

**ACADEMIA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS, QUIMICAS  
Y NATURALES DE ZARAGOZA**

**ORIGEN Y EVOLUCION DEL PARASITISMO**

*DISCURSO DE INGRESO LEIDO POR LA ACADEMICA ELECTA*

**Ilma. Sra. Doña CARIDAD SANCHEZ ACEDO**

*EN EL ACTO DE SU RECEPCION SOLEMNE  
CELEBRADO EL DIA 12 DE DICIEMBRE DEL AÑO 2.000*

Y

*DISCURSO DE CONTESTACION POR EL*

**Excmo. Sr. Don HORACIO MARCO MOLL**

*PRESIDENTE DE LA ACADEMIA*



ZARAGOZA

2.000

Depósito legal: Z-2.957-2000

*Imprime:*

Sdad. Coop. De Artes Gráficas

Librería General

Pedro Cerbuna, 23

50009 Zaragoza

[imprentalg@efor.es](mailto:imprentalg@efor.es)

# **ORIGEN Y EVOLUCION DEL PARASITISMO**

**POR LA**

**Ilma. Sra. Doña CARIDAD SANCHEZ ACEDO**

Mi recuerdo para todos  
aquellos de los que aprendí  
y a todos a los que enseñé

Excelentísimo Señor Presidente,  
Ilustrísimos Señores Académcos,  
Señoras y Señores:

Mis primeras palabras en este transcendental acto, han de ser de sincero y emocionado agradecimiento a los Académicos que hoy, en sesión pública me reciben como miembro numerario de la misma. Son muchas razones, tanto científicas como personales, las que me hacen sentirme distinguida con su elección. Gratitud especial a todos los académicos y en especial al Excmo Sr. Presidente D. Horacio Marco Moll, al admitirme a formar parte de esta Corporación, ya que el ser miembro de una Academia, es de alguna forma, la consagración como intelectual de un estudioso o de un profesional de alguna actividad relacionada con las artes, las ciencias o el espíritu. Al mismo tiempo el título de Académico no lo es solamente de alarde y de vanagloria, sino de función y oficio, y supone a mi entender un compromiso de colaboración.

Deseo aprovechar esta oportunidad para dedicar unas palabras de gratitud a todos los que por diversas causas han hecho posible que haya llegado a este día tan memorable para mí, y por ello me complace evocar a los maestros que de una u otra forma influyeron en mi formación profesional y docente, y por ello expresamente quiero mencionar a los profesores D. Eduardo Gallego♦ y D. Eduardo Zorita (actualmente emérito), catedráticos respectivamente de Anatomía Patológica y de Nutrición Animal de la Facultad de Veterinaria de la actual Universidad de León, y hasta 1979 dependiente de la Universidad de Oviedo. Mi recuerdo inolvidable hacia ambos como grandes maestros.

Con ambos tuve el honor de colaborar como alumna interna en unos momentos de gran precariedad en la Universidad española. No obstante, su entusiasmo y la puesta en marcha de un equipo de investigación supuso nuevos horizontes e ilusiones, por lo cual decidí iniciar la tesis doctoral en el campo de la Nutrición; sin embargo, el hecho de que mi padre se hubiese incorporado a la Universidad de Zaragoza dos años antes y mi circunstancia personal de hija única y huérfana me hicieron desistir para iniciar una nueva andadura en esta acogedora ciudad donde he desarrollado mi vida profesional y he constituido una familia aragonesa.

Recuerdo muy especial me merece el eminente prof Dr. D. Miguel Cordero del Campillo, catedrático emérito de Parasitología y Enfermedades Parasitarias y de

reconocimiento internacional, que ocupó el cargo de rector en la Universidad de León y ha creado una escuela de eminentes profesores e investigadores.

Por otra parte, quienes acceden a un sillón en una Academia, unen a la satisfacción y honra que supone el nombramiento, la obligación de evocar a quien con su muerte, ha dejado la vacante correspondiente. Glosa especial debo a la figura de los Académicos que me precedieron, el Ilmo Sr. D. Pedro Ramón Vinós y posteriormente el prof. Dr. D. Angel Sánchez Franco, catedrático de Enfermedades Infecciosas en la Facultad de Veterinaria, que ingresó como Académico el 16 de Enero de 1966 con el tema "Estado actual de los estudios sobre la Interferona".

