

# CAPÍTULO 9

## *Phylum* Nematoda

*Graciela T. Navone, M. Fernanda Achinelly, Juliana Notarnicola y M. Lorena Zonta*

*Es prácticamente imposible entender cómo funciona la biología fuera del contexto del entorno.*

ROBERT SAPOLSKY, DOCUMENTAL ZEITGEIST: MOVING FORWARD (2011)

El *phylum* Nematoda (del griego, nema: hilo; oídos: con aspecto de) también conocidos como nemátodos, nematodes o nematelmintos, incluye alrededor de 25.000 especies descritas y ocupa el tercer lugar entre los *phyla* más ricos en especies dentro del Reino Animalia (junto con Arthropoda y Mollusca). Comúnmente se los llama gusanos redondos. La mayoría de los nematodes son de vida libre (aguas continentales, marinos y terrestres) y en menor proporción de vida parásita. Muchos nematodes de vida libre son detritívoros o descomponedores y juegan un rol importante en el reciclado de nutrientes del suelo. Las formas parásitas pueden encontrarse en plantas y animales (invertebrados y vertebrados, incluyendo el hombre) y muchas de éstas son de importancia agrícola, sanitaria y veterinaria. Existen especies que provocan enfermedades tales como triquinellosis, filariosis, anisakiosis, anquilostomiosis, ascariosis, entre otras. Entre los nematodes parásitos de invertebrados, los entomopatógenos son ampliamente utilizados para el control biológico; en tanto los fitoparásitos ocasionan, dependiendo del tipo de asociación parásita, daños en cultivos e importantes pérdidas económicas (por ejemplo, los nematodes agalladores de la raíz)<sup>13</sup>.

### Características generales

La morfología del cuerpo incluye formas elongadas con ambos extremos ahusados, simetría bilateral y cavidad corporal primaria derivada del blastocel embrionario. Esta cavidad es referida como blastocel o blastoceloma fluido (Brusca y Brusca, 2003), como pseudoceloma (Robert y Janovy, 2009) o como hemocele (Ruppert y otros, 2004). Son organismos eutélicos, o sea presentan un número determinado de células y el crecimiento es por aumento de tamaño. Tienen un sistema digestivo completo, con boca en el extremo anterior y ano cercano al extremo posterior (Fig. 9.1). El lumen del esófago es trirradiado.

---

<sup>13</sup> Nota de los autores: Debido a que la presente obra se refiere solo a organismos parásitos, no se ha profundizado en las características de las formas de vida libre, para lo cual recomendamos la consulta de libros de texto especializados en la biología y morfología de los invertebrados.

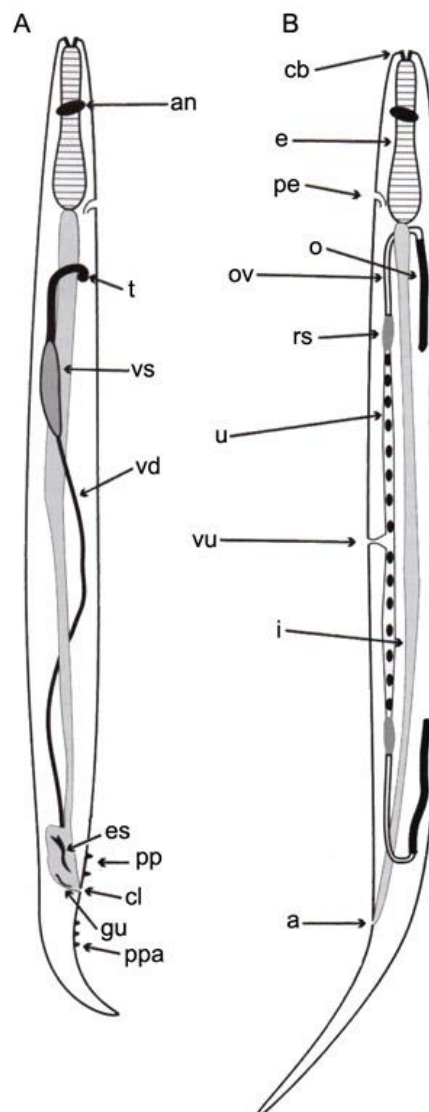
El cuerpo está recubierto con una cutícula, secretada por la hipodermis, la cual es reemplazada cuatro veces durante la ontogenia. Los músculos de la pared del cuerpo presentan un arreglo longitudinal, sin capa circular.

El sistema excretor consiste en un sistema de canales laterales, con o sin glándulas ventrales que se abren cerca del extremo anterior por un poro excretor ventral.

No presentan cilios ni flagelos, con excepción de algunos órganos sensitivos que tienen cilios modificados. Las gametas masculinas son células ameboides.

La mayoría de los nematodos son dioicos y presentan dimorfismo sexual: las hembras son generalmente más largas, en tanto el macho tiene el extremo posterior curvado, con espículas copulatorias y, en algunas especies, una bolsa caudal denominada bursa. Algunas especies son hermafroditas y otras partenogenéticas. La mayoría son ovíparos, pero algunos pueden ser ovovivíparos y vivíparos. El sistema reproductor femenino abre en un poro genital ventral, mientras que el masculino abre en una cloaca, junto con el aparato digestivo, también de posición ventral.

Los nematodos adultos varían en tamaño, pueden medir desde 1 mm como en *Caenorhabditis* spp. a más de un metro como en *Dracunculus* spp.



**Figura 9.1.** Esquema de la morfología general de un nematodo macho (A) y de una hembra (B) (modificado de Bush y otros, 2001).  
 Abreviaturas: a, ano; an, anillo nervioso; cb, cavidad bucal; cl, cloaca; e, esófago; es, espícula; gu, gubernáculo; i, intestino; o, ovario; ov, oviducto; pe, poro excretor; pp, papila preanal; ppa, papila postanal; rs, receptáculo seminal; t, testículo; u, útero; vd, vaso deferente; vs, vesícula seminal; vu, vulva.

## Pared del cuerpo

Está formada por una cutícula, una hipodermis y una capa muscular. La cutícula recubre también al estomodeo, proctodeo, poro excretor y vagina. Por fuera de la cutícula existe una capa de carbohidratos, la cual en las formas parásitas ayuda a evadir la respuesta inmune.

## Cutícula

La cutícula, secretada por la hipodermis, es elástica, poco extensible y variable en su espesor en los diversos grupos, con una función primordial de protección. Está asociada con la locomoción revelando una gran actividad bioquímica, estimulada por la entrada de líquido y sales a partir del exterior. El grosor aumenta con la longitud y la edad del verme.

Está formada por tres capas de afuera hacia adentro: la capa cortical, la capa homogénea o matriz y la capa fibrosa.

La capa cortical se divide, a su vez, en cortical externa e interna. La externa puede presentar estriaciones, pelos, púas, papilas y poros para el intercambio con el medio externo. La composición en aminoácidos de la corteza sugiere la existencia de queratina. También presenta colágeno y alberga una polifenol-oxidasa. En la superficie, además hay una fina capa de lípidos.

La constitución de la capa homogénea o matriz varía su según la especie. Está compuesta por una capa fibrilar externa y una homogénea interna, más gruesa. La fibrilar tiene canales cuyo lumen está lleno de una sustancia rica en aminoácidos aromáticos. La capa interna homogénea está compuesta por proteínas albuminoideas de bajo peso molecular y por proteínas fibrosas similares a la elastina y la fibrina. También puede haber hidratos de carbono y algunos lípidos.

La capa fibrosa es el estrato más interno y está compuesto por tres capas: externa, media e interna. Presenta colágeno.

La cutícula puede presentar también engrosamientos laterales o sublaterales denominados alas. Estas alas pueden encontrarse en la región anterior del cuerpo (alas cervicales); estar en el extremo posterior en machos (alas caudales) o extenderse a lo largo del cuerpo en ambos sexos (alas longitudinales). Otra estructura modificada de la cutícula es el *synlophé*, conjunto de costillas o áreas cuticulares elevadas que corren longitudinalmente e intervienen en la locomoción, propio de los tricostrongilidos. En la mayoría de los nematodes la cutícula es impermeable a solutos y no hay evidencias que cumpla funciones de absorción de nutrientes, excepto en especies entomófilas. Está separada de los tejidos subyacentes por una lámina basal.

La cutícula impide el crecimiento del nematode, por lo que es necesaria la muda para que las células aumenten de tamaño.

## Hipodermis

La hipodermis<sup>14</sup> está ubicada debajo de la lámina basal. Es una capa de citoplasma sincicial o celular<sup>15</sup> en la cual los núcleos se encuentran en zonas engrosadas que forman los cordones hipodermiales que se proyectan a la cavidad corporal (Fig. 9.2). Estos cordones corren longitudinalmente y dividen a la musculatura somática en cuatro cuadrantes. Los cordones dorsales y ventrales contienen a los troncos nerviosos longitudinales, mientras que los cordones laterales contienen a los canales excretores en la mayoría de las especies. En las regiones de los cordones, la hipodermis presenta una gran cantidad de mitocondrias y retículo endoplasmático. La función de la hipodermis es la secreción de la cutícula.

## Musculatura

La musculatura de la pared del cuerpo está formada por una sola capa de músculos longitudinales que se apoya sobre la hipodermis. Está constituida por células mioepiteliales que constan de una porción contráctil adosada a la hipodermis y una porción protoplasmática en la cual se encuentra el núcleo, las mitocondrias y la acumulación de glucógeno y grasas. Las fibras musculares son intermedias, entre lisas y es-

<sup>14</sup> También llamada epidermis por algunos autores como Brusca y Brusca (2003), Rupert y otros (2004) y Goater y otros (2014) entre otros.

<sup>15</sup> Brusca y Brusca (2003), Rupert y otros (2004).

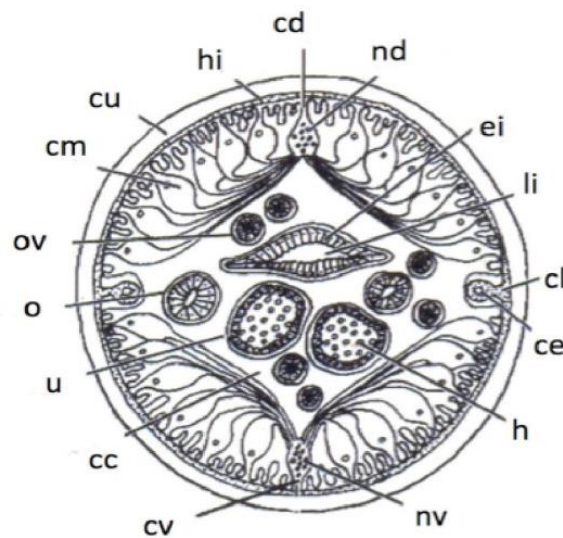
triadas. La inervación de estos músculos tiene lugar mediante prolongaciones nerviosas que van desde la parte no contráctil a los nervios longitudinales, y desde allí al anillo nervioso. La musculatura se fija a la cutícula mediante fibras que atraviesan la lámina basal y se fijan por un lado a la porción contráctil y por el otro, a la capa fibrosa. También existen músculos transversales que se dirigen desde la zona media ventral hacia las zonas dorso-laterales (Fig. 9.2).

Existen músculos platimiarios y celomarios. Las células de los músculos platimiarios son ovoides, contienen fibras contráctiles de un solo lado, adyacentes a la hipodermis y presentan una zona no-contráctil (miocitón) que se introduce en la cavidad corporal. Las células de los músculos celomarios son alargadas, en forma de "U", con la región contráctil en el extremo distal de la "U".

## Esqueleto hidrostático

La musculatura somática y la pared del cuerpo limitan una cavidad llena de fluido, que funciona como un esqueleto hidrostático (Fig. 9.2).

Mecanismo del movimiento: cuando los músculos longitudinales de las regiones dorsal y ventral se contraen alternadamente, comprimen a la cutícula y la fuerza de la contracción es transmitida por el fluido de la cavidad del cuerpo, estirando la cutícula de la región opuesta. La compresión y el estiramiento de la cutícula sirven para antagonizar al músculo y son las fuerzas que retornan al cuerpo a la posición de reposo cuando los músculos se relajan. La alternancia de la contracción y de la relajación en los músculos de la región ventral y dorsal, lleva al cuerpo a una serie de curvas dando lugar al movimiento característico de los nematodos.



