de peces de Argentina. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica* 63 (2): 179-184.
- Vizcaino, S.I. & Lunaschi L.I. (1987). Acantocéfalos de peces argentinos I. *Gorytocephalus talaensis* sp. nov. (Neoechinorhynchidae) parásita de *Curimata biornata* (Pisces-Curimatidae). *Neotropica* 33 (89): 51-56.