Es una tarea difícil para mí glosar a mi antecesor ya que se entremezclan sentimientos muy profundos al aunar al padre y al maestro a pesar de dedicarnos a campos científicos diferentes. Temo que precisamente mi condición de hija, me impida manifestar con libertad las condiciones personales y científicas del prof. Sánchez Franco entre las que cabe destacar su extraordinaria modestia que junto con su innata bondad y generosidad sin límites le hacían merecedor del reconocimiento unánime como hombre justo, y extremadamente generoso, a la par que un gran científico.

El profesor Sánchez Franco nació en Salamanca, el 22 de septiembre de 1911, y después de realizar los estudios primarios y los del bachillerato en su ciudad natal pasó a la Universidad de Madrid, en cuya Facultad de Veterinaria obtuvo brillantemente el título de Licenciado y años más tarde el de Doctor, que mereció el Premio Extraordinario. Sus investigaciones sobre el bacilo "*Erysipelothrix rhusiopathiae suis*" agente productor de la enfermedad conocida como "Mal rojo", supusieron el reconocimiento científico mundial y la modificación de la legislación sobre esta enfermedad.

Su vida profesional la inició como inspector veterinario en un pequeño pueblo próximo a Salamanca, donde permaneció un año. A partir de este momento inició su formación en el campo de la Microbiología, para lo cual se trasladó a Madrid al centro Nacional de Sanidad. En 1935 ingresó como técnico en los Laboratorios Victoria de su ciudad natal y en 1941, se hizo cargo de la subdirección de los laboratorios SYVA en León, siendo nombrado director en 1947. Durante este período elaboró nuevas vacunas, frente a diversas enfermedades infecciosas y amplió conocimientos en los Istituto Zooprofilattico de Perugia y Brescia en Italia, en el Institut fur Schiff und Tropenkrankheiten de Hamburgo y en el Instituto Lopez Neyra de Granada.

En 1943 fue nombrado profesor ayudante de la cátedra de Enfermedades Infecciosas en la Facultad de Veterinaria de León y en 1945 profesor encargado y profesor adjunto, cargo que desempeñó hasta 1962 en que obtuvo por oposición la cátedra de Enfermedades Infecciosas en la Universidad de Zaragoza. En este momento y guiado por su vocación universitaria, decidió abandonar la industria y optó por el régimen de dedicación exclusiva en la Universidad de Zaragoza donde desempeñó los cargos de secretario, vicedecano y decano y el de director del departamento de Patología Infecciosa y Parasitaria hasta su jubilación en 1981.

Durante este período formó a numerosos profesionales y docentes que en el momento actual continúan su labor. Su prestigio fue notorio en todos los ámbitos, por lo cual era requerido constantemente por los profesionales y por entidades tanto públicas como privadas. En todo momento, D. Angel, como así le llamaban con enorme respeto y cariño todos, incluidos alumnos, estaba dispuesto a clarificar de una manera sencilla y a la vez magistral cuantas cuestiones y problemas le presentaban.

Vienen a mi recuerdo las palabras que uno de sus profesores, el prof. González Alvarez, catedrático de Anatomía Patológica de la Facultad de Veterinaria de Madrid le dedicó en uno de sus libros y que transcribo literalmente "Angel Sánchez Franco anda serio por la vida desde que comenzó sus estudios y pone la verdad de su alma en aprender, en trabajar, en descubrir de cara todas las dificultades, sin rehuirlas. Cuando formula una conclusión resultado de sus investigaciones es oro de ley y jamás he conocido en el mundo de laboratorio o de la clínica una conducta científicamente más honesta, demasiado modesto para lo que ahora se estila y abre los ojos todos los días con ingenuidad infantil, cortés, amable con todo el mundo con sinceridad de modales y de palabra".

