

Árbol de Platelminetos donde se muestran las relaciones filogenéticas de los principales grupos. Las ramas con líneas gruesas indican clados robustos y las ramas con líneas finas clados poco apoyados. El número en círculo verde indica el capítulo donde se une la rama. El círculo naranja marca el nodo más interno y su edad. Las fotografías representan grandes linajes (números en recuadros).

Platelmintos

22

Marta Riutort León

Resumen: El filo de los platelmintos (Platyhelminthes) incluye unas 26 500 especies, de las cuales la mayoría son de vida parásita. Algunos grupos, como las tenias y las duelas, son muy conocidas por casi toda la gente. Solamente una cuarta parte de las especies son de vida libre y ocupan mayoritariamente hábitats marinos. Su extremada simplicidad morfológica ha dificultado mucho su análisis, tanto filogenético como taxonómico, por la falta de caracteres que permitan diferenciar táxones o definir agrupaciones en este filo. La incorporación de datos moleculares a la inferencia filogenética ha resultado muy exitosa, pues ha permitido redefinir el filo, actualmente constituido por catenulados y rhabditóforos, mientras que Acoela y Nemertodermatida han pasado a la base de los bilaterados. Sin embargo, la aplicación de estas metodologías todavía es escasa, salvo algunas excepciones, por lo que el conocimiento de la filogenia interna en niveles inferiores a orden es muy deficiente y, en consecuencia, su taxonomía terriblemente compleja. No ha sido posible datar su antigüedad mediante restos fósiles, pero su ubicación en el árbol filogenético de los metazoos parece indicar un origen muy antiguo, cercano a la radiación original de los organismos bilaterados a principios del cámbrico. Esta ubicación permite deducir también que la simplicidad morfológica del grupo es un carácter ancestral y no se debe a una pérdida secundaria de caracteres tan complejos como el celoma o la segmentación. Sin embargo, dentro del grupo se encuentra una tendencia a la vida parásita, adquirida en más de una ocasión en el filo, que hace que los organismos que la adoptan hayan reducido muy significativamente sus órganos (p. ej., sistema digestivo) y hayan conseguido adaptaciones muy específicas a dicho tipo de vida.

Summary: The Platyhelminthes include some 26,500 species being most of them parasitic, groups as known to all of us as tapeworms and flukes. Only one fourth of the species are free living, mostly known from marine habitats. Their extreme morphological simplicity makes their taxonomical and phylogenetic analyses extremely difficult, due to the lack of clear characters that allow the determination of taxa and their grouping in higher ranked clades. The use of molecular data in the phylogenetic inference has been quite successful, allowing the redefinition of the phylum, now constituted only by Catenulida and Rhabditophora, while the Acoela and Nemertodermatida are now positioned at the base of all bilaterians. However, these techniques have not been extensively applied to the whole group, with some exceptions, as a results the phylogenetic knowledge below the Order level is still scanty and, in consequence, the taxonomy terribly complex. It has not been possible to date their origin basing on the fossil record, but their position within the metazoan tree seems to point to a very ancient origin, close to the original radiation of bilateral animals in the Cambrian. This situation also indicates that the morphological simplicity of the group is an ancestral character and is not due to a secondary *losses* of complex characters as the coelom or the segmentation. However, within the group there is a tendency to parasitic life styles, acquired in more than one occasion in the phylum, which takes organisms to a maximum reduction of internal organs (even including the digestive) and to the acquisition of very specific adaptations to this type of life.

Los platelmintos (en sentido literal, gusanos planos) son gusanos no segmentados, triblásticos de simetría bilateral y cuerpo blando, en general aplanados dorsoventralmente (Recuadro 1). En general son pequeños, pero su tamaño es muy variable: desde las formas microscópicas de los microturbelarios que habitan los espacios intersticiales en el fondo marino hasta las extremadamente largas tenias de las ballenas azules (que pueden alcanzar más de 10 m). Se han descrito unas 26 500 especies (Recuadro 2), pero se estima que debe haber más de 100 000 teniendo en cuenta la cantidad de hospedadores y hábitats todavía por explorar.

En la clasificación tradicional, los Platyhelminthes se dividían en dos grandes grupos, los de vida libre o clase Turbellaria, y los parásitos que incluyen tres clases (Trematoda, Cestoda y Monogenea). Los platelmintos de vida libre comprenden una enorme diversidad de especies mayoritariamente acuáticas (tanto de agua dulce como marina), aunque hay algunas especies terrestres. Entre los platelmintos parásitos se encuentran los más comúnmente conocidos como tenias (Cestoda) y duelas (Trematoda). Pueden ser parásitos tanto externos como internos, de una gran variedad de organismos, y algunos

¿Qué es un platelminto?

Un platelminto (del griego *platy* [plano] y *helminth* [gusano]) es un gusano plano, aunque los más pequeños presentan secciones cilíndricas, con aparato digestivo de una única abertura ventral que cumple la función de boca y ano (excepto las tenias que no tienen boca ni saco digestivo). Los platelmintos (*Platyhelminthes*) presentan simetría bilateral y una cabeza levemente diferenciada (excepto en algunos parásitos), con algunos órganos sensoriales muy sencillos, como ojos que tan sólo les permiten detectar la presencia o ausencia de luz. Su tamaño puede variar desde organismos microscópicos, de menos de un milímetro, a varios metros en el caso de algunos parásitos. Presentan tres capas embrionarias (triploblásticos), pero no tienen celoma. Tienen un sistema nervioso sencillo, constituido por un ganglio cerebral y dos cordones longitudinales, y sistema excretor formado por **protonefridios**. De sus sistemas orgánicos, el reproductor suele ser el más complejo, y habitualmente son hermafroditas. No tienen sistema circulatorio ni sistema respiratorio; los gases y los nutrientes llegan a las células por difusión, lo que explica su necesidad de ser pequeños o extremadamente planos cuando alcanzan tamaños superiores. Algunos grupos parásitos tienen órganos de fijación externos, ventosas o ganchos, que les permiten anclarse a sus hospedadores. Los platelmintos de vida libre pueden encontrarse tanto en ambientes marinos como dulceacuícolas. Los monogéneos son parásitos externos y tienen un único hospedador vertebrado; los trematodos y los cestodos son parásitos internos de vertebrados con un ciclo de vida muy complejo, con varios estadios en hospedadores invertebrados.