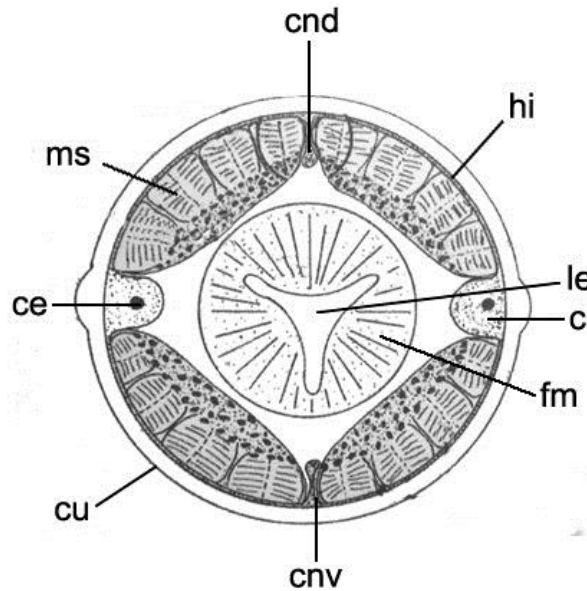
**Figura 9.2.** Dibujo esquemático de la estructura interna, en sección transversal a nivel del intestino (modificado de Biodidac. Abreviaturas: cc, cavidad corporal; cd, cordón dorsal; ce, canal excretor; cl, cordón lateral; cm, célula muscular; cu, cutícula; cv, cordón ventral; ei, epitelio intestinal; h, huevos; hi, hipodermis; li, lumen intestinal; nd, nervio dorsal; nv, nervio ventral; o, ovario; ov, oviducto; u, útero.

## Sistema digestivo

Es completo en la mayoría de los nematodos, con boca, esófago (también llamado faringe), intestino y ano. En nematodos de la familia Mermithidae el ano está obliterado formando un órgano de almacenamiento (trofosoma).

La boca es circular y está rodeada por seis labios en las formas de vida libre, en tanto que en las formas zooparásitas pueden reducirse a tres labios. Presentan una cavidad bucal entre la boca y el esófago, que en algunas especies puede estar recubierta por una gruesa pared formando la cápsula bucal. Esta puede presentar estructuras accesorias como dientes, placas, estiletes y espinas.

El alimento (sangre, tejidos, células, contenidos intestinales) ingresa por la boca y se dirige a una zona muscular conocida como esófago, que succiona el alimento y lo introduce al intestino. El lumen del esófago es triradiado (Fig. 9.3). Algunas especies presentan glándulas en el esófago que secretan sustancias digestivas o anticoagulantes.



**Figura 9.3.** Dibujo esquemático del corte transversal a nivel del esófago (modificado de Roberts y Janovy 2009). Abreviaturas: ce, canal excretor; cl, cordón lateral; cnd, cordón nervioso dorsal; cnv, cordón nervioso ventral; cu, cutícula; fm, fibras musculares; h, hipodermis; le, lumen esofágial, ms, musculatura somática.

El esófago cuenta con una gruesa pared **sincicial** glandular y fibras contráctiles radiales. Hay tres glándulas esofágicas ramificadas (una dorsal y dos ventrolaterales) embebidas en la capa muscular. Sus secreciones son conducidas a la cápsula bucal.

En la clase Adenophorea el esófago, conforma un tubo muscular que rodea a una columna de células glandulares denominadas esticocistos, las cuales en conjunto forman el llamado esticosoma. El esófago en los Secernentea puede estar dividido en una parte anterior o corpus y una posterior o postcorpus que puede presentar un bulbo terminal. Este bulbo tiene un lumen agrandado y válvulas, cumpliendo la función de aspirar alimento líquido o semifluido. Puede haber otro bulbo en el trayecto del corpus. En los miembros de las superfamilias Filarioidea y Spiruroidea el esófago tiene naturaleza muscular en la parte anterior y glandular en la posterior. En la familia Anisakidae, en los nematodos del género *Contraecum* aparece un divertículo que surge del esófago y se lo denomina ciego esofágico.

Cada grupo de nematodos tiene un tipo de esófago característico. Por ejemplo, el tipo **rhabditoide** tiene dos bulbos, uno a nivel del corpus y otro posterior más desarrollado; el tipo **ascarioide** es principalmente muscular y no se diferencia el corpus del bulbo; el tipo **estrongiloide** es cilíndrico sin aparatos valvulares ni bulbos; el tipo **mermitoide** contiene esticocitos que sobresalen en las glándulas secundarias, se instalan en la luz del esófago y obliteran el camino al intestino (esticosoma) (Fig. 9.4).

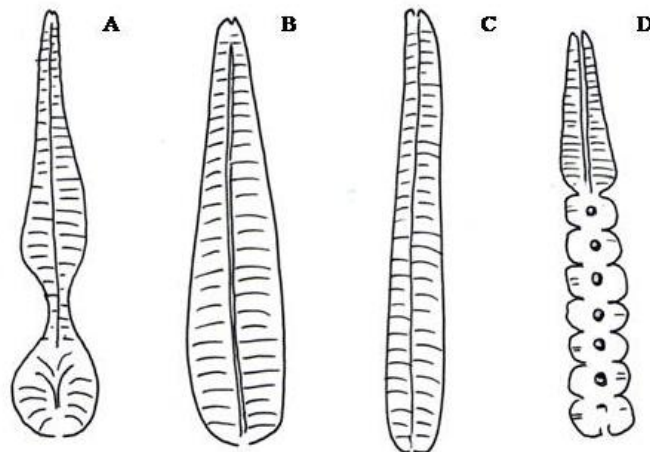


Figura 9.4. Tipos de esófagos. A. rhabditoide; B. ascaroide; C. estrongiloide; D. mermítoide.

El esófago se continúa con el intestino. En la unión de ambos hay una válvula esofágica intestinal. El intestino termina en un ano cerca del extremo posterior de posición ventral en las hembras y en una cloaca, junto con los elementos del sistema reproductor, en los machos. Está revestido por un epitelio cúbico-columnar con microvellosidades que aumentan la superficie de absorción. **Son mononucleares excepto el de estrongilídeos que es multinucleado.** Se asientan sobre una membrana basal esponjosa que permite el tránsito de las sustancias asimiladas hacia la cavidad del cuerpo.

El intestino se divide en una porción anterior, media y posterior. La primera, ventricular, es secretora, mientras que las otras dos son absorbentes. Pueden aparecer ciegos intestinales anteriores y/o posteriores. Un tipo de intestino no funcional es el de los mermítidos que se transforma en un trofosoma, esto es un saco lleno de células (trofocitos) que durante la vida parásita acumulan reservas proteicas y lipídicas las cuales servirán de alimento a los adultos, etapa en la que no se alimentan.

El intestino se comunica con el recto a través de una válvula, existiendo glándulas rectales (en las formas parásitas). Esta región es más compleja en los machos que en las hembras pero en ambos casos está ricamente inervada.

## Sistema excretor

El sistema excretor de los nematodos, cuando existe, es único y no comparable a los sistemas de otros *phyla*. Este sistema carece de células flamígeras y hay dos tipos básicos, el glandular y el tubular.

El glandular se encuentra en formas de vida libre y está involucrado en la eliminación de enzimas, proteínas o mucoproteínas. El sistema excretor está compuesto por una célula renal (o bien un par de ellas) que se comunica al exterior a través de un poro excretor situado anteriormente a la altura del anillo nervioso. Estas células pueden desembocar al exterior a través de un corto canal o unirse y formar una estructura en forma de H o U. La célula renal y los tubos actúan como superficies absorbentes que recogen los desechos que se encuentran en la cavidad corporal. Los conductos laterales corren a través de las crestas hipodérmicas laterales.

No todos los parásitos tienen sistema excretor; por ejemplo los nematodos de las familias Dioctophymatidae y Trichuridae carecen de él, sin embargo en las larvas de estos se ha encontrado un sistema excretor semejante al de *Oesophagostomun* spp. (Strongylida).

Las especies que carecen de sistema excretor estructural, eliminan los desechos metabólicos a través de la cutícula y del ano. El principal desecho nitrogenado es el amoníaco que es diluido rápidamente a niveles no tóxicos. También excretan urea. El sistema funciona primariamente como osmorregulador más que como aparato excretor.

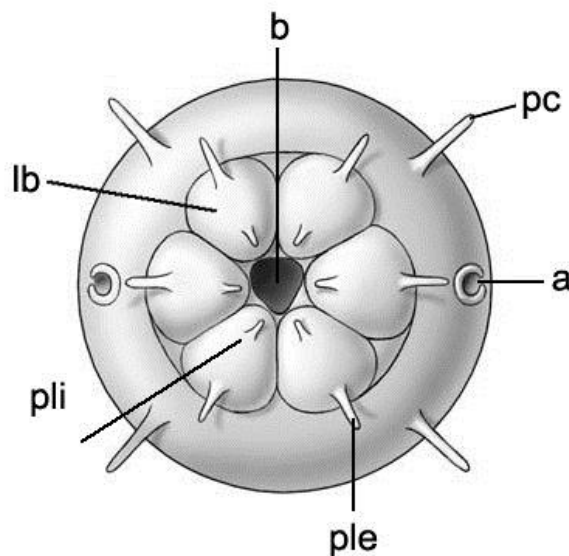
Los nematodos pueden controlar la concentración de calcio, magnesio, potasio e iones clorhídricos de los fluidos de la cavidad corporal. La tasa de excreción es inversamente proporcional a la presión osmótica de su ambiente inmediato.

## Sistema nervioso

Es un sistema relativamente simple, consta de dos concentraciones de elementos nerviosos, una en la región esofágica y la otra en la región anal, conectadas por nervios longitudinales. La estructura más prominente de la región anterior es el anillo nervioso o comisura circumesofágica. El anillo se encuentra cerca de la pared externa del esófago y se observa fácilmente en la mayoría de las especies. Debido a que su localización es constante es un buen carácter taxonómico. Seis nervios papilares, que derivan del anillo nervioso, inervan las papilas sensoriales cefálicas, que rodean a la boca.

Los órganos sensitivos más importantes son los cefálicos, las papilas caudales, los ánfidos y fásmidos y en ciertas especies de vida libre, los ocelos.

El patrón en el que se encuentran las papilas sensitivas en la región cefálica es una característica de importancia taxonómica (Fig. 9.5). Los nematodos ancestrales presentan seis papilas labiales dispuestas en dos círculos, uno interno y otro externo, siempre localizadas sobre los labios y cuatro papilas cefálicas dispuestas dos dorsolateral y dos ventrolateral. En los organismos parásitos las papilas labiales generalmente se pierden o se fusionan y las papilas cefálicas son usualmente pequeñas. Los extremos sensoriales de las papilas son cilios modificados, probablemente de recepción táctil.



**Figura 9.5.** Esquema del extremo anterior en un nematodo generalizado (modificado de Roberts y Janovy, 2009). Abreviaturas: a, ánfido; b, boca; lb, labio; pc, papila cefálica; ple, papila labial externa; pli, papila labial interna.

Los ánfidos son órganos sensoriales más complejos que se encuentran a cada lado de la cabeza al mismo nivel que las papilas cefálicas. Son más conspicuos en las especies marinas y de vida libre mientras que en las formas parásitas están reducidos. Los extremos sensoriales llevan numerosos cilios modificados, considerándose quimiorreceptores.

Entre los nematodos parásitos, aparecen un par de papilas cuticulares llamadas deiridos o papilas cervicales, las cuales se presentan al mismo nivel que el anillo nervioso. Además, pueden aparecer otras papilas sensoriales a diferentes niveles a lo largo del cuerpo.

Las papilas caudales suelen estar más desarrolladas en los machos, en los cuales sirven para la cópula. El patrón de distribución de las papilas caudales es de valor taxonómico. En el orden Strongylida participan en la formación de una bursa copuladora.

Cerca del extremo posterior, en la cutícula de algunos nematodos, se encuentran los fásmidos. Son órganos sensoriales similares a los anfídeos pero con menos terminaciones neuronales. La presencia o ausencia de fásmidos ha sido un criterio utilizado para la separación de las dos clases de nematodos: Adenophorea (=Aphasmidia, sin fásmidos) y Secernentea (=Phasmidea, con fásmidos).

La composición de las neurosecreciones ha sido investigada por numerosos autores en diferentes géneros, tales como *Ascaris*, *Rhabditis*, *Phocanema*, *Caenorhabditis*, *Haemonchus*, estableciendo que la secreción está compuesta de aminas y catecolaminas (dopamina y noradrenalina). La transmisión de estímulos neurales y neuromusculares es predominantemente colinérgica, debido a que el neurotransmisor a nivel de las sinapsis es la acetilcolina. Sin embargo, ninguno de los estudios reveló la existencia de un verdadero órgano neurohemal. El líquido de la cavidad corporal de *Ascaris* spp. contiene más sodio que potasio, por ello se cree que los axones nerviosos de nematodos funcionan como el de los restantes animales.

## Sistema reproductor

Son dioicos, con marcado dimorfismo sexual. Los machos se distinguen por presentar el extremo posterior curvado ventralmente y por la presencia de bolsas o estructuras accesorias. En algunas especies solo se conoce la hembra y por tanto la reproducción es por partenogénesis con mitosis o meiosis.