Como hombre de ciencia realizó importantes aportaciones científicas, dirigiendo 22 tesis doctorales y proyectos de investigación y publicó en torno a cien trabajos de investigación sobre distintas enfermedades infecciosas, tales como la brucelosis, o la tuberculosis entre otras, aparte de comunicaciones y ponencias en Congresos nacionales e internacionales donde frecuentemente era invitado a participar.

Sus intervenciones en las incontables conferencias que impartió eran un compendio científico en el que manifestaba sus excepcionales condiciones humanas y científicas y como reconocimiento a su valía humana profesional y científica le fue concedida la Enmienda al Mérito Agrícola; fue nombrado presidente de honor de los colegios profesionales veterinarios de diez provincias españolas, incluido el de Zaragoza. Unánimemente cuantos le conocieron le reconocen como un brillantísimo profesional y

como un gran maestro, que transmitía de forma sencilla sus grandes conocimientos científicos.

Por otra parte, era un hombre profundamente humano, cualidad que se evidenciaba en cuanto alguien se acercaba a él. Su humanismo y deseo de perfección le exigían y se exigía más altura en el hacer, más ciencia en el obrar y más ejemplaridad en todo. Realmente puedo afirmar que su amor al prójimo le hizo olvidarse de si mismo. Fue un hombre de todos: atento, solícito y con deseos de colaboración y ayuda para cuantos se le acercaban.

En el homenaje que en 1981 le tributaron exalumnos y profesionales procedentes de toda España que acudieron masivamente con motivo de su jubilación, quedó plasmado en el libro que se publicó a tal efecto, que la Universidad y la profesión Veterinaria se honran al contar con hombres dignos y honestos de la calidad científica y humana del profesor Sánchez Franco, a quien desde aquí personalmente rindo homenaje como ejemplo y maestro de mi vida.

Difícil misión me ha sido encomendada al reemplazarle. No obstante, desde el respeto a su figura y guiada por su ejemplo tanto en lo personal como en lo profesional, me atrevo hoy a continuar su andadura en esta Academia. Gracias a todos vosotros Académicos, desde ahora compañeros por vuestra generosidad, que ha hecho posible mi ingreso. Asumo el obligado compromiso de mi lealtad y pido ser digna de vuestra confianza y generosidad.

Quiero compartir esta distinción que hoy recibo con mis colaboradores, ya que rara vez una obra científica es patrimonio de una sola persona, sino que conlleva el aporte de todo un equipo, por ello en la labor que he podido desarrollar hasta ahora quiero destacar la participación de todos mis colaboradores quienes, me transmitieron buena parte de su juventud e inquietudes y han sido estímulo permanente de mi vocación docente e investigadora, para todos ellos mi reconocimiento a su labor. Así mismo agradezco el estímulo constante de todos los discípulos que durante 36 años me han estimulado en la noble tarea de transmitir conocimientos.

Por último en este capítulo de agradecimientos, quiero, a un nivel más personal y profundo, dedicar este trabajo a mi familia, reconociendo el apoyo y el estímulo incondicional de mi esposo, que ha sabido comprender y alentar mi vocación en todo momento. Hago extensivo este agradecimiento a mis hijos, estímulo constante de mi vida y también a sus propias familias, ya que son mi ilusión y esperanza de futuro.

Especial recuerdo hacia los que desgraciadamente no nos acompañan, mis padres y en especial mi padre, que generosamente me dedicó su vida al quedar huérfana a los dos años de edad. Todas sus cualidades personales y científicas han sido mi ejemplo y decidieron mi vocación, a pesar de que contrariamente a lo que se puede suponer trató de disuadirme por todos los medios a fin de que eligiese otra profesión, ya que en los años sesenta el sexo femenino era minoritario en la profesión veterinaria y por lo tanto con buen criterio pensó que ello podría comportarme dificultades que yo lógicamente no entendía. Años más tarde, comprendí su preocupación, ya que ciertamente abrir caminos no es tarea fácil, sin embargo ha sido posible gracias al apoyo incondicional de mi esposo y de todos los que me han rodeado ya que de una forma u otra incluso desde la dificultad han afianzado mi vocación. Desde aquí mi agradecimiento a todos.