de ellos se caracterizan por poseer unos ciclos vitales muy complejos, con uno o varios hospedadores intermedios y el paso por diversos estadios larvarios (Fig. 1). La adaptación a la vida parasitaria de buena parte de las especies de platelmintos (unas 20 000), y las profundas modificaciones estructurales y funcionales que esto ha comportado, hacen que las características morfológicas y funcionales y los ciclos vitales de los distintos grupos sean sustancialmente distintos entre sí y en comparación con los grupos de vida libre. Por este motivo no es posible tomar a ninguno de ellos como modelo general del filo. Sin embargo, presentan una serie de rasgos comunes que se resumen en el Recuadro 1.

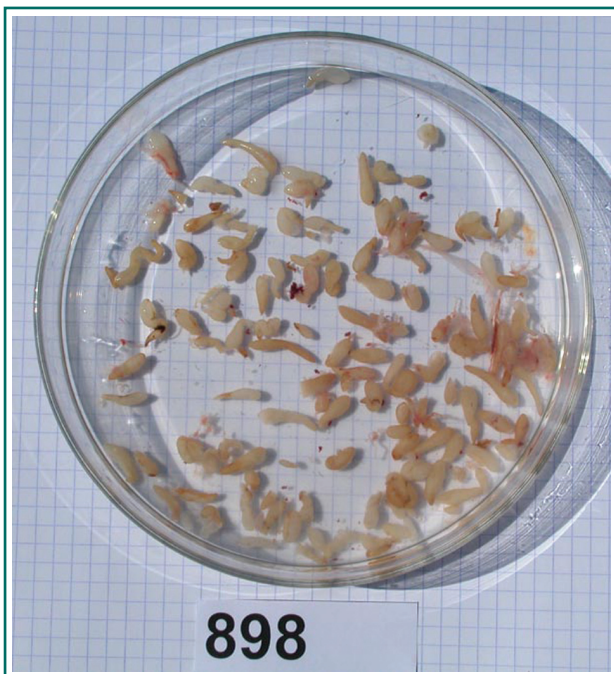


Figura 1. Cistos de larvas del platelminto cestodo *Callitetrarhynchus gracilis* (Rudolphi, 1819) (Trypanorhyncha, Cestodos) extraídos del actinopterio *Scomberomorus commerson* (todos de un único individuo).

Recuadro 1. Caracteres morfológicos únicos de los platelmintos.

1. Acelomados: sin cavidad corporal secundaria.
2. Débil cefalización con unos ganglios cerebrales bien definidos.
3. Con verdaderos órganos (sistema excretor, aparato copulador, etc.) derivados del mesodermo.
4. Sin aparato circulatorio ni respiratorio.
5. Aparato digestivo ciego (sin ano).
6. Posesión de **neoblastos**, tipo celular exclusivo de este filo.
7. Hermafroditas (excepto algunos trematodos) con fecundación cruzada.
8. El desarrollo embrionario puede ser directo (la mayoría de vida libre) o a través de diversos estadios larvarios muy complejos (grupos parásitos).

Características de sus genomas

Se tienen muy pocos datos sobre los genomas de los platelmintos. Se ha secuenciado el genoma completo de un tricládido, *Schmidtea mediterranea*, que tiene un cariotipo básico

Recuadro 2. Los platelmintos en cifras.

- Número de especies: 26 500
 Especies parásitas: aproximadamente 20 000
 Especies de vida libre: cerca de 6500 (*Turbellarian database* compilada por Tyler et al., <http://turbellaria.unimaine.edu>), divididas en:
- Hábitats marinos: 4340 especies.
 - Hábitats dulceacuícolas: 1300 especies (a destacar 426 especies de tricládidos paludícolas).
 - Hábitats terrestres: 860 especies (todas tricládidos terrestres).

Términos básicos

Cromosomas B: Cromosomas supernumerarios prescindibles, que no son homólogos de ningún miembro del complemento básico A, y que muestran sistemas de herencia irregulares y no mendelianos. Se dan tanto en animales como en plantas.

Ectodermo multiciliado: Capa epidérmica constituida por células ciliadas.

Ectodermo sincitial: Capa epidérmica constituida por células con múltiples núcleos, es decir, que han sufrido numerosas divisiones del núcleo sin que se haya producido ninguna división celular.

Heterozigosis: En este caso, el término heterozigosis hace referencia al hecho de que para un mismo fragmento de DNA se encuentre más de una secuencia distinta; es decir, que algunas posiciones de la secuencia presenten más de un nucleótido (posiciones polimórficas).

Neoblastos: Células de tipo embrionario, con capacidad para dar lugar a cualquier tipo celular diferenciado, que están presentes en los platelmintos adultos. Estas células son las únicas con capacidad de división por mitosis y son responsables de la capacidad de regeneración de algunas de sus especies.

Neotenia: Maduración (llegada a un estado sexual con capacidad de reproducción) de un organismo en estados larvarios, lo que implica la pérdida de estructuras típicas del adulto, como puede ser la presencia de cavidades (celoma) o de segmentación.

Protonefridios: Los nefridios son los órganos excretores de los invertebrados, equivalentes a los riñones de los vertebrados. Los protonefridios son la forma más sencilla de nefridios y están constituidos por unos túbulos interconectados, que por un extremo se abren al exterior y en el otro presentan una célula flagelada que recibe el nombre de célula flamígera.