### Sistema reproductor masculino

Generalmente hay un solo testículo, sin embargo, en algunas especies se pueden encontrar dos. Se distingue el testículo telogónico, donde las células germinales proliferan en el extremo ciego del mismo y el tipo hologónico, cuyas células germinales proliferan a todo lo largo del testículo. El extremo posterior del testículo se continúa con el espermiducto (vaso deferente) y antes de terminar se ensancha y forma la vesícula seminal (Fig. 9.6). Esta se comunica con el recto mediante el conducto eyaculador muscular. En algunas especies existen glándulas prostáticas unicelulares que desembocan en el conducto eyaculador. Este ducto abre en una cloaca. Algunas especies tienen un par de glándulas de cemento cerca del ducto eyaculador que secretan un material duro que utilizan para tapar la vulva después de la cópula. Los espermatozoides carecen de flagelos y son ameboides, esféricos, cónicos o aciculares.

Poseen generalmente dos espículas que se encuentran insertadas en las vainas espiculares. Son estructuras quitinizadas, localizadas en la pared cloacal. Cada espícula consta de un capítulo o porción proximal, un calamus o parte media y una lámina distal lateralmente comprimida. Puede existir un gubernáculo, pieza impar cuticularizada, situada entre las espículas. Puede tener una porción central llamada corpus y piezas laterales denominadas cruras.

En los miembros de la superfamilia Strongyloidea existe otra estructura endurecida y curvada llamada telamón. Cada uno de sus dos brazos está en relación con las paredes de la cloaca. El telamón y el gubernáculo guían a las espículas durante la cópula y estas últimas cumplen con la función de mantener abierta la abertura vulvar para la transferencia del esperma. Una vez en los ductos femeninos, los espermatozoides ganan la zona distal del oviducto y llegan al receptáculo seminal, donde tiene lugar la fecundación.

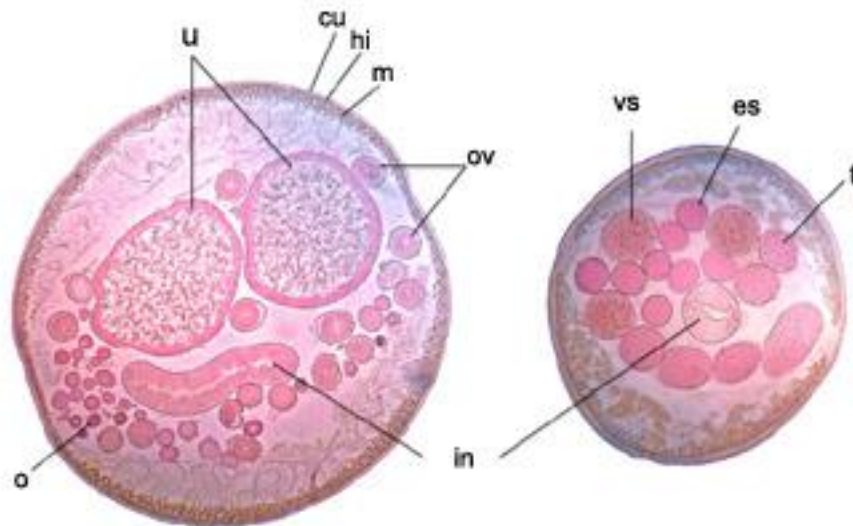
### Sistema reproductor femenino

El reproductor femenino está formado por dos ovarios (didélficos) que corren en direcciones opuestas, uno anterior y otro posterior (anfidélficos). Algunas especies poseen solo un ovario (monodélficos) que puede ser de posición posterior (opistodélfico) o anterior (prodélfico). Los ovarios pueden ser telogónicos u hologónicos.

Los ovocitos se originan en el ovario y luego se dirigen al oviducto, en la zona proximal de este se distingue un receptáculo seminal (a veces llamado espermateca), donde se almacenan los espermatozoides. Cuando los ovocitos entran al oviducto se produce la fecundación y la formación de la cáscara del huevo.

El útero está recubierto por un epitelio cúbico y en su porción terminal aparecen fibras musculares a modo de esfínteres denominado oviyector, a este le sigue la vagina que se abre al exterior en la vulva. La vulva puede localizarse en el extremo anterior, o en la región ecuatorial o cerca del ano, dependiendo de las especies. Los huevos son expulsados al exterior por acción muscular del oviyector y de la vulva (Fig. 9.6).





**Figura 9.6.** Fotografías del sistema reproductor femenino (izquierda) y masculino (derecha) en sección transversal a nivel del intestino (material de la Cátedra de Parasitología General). Abreviaturas: cu, cutícula; es, espermiducto; hi, hipodermis; i, intestino; m, musculatura; ov, ovario; o, oviducto; t, testículo; u, útero; vs, vesícula seminal.

## Formación del huevo

El espermatozoide completo penetra en el óvulo (ovocito) y una vez que ha entrado se produce la meiosis y se expulsan los dos cuerpos polares. Al mismo tiempo se forma la cáscara del huevo. Dicha cáscara está dividida en tres capas: una capa lipídica interna, una capa quitinosa media y una vitelínica externa. Sumado a estas capas del huevo se pueden agregar una o dos capas en el útero. Estas capas consisten en poros, espacios, proteínas o alguna combinación de estas estructuras.

La cáscara está formada por proteínas, polisacáridos y polifenoles. Las proteínas son semejantes a la queratina y se destacan aminoácidos tales como la leucina, ácido aspártico, serina, histidina, tirosina y glicina. Los opérculos están constituidos por polisacáridos. La membrana más interna es lipídica.

La cáscara del huevo es importante porque actúa como barrera tanto en contra del hospedador como del medio ambiente. Pese a que las capas son permeables a los gases y solventes lipídicos, son muy resistentes a diferentes sustancias. Por ejemplo, el huevo de *Ascaris* spp. puede sobrevivir en soluciones de 9% ácido sulfúrico, 14% ácido clorídrico y hasta 12% de fomalina. Además, son resistentes a las bajas temperaturas y a la desecación.

El desarrollo de los huevos está condicionado por factores tales como luz, temperatura, presión de oxígeno y humedad. Los mecanismos de eclosión de los huevos de *Ascaris* spp. fueron estudiados por Rogers (1960). Adecuadas concentraciones de CO<sub>2</sub> inducen a la larva a la producción de una quinasa, una esterasa y posiblemente una proteasa. Estas enzimas disuelven parte de la cáscara externa pero la larva queda encerrada por la capa interna. La larva entonces empuja y sobresale por el orificio, hasta que rompe la membrana interna. Las enzimas hidrolíticas segregadas por las larvas deben atravesar la membrana interna y actuar sobre la membrana externa. La membrana interna es impermeable, pero durante el proceso de eclosión debe existir algún mecanismo que modifique su permeabilidad.

## Desarrollo

El desarrollo de la cigota de los nematodos presenta un clivaje determinado. Muchos huevos de nematodos son ovipuestos en un estado de dos células, otros presentan una larva completamente desarrollada y en otros casos son ovovivíparos.

La primera división resulta en dos blastómeros. Uno de los blastómeros producirá solo células somáticas y el otro, células germinales. El blastómero que producirá las células somáticas presentará un proceso

inusual de disminución cromosómica. En este proceso se pierden fragmentos de cromosomas, con la consecuente pérdida de información genética. Para el estado de 64 blastómeras solo dos células retienen el código genético completo. Estas dos células producirán las gametas para la próxima generación.

El proceso de embriogénesis incluye los estadios de mórula y blástula y la gastrulación es por epibolia e invaginación. Una vez que la organogénesis se completa, la mitosis cesa y con excepción de algunas células intestinales o epidérmicas, hay constancia celular o eutelía por el resto de la vida.

Con excepción de los nematodos ovovivíparos, la mayoría elimina los huevos con las heces del hospedador. Una vez afuera, el huevo eclosiona y sale un primer estadio larvario, como en los estrombilidos, o puede permanecer como un estadio de resistencia, como en algunos ascáridos.

El proceso de eclosión en el medio involucra la ruptura de la capa lipídica (posiblemente mediante enzimas), la capa quitinosa con quitinasas y con la secreción de otras enzimas que ayudan a degradar la cáscara hasta el punto en que la larva puede eclosionar. En las formas parásitas, el primer estadio larvario es libre y se alimenta de microorganismos. Luego muda al segundo estadio larvario que también es libre y se alimenta de microorganismos. Esta forma larvaria muda y retiene la cutícula que rodea al tercer estadio larval. Este estadio, si bien es libre, no se alimenta y debe sobrevivir de reservas lipídicas. El tercer estadio larval es generalmente el estadio infectivo y dependiendo de la estrategia del ciclo de vida, debe penetrar o ser comido por un hospedador. Alternativamente el huevo puede quedar como en un estadio de resistencia en el medio ambiente hasta que sea ingerido por un hospedador apropiado. Algunas larvas de tercer estadio penetran en el hospedador definitivo directamente y pierden sus envolturas durante este proceso; otros son ingeridos directamente ya sea vía un hospedador intermediario o paraténico y deben desenquistarse. Este proceso requiere de estímulos específicos (enzimáticos).

La hipobiosis es una fase del desarrollo del parásito y representa una etapa de inactividad larval, ya sea del huevo o del estadio infectivo envainado. De esta manera, escapan a condiciones ambientales extremas ya sean del ambiente o fisiológicas. Comúnmente se da en los Trichostrongylidae, Strongylidae y Chabertiidae parásitos de vertebrados y en los Rhabditidae, comunes en invertebrados cuya estadio infectivo y de resistencia recibe el nombre de larva *dauer*, jugando un rol importante en la epidemiología de las infecciones.

## Muda

Todos los nematodos experimentan cuatro mudas durante su desarrollo. La serie de mudas se puede expresar del siguiente modo:

**HUEVO → L1/J1 + M1 → L2/J2 + M2 → L3/J3 + M3 → L4/J4 + M4 → ADULTO**

El proceso de muda o ecdisis incluye la formación de una nueva cutícula, la pérdida de la cutícula vieja y por último, la ruptura de la cutícula vieja y la salida de la **larva (también llamado juvenil)**.

El crecimiento entre estadios no siempre es muy evidente y está favorecido por condiciones tales como temperatura y nutrición; en tanto las metamorfosis experimentadas por cada estadio juvenil, sí son marcadas. La cutícula se espesa en la última muda. En los parásitos estrombilidos la L1 presenta un esófago rhabditoide (esófago bulboso) y la L2 es estrombiloide (el esófago pierde los bulbos). La L1 y L2 se nutren de materia orgánica y bacterias (son saprófagos o bacteriófagos). La L3 no se alimenta y consume las reservas.

El aspecto de la cola de la vaina que recubre las larvas es un importante carácter diagnóstico para la taxonomía de los nematodos parásitos de rumiantes y los filarídeos.

En el proceso de la muda, el nematode segrega un líquido desenquistante antes que se produzca la pérdida de la cutícula vieja. Esta sustancia ha sido identificada como una forma muy especializada de la enzima leucin-aminopeptidasa. La secreción de esta enzima es estimulada por dióxido de carbono y por el ácido carbónico sin disociar, además por el pH del medio. Estos elementos reaccionan con un "receptor" localizado posiblemente en el sistema nervioso central. La leucin-aminopeptidasa está relacionada con el desarrollo de distintos órganos y tejidos, y por lo tanto con la muda.

No existe evidencia entre los nematodos que puedan presentar un control hormonal en sus funciones; sin embargo no quedan dudas que eventos tales como la ecdisis ocurren bajo control neurosecretor. Además, la compleja fisiología de estos, sugiere que algunas células pueden tener más de una función.

## Mecanismos de transmisión

Los nematodos que habitan el canal digestivo u otro órgano del hospedador tienen diferentes modos de transmisión. Estos pueden ser:

- por penetración pasiva: ya sea por ingesta de huevos o larvas infectivas que permanecen en el suelo o están en un hospedador intermediario (*parásitos de vertebrados: Ascaris spp., Trichinella spiralis, Trichostrongylus spp., Enterobius vermicularis; parásitos de invertebrados: Mermis spp., Diploscapter spp, Thelastoma spp., Leydinema spp.*).

- por penetración activa: a través de la pared del cuerpo del hospedador definitivo de las larvas infectivas que se encuentran en el ambiente (*Ancylostoma duodenale, Necator americanus, Strongyloides stercoralis* en vertebrados y Heterorhabditidae en invertebrados).

- por transmisión vectorial: mediante un insecto hematófago que inocula la larva infectante (*Dirofilaria spp., Onchocerca spp.*).

Algunos nematodos pueden realizar migraciones por diferentes órganos vitales del hospedador definitivo para alcanzar su localización definitiva, las cuales van acompañadas de crecimiento y desarrollo alcanzando la maduración del nematode (migración ontogenética).

La penetración de una larva en un hospedador no habitual puede producir una reacción cutánea o visceral que se conoce con el nombre de larva migrans (*Ancylostoma caninum, Toxocara canis*).