En cuanto al tema que voy a tratar, pienso que la independencia que se concede para elegirlo, a quien se incorpora a la Academia, traslada sobre sus espaldas una responsabilidad considerable. Por una parte, la elección tiene todas las apariencias de libertad, pero como sucede con otras determinaciones, por debajo de lo aparente existen numerosas causas condicionantes que motivan tal decisión.

Inicialmente me incliné por un tema relacionado con mi especialidad, las enfermedades parasitarias y más concretamente dentro de las líneas de investigación que vengo desarrollando durante años, lo cual me hubiese resultado cómodo. Sin embargo, probablemente en este caso, han sido muy numerosos los factores que han influido en la elección del presente tema: por una parte, mi condición de veterinaria que habla a un público científico diverso me demanda que muestre algún aspecto biológico de tipo general, unido por otra parte a algún aspecto patológico que refuerce el sustrato biológico y su interés.

En estas circunstancias sabrán comprender que mi exposición esté construida más bien como un relato estimulante que como una tesis o una lección magistral y por ello, he elegido un tema de tipo biológico que nos permita mostrar la multiplicidad de mecanismos de supervivencia y perpetuación de los seres vivos y en especial de los parásitos productores de enfermedades tanto en el hombre como en los animales, por ser mi especialidad la Parasitología y más específicamente el campo de la Patología parasitaria, ya que desde hace años me he sentido atraída por el conocimiento acerca del origen de las especies, máxime en estos momentos en que la biología molecular permite en cierto sentido pasar de la simple especulación a un tratamiento científico.

En consecuencia éstas y probablemente otras múltiples razones han motivado que centre mi exposición sobre el "Origen, evolución e importancia del parasitismo", para lo cual comenzaremos con una introducción general sobre el origen del universo y la evolución de las especies.

## **EVOLUCION DE LAS ESPECIES**

*“Lo obvio es todo lo que no ha sido nunca visto hasta que alguien lo expresa con sencillez”.*

(Kahlil Gibran)

### **INTRODUCCION HISTORICA**

La idea de que distintos tipos de organismos pueden transformarse unos en otros ha existido desde los albores de la cultura. Aristóteles fue el primer gran biólogo, creía que todos los seres vivos podían ordenarse jerárquicamente (Scala naturae) y durante 2000 años el concepto que prevaleció fue que todas las clases o especies de animales habían comenzado a existir en su forma actual.

Como señala Ayala (1994), todas las culturas humanas tienen mitos sobre el origen del mundo, del hombre y de las demás criaturas. Los primeros capítulos del libro del Génesis señalan que en el principio creó Dios los cielos y la tierra y ésta estaba desértica y vacía y las tinieblas cubrían la faz del abismo, pero el espíritu de Dios estaba flotando sobre la superficie de las aguas y dijo Dios: Hágase la luz y hubo luz. La tradición judeo-cristiana atribuye el origen de los seres vivos a su creación especial por un Dios omnipotente, quien proveyó a los pájaros con alas para que pudieran volar, a los peces con agallas y aletas para vivir en el agua y al hombre con inteligencia para dar culto a su Creador, lo cual constituyó un principio básico de la historia natural durante los siglos XVII y XVIII.

Los filósofos de la Grecia clásica propusieron mitos sobre la creación, algunos de los cuales tienen reminiscencias evolucionistas. Autores como Anaximandro o Empédocles proponen la transformación de los animales de un tipo en otro, o especulan con que los animales se forman como un rompecabezas ajustando las partes preexistentes unas con otras en combinaciones funcionales. Posteriormente, la Iglesia cristiana primitiva, propugnó que no todas las especies de plantas y animales fueron creadas desde el principio por Dios, sino que algunas se han desarrollado en tiempos más recientes a partir de especies o semillas creadas por él.