Reproducción asexual por fisión: Este tipo de reproducción es muy poco frecuente en los metazoos y sólo puede darse en animales extremadamente sencillos. El animal sufre una constricción de su cuerpo aproximadamente en el tercio posterior, hasta que llega a fisionarse en dos fragmentos. A continuación, las dos heridas son cubiertas por la epidermis y se inicia un proceso de regeneración en el cual la parte posterior vuelve a generar todas las estructuras perdidas (faringe, cabeza, etc.) y la anterior regenera las posteriores. Una vez recuperadas las estructuras, los dos animales resultantes se alimentan y crecen hasta recuperar el tamaño inicial.

de $n = 4$ cromosomas, con un tamaño de $4,8 \times 10^8$ pb. Se calcula que su genoma tiene unos 5000 genes, es muy rico en A/T (69%), característica general de los platelmintos, muy repetitivo y con una alta **heterozigosis** a pesar de que la secuenciación se realizó a partir de ejemplares obtenidos clonalmente (por fisión) a partir de un solo individuo. Estas características dificultan en gran manera el ensamblado final, por lo que todavía no se dispone de un genoma

completo bien caracterizado. En el caso de los platelmintos parásitos, el tamaño de los genomas varía entre $1,5 \times 10^8$ pb de *Echinococcus* y $2,7 \times 10^8$ pb de *Schistosoma* y *Fasciola*.

En cuanto a sus genomas mitocondriales, se han secuenciado completamente o casi completamente los genomas de seis tenias (cestodos), siete duelas (trematodos digeneos) y un monogéneo, y tan sólo un fragmento de un platelminto de vida libre (*Microstomum lineare*). Estos genomas presentan una serie de características distintivas:

- Ausencia del gen *atp8*, característica que comparten con algunos otros grupos de animales.
- Todos los genes están codificados en la misma cadena.
- Los rabditóforos presentan un código genético único.

Schistosoma, es un género de platelmintos parásitos en el que se han encontrado, sorprendentemente, dos ordenaciones distintas para los genes mitocondriales. Sin embargo, el resto de las especies parásitas presentan una ordenación similar.

Desde el punto de vista filogenético, algunos genes o fragmentos mitocondriales (principalmente *cox1*, *rrnL* y *rrnS*) han contribuido a un número bastante limitado de estudios intraespecíficos o entre especies próximas, principalmente entre grupos de parásitos. En estudios filogenéticos a mayor nivel taxonómico se han utilizado sobre todo los genes ribosómicos *18S* y *28S*, así como, en algún caso, la compartición de un cambio genómico raro (véase el recuadro *Cambios genómicos poco frecuentes*).

En cuanto a los cariotipos, prácticamente sólo se dispone de datos de platelmintos de vida libre (turbelarios) de mayor tamaño, es decir los tricládidos y policládidos. En éstos se ha observado una tendencia a la poliploidía, que conduce a una pérdida de su capacidad de reproducción sexual, sustituida por una **reproducción totalmente asexual por fisión** (en el género *Dugesia*) o bien por distintos tipos de partenogénesis (más frecuente en el género *Schmidtea*). En el caso de los organismos poliploides también es frecuente la presencia de **cromosomas B**.

Resultados filogenéticos contrastados con clasificaciones previas

En la Tabla 1 se detallan algunas de las principales agrupaciones en que se ha dividido el filo. Como se puede apreciar, varias de las categorías se consideran actualmente parafiléticas, pero a pesar de ello el esquema taxonómico no ha variado mucho dado que las relaciones entre los distintos grupos aún no se han podido resolver de manera definitiva.

Dentro de los platelmintos se han reconocido un grupo parafilético y dos grupos monofiléticos (Tabla 1): los “Acoelomorpha” (Acoela + Nemertodermatida) son parafiléticos, mientras que los Catenulida y el grupo mayor denominado Rhabditophora (que incluye las tres clases de parásitos) son monofiléticos. A pesar de que hay caracteres morfológicos que definen a cada uno de estos grupos, ninguno de ellos permite unir los tres en un único clado. Los resultados mo-

La utilidad de los cambios genómicos poco frecuentes (RGC) en la resolución de problemas sistemáticos: los tricládidos

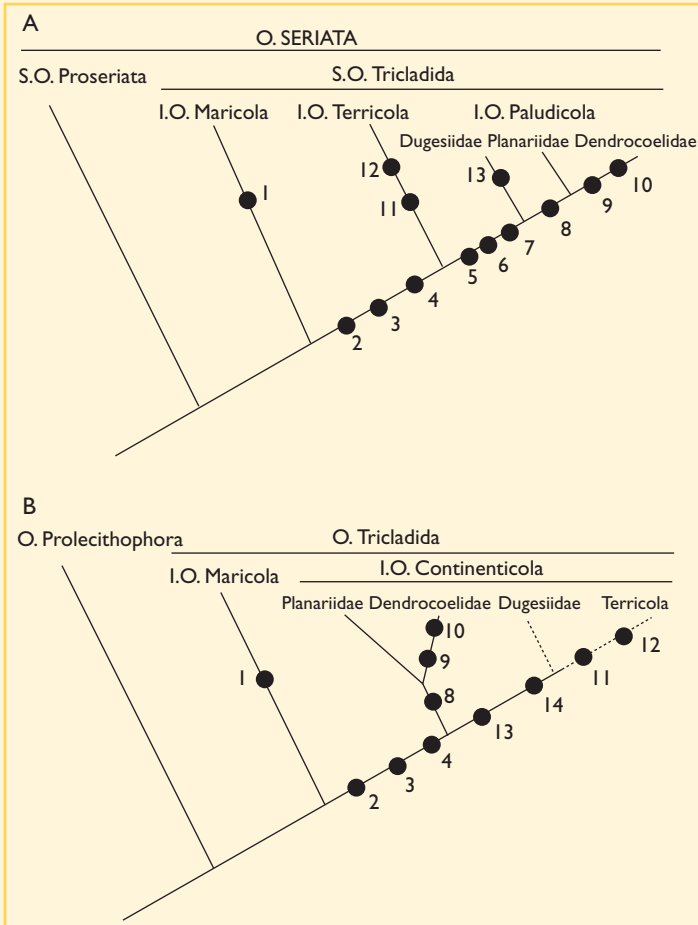


Representantes de tricládidos (A) marinos (*Cercyra hastata*), (B) terrestres (*Notogynaphalia* sp.) y (C) de agua dulce (*Dugesia subtentaculata*).