## Sitios de infección

Los nematodos parasitan diferentes sistemas de órganos tanto de invertebrados como vertebrados y cada especie posee requerimientos específicos en términos de localización. Entre los parásitos de vertebrados distintas especies pueden coexistir, por ejemplo en colon o intestino, en virtud de sus diferentes necesidades de nutrientes y modos de alimentación. Las especies parásitas de invertebrados suelen alojarse en intestino, y en hemocele.

Entre las especies parásitas de plantas pueden mencionarse las ectoparásitas (aquellas que se alimentan desde el exterior de la planta introduciendo solo el estilete), semi-endoparásitas (aquellas que al alimentarse introducen la parte anterior del cuerpo en los tejidos de la planta) y endoparásitas (aquellas que se introducen en distintos órganos de la planta), alterando su histología, y ocasionando la deformación de los vasos conductores (xilema y floema) debido a un sitio de alimentación de los nematodos caracterizados por la vacuolización de las células, pérdida de límites celulares, lignificación de paredes y en muchos casos la formación de agallas.

A través de sus migraciones complejas varias especies de nematodos pueden reconocer y responder a una variedad de estímulos secuenciales concernientes a su desarrollo y son capaces de elegir el sitio donde residir.

## Ritmo circadiano

El ritmo circadiano en los nematodos está asociado con la descarga de formas infectivas, desde un hospedador definitivo o con la migración del parásito. Nematodos parásitos del recto de mamíferos, tales como *Syphacia muris* en ratas o *Enterobius vermicularis* en el hombre, depositan sus huevos en la región perianal de sus hospedadores migrando desde el recto. La migración de las hembras está estimulada por el descenso de la temperatura corporal del hospedador durante el sueño y por requerimientos de oxígeno para el completo desarrollo de los huevos.

Por otra parte, entre los Onchocercidae, las microfilarias son transmitidas por diferentes especies de mosquitos y su aparición en la sangre periférica coincide con el momento del día en que los vectores presentan mayor actividad alimenticia. Por ejemplo, las microfilarias de *Dirofilaria immitis* son más abundantes durante el atardecer y en el caso de *Loa loa*, durante el día y raras o ausentes durante la noche. Sin embar-

go, cuando las microfilarias no están presentes en la sangre, se acumulan en el pulmón, atraídas por las altas presiones de oxígeno, específicamente en la circulación arterio-venosa del pulmón.

## Ciclos de vida

Los ciclos de vida de los nematodos parásitos de vertebrados se pueden clasificar según los hospedadores involucrados en **monoxenos**: cuyos ciclos utilizan un único hospedador; **heteroxenos** cuyos ciclos presentan uno o más hospedadores intermediarios; y **autoheteroxeno** en el cual el hospedador definitivo también actúa como hospedador intermediario.

Algunas especies pueden presentar una fase larvaria libre y otras deben migrar por diferentes órganos en el hospedador definitivo hasta alcanzar su localización final.

Los ciclos de vida se pueden resumir en el siguiente cuadro:

### Monoxenos

- (a) Con fase larvaria libre
  - (i) Con generación heterogónica (alternancia de generación parásita y generación de vida libre)  
Ejs.: géneros *Rhabdias*, *Strongyloides*
  - (ii) Sin generación heterogónica
    - (1) Sin migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: *Trichostrongyloidea*
    - (2) Con migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: género *Ancylostoma*
- (b) Sin fase larvaria libre
  - (i) Sin migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: géneros *Enterobius*, *Syphacia*
  - (ii) Con migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: género *Ascaris*

### Heteroxenos

- (a) Con un solo hospedador intermediario
  - (i) Con fase larvaria libre
    - (1) Sin migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: género *Habronema*
    - (2) Con migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: género *Angiostrongylus*
  - (ii) Sin fase larvaria libre
    - (1) Sin migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: género *Porrocaecum*
    - (2) Con migración larvaria dentro del hospedador  
Ejs.: géneros *Onchocerca*, *Dirofilaria*
- (b) Con dos o más hospedadores intermediarios y/o paraténicos  
Con fase larvaria libre  
Ejs.: géneros *Gnathostoma*, *Anisakis*, *Contracaecum*

### Autoheteroxeno

Sin fase larvaria libre y con migración larvaria dentro del hospedador  
Ej.: género *Trichinella*

## Ciclos monoxenos

Entre los nematodos que tienen ciclos monoxenos, existen aquellos que presentan una generación parásita y una generación libre (géneros *Rhabdias*, *Strongyloides*).

Aquellos nematodos que no presentan una generación libre, pueden ser transmitidos mediante huevos eliminados por las heces. Estos huevos son inmaduros y necesitan un tiempo de permanencia en el suelo para desarrollar la larva infectiva (géneros *Ascaris*, *Trichuris*, *Toxocara*) o bien son ovipuestos con una larva en su interior infectiva (género *Enterobius*).

En otros ciclos, los huevos inmaduros salen con las heces, desarrollan una larva (L1) que eclosiona y permanece en el suelo hasta alcanzar el estadio infectivo L3, que penetra en un nuevo hospedador de manera activa (*Ancylostoma* spp.) o mediante ingesta (géneros *Haemonchus*, *Ostertagia*). Otro modo de transmisión es mediante la eliminación de larvas con las heces las cuales penetran activamente en un nuevo hospedador (*Dictyocaulus* spp.).

### ***Rhabdias bufonis***

Son ciclos con un modo primitivo de transmisión. Se presentan, sucesivamente, una generación parásita y una generación libre que vive en el suelo. *Rhabdias bufonis* es un parásito del pulmón de anfibios y están representados por individuos hermafroditas protándricos. Los huevos pasan del pulmón al intestino del anfibio y son eliminados con las heces donde eclosionan las larvas L1 o larva rhabditiforme, y según las circunstancias, pueden continuar dos vías. En el primer caso, las L1 mudan dos veces en el suelo hasta alcanzar la L3 infectante e ingresan a un nuevo hospedador. En el segundo caso, las larvas L3 prosiguen su desarrollo y se transforman en gusanos adultos libres con individuos machos y hembras. Esta generación heterogónica pondrá huevos que eclosionan en la tierra húmeda y conducen los estados larvales hasta la L3 infectante. Las larvas infectantes penetran por la piel del hospedador y por vía sanguínea llegan al pulmón.

### ***Strongyloides stercoralis***

Es un parásito del intestino del hombre y otros mamíferos. El hombre puede infectarse principalmente por el contacto con animales domésticos. El ciclo de vida es similar al de *Rhabdias bufonis* y puede dividirse en dos fases: una generación de vida libre y una generación parásita. En la etapa libre, machos y hembras se encuentran en el suelo, copulan y ponen huevos hasta que eclosiona la larva L1 o rhabditiforme, muda dos veces y se transforma en larva L3 o larva filariforme infectiva. En la fase parásita, la larva filariforme penetra activamente por la piel, siendo transportada por los capilares hasta el pulmón, donde entran en los alvéolos. Luego son expectoradas y tragadas hasta llegar al intestino delgado, donde se localizan en la mucosa intestinal del duodeno y yeyuno. En el intestino delgado, mudan dos veces y se convierten en gusanos hembras adultos. En el epitelio del intestino por partenogénesis producen huevos y eclosionan las larvas rhabditiformes las cuales son eliminadas con las heces. *Strongyloides stercoralis* además, produce autoinfección cuando las larvas rhabditiformes del intestino delgado se transforman en larvas filariformes infectivas, las cuales penetran por el epitelio intestinal (autoinfección interna) o bien a través de la piel de la zona perianal (autoinfección externa). En cualquier caso, las larvas filariformes pueden seguir la ruta migratoria que se ha descrito anteriormente. La autoinfección es una característica de *S. stercoralis*, la cual permite que la enfermedad persista durante años, con niveles bajos de larvas, en sujetos que viven en zonas endémicas (Fig. 9.7).

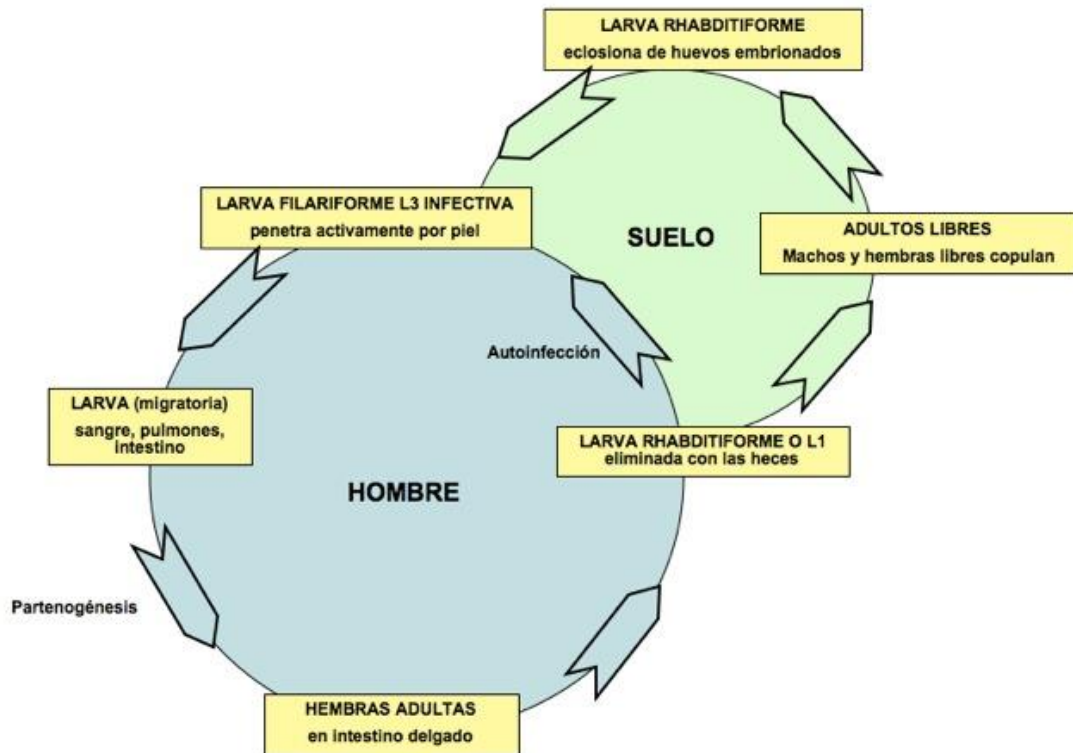


Figura 9.7. Ciclo de vida de *Strongyloides stercoralis*.

### ***Ascaris lumbricoides***

Es una especie cosmopolita que vive en el intestino delgado del hombre. Algunos adultos son capaces de perforar la pared intestinal y absorber sangre. La producción de huevos se ha estimado en 27 millones por hembra a lo largo de su vida. Estos son ovalados, de color pardo amarillento y poseen una cubierta delgada con mamelones, en tanto que los huevos infértiles son más alargados y con una cubierta con mamelones mucho más irregular. Los huevos fértiles que salen con las heces comienzan a dividirse en el suelo húmedo con presencia de oxígeno. Al cabo de 14 días se desarrolla el primer estadio larval, el cual no es infectivo hasta que experimenta la muda y madura al segundo estadio larval. Una vez que se ingieren los huevos infectivos, las larvas emergen en el intestino delgado y horadan activamente el revestimiento intestinal y son transportadas al hígado por las venas mesentéricas o vasos linfáticos. De allí migran al corazón, llegan al pulmón donde permanecen unos días y aumentan de tamaño. Las larvas pasan, luego a los bronquios, tráquea, son expectoradas y tragadas y llegan nuevamente al intestino. Durante esta migración, las larvas pasan de medir 200-300 micras a 10 veces más su tamaño. Las larvas que completan con éxito la cuarta ecdisis alcanzan la madurez y se reproducen.

### ***Toxocara canis* y *Toxocara cati***

Son parásitos del intestino de perros y gatos, respectivamente. Su ciclo directo es semejante al de *Ascaris* spp., con ingesta de huevos embrionados y migración larval dentro del hospedador. En ocasiones se ha detectado en el hombre el *síndrome de larva migrans visceral* como consecuencia de la ingesta de huevos embrionados de *T. canis* o *T. cati*, cuyas larvas realizan una migración errática dentro del hospedador inadecuado y pueden enquistarse en diferentes órganos produciendo patologías tales como la Toxocariosis ocular.