Durante la Edad Media, se planteó la cuestión de si es posible que larvas y moscas surjan de forma espontánea en la carne putrefacta y otras materias en descomposición. Dicha creencia era considerada compatible con la filosofía cristiana por filósofos como Sto. Tomás de Aquino (1224-1274) y persistió hasta la época de Redi y Spallanzani.

En el siglo XVIII el matemático Pierre Louis Moreau de Maupertuis admite la generación espontánea y la extinción de las especies y el gran naturalista Lecler (1707-1788), propuso una teoría sobre el origen de las especies mediante lo que él denomina procesos naturales. Los organismos, mantiene, surgen por generación espontánea como consecuencia de la asociación de moléculas orgánicas, de manera que puede haber tantos tipos de animales y plantas como combinaciones viables de moléculas orgánicas, y al mismo tiempo plantea y rechaza la posibilidad de que especies diversas puedan descender de un ancestro común por lo cual propuso que las especies podrían sufrir cambios en el curso del tiempo, y que éstos tenían lugar mediante un proceso de degeneración, con lo cual trataba de explicar la desconcertante variedad de criaturas del mundo moderno.

Durante el siglo XVIII, algunos naturalistas empezaron a poner en duda que las especies fuesen unidades cambiables de la creación. Algunos filósofos de este siglo, favorecían un tipo de transformismo que incluía elementos de la moderna teoría evolutiva. Así por ejemplo, Muperin describió en su "Venus Physique" en 1746, la existencia de negros albinos y sugirió que podían originarse por alteraciones aleatorias de parte del fluido seminal.

En Inglaterra, el médico Erasmus Darwin (1713-1802), abuelo de Charles Darwin, en su libro "Zoonomía especial sobre la transmutación de las especies vivientes", señala los cambios inherentes a las especies, aunque no llegó a desarrollar en detalle una teoría evolutiva.

Realmente, más que los biólogos fueron los geólogos los que prepararon el camino para la teoría de la evolución, en especial James Hutton (1726-1797) al proponer una teoría denominada actualismo según la cual, la tierra no se había formado súbita y violentamente, sino mediante procesos lentos y graduales, lo cual implicaba que la tierra tiene una larga historia y al mismo tiempo indica que se produce un cambio.

Por otra parte, el botánico sueco Carolus Linnaeus, autor del sistema jerárquico para la clasificación de plantas y animales, tuvo una influencia que todavía hoy perdura con su sistema de clasificación. Cabe por otra parte señalar al gran naturalista francés Jean-Baptiste de Monet, caballero de Lamark, al afirmar que los organismos vivientes

representan una progresión creciente de avance con los humanos en la cumbre del proceso. A partir de esta idea, Lamarck (1744-1829) propuso en 1809 una teoría de la evolución biológica, indicando que todas las especies descienden de otras especies, considerando a los seres vivos desde el punto de vista de una complejidad en continuo aumento y a cada especie derivada de una más primitiva y menos compleja.

Lamarck fue el primer naturalista moderno que descartó el concepto de las especies fijas y que consideró la especie como población cambiante y el primero que de forma explícita afirmó que los organismos complejos han evolucionado a partir de otros más simples. Por ello puede ser considerado el fundador de la teoría evolutiva en un sentido limitado, aunque sus teorías no han podido ser probadas mediante observación y experimentación.

Esta teoría contenía dos elementos. El primero y el más familiar, si bien a menudo mal interpretado es que los organismos son capaces de cambiar la forma, proporciones, color, agilidad, y ocupación como respuesta a cambios específicos del ambiente. Se consideró que esta capacidad era una propiedad esencial de los seres vivos y se creyó que las condiciones que se habían alterado eran hereditarias. El otro elemento de la evolución lamarkiana en la que se basó una significativa revisión de la clasificación de los animales invertebrados era su creencia en una progresión discontinua desde las formas más simples de organismos a otras más complejas, de manera que los gusanos de hoy tendrían según esta afirmación como descendientes a los seres humanos, de igual forma que los humanos actuales descenderían de gusanos del pasado.