Los tricládidos son pequeños gusanos de vida libre muy fáciles de encontrar bajo piedras en los ríos y que reciben el nombre común de planarias. Buena parte de su popularidad se debe a su capacidad de regeneración: divididas por la mitad (o en varios trozos), cada pedazo es capaz de regenerar un nuevo individuo completo. Seguramente esta misma popularidad

es la que ha hecho que se trate del grupo de platelmintos de vida libre más estudiado en sistemática. Estos estudios desvelaron unas relaciones internas totalmente inesperadas, que han podido confirmarse gracias a la presencia de una sinapomorfía molecular, convirtiéndose así las planarias en un ejemplo de cómo ciertos cambios genómicos raros (RGC, del inglés *Rare Genomic Changes*) pueden ayudar a resolver relaciones filogenéticas.

La taxonomía clásica del grupo los dividía en tres subórdenes atendiendo a su hábitat: Maricola, Paludicola y Terricola. El estudio filogenético más exhaustivo basado en datos morfológicos mostraba la monofilia de los tres subórdenes y una relación más próxima entre las planarias terrestres (Figs. 2 y 3) y las de agua dulce (véase A en la figura), con las planarias marinas como grupo basal. Los primeros análisis moleculares mostraron una situación sorprendentemente distinta, ya que las planarias terrestres no resultaban ser el grupo hermano de todos los paludícola, sino exclusivamente de la familia Dugesiidae (véase B en la figura). Esta relación, que podría creerse consecuencia de algún artefacto de los métodos de inferencia, se pudo demostrar que era cierta gracias a la presencia de una duplicación del *cluster* de genes ribosómicos en la familia Dugesiidae que no compartía el grupo Planarioidea. Diversos análisis permitieron demostrar que las planarias terrestres compartían la presencia de esta duplicación con las planarias de la familia Dugesiidae. Así, un cambio genómico poco frecuente, en este caso la duplicación de una parte del genoma, suministraba una sinapomorfía molecular que demostraba de forma definitiva las relaciones encontradas con la inferencia a partir de las secuencias, y a la vez pasaba a formar parte de las características diagnósticas del nuevo linaje.



A: Esquema filogenético propuesto por Sluys (1989) basado en datos morfológicos. B: Nuevo esquema resultante del análisis de los datos moleculares y de la presencia de una sinapomorfía molecular. Los círculos indican la presencia de un carácter definitorio del grupo. El carácter número 14 es un carácter molecular: la presencia de una duplicación del *cluster* de genes ribosómicos (que se define como un RGC). Las abreviaturas indican orden (O.), suborden (S.O.) e infraorden (I.O.).

Tabla 1. A: Algunos de los grupos taxonómicos clásicos del filo Platyhelminthes; entre comillas se indican los grupos que actualmente se consideran parafiléticos o polifiléticos. **B:** Agrupaciones basadas en los resultados de la filogenia molecular. Las abreviaturas indican clase (Cl.) y orden (O.).

A. Filo Platyhelminthes Cl. “Turbellaria” Catenulida Graff, 1905 O. Catenulida “Acoelomorpha” Ehlers, 1985 O. Acoela Uljanin, 1870 O. Nemertodermatida Karling, 1940 Rhabditophora Ehlers (1984) “Arcoophorans” O. Macrostomida Karling 1974 O. Haplopharyngida Karling 1974 O. Polycladida Lang, 1881 “Neoophorans” O. Lecithoepitheliata Reisinger, 1924 O. Prolecithophora, Karling, 1940 O. Rhabdocoela Meixner, 1925 “Dalyellioida” Bresslau, 1923 Temnocephalida Blanchard, 1849 “Typhloplanoida” Bresslau, 1923 O. “Seriata” Bresslau, 1933 Proseriata Meixner, 1938 Tricladida Lang, 1884 Neodermata Cl. Monogenea Cl. Trematoda Cl. Cestoda	B. Filo Platyhelminthes Catenulida O. Catenulida Rhabditophora O. Macrostomida O. Polycladida O. Lecithoepitheliata O. Proseriata O. Prolecithophora O. Tricladida INUK O. Rhabdocoela Dalytyphloplanida Kalyptorhynchia Neodermata Cl. Monogenea Cl. Trematoda Cl. Cestoda
--	--



Figura 2. Las planarias terrestres son depredadores activos durante la noche. Este individuo de *Cephaloflexa* sp. está devorando un opilión (Opiliones, Arachnida) en el bosque atlántico de Brasil.

leculares han permitido resolver este problema: los Acoela y Nemertodermatida tuvieron una aparición anterior e independiente al resto de Platyhelminthes, y se sitúan en la actualidad en la base de todos los bilaterados (véase Cap. 18, Bilaterados). El filo Platyhelminthes queda, pues, constituido exclusivamente por catenúlidos y rabditóforos, y se sitúa dentro del linaje de los espiralados (véase Cap. 20, Espiralados) de los protostomos.