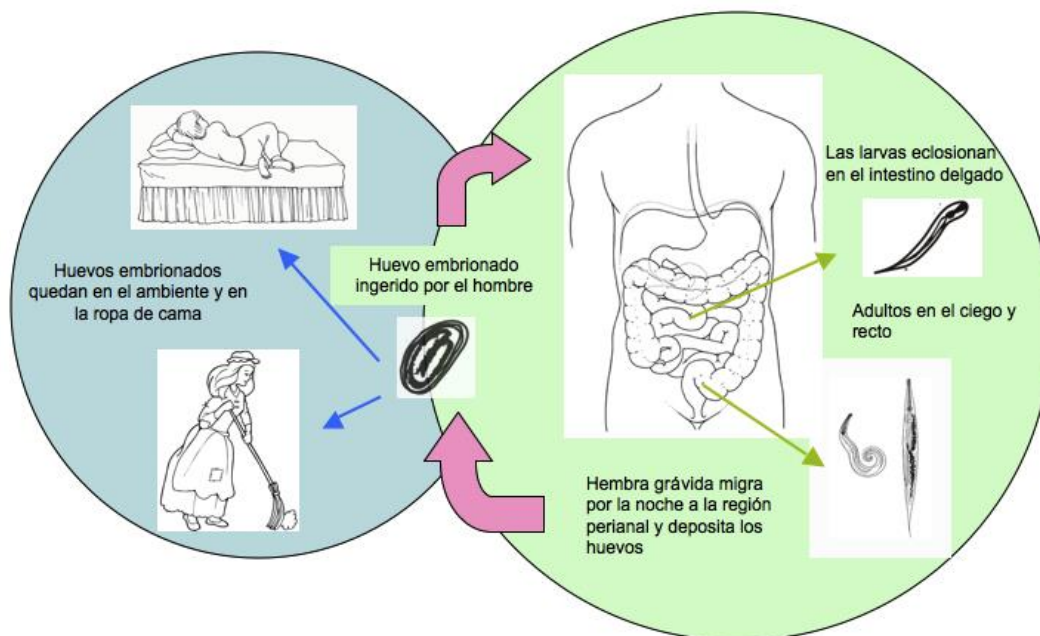
### ***Ancylostoma* spp.**

La anquilostomosis está ampliamente distribuida y afecta principalmente al hombre (*A. duodenale*) como a animales domésticos (*A. braziliense*, *A. caninum*). En su ciclo de vida, los adultos viven fijados a la pared

intestinal utilizando placas y dientes característicos de este grupo. Se alimentan de sangre y segregan una sustancia anticoagulante durante el proceso de fijación que produce la necrosis de los tejidos intestinales. Las hembras grávidas ponen alrededor de 5.000 a 10.000 huevos diarios que se eliminan con las heces presentando un embrión con cuatro **blastómeros**. El huevo debe permanecer en el suelo húmedo hasta la eclosión de la larva rhabditiforme. Esta larva experimenta dos mudas y se transforma en una larva estrogiliforme infectiva que tiene una penetración activa a través de la piel del hospedador. En el caso que ingrese a un hospedador no adecuado (hombre), produce el *síndrome de larva migrans cutánea*.

### ***Enterobius vermicularis***

Son nematodos que parasitan el intestino grueso del hombre. Tanto machos como hembras se encuentran fijados a la pared epitelial del intestino. Luego de la cópula, las hembras grávidas poseen periodicidad rítmica, ésto es, migran durante la noche a la región perianal, donde depositan los huevos provocando prurito. Los huevos son elípticos, muy livianos y encierran en su interior una larva móvil. Estos huevos son infectivos y pueden ser ingeridos por un nuevo hospedador o bien autoinfectarse. Los huevos se suelen encontrar en la ropa de cama o entre las uñas como consecuencia del rascado perianal (Fig. 9.8).



**Figura 9.8.** Ciclo de vida de *Enterobius vermicularis*.

### **Ciclos heteroxenos**

Los nematodos con este tipo de ciclos necesitan de uno o varios hospedadores intermediarios para su desarrollo. Así, el modo de transmisión puede ser por ingesta del hospedador intermediario con el estadio infectante o ciclo predador-presa (géneros *Physaloptera*, *Pterygodermatites*, *Cosmocerca*, *Anisakis*) o bien vectorial, cuando interviene un artrópodo hematófago que actúa como vector del nematode (géneros *Diriofilaria*, *Mansonella*).

### ***Pterygodermatites* spp.**

Los adultos de estas especies son parásitos del intestino de carnívoros y roedores. Quentin (1969) describió el ciclo de vida de *Pterygodermatites zigodontomys*, especie parásita del intestino del roedor cricétido *Zigodontomys* para Brasil. Las hembras, localizadas en el intestino delgado eliminan huevos embrionados

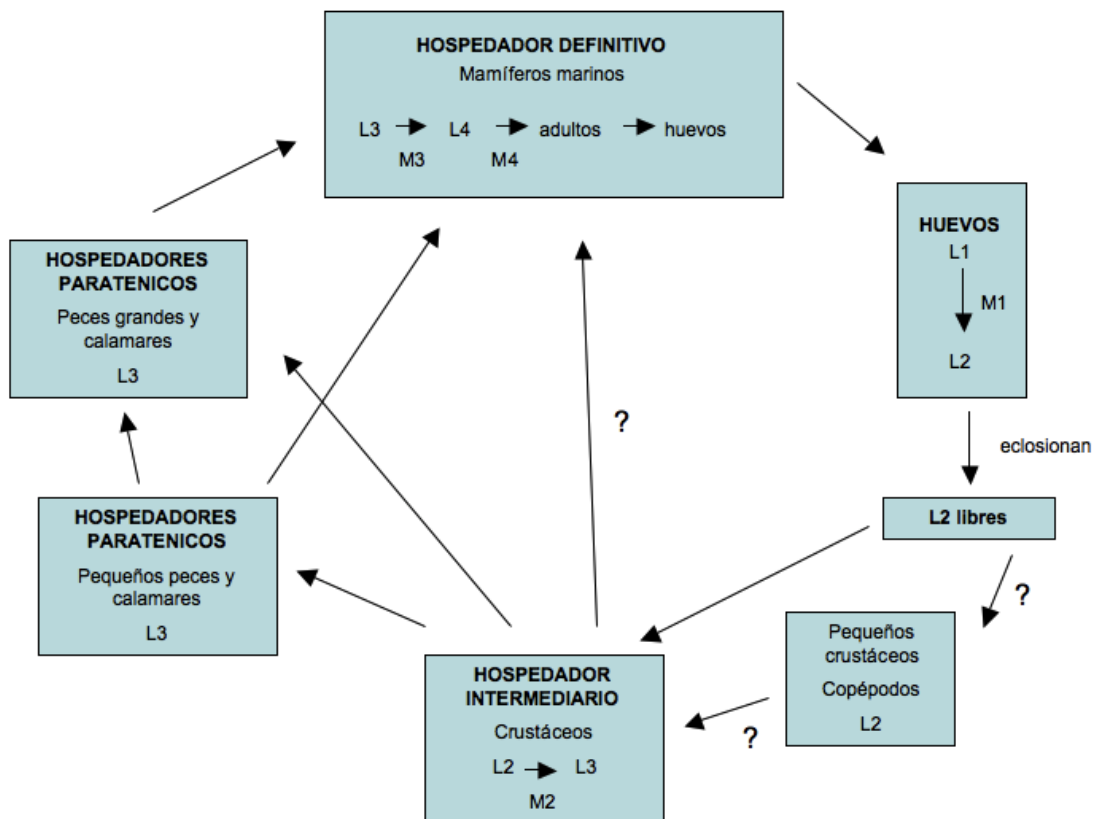
con las heces, los cuales son ingeridos por un dermáptero del género *Doru* o cucarachas del género *Periplaneta*. En el intestino del insecto la L1 eclosiona e invade el hemocele del artrópodo para localizarse cerca de los túbulos de Malpighi. Al cabo de 11 días de post-infección, la larva muda hasta el estadio infectivo L3 y queda encapsulada por los tejidos del hospedador intermediario a la espera que el roedor lo ingiera. En Argentina se registran al menos cinco especies de *Pterygodermatites* que parasitan a roedores cricétidos, marsupiales y dasipódidos, sin embargo su ciclo aún no se conoce.

### **Anisakis spp.**

Los nematodos pertenecientes a este género son parásitos del estómago e intestino de mamíferos marinos (focas, elefantes y lobos marinos, cetáceos, entre otros) y de aves ictiófagas. Pueden, accidentalmente, ser ingeridos por el hombre al comer pescado conteniendo larvas y causar la anisakiosis. En estos casos, se produce una reacción alérgica por aumento de la inmunoglobulina E. Las especies de *Anisakis* tienen ciclos de vida complejos que pasan por numerosos hospedadores en el curso de sus vidas. Estos involucran hospedadores intermediarios, definitivos y paraténicos o de transporte.

Los huevos eclosionan en el agua de mar y las larvas son comidas por crustáceos, generalmente eufáusidos, donde se desarrolla la L3 (hospedador intermediario). El crustáceo infectado es comido por un pez o un calamar y los nematodos atraviesan la pared del intestino y se enquistan, por lo general, en el músculo o bajo la piel sin cambiar su estado de L3 (hospedador paraténico). El ciclo de vida se completa cuando un pez o calamar infectado es comido por un mamífero marino (hospedador definitivo). Los nematodos se desenquistan en el intestino, se alimentan, crecen y reproducen.

En la actualidad, el número de especies del género *Anisakis* ha aumentado considerablemente con el advenimiento del uso de técnicas moleculares para la identificación específica. Se sabe que cada especie hospedadora final tiene su propia especie de *Anisakis* identificada mediante marcadores químicos y genéticos. Sin embargo, morfológicamente estas especies son indistinguibles y se las conoce como especies hermanas o *sibling species* (Fig. 9.9).



**Figura 9.9.** Ciclo de vida de *Anisakis simplex*. L1--L4: estadios larvales L1 a L4; M1-M4: primera muda a cuarta muda; los signos de interrogación denotan partes del ciclo que aún no se dilucidaron.

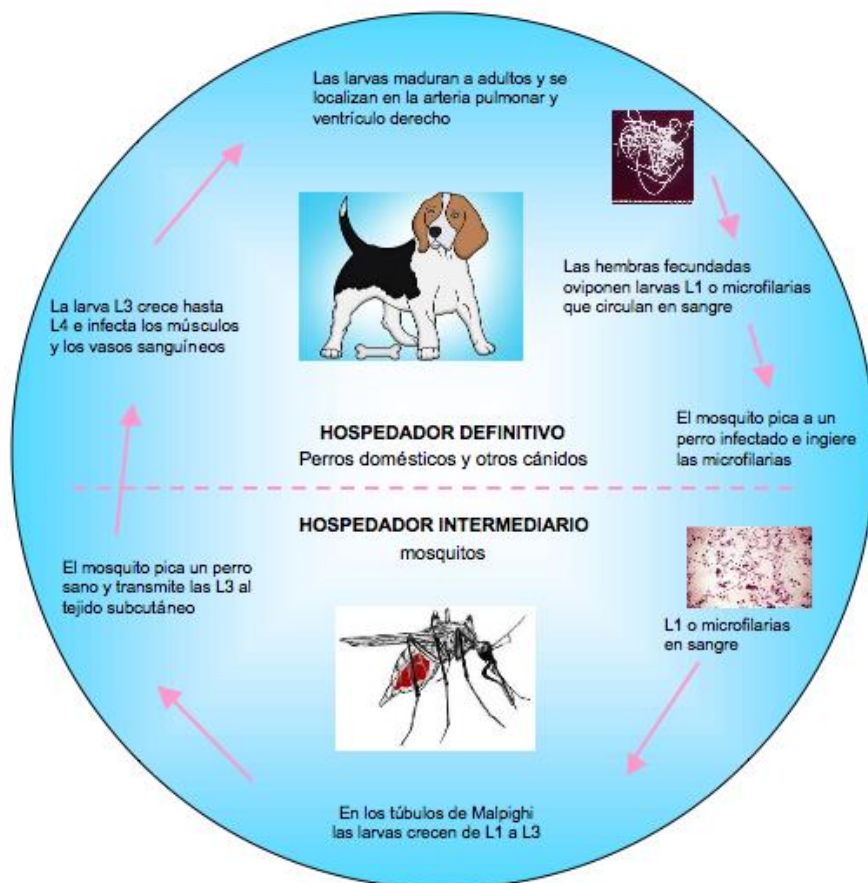


## ***Dirofilaria immitis***

El gusano del corazón del perro es un tipo de filaria que se transmite de un hospedador a otro mediante la picadura de mosquitos de los géneros *Aedes* o *Culex*. El hospedador definitivo es el perro, pero también puede infectar a gatos, lobos, coyotes, zorros y otros animales, como hurones, leones marinos e incluso, al hombre. Los adultos se localizan en el ventrículo derecho y arteria pulmonar, por lo que provocan un daño importante en los vasos y tejidos del pulmón y ocasionalmente causan la muerte como resultado de una insuficiencia cardiaca congestiva.

Los mosquitos ingieren las microfilarias o L1 con la picadura y en los túbulos de Malpighi crecen hasta desarrollar la L3 infectiva. Este proceso requiere alrededor de dos semanas. El mosquito infectado transfiere las L3 a un nuevo hospedador, las cuales luego de un proceso migratorio y de crecimiento, alcanzan su localización final. La maduración de los gusanos en el hospedador definitivo toma de seis a siete meses en perros y se conoce como "**período prepatente**", esto es desde el ingreso de la L3 con la picadura de un mosquito infectado hasta la aparición de microfilarias en sangre. Los adultos localizados en el corazón alcanzan medidas de 30 cm de longitud para las hembras y unos 23 cm para los machos y las microfilarias pueden circular en el torrente sanguíneo hasta dos años, a la espera que un mosquito las ingiera.