Sus publicaciones son meramente subjetivas de hechos que había observado directamente. Sin embargo, fue el primero en llamar la atención acerca de que todos los cambios tanto en el mundo orgánico como en el inorgánico son el resultado de una ley, indicando que junto al proceso de evolución gradual ascendente, se producen modificaciones en los organismos en tanto que éstos se adaptan a su ambiente como consecuencia del cambio de hábitos. Así mismo señala que el uso de un miembro o un órgano lo refuerza y el desuso de los mismos conduce a su eliminación gradual, por lo cual las características adquiridas por uso y desuso son heredadas aunque esta teoría denominada "herencia de caracteres adquiridos" fue rechazada en el siglo XX.

Durante este período, otros autores como Geoffroy Saint-Hilaire sospechó en 1795, que lo que llamamos especies en realidad son degeneraciones diversas de un mismo tipo y en 1813, el doctor Wells leyó ante la Royal Society una interesante memoria titulada "An Account of a white female part whose skin resembles that of a Negro", que fue publicada

en 1818 coincidiendo con su famoso artículo "Two Essays upon Dew and Single Vision", en el que se reconoce claramente por primera vez el principio de la selección natural.

Años más tarde, concretamente en 1826, el profesor Grant manifestó su creencia de que las especies descienden de otras especies y que se perfeccionan en el curso de la modificación. En 1831, Mr Patrik Mathew publicó su trabajo sobre "Naval Timber and Arboriculture" en el que expone precisamente el mismo punto de vista sobre el origen de las especies que el presentado por el doctor Wells años antes.

Posteriormente otros autores, como el geólogo Omalius (1846), Spencer (1852), Naudin y Kyserlin (1853) entre otros se plantearon el origen de las especies y Schaafhausen en 1853 llegó a la conclusión de que muchas especies se han mantenido constantes durante largos períodos, mientras que unas pocas han llegado a modificarse. Explica la extinción de las especies por la destrucción de formas intermedias. De este modo, las plantas y animales vivientes no están separados de los no vivos por nuevas creaciones, sino que han de ser considerados como sus descendientes a través de reproducción continuada.

En realidad, ha sido Charles Darwin (1809-1882) el fundador de la moderna teoría de la evolución y del desarrollo de la selección natural como concepto unificador del cambio y estabilidad evolutiva; teoría que por otra parte, fue aceptada casi un siglo después por la casi totalidad de los biólogos como la única vía demostrable de explicar la evolución de las especies. Darwin tenía una gran capacidad de síntesis y una gran habilidad para establecer conexiones entre hechos aparentemente no relacionados. De hecho muchas de sus publicaciones están relacionadas con su viaje alrededor del mundo, lo que le permitió darse cuenta del significado del cambio en la diferenciación de las poblaciones y de la importancia que tenía el aislamiento geográfico en la diferenciación de las especies. Las características que definen sus escritos primordialmente se basan en su capacidad de observación, de análisis y de síntesis de la información de que disponía.

En realidad, como indica Ayala (1999), la explicación darwinista de la evolución de los organismos por medio de la selección natural, es simple y al mismo tiempo poderosa. El punto de partida es la existencia de variaciones hereditarias, una observación que Darwin consideraba incontrovertible, aún cuando ignoraba los mecanismos de mutación que dan origen a la variación hereditaria. En síntesis, el concepto darwiniano de evolución postula que la diversificación de las especies se ha producido por descendencia con modificación a partir de un origen común, y que el principal mecanismo de cambio evolutivo, la selección

natural, explica las adaptaciones que sufren los organismos vivos. Sin embargo esta teoría no llegó a ser aceptada por los biólogos hasta los años 1940-1950.

Para Darwin, la evolución era sinónimo del origen de las especies y la evolución orgánica comienza con la diferenciación de las poblaciones dentro de una especie y continúa más allá del nivel de la especie para formar géneros, familias y otras categorías superiores. La descendencia con modificación implica en primer lugar que algunas especies son susceptibles de transformarse en otras, frente a la hipótesis alternativa que defiende su inmutabilidad. En segundo lugar, establece que desde el punto de vista genealógico, las distintas especies comparten una comunidad de origen, frente a la hipótesis alternativa que requiere orígenes independientes para los distintos linajes; y en la actualidad, existen pruebas concluyentes a favor de ambas teorías. Por lo que concierne a la mutabilidad de las especies, existen poblaciones cuya morfología ha cambiado a lo largo del tiempo, como es el caso de los insectos, que han adquirido coloraciones melánicas para poder camuflarse en áreas ennegrecidas por la contaminación.