En el esquema filético clásico (Fig. 4) se dividía el filo en una serie de grupos sucesivos, la mayoría de ellos defini-

dos por compartir algunos caracteres. Los resultados filogenéticos basados en datos moleculares (véase Árbol de Platemintos) han confirmado algunas de estas relaciones, pero también muestran linajes totalmente nuevos. Las principales características de la nueva filogenia se pueden resumir en:

- Los catenúlidos son el grupo más basal de Platyhelminthes, hermano de rabditóforos.
- Dentro del linaje Rhabditophora, los tres primeros grandes grupos que aparecen son Macrostomida-Haplopharyngida, Polycladida y Lecithoepitheliata, confirmando la basalidad del grupo “Arcoophora” pero también su parafilia. Las relaciones internas entre ellos no están bien resueltas.
- Lecithoepitheliata, que prácticamente no habían sido considerados en los estudios morfológicos, forman parte del grupo basal, aunque con una posición mal definida (grupo hermano de Polycladida, de Macrostomida o de los Neoophora).
- La desaparición del orden “Seriata” que agrupaba a proseriados y tricládidos. Los proseriados mantienen una situación basal dentro de los Neoophora, tal y como postulaba Ehlers, mientras que los tricládidos se han visto desplazados a una ubicación más derivada.
- El establecimiento de Prolecithophora (otro grupo no considerado en los estudios morfológicos) como grupo hermano de los Tricladida. Este grupo recibe un alto apoyo por datos moleculares, aunque no se conocen caracteres morfológicos que los unan.

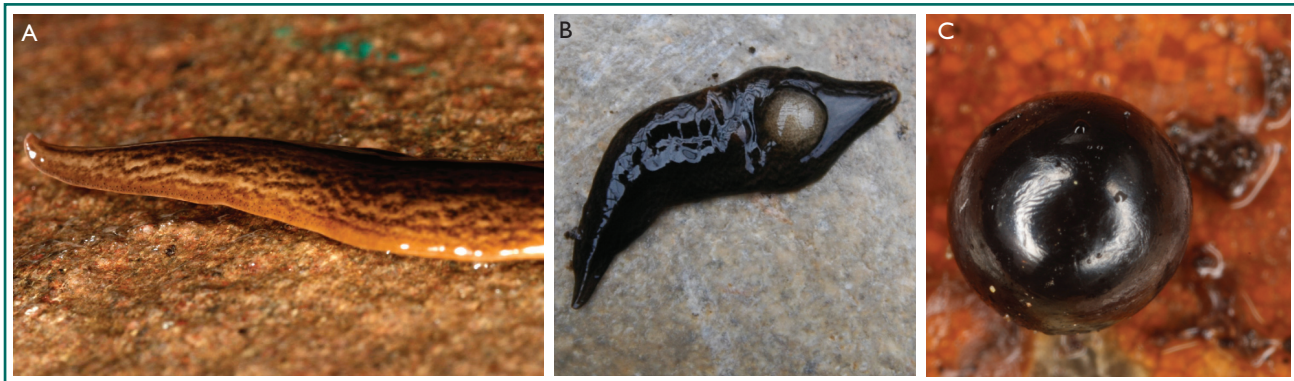


Figura 3. Las planarias terrestres tropicales, probablemente transportadas con la tierra de plantas, se pueden encontrar en jardines europeos. En la fotografía de la izquierda (A) se aprecia un individuo del género *Geoplana* (especie sin determinar) originario de América del Sur, pero encontrado en un jardín en el Alt Empordà (Cataluña, España). Los puntos negros en el borde del animal son los ocelos. También se observa en la fotografía central (B) un individuo que porta en su interior una estructura reproductiva esférica con una cubierta rígida que contiene un número variable de embriones (cocón). De estos cocones nacen varios individuos diminutos. En la fotografía de la derecha (C) se muestra un cocón aumentado de la planaria terrestre europea *Microplana terrestris*.

- La agrupación de una serie de especies pertenecientes a los grupos Fecampiida y Urastomidae (todas ellas de difícil ubicación con los datos morfológicos) en un nuevo clado que todavía no ha recibido un nombre formal, pero que informalmente ha sido bautizado como INUK (*Ichthyophaga*, *Notentera*, *Urastoma* y *Kronborgia*). Todas estas especies comparten la característica de ser parásitas.
- La aparición de un linaje constituido por rhabdocelos, INUK, tricládidos y prolecitoforados. Aunque este clado recibe un alto apoyo de los datos moleculares, sus relaciones internas no quedan bien resueltas.
- Los Neodermata dejan de ser un grupo dentro de los Rhabdocelos para pasar a ser el grupo hermano del linaje anterior (rhabdocelos + INUK + tricládidos + prolecitoforados).