En Argentina, se han reportado casos de dirofilariosis en perros del centro y norte del país, como así también en animales silvestres, tales como el coatí común (*Nasua solitaria*). Además, se han reportado casos humanos (Fig. 9.10).



**Figura 9.10.** Ciclo de *Dirofilaria immitis*. L1 y L3: larvas del primer y tercer estado.

## Ciclo autoheteroxeno

### *Trichinella spiralis*

Los nematodos del género *Trichinella* infectan a una amplia gama de mamíferos, entre ellos el cerdo y roedores, aves y reptiles. Estos parásitos presentan un ciclo biológico inusual donde el hospedador definitivo también actúa como hospedador intermediario. Alternan su ciclo de vida pasando por una etapa entérica y una etapa en el músculo esquelético. Se conocen 11 especies o genotipos diferenciados en dos clados principales: un clado con ocho especies en el cual las larvas L1 que invaden las células musculares son rodeadas por una cápsula de colágeno (encapsulado) y otro clado comprendido por tres especies que no producen encapsulación.

Los adultos de *T. spiralis* son pequeños. Las hembras miden 1.4 a 4 mm y los machos 1.4 a 1.8 mm, en tanto que las larvas en el músculo son de aproximadamente de 1 mm. El ciclo de vida del parásito comienza con la fase entérica, cuando el animal o una persona comen carne contaminada con larvas del primer estadio o L1 enquistadas en el músculo. Los jugos digestivos del estómago (pepsina y el ácido clorhídrico) disuelven la cápsula del quiste y liberan las larvas que pasan al intestino delgado, donde invaden el epitelio columnar. Poco después, mudan en cuatro ocasiones hasta ser gusanos adultos maduros que se reproducen sexualmente. Las hembras pueden producir de 500-1500 larvas L1 durante su período de vida, antes de la expulsión por el sistema inmune del hospedador. La fase muscular ocurre cuando estas larvas migran y pasan del tejido a los vasos linfáticos y luego entran en la circulación general, se distribuyen ampliamente en el cuerpo del hospedador, llegando a los músculos a través de los capilares. Una vez en las fibras musculares, se enquistan y se vuelven infecciosas dentro de los 15 días y permanecen durante meses incluso años.

*Trichinella spiralis* pertenece al primer clado. El desarrollo de la cápsula de colágeno tiene implicancias filogenéticas y se cree que es una adaptación de las interacciones con el hospedador lo que facilitó la especiación y diversificación del género.

## Filogenia y clasificación

El *phylum* Nematoda tradicionalmente se divide en las clases Adenophorea y Secernentea. Los Adenophorea se caracterizan por la presencia de **esticosoma**, **trofosoma**, escasas papilas caudales, sistema excretor ausente o sin canales laterales con una única célula ventral, ausencia de fásmidos y deiridos y el estadio L1 es el que infecta al hospedador definitivo. Incluye formas de vida libre, parásitas de plantas, de invertebrados y vertebrados.

Los Secernentea presentan papilas caudales numerosas, el sistema excretor presenta uno o dos canales laterales asociados a las células glandulares, fásmidos presentes y los deiridos generalmente están presentes. La larva L3 es la infectiva. Incluye nematodos de vida libre, parásitos de plantas, de invertebrados y principalmente de vertebrados.

Debido a la falta de conocimiento de muchos nematodos, la sistemática del grupo todavía es discutida. Este esquema se ha mantenido en muchas clasificaciones. Estudios moleculares sugieren que los Adenophorea son un conjunto parafilético simplemente por retener un número de caracteres ancestrales y que los Secernentea son un grupo natural. Los Secernentea, grupo que incluye a casi todos los principales nematodos parásitos de animales y plantas, aparentemente surgieron de algún Adenophorea.

## Clase Adenophorea

Subclase	Orden	Familia	Géneros
<b>Chromadorida</b> (libres, marinos y de aguas continentales)	Araeolaimida		<i>Isolaimium, Aplectus</i>
	Desmodorida		<i>Ohridia, Austranema</i>
	Desmoscolecida		<i>Demanema, Paratricoma</i>
	Monhysterida (libres)		<i>Aponchium, Scaptrella</i>
<b>Enoplida</b>	Dorylaimida (libres y fitoparásitos)		<i>Dorylaimis, Phellonema, Miconchus</i>
	Enoplida		<i>Anoplostoma, Leptosomatides</i>
	Mermithida (parásitos de invertebrados)		<i>Mermis, Capitomermis, Strelkovimermis, Romanomermis</i>
	Muspiceida (parásitos de aves y mamíferos)		<i>Muspicea</i>
	Trichocephalida (parásitos de vertebrados)	Trichinellidae Dioctophymatidae Trichuridae	<i>Trichinella, Dioctophyma, Capilaria, Trichuris, Eucoleus</i>

## Clase Secernentea

Orden	Superfamilia	Familia	Géneros
<b>Tylenchida</b> (libres y fitoparásitos)		Tylenchidae	<i>Aglenchus, Cephalenchus, Barisia, Tylenchus, Meloidogyne</i>
<b>Rhabditida</b> (libres, zooparásitos y fitoparásitos)		Rhabditidae	<i>Caenorhabditis, Rhabditis, Rhabditella, Pelodera, Rhabditis, Steinernema, Heterorhabditis</i>
		Strongyloididae	<i>Strongyloides, Parastrongyloides</i>
<b>Strongylida</b>	Diaphanocephaloidea		<i>Kalicephalus, Kalicephaloides, Diaphanocephalus, Cylicostrongylus</i>
	Ancylostomatoidea	Ancylostomatidae	<i>Ancylostoma, Necator, Uncinaria</i>
	Strongyloidea	Strongylidae	<i>Oesophagostomoides, Car-</i>

		Chabertiidae Deletrocephalidae Syngamidae Cooperidae Heligmonellidae	<i>diostomun</i> , <i>Deletrocephalus</i> , <i>Syngamus</i>  <i>Cooperia</i> <i>Stilestrongylus</i> , <i>Carolinesis</i> , <i>Heligmonina</i>
	Trichostrongyloidea	Dictyocaulidae Trichostrongylidae Dictiocaulidae Molineidae Heligmosomidae	<i>Dictyocaulus</i> <i>Haemonchus</i> <i>Dyctiocaulus</i> <i>Oswaldocruzia</i> <i>Longistriata</i>
	Metastrongyloidea		<i>Angiostrongylus</i>
<b>Oxyurida</b>	Oxyuroidea		<i>Parapharingodon</i> , <i>Enterobius</i> , <i>Syphacia</i> , <i>Thelastoma</i> , <i>Leydi-</i> <i>nema</i>
<b>Ascaridida</b>	Cosmocercoidea Seuratoidea Heterakoidea Ascaridoidea Subuluroidea		<i>Cosmocercoides</i> , <i>Aplectana</i> <i>Seuratia</i> <i>Heterakis</i> <i>Ascaris</i> , <i>Toxocara</i> , <i>Toxascaris</i> <i>Subulura</i> , <i>Cyclobulura</i>
<b>Spirurida</b>	Camallanoidea Dracunculoidea Gnatostomatoidea Physalopteroidea Rictularoidea Thelazoidea Spiruroidea Habronematoidea Acuarioidea Filarioidea Aproctoidea Diplotrienoidea		<i>Camallanus</i> <i>Dracunculus</i> <i>Gnathostoma</i> <i>Physaloptera</i> <i>Rictularia</i> <i>Thelazia</i> <i>Spirura</i> <i>Habronema</i> <i>Acuaria</i> <i>Dirofilaria</i> <i>Aprocta</i> <i>Diplotriaena</i>

## Zoonosis causadas por nematodes

En este apartado se pondrán como ejemplo aquellas zoonosis (ver capítulo 1) que tienen importancia tanto desde el punto de vista médico-clínico como epidemiológico.

### Toxocariosis

La toxocariosis humana es una zoonosis parasitaria de amplia distribución en el mundo, cuyos agentes etiológicos son *Toxocara canis* y *T. cati* (potencialmente zoonótica).

*Toxocara canis* y *T. cati* son dos especies de nematodes que parasitan a cánidos y félidos respectivamente, y pueden enfermar al hombre. Los perros y otros cánidos silvestres (zorros, coyotes, lobos) pueden infestarse por ingestión de huevos en el suelo, de tejidos de hospedadores paraténicos contaminados con larvas, por migración transplacentaria de larvas de la hembra preñada a sus fetos o por ingestión de larvas con la leche por pasaje transmamario.

El hombre resulta ser un hospedador accidental u ocasional. Una vez que ha ingerido los huevos infectivos, las larvas se liberan en el intestino, atraviesan la pared intestinal y por vía sanguínea se dirigen a diferentes órganos donde quedan atrapadas por una reacción granulomatosa promovida por la respuesta inmune del hombre. La localización de estas larvas puede variar, en hígado, pulmón, músculo esquelético, sis-

tema nervioso central y ojos. La gravedad del cuadro clínico está en relación con el órgano afectado. La importancia de *T. canis* radica en el hecho que provoca el *síndrome de larva migrans visceral, pulmonar, cerebral u ocular*. Este síndrome puede presentarse de forma asintomática, pero en la mayoría de los casos está asociado a severas complicaciones a nivel hepático y pulmonar. El síndrome ocular afecta la visión y consecuentemente puede derivar en ceguera, considerándose a *T. cati* como el principal causante de este síndrome. Estas infecciones se dan principalmente en niños que juegan en areneros, tienen hábitos de geofagia, interaccionan con mascotas y/o tienen inadecuados comportamientos higiénicos. El *síndrome de larva migrans visceral* ha sido asociado por otros autores a *Toxascaris leonina*.

El diagnóstico en el hombre se realiza mediante la investigación de anticuerpos circulantes contra antígenos de excreción-secreción del estadio II de la larva de *T. canis*, utilizando un test de ELISA.

En Argentina y en la mayor parte de América Latina, los determinantes socio-económicos y las condiciones ambientales de contaminación con huevos de *T. canis*, permiten considerar a esta infección con potencialidad endémica. Estudios realizados en poblaciones caninas de barrios periurbanos de la ciudad de La Plata (Buenos Aires), mostraron infecciones que van del 13 al 58%.

## Anquilostomiosis

Esta enfermedad es causada por nematodos de las especies *Ancylostoma braziliense*, en perros y gatos y por *A. caninum* en perros. Las larvas infectantes, una vez que han ingresado al hospedador, por vía percutánea o digestiva, son conducidas a los pulmones por vía sanguínea, donde producen pequeñas hemorragias. Por esta misma vía, pueden llegar a la placenta, siendo la causa de la infección congénita que se observa en cachorros. Una vez que las larvas llegan al pulmón, continúan su migración por la tráquea, faringe, esófago para luego ser deglutidas y llevadas al intestino donde completan su ciclo de vida.

En referencia a *A. caninum*, distintos autores han indicado que el diagnóstico de esta especie es de importancia en la salud pública por causar lesiones cutáneas en humanos, al penetrar la larva a través de la piel, realizar migraciones subcutáneas (*síndrome de larva migrans cutánea*) y producir lesiones dérmicas serpenteantes y pruriginosas, limitándose a erizar por la piel. Asimismo, *A. caninum* puede también causar inflamación de la mucosa gastrointestinal con alta eosinofilia, cuando la larva es ingerida.

En Argentina en la zona del Gran Buenos Aires, la prevalencia de *A. caninum* varía entre un 13-49% de infección.

## Dioctofimiosis

*Dioctophyma renale* es el nematode conocido como “gusano gigante del riñón”, que afecta a diversos mamíferos domésticos y silvestres. Los hospedadores definitivos y principales reservorios son los mamíferos carnívoros domésticos y silvestres (perro, visón, lobo, zorro, coatí, zorrino, comadreja, puma, gato) quienes contaminan el ambiente visitado frecuentemente por humanos, que al ingerir carne de peces y ranas o beber agua, adquieren la infección. El huevo de este nematode debe ser ingerido por el hospedador intermediario, *Lumbriculus variegatus*, un anélido oligoqueto acuático que solo vive en agua dulce, por lo que cobran importancia en las áreas ribereñas. Este invertebrado no ha sido reportado en el hemisferio sur, sin embargo existe la probabilidad que otra especie de oligoqueto pueda adquirir la infección y ampliarla con la existencia de hospedadores de transporte o paraténicos, como ranas y peces de agua dulce.

En el hombre, se han hallado diversas localizaciones con sintomatología inespecífica, en algunas oportunidades aparentando tumores retroperitoneales, quistes renales y peri-renales, nódulos subcutáneos, en cinco oportunidades se recuperaron los nematodos adultos a partir de autopsias y en seis casos fueron expelidos por la uretra.