En cualquier caso, en los años siguientes a la publicación de "El origen de las especies", la teoría de la selección natural adolecía de importantes lagunas posiblemente relacionadas con el escaso desarrollo de la genética: no se conocían los mecanismos de la herencia y lo que es más importante, se ignoraba por completo el origen de la variabilidad. El auge de la genética de las poblaciones junto con las aportaciones provenientes de otros campos de la biología en la década de mil novecientos treinta fue el verdadero motor que impulsó el desarrollo de la teoría evolutiva, conocida a partir de 1896 como neodarwinismo, que se estructura en torno a los siguientes principios básicos:

- Las poblaciones contienen variabilidad genética generada "al azar", en el sentido de no estar relacionadas con, ni ser causadas por las exigencias que el ambiente impone al organismo.
- Las poblaciones evolucionan mediante cambios en las frecuencias génicas originados por deriva genética, flujo génico y sobre todo, selección natural.
- Las variaciones genéticas, que dan lugar a variaciones bruscas generalmente son nocivas o perjudiciales: las variaciones que producen ventajas selectivas tienen efectos fenotípicos pequeños, lo que hace que el cambio adaptativo sea normalmente gradual.
- La diversificación se genera por especiación, o evolución gradual del aislamiento reproductivo entre poblaciones.
- Los procesos de diversificación originan a lo largo del tiempo cambios de suficiente magnitud como para dar lugar a los taxones de orden superior(géneros, familias,etc).

La publicación de "El origen de las especies" en 1859 tuvo un gran impacto mundial, hasta tal punto que suscitó controversias importantes entre científicos tales como Huxley, o Russel Wallace (1823-1913) quien también mantenía la idea de la selección natural e incluso publicó un artículo conjuntamente con Darwin en 1859, que tuvo escasa repercusión científica. La idea verdaderamente original de ambos investigadores, es que el motor del cambio es la selección natural, aunque ambos difieren en cuestiones importantes al respecto, ya que Wallace niega que la selección natural sea suficiente para dar cuenta del origen del hombre, lo cual requiere según él la intervención divina.

Por otra parte, la teoría darwiniana sufrió muchos ataques fundamentalmente por motivos religiosos, aduciendo que sus experimentos estaban mal definidos, carecían de controles adecuados y por lo tanto no podían ser reconocidos científicamente. En 1874, Charles Hodge, teólogo protestante americano en una publicación (Qué es el darwinismo?) realizó uno de los ataques más duros, al no admitir el origen de las especies como consecuencia de procesos naturales según postulaba Darwin y que según su interpretación negaban el diseño divino en la naturaleza. Sin embargo, y a pesar de las duras críticas que a lo largo de los años han intentado restar importancia a los trabajos de Darwin, éstos persisten en el momento actual y han de ser considerados lógicamente en el contexto de los años 1830 y 1840, momento en el que tuvieron lugar.

Por otra parte, otros investigadores tales como Herbeert Spencer, contemporáneo de Darwin, tuvieron gran influencia hacia finales del siglo XIX y principios del XX, al extender la teoría darwinista a especulaciones sociales y metafísicas, aunque realmente sus teorías no favorecieron la aceptación de la teoría evolutiva de Darwin. Asimismo, los geólogos William Smith y Sir Charles Lyell, pusieron de manifiesto que las sucesiones de fósiles constituían una prueba del cambio continuo en las distintas etapas geológicas. El nuevo concepto de la distribución geográfica de las plantas desarrollado por Joseph Hooker y por el corresponsal americano Asa Gay constituyó otro importante elemento de la síntesis de Darwin.

Durante este período, merecen también ser destacadas las