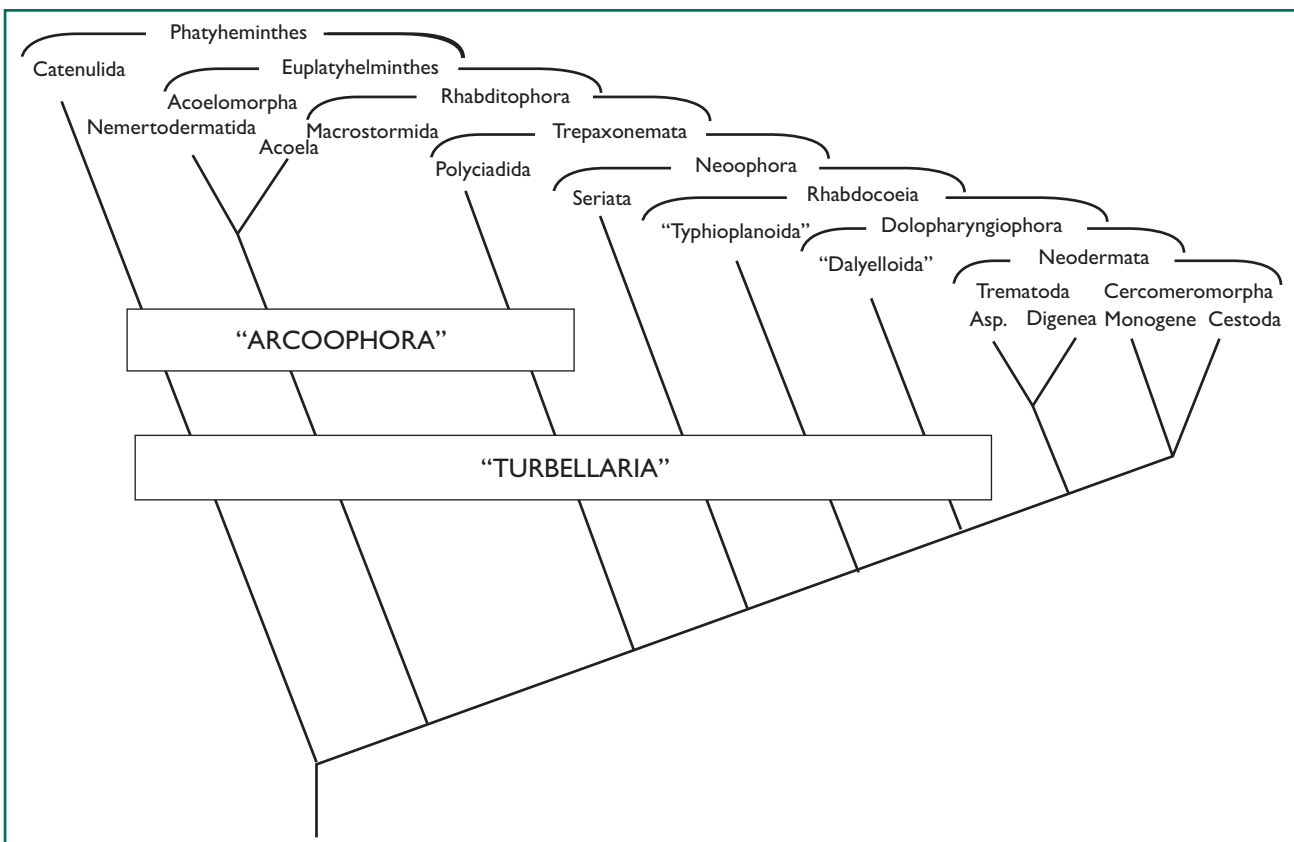


Figura 4. Esquema filogenético basado en caracteres morfológicos propuesto por Ehlers y colaboradores.

Evolución de los caracteres

Comprender la evolución de los caracteres en los platelmintos está muy ligado a conocer cómo se originaron y cuál es su relación con el resto de los metazoos. De forma esquemática, hay dos grandes grupos de hipótesis completamente opuestas en cuanto a sus implicaciones evolutivas. Por un lado, aquellas que consideran a este filo como el grupo hermano del resto de los organismos bilaterados, cuyas características actuales serían semejantes a las del antepasado de todos los bilaterados (acelomado, intestino ciego, falta de segmentación, etc.). El otro grupo de hipótesis considera que los primeros bilaterados ya debían de ser organismos relativamente complejos (con celoma, sistema digestivo con boca y ano, segmentos, etc.), y que los platelmintos serían organismos simplificados a partir de ancestros relativamente complejos, como por ejemplo los anélidos, ya sea por reducción paulatina de estas estructuras o bien por **neotenia**. Así, la discusión en cuanto a la evolución de caracteres del grupo radicaría básicamente en si se trata de un grupo que ha tendido a una reducción de tamaño y a la pérdida de buena parte de las estructuras complejas, o bien ha mantenido una cierta estasis morfológica, conservando en buena parte los caracteres del antepasado.

Los resultados filogenéticos más recientes, basados en datos moleculares (véanse Caps. 18, Bilaterados, y 20, Espiralados), apoyarían la aparición de un antepasado común a todos los bilaterados de características simples. A partir de este antepasado se habrían originado tres grandes grupos: deuteróstomos, ecdisozoos y espiralados. Los platelmintos presentan una posición basal dentro del tercer grupo, lo que apoya la idea de que se trata de un grupo simple en origen y no reducido secundariamente.

Tendencias evolutivas

Otro rasgo definitorio dentro de la evolución del grupo es la adaptación a la vida parásita, que se ha producido en más de una ocasión. Los Neodermata (tenias, duelas y monogéneos) son organismos parásitos obligados tanto de invertebrados como de vertebrados, y causan una gran variedad de enfermedades en los animales, en concreto en animales domésticos, y también seres humanos. No hay ninguna duda respecto a la monofilia de este grupo, tanto desde el punto de vista morfológico como molecular. Todas las características morfológicas que definen al grupo son adaptaciones a su vida parásita, y habrían contribuido a su exitosa radiación. Cabe destacar el recambio de la epidermis que da nombre al linaje (neodermados): el **ectodermo multiciliado** presente en las larvas es reemplazado por un **ectodermo sincitial** (la neodermis), que presenta los núcleos por debajo de la membrana basal y la musculatura corporal.

La monofilia de este gran grupo implica que el parasitismo obligado que presentan todos sus miembros se originó una única vez. Sin embargo, muchas especies dentro del grupo parafilético “Turbellaria” son comensales de

otros organismos e incluso algunos presentan parasitismo obligado. Destaca especialmente el clado INUK, ya que todos los fecampidos son endoparásitos de “crustáceos” y mizostómidos, los urastómidos infectan moluscos bivalvos, *Notontera* infecta un anélido poliqueto y los gnetostomátidos infectan “crustáceos” y peces actinoptéridos. También algunos rabdocelos dallyeloides son endoparásitos de moluscos. Además, todos estos grupos presentan diversas características que son similares a las de los neodermados. Todo ello había llevado a diversos autores a proponer hasta hace muy poco tiempo que el grupo hermano de los Neodermata estaría constituido por uno de estos grupos o diversas combinaciones de ellos, presuponiendo un origen relativamente reciente para los neodermados.