En Argentina, los últimos estudios realizados en población canina de la ciudad de La Plata, indican una prevalencia del 42% en zonas ribereñas.

## Dirofilariosis

La dirofilariosis canina o “enfermedad del gusano del corazón” es una enfermedad producida por *Dirofilaria immitis* que se transmite de hospedador a hospedador, a través de las picaduras de insectos hematófagos (géneros *Culex*, *Aedes*). Es una parasitosis que tiene su mayor incidencia en zonas tropicales, donde los hospedadores intermediarios obligados (mosquitos) cumplen un rol fundamental en la epidemiología de

esta zoonosis. En este sentido, el calor, humedad, lluvias, lagunas, zonas anegadas favorecen la supervivencia de estos vectores.

La incidencia de casos humanos en el mundo ha aumentado en los últimos años. El hombre es una vía muerta para el desarrollo de esta filaria y generalmente se la detecta en forma accidental como nódulos en los pulmones en radiografías de rutina. Sin embargo, en zonas endémicas de dirofilariosis canina, los casos humanos son más frecuentes.

El parásito afecta a los perros, gatos, lobos, coyotes, zorros, hurones, leones marinos, donde los adultos se alojan en el ventrículo derecho y aorta.

La dirofilariosis en los perros puede ocurrir de manera asintomática y en otros casos presentarse clínicamente como un síndrome de insuficiencia cardíaca, con manifestaciones cutáneas y nerviosas. En casos graves, las filarias pueden ocasionar problemas de embolia en el pulmón y cerebro, hasta provocar la muerte.

En Argentina, la dirofilariosis está muy extendida desde ciudades de clima templado como en la provincia de Buenos Aires, a ciudades subtropicales cercanas a la frontera norte del país, que cubre al menos siete provincias. La prevalencia nacional fue de aproximadamente 8% a finales de los años 80, y los valores locales oscilan entre 0 y 71%.

La especie *D. repens* es la causante de dirofilariosis subcutánea humana y canina, y entre los síntomas figuran prurito, eczemas, y nódulos, entre otros.

## Trichinellosis

Es una zoonosis transmitida por el agente etiológico *Trichinella spiralis* que afecta a cualquier mamífero, incluido al ser humano. Se transmite por carnivorismo entre animales domésticos o peridomésticos (ciclo de vida doméstico o sinantrópico), y en algunas regiones del mundo, entre animales salvajes (ciclo de vida silvestre). En general el hombre se infecta al ingerir carne de cerdo cruda o mal cocida, aunque en otros casos la infección ocurre al comer carne de otros animales como jabalí, oso, foca.

En los brotes de trichinellosis, la fuente más común de infección humana es el alimento producido con carne de cerdos criados en la periferia de las ciudades (crianza de traspatio con acceso a alimentación con basura y convivencia con ratas), que se faenan domiciliariamente sin control veterinario, generando brotes estacionales de la enfermedad en periodo invernal, que afectan al grupo familiar relacionado a la faena y ocasionalmente a un número mayor de personas debido a la comercialización clandestina de chacinados y embutidos elaborados sin control.

Sin duda alguna, la presencia de parásitos gastrointestinales es una limitante económica en la producción porcina como así también, su importancia en salud pública por tratarse de formas parasitarias de transmisión zoonótica.

Los perros y gatos también pueden ser hospedadores de *T. spiralis*, ya que en muchas ocasiones ingieren desechos de animales infectados procesados en los rastros de faena.

## Anisakiosis

La anisakiosis es una infección del aparato digestivo de diferentes mamíferos marinos ocasionada por las larvas de nematodos ascaroideos tales como *Anisakis* spp., *Pseudoterranova* spp., *Contracaecum* spp. e *Hysterothylacium* spp. Se trata de una zoonosis vehiculizada por los alimentos de origen marino, los cuales resultan contaminados con las larvas infectivas del tercer estadio que pueden penetrar la mucosa gástrica o intestinal, produciendo lesiones a ese nivel. Numerosas especies de peces y cefalópodos actúan como segundos hospederos intermediarios, en los cuales las larvas se encapsulan en los tejidos o vísceras transformándose en larvas del tercer estadio.

Los anisákidos de la especie *A. simplex* plantean un riesgo para la salud humana por desencadenar diferentes cuadros clínicos:

(i) la anisakiosis gástrica comienza entre 1 y 2 horas luego de ingesta de las larvas y la intestinal, a los 5-7 días. La enfermedad puede transcurrir con un intenso dolor abdominal debido a la acción traumática ocasionada por el diente boreal del parásito al erosionar y perforar la pared gástrica o intestinal. También puede provocar obstrucción intestinal, diarreas, úlceras, abdomen agudo, con o sin náuseas y vómitos, entre otros.

(ii) la anisakiosis ectópica, menos frecuente, es debida a la migración de las larvas hacia la cavidad peritoneal o pleural, hígado, páncreas y ovario.

(iii) la anisakiosis alérgica mediante reacciones de hipersensibilidad mediadas por IgE a las sustancias químicas que los gusanos dejan en el pescado. Esto da lugar a la aparición de una amplia variedad de síntomas que van desde reacciones muy leves hasta otras muy intensas: náuseas, vómitos, diarreas, calambres intestinales, urticaria, dermatitis, eczema, angioedema o picazón y en el tracto respiratorio, con aparición de rinitis, asma y edema de laringe. Es importante remarcar que el cocinado del pescado no previene estos cuadros alérgicos pues los alérgenos implicados son termo y ácido-estables.

Aparece con frecuencia en poblaciones en las que el pescado se consume crudo. Las áreas con mayor nivel de ocurrencia son: Japón (tras comer *sushi* o *sashimi*) donde se contabilizan el 95% de los casos de esta enfermedad que se producen en el mundo, Escandinavia (del hígado de bacalao), los Países Bajos (por comer arenques infestados y fermentados), y a lo largo de la costa pacífica de Sudamérica (por comer ceviche).

En Argentina, hasta el momento, no se han registrado casos humanos por anisakidos, excepto en el año 2011 cuando Menghi y otros (2011) hallaron un único caso de una niña de 9 años en la provincia de Buenos Aires.

## Trichostrongilosis

Es producida por diversas especies de *Trichostrongylus* spp., parásitos del intestino delgado de bovinos y ovinos, y ocasionalmente puede infestar al hombre. Se trata de nematodos de ciclo directo, donde los huevos son eliminados a través de las heces del hospedador y en el suelo se desarrolla la larva infectante, la cual es ingerida mediante el pastoreo. Numerosos casos fueron reportados para Asia y ocasionalmente en América Latina, en áreas donde las personas y el ganado están en estrecho contacto.

En el ganado producen daño en la mucosa intestinal o estomacal, dependiendo la especie involucrada, por lo que provoca enteritis o gastritis, diarrea, o estreñimiento, decaimiento, pérdida de apetito y peso, hasta la muerte en animales jóvenes.

En general, *Trichostrongylus* spp. aparecen asociada con otros nematodos gastrointestinales, tales como especies pertenecientes a los géneros *Haemonchus*, *Ostertagia*, *Nematodirus*, *Cooperia* que son causantes de la afección llamada gastroenteritis verminosa ocasionando graves pérdidas en la producción de carne bovina.

Habitualmente en el hombre la infección es asintomática, excepto en los casos de infección masiva, donde se registran signos de enteritis con diarrea, hemorragia y anemia secundaria.

## Ascariosis

La ascariosis es otra geohelmintiosis de distribución mundial que se presenta en climas húmedos, tropicales y templados. El agente etiológico es *Ascaris suum* que afecta principalmente a cerdos entre 2 y 5 meses de edad y luego declina, causando pérdidas económicas en el período de engorde y también decomisos de los hígados afectados.

Este nematodo es frecuente en explotaciones donde la concentración de cerdos suele ser elevada o en aquellas granjas con malas o deficientes condiciones sanitarias, donde el suministro de alimentos se realiza en el suelo y las cuales, rara vez o nunca se encuentran limpias.

La prevalencia y perjuicio económico de esta parasitosis varía notablemente en relación al sistema de manejo, características de los alojamientos, medidas higiénico-sanitarias, localización geográfica de la explotación y edad del cerdo. Todas estas variables influyen en las condiciones básicas de los estadios pre-parásitos, mecanismos de transmisión y respuesta inmune del hospedador frente a los diferentes parásitos.

Los estadios larvales actúan a nivel del hígado y pulmón y los adultos en intestino delgado. Desde el punto de vista clínico, provocan retraso en el crecimiento y trastornos digestivos y respiratorios.

## Nematodos parásitos de insectos

Los nematodos constituyen un grupo de parásitos y patógenos comunes principalmente en insectos que pueden producir importantes epizootias naturales con elevadas prevalencias. Son capaces de regular las poblaciones de insectos y mantenerlas por debajo de los niveles de daño económico. Existen registros además en crustáceos, anélidos y arácnidos. El tamaño varía en los distintos grupos con longitudes de 3-6 mm en los Rhabditidae y hasta 50 cm en los Mermithidae.

Existen especies asociadas a insectos cuya relación va desde una foresis (Rhabditidae) a parasitismo (Thelastomatidae), parasitoidismo (Mermithidae) o patogénesis (Heterorhabditidae, Steinernematidae). Muchos pueden provocar la muerte y/o la esterilización de su hospedador, por lo que son considerados excelentes agentes de control biológico de insectos considerados plagas de interés sanitario y agrícola (Mermithidae, Heterorhabditidae, Steinernematidae).

Algunos de estos parásitos de invertebrados tienen características únicas, no solo con el resto de los nematodos, sino con respecto al reino animal. Como ocurre con *Sphaerularia bombi*, cuyas hembras parásitas son capaces de introducir su sistema reproductor dentro de la cavidad del cuerpo del abejorro hembra y usar sus células uterinas para absorber los nutrientes. Otros tienen la característica particular, de llevar consigo en simbiosis una bacteria hacia la cavidad general del cuerpo de los insectos; como se observa en los géneros *Steinernema* y *Heterorhabditis*. Esta bacteria, mata y licúa los tejidos del hospedador, facilitando así el parasitismo del nematode. Estos pueden ser criados masivamente en insectos vivos (*in vivo*) o en medios artificiales (*in vitro*).

## Los nematodos como agentes de control biológico

En la actualidad, las familias Heterorhabditidae y Steinernematidae, son usadas como insecticidas microbianos y producidos comercialmente por varias compañías alrededor del mundo. Para la producción de entomonematodos se ensayan diferentes métodos de cría "in vitro" e "in vivo" a fin de resolver el medio más óptimo. Estos entomonematodos pueden ser producidos en un hospedador susceptible: grillos, tenebriónidos, coleópteros y lepidópteros. Entre los más usados por su gran susceptibilidad se encuentran las larvas de *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) y de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae).

La utilización de enemigos naturales constituye uno de los pilares del manejo integrado de plagas, cuyo objetivo es reducir a niveles económicos la población de una plaga por medio de la utilización de diferentes estrategias de control, entre las que se encuentran el mencionado control biológico. Entre las más importantes se encuentran las liberaciones inoculativas, donde el enemigo natural se introduce en una etapa del ciclo vital con el objetivo de aumentar la densidad del patógeno que se encuentra presente en el ambiente de manera de inducir una epizootia natural y favoreciendo su establecimiento o las liberaciones inundativas, buscando inducir la epizootia en un corto plazo, de manera similar al accionar de un insecticida químico, sin importar que el organismo se establezca o no. Los factores involucrados en los procesos epizooticos son muy variados y pueden relacionarse con la susceptibilidad del hospedador al patógeno (comportamiento, fisiología) factores relacionados con la población del patógeno (patogenicidad, infección, virulencia, agresividad, producción de toxinas y del inóculo) y factores ambientales tales como temperatura, humedad, suelo, agroquímicos.

Su efectividad como biocontroladores ha sido comprobada ampliamente. Inclusive a nivel mundial algunas empresas los producen comercialmente con gran éxito y son numerosos los casos de control de insectos con liberaciones inoculativas. Entre los más conocidos se mencionan el control de la polilla taladradora de las grosellas *Synanthedon tipuliformis* (Lepidoptera: Sesiidae), el control del gorgojo negro del vino: *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae), el gorgojo de la raíz de los cítricos: *Pachnaeus litus* (Coleoptera: Curculionidae), el cortador negro: *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae), y el cortador de las gramíneas: *Papapediasis teterrella* (Lepidoptera).

La forma infectiva presenta diferentes requerimientos específicos y diferencias fisiológicas que deben tomarse en cuenta para evaluar la eficiencia de una cepa, tales como condiciones de temperatura, humedad, oxígeno en el suelo, y condiciones de almacenamiento, de lo contrario puede irse directo a un fracaso, aún cuando se apliquen altas concentraciones del nematode para maximizar el contacto entre los mismos y los insectos plaga. La pérdida de agua es un problema que presentan la mayoría de los organismos terrestres, e incluso los nematodos. Esta pérdida gradual de agua del cuerpo provoca una reducción en su metabolismo llamada anhidrobiosis, en la cual se encuentran en un estado de adormecimiento. Se ha establecido que en el estado anhidrobiótico, se incrementa en gran medida la resistencia a elevadas temperaturas, al vacío, la radiación y a los metabolitos tóxicos letales para los organismos activos. La eficiencia del parasitismo en condiciones naturales dependerá del tipo de estrategias que presenten los entomonematodos en la búsqueda, persistencia y viabilidad de la forma infectiva para enfrentar condiciones ambientales adversas y adaptarse a los ciclos de vida de sus hospedadores.