En los análisis moleculares, Neodermata nunca aparece como grupo hermano de ninguno de estos grupos. Los análisis más recientes y completos han demostrado que el grupo hermano de Neodermata está constituido por un gran clado de platelmintos “turbelarios” formado por Rhabdocoela (que incluye temnocephalidos), el linaje INUK, Tricladida y Prolecitophora (véase Árbol de Platelminintos). Esta ubicación tiene varias implicaciones evolutivas. En primer lugar, el origen de los neodermados es mucho más antiguo de lo que originalmente se había propuesto basándose en datos morfológicos. En segundo lugar, el parasitismo ha aparecido de forma independiente en más de una ocasión, y finalmente algunos de los caracteres, como la forma del esperma, han sufrido una evolución convergente en los Neodermata y algunos de estos grupos parásitos, seguramente como adaptación a este tipo de vida. El grupo hermano de los Neodermata incluye tantos grupos de turbelarios, y tan diversos, que a través de él no es posible conocer las características del antepasado de los parásitos, lo que dificulta comprender cómo se originó el parasitismo. Sin embargo, las relaciones filogenéticas internas del grupo pueden suministrar algunas claves que permitan hacer ciertas inferencias en cuanto a la evolución del parasitismo (véase el recuadro *Evolución del parasitismo*).

Biogeografía y biodiversidad

No se conocen fósiles de platelmintos, aunque se han asignado a este filo algunos trazos fósiles hallados en rocas del inicio del paleozoico. Su origen se situaría en el medio marino, aunque aproximadamente una cuarta parte de las especies de vida libre han colonizado el medio dulceacuícola y terrestre (Recuadro 2). En cuanto a su distribución mundial, el conocimiento que se tiene está claramente desequilibrado en función de las regiones de origen de los especialistas. A modo de ejemplo, en la Tabla 2 se muestra la distribución por áreas biogeográficas del número de especies y géneros conocidos de turbelarios dulceacuícolas, y se observa un sesgo difícilmente creíble hacia la región Paleártica. Con unos datos tan desequilibrados, no es posible hacer ninguna consideración en cuanto a la distribución de especies o grupos superiores.

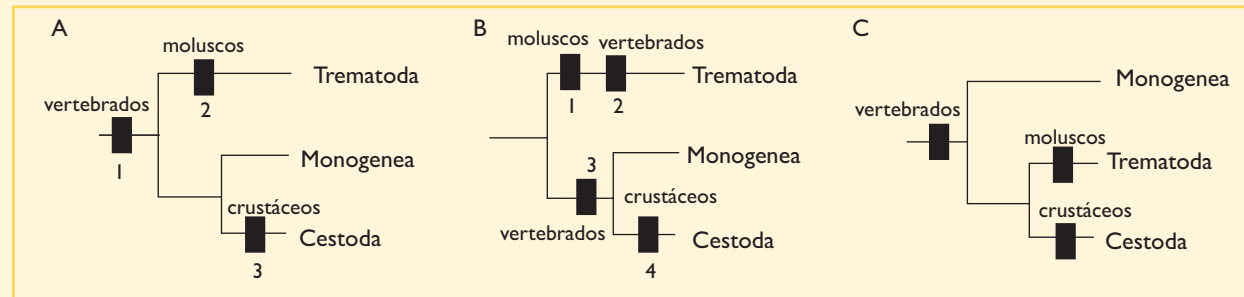
Evolución del parasitismo

Los neodermados presentan diversas modalidades de parasitismo. Los monogéneos (Fig. 5) son principalmente ectoparásitos de una amplia variedad de vertebrados acuáticos; los trematodos y los cestodos son ambos endoparásitos, con unos ciclos de vida complejos que incluyen uno o más hospedadores intermedios invertebrados (moluscos para los trematodos y “crustáceos” para los cestodos) y un hospedador final vertebrado. El origen evolutivo de estos ciclos de vida complejos y del endoparasitismo y ectoparasitismo ~~hospedador~~ es objeto de debate. El grupo hermano de los Neodermata no ha suministrado ninguna pista sobre las características del antepasado de este grupo (véase el texto), y por tanto los investigadores dependen totalmente de su filogenia interna para intentar deducir la evolución de estos ciclos vitales.

La posición de los monogéneos resulta crítica para decidir el orden de aparición de las distintas formas de parasitismo. Los Monogenea (al principio un orden de los trematodos) se consideran actualmente, según su anatomía y los resultados del gen ribosómico 18S, más próximos a los cestodos, constituyendo el clado Cercomeromorphae (véase la figura). Sin embargo, los más recientes estudios moleculares ofrecen un resultado totalmente distinto, situando a los Monogenea como grupo basal dentro de los Neodermata, hermano de un linaje constituido por trematodos y cestodos (véase la figura). En las filogenias clásicas, el patrón de vida endoparásito aparece como primitivo para el grupo. Sin embargo, los parasitólogos suelen considerar que los grupos parásitos con ciclos de vida sencillos y mayor especificidad por su grupo hospedador son más primitivos que aquellos grupos con ciclos de vida más complejos. El árbol actual, que sitúa a los Monogenea en la base de los Neodermata, corroboraría la idea de que el ectoparasitismo apareció primero en la filogenia de los neodermata, y el endoparasitismo se habría adquirido secundariamente en los cestodos y los trematodos.

En cuanto al debate sobre el orden de adquisición de los hospedadores en los ciclos complejos, la filogenia clásica había dado lugar a diversas hipótesis que pueden resumirse en dos teorías: ‘vertebrado primero’ frente a ‘molusco primero’, según hipotetizasen que el ciclo complejo habría evolucionado a partir de un ciclo sencillo por la adquisición secundaria de un hospedador intermedio (molusco), o bien del hospedador final (vertebrado). Si la nueva filogenia molecular es correcta, parece más parsimonioso proponer que el antepasado común más reciente de los Neodermata adoptó una forma de vida ectoparásita sobre vertebrados, y que los hospedadores intermedios de los trematodos (moluscos) y de los cestodos (“crustáceos”) se añadieron luego en los ciclos endoparásitos de estos grupos, después de que su antepasado común divergiera de los monogéneos. En este escenario, la hipótesis ‘vertebrados primero’ resulta totalmente apoyada.

En resumen, la vida ectoparásita habría sido un paso previo a la adquisición del endoparasitismo, que se habría dado una única vez, y los ciclos complejos de vida habrían aparecido también en un evento único por la adición de hospedadores intermedios invertebrados en el ancestro de los trematodos y los cestodos. Sin embargo, aunque esta hipótesis resulta atractivamente simple, todavía es necesario conseguir más datos que confirmen las relaciones filogenéticas en que se basa.



Diferentes visiones en la interpretación de la adopción de hospedadores en la evolución del parasitismo en los Neodermata. La secuencia relativa de la adquisición de los hospedadores invertebrado/vertebrado se ha ilustrado con números. Los cladogramas en A y B corresponden a la filogenia clásica. A: Hipótesis ‘vertebrado primero’. B: Hipótesis ‘molusco primero’. C: Interpretación sobre la filogenia actual.

Diferenciación y especiación

En los platelmintos, los grupos de parásitos son los que presentan una mayor diversidad de especies. Dentro de éstos, los monogéneos son los que tienen géneros con mayor número de especies, incluso de todos los metazoos. Dado que los parásitos dependen de sus hospedadores, en general se espera que la especiación de éstos induzca la especiación del parásito, fenómeno conocido como coespeciación. En el caso de los monogéneos, sin embargo, los análisis realizados para intentar comprender su excepcio-

nal capacidad de especiación demostraron pronto que no era aplicable un estricto concepto de coespeciación: en todos los casos estudiados con detalle, el número de táxones parásitos superaba claramente al de hospedadores, y el número de especies crípticas aumenta a medida que se aplica la metodología molecular.

Los monogéneos en general tienen una especificidad de hospedador muy estricta, por lo que tienen una baja probabilidad de cambiar de especie de hospedador. Sin embargo, esta misma característica es al parecer la causa

Tabla 2. Número de especies y géneros de “turbelarios” dulceacuícolas por región biogeográfica.

Área biogeográfica	Especies	(%)	Géneros	(%)	Especies/género
Paleártico	788	(56,2)	137	(46,4)	5,8
Neártico	221	(15,8)	47	(15,9)	4,7
Neotropical	150	(10,7)	33	(11,2)	4,5
Afrotropical	85	(6,1)	28	(9,5)	3,0
Oriental	36	(2,6)	12	(4,1)	3,0
Australasia	116	(8,3)	30	(10,2)	3,9
Islas Oceánicas	2	(0,1)	2	(0,7)	1
Antártico	5	(0,4)	6	(2,0)	0,8
Total	1403		295		



Figura 5. Los monogéneos son parásitos externos y tienen un único hospedador de vertebrado. En la fotografía se puede ver monogéneos adheridos a las branquias de un actinoptergio (*Etelis*), procedentes de Nueva Caledonia. Como curiosidad, este género de monogéneos tiene el nombre más largo de la nomenclatura animal: *Lagenivaginopseudobenedenia* Yamaguti, 1966 (Monogenea: Capsalidae)

de su gran capacidad de especiación; una vez que se ha producido un cambio de hospedador, tienen una probabilidad muy alta de especiar, dando así lugar a amplias radiaciones. El caso de especiación mejor estudiado es el del género *Gyrodactylus*, del cual se han descrito 400 especies, pero se estima que podrían ser varios miles. Estudios recientes han demostrado que las especiaciones explosivas parecen producirse después de un cambio a una nueva especie hospedadora perteneciente a una familia distinta de la original. Así, por ejemplo en el subgénero *Gyrodactylus* (*Limnonephrotus*), estudios filogenéticos han demostrado que se han producido cinco cambios de hospedador atravesando la barrera del nivel de familia entre las especies de hospedador, y cada uno de ellos ha dado lugar a la aparición de entre tres y cinco nuevas especies de parásitos en un periodo relativamente corto. Se ha propuesto que las innovaciones clave necesarias para que se produzca el cambio de hospedador, concretamente la orientación hacia un nuevo tipo de ~~este~~ la resistencia mecánica y la tolerancia a los sistemas de defensa del ~~hospedador~~ ~~hospedador~~ serían las causas del éxito para explotar la nueva

familia de hospedadores y, en consecuencia, de estas radiaciones adaptativas.

Por lo que hace referencia a los platelmintos de vida libre, prácticamente no se han hecho estudios de especiación. Algunos casos descritos apuntan a cambios en el número de cromosomas o en el cariotipo como causantes de la aparición de nuevas especies; así, por ejemplo, en el género *Dugesia* (Tricladida), la especie *D. hepta* se diferencia del resto de las especies filogenéticamente próximas por presentar un cariotipo $n = 7$, frente a $n = 8$ para el resto. Análisis moleculares recientes han demostrado que los individuos de esta especie presentan una gran similitud genética a *D. benazzii* (con la cual comparte distribución), apuntando a un fenómeno de especiación muy reciente probablemente iniciado como consecuencia de una reorganización cromosómica.

Principales cuestiones pendientes

- ¿Qué orden de platelmintos de vida libre es el grupo hermano de los parásitos?
- ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas dentro de los órdenes de platelmintos de vida libre?
- ¿A qué se debe el gran éxito de las poblaciones triploides de reproducción asexual presentes en algunas especies de tricládidos? ¿Podría tratarse de formas asexuales antiguas?

Bibliografía básica

– Ax, P. 1985. The position of Gnathostomulida and Platyhelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria. En: Conway Morris, S., George, J.D., Gibson, R. y Platt, H.M. (eds.). The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford University Press, Oxford. pp. 168-180.

– Baguña, J. y Riutort, M. 2004. Molecular phylogeny of the Platyhelminthes. Review Can J Zool 82: 168-193.

– Littlewood, D.T.J. y Bray, R.D. (eds.). (2001). The interrelationships of the Platyhelminthes. Taylor y Francis, London, England. pp. 262- 278.

– Ruiz-Trillo, I., Riutort, M., Littlewood, D.T.J., Herniou, E.A. y Baguña, J. 1999. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian metazoans, not members of Platyhelminthes. Science 283: 1919-1923.

– Willmer, P. 1990. Invertebrate relationships. Patterns in animal evolution. Cambridge University Press, Cambridge, UK.