En nuestro país se han citado y estudiado siete especies pertenecientes al género *Steinernema*: *S. carpocapsae*, *S. feltiae*, *S. scapterici*, *S. rarum*, *S. ritteri*, *S. glaser*, *S. diaprepesi*, y una perteneciente al género *Heterorhabditis*: *H. bacteriophora*, con diferentes aislamientos. Este grupo de nematodos presentan una amplia distribución existiendo registros para las provincias de Córdoba, Neuquén, Río Negro, Santa Fe, La Pampa y Buenos Aires. Si bien numerosos estudios han sido realizados, no existen hasta el momento registro de bioinsumos formulados en base a nematodos y su aplicación en condiciones naturales es incipiente.

## Bibliografía

- Archelli S. y Kozubsky L. (2008) *Toxoxara* y toxocariosis. *Acta Bioquímica Clínica Latinoamericana* 42 (3): 379-389.
- Anderson R.C. (2000) *Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission*. 2nd ed. CAB International, Wallingford, Oxon, U. K., 650 pp.
- Biodidac (2015) [http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm/File\\_name/nema006b/File\\_type/gif](http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm/File_name/nema006b/File_type/gif) Último acceso 10 de diciembre de 2015.
- Bolpe J., Scialfa E., Gallicchio O., Ledezma M., Benitez M. y Aguirre P. (2013) Triquinosis en la provincia de Buenos Aires: alimentos involucrados en brotes de la enfermedad. *Revista Argentina de Zoonosis y Enfermedades Infecciosas Emergentes* 8 (1): 9-13.
- Brusca R.C. y Brusca G.J. (2003) *Invertebrates*. 2nd edition. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts. 936 pp.
- Burgos L., Acosta R.M., Fonrouge R.D., Archelli S.M., Gamboa M.I., Linzitto O.R., Linzitto J.P., Osen B.A. y Radman N.E. (2014) Prevalence of a zoonotic parasite, *Dioctophyma renale* (Goeze, 1782), among male canines in a wild riverside area of La Plata river, province of Buenos Aires, Republic of Argentina. *Revista de Patología Tropical* 43 (4): 420-426.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W. y Seed J.R. (2001) *Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 566 pp.
- Camino N. y Achinelly M.F. (2008) *Nemátodos de insectos. Generalidades*. Editorial: Dunken, Buenos Aires. 117 pp.
- Castro A.E. (2004) *Enfermedades Zoonóticas en la Provincia de Mendoza. Conocimiento y prevención*. Zeta Editores. Mendoza, 176 pp.
- Chiodo P., Basualdo J., Ciarmela L., Pezzani B., Apezteguía M. y Minvielle M. (2006) Related factors to human toxocariosis in a rural community of Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 101 (4): 397-400.
- Cuervo P.F., Mera y Sierra R., Waisman V., Gerbeno L., Sidoti L., Albonico F., Mariconti M., Mortarino M., Pepe P., Cringoli G., Genchi C. y Rinaldi L. (2013) Detection of *Dirofilaria immitis* in mid-western arid Argentina. *Acta Parasitológica* 58 (4): 612-614.
- Doucet M.E., Bertolotti M.A., Cagnolo S. y Lax P. (2008) Nematodos entomofílicos de la provincia de Córdoba, Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 62, 263-267.
- Fisher M. (2003) *Toxocara cati*: an underestimated zoonotic agent. *Trends in Parasitology* 19 (4): 167-170.
- Flisser A. y Perez Tamayo R. (2006) *Aprendizaje de la parasitología basado en problemas*. Primera edición. Editores de Textos. Mexicanos. México, 599 pp.
- Fontanarrosa M.F., Vezzani D., Basabe J. y Eiras D.F. (2006) An epidemiological study of gastrointestinal parasites of dogs from Southern Greater Buenos Aires (Argentina): age, gender, breed, mixed infections, and seasonal and spatial patterns. *Veterinary Parasitology* 136 (3): 283-295.

- García L.D., López M., Bojanich M.V., Laffont H.M. y Alonso J.M. (2012) Detección de IgG anti *Toxocara canis* en perros de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Revista de Veterinaria* 23 (1): 69-70.
- Goater T.M., Goater C.P. y Esch G.W. (2014) *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites, 2nd Ed.* Cambridge University Press, New York, 497 pp.
- Holterman M., van der Wurff A., van den Elsen S., van Megen H., Bongers T., Holovachov O., Bakker J. y Helder J. (2006) *Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades.* *Molecular and Biology Evolution* 23 (9): 1792-1800.
- Klinge M.E.S., Robayo P.C. y Barreto C.A.M. (2011) *Dirofilaria immitis*: una zoonosis presente en el mundo. *Revista de Medicina Veterinaria* (22): 57-68.
- Lee A.C., Schantz P.M., Kazacos K., Montgomery S.P. y Bowman D.D. (2010) Epidemiologic and zoonotic aspects of ascarid infections in dogs and cats. *Trends in Parasitology* 26 (4): 155-161
- Maggenti A. (1981) *General nematology.* Springer-Verlag New York, USA, 372 pp.
- Mancebo O., Russo A., Bulman G., Carabajal L. y Villavicencio de Mancebo V. (1992) *Dirofilaria immitis*: características, prevalencia y diagnóstico de la dirofilariasis en la población canina en áreas urbanas, suburbanas y rurales de la Provincia de Formosa (Argentina), y descripción de la enfermedad en el coati común (*Nasua solitaria*). *Pets* 8: 95-117.
- Marquart C.W., Demaree R.S. y Grieve R.B. (2000) *Parasitology and Vectors.* Academic Press, San Diego, California, USA, 702 pp.
- Martin U.O., Machuca P.B., Demonte M.A. y Contini L. (2008) Estudio en niños con diagnóstico presuntivo de toxocariasis en Santa Fe, Argentina. *Medicina (Buenos Aires)* 68 (5): 353-357.
- McCarthy J. y Moore T. (2000) Emerging helminth zoonoses. *International Journal of Parasitology* 30: 1351-1360.
- Mehlhorn H, D Düwel y Rhaether W. (1992) *Atlas de Parasitología Veterinaria.* Grass Ediciones, Barcelona, 436 pp.
- Meldal B.H.M., Debenham N.J., De Ley P., Tandingan De Ley I., Vanfleteren J.R., Vierstraete A.R., Bert W., Borgonie G., Moens T., Tyler P.A., Austen M.C., Blaxter M.L., Rogers A.D. y Lamshead P.J.D. (2007) An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42 (3): 622-636.
- Menghi C.I., Comunale E. y Gatta C.L. (2011) Anisakiosis: primer diagnóstico en Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Venezolana de Microbiología* 31: 71-73.
- Milano A.M.F., Oscherov E.B., Legal A.S. y Espinoza M.C. (2007) La vivienda urbana como ambiente de transmisión de algunas helmintiasis caninas de importancia zoonótica en el Nordeste Argentino. *Boletín de Malariología Salud Ambiental* 47 (2): 199-204.
- Minvielle M.C., Taus M.R., Ciarmela M.L., Francisoni M., Barlasina M., Pezzani B., Gasparovic A., Raffo A. y Goldaracena C. (2003) Aspectos epidemiológicos asociados a toxocarosis en Gualeguaychú, Entre Ríos: Argentina. *Parasitología Latinoamericana* 58 (3-4): 128-130.
- Mitrevva M. y Jasmer D.P. (2006) Biology and genome of *Trichinella spiralis*. *En: WormBook* (Ed.) The C. elegans Research Community, WormBook, doi/10.1895/wormbook.1.124.1. <http://www.wormbook.org>
- Moore J. (2002) *Parasites and behaviour of animals.* Oxford University Press, Oxford, New York, 315 pp.
- Muller R. (2002) *Worms and human disease.* 2nd edition. CABI publishing, New York, USA, 300 pp.

- Nagasawa K. (1990) The life cycle of *Anisakis simplex*: a review. En: Ishikura H. y Kikuchi K. (Eds.). *Intestinal Anisakiasis in Japan. Infected fish, sero-immunological diagnosis, and prevention*. Springer, Japan, 31-40.
- Navone G.T. (1989) *Pterygodermatites (Paucipectines) kozeki* (Chabaud y Bain, 1981) n. comb., parásito de *Lestodelphys halli* Tate, 1934, *Didelphys albiventris* L. y *Thylamys pusilla* (Desmarest) de la República Argentina. Anatomía y posición sistemática. *Revista Ibérica de Parasitología* 49: 219-226.
- . y Lombardero O. (1980) Estudios parasitológicos en Edentados Argentinos. I. *Pterygodermatites (Pterygodermatites) chaetophracti* sp. nov. en *Chaetophractus villosus* y *Dasypus hybridus* (Nematoda, Spirurida). *Neotropica* 26: 65-70.
- Noemí I. y Rugiero E. (1998) Larvas migrantes. En: Atías A. (ed). *Parasitología Médica* 3ª ed. Publicaciones Técnicas Mediterráneo Ltda. Santiago de Chile, pp. 332-337.
- Notarnicola J. y Navone G.T. (2007) Dirofilariosis canina: microfilaremia en perros de la ribera del Río de la Plata, Argentina. *Revista Veterinaria* 18 (2): 95-100.
- Peguero Y.V., Llorens Y.G., Ponce J.D.M. y Vázquez A. (2006) Comparación del parasitismo gastrointestinal en cerdos estatales y privados en diferentes categorías. *Revista de Producción Animal* 18: 141-144.
- Pinilla J., Dasilva N., González C. y Tepper R. (2008) Prevalencia e intensidad de infección de parásitos gastrointestinales en cerdos alojados en diferentes sistemas de producción. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología* 23: 51-61.
- Quentin J.C. (1969) Essai de classification des nématodes Rictulaires. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Ser A*: 1-115 pp.
- Quiroz RH. (1999) *Parasitología y Enfermedades Parasitarias de Animales Domésticos*, Editorial Limusa, México, 876 pp.
- Roberts L.S. y Janovy J.J.Jr. (2009) *Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill Publishers, 8th edition, USA, 701 pp.
- Rogers W. P. (1960) The physiology of infective processes of nematode parasite; the stimulus from the animal host. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 152 (948): 367-386.
- Rohde K. (1993) *Ecology of Marine Parasites*. 2nd ed. CAB International, Wallingford, U.K, 320 pp.
- Ruppert E.E., Fox R.S. y Barnes R.D. (2004). *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach, 7th Ed* Brooks/Cole Thompson, Belmont, 962 pp.
- Smyth J.D. (1994) *Introduction to Animal Parasitology*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K., 549 pp.
- Suárez V.H., Miranda A.O., Arenas S.M., Schmidt E.E., Lambert J., Schieda A., Felice G., Imas D., Sola E., Pepa H., Bugnone V., Calandri H. y Lordi L.V. (2011) Incidencia y control de los nematodos gastrointestinales bovinos en el este de la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 37 (1): 26-36.
- Sutton C.A. (1984) Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica Argentina. XIII. Nuevos nematodos de la Familia Rictulariidae. *Neotropica* 30: 141-152.
- Trillo-Altamirano M., Carrasco A. y Cabrera F. (2003) Prevalencia de helmintos enteroparásitos zoonóticos y factores asociados en *Canis familiaris* en una zona urbana de la ciudad de Ica, Perú. *Parasitología Latinoamericana* 58: 136-141.
- Ugbomoiko U.S., Ariza L. y Heukelbach J. (2008) Parasites of importance for human health in Nigerian dogs: high prevalence and limited knowledge of pet owners. *BMC Veterinary Research* 4: 49-57.

- Vezzani D., Eiras D.F. y Wisnivesky C. (2006) *Dirofilariasis* in Argentina: historical review and first report of *Dirofilaria immitis* in a natural mosquito population. *Veterinary Parasitology* 136 (3): 259-273.
- Vignau M.L., Venturini L.M., Romero J.R., Eiras D.F. y Basso W.U. (2005) *Parasitología Práctica y Modelos de Enfermedades Parasitarias en los animales domésticos*. 1era edición. Facultad de Ciencias Veterinarias (UNLP), La Plata, 194 pp.
- Viñas Domingo M. (2014) *Implicación de ascáridos no diagnosticables por estudio coproparasitológico en urticarias de origen desconocido*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Departamento de Medicina, España. 125 pp.
- Wisnivesky C. (2003) *Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias*. Libro Universitario Regional, Costa Rica, 398 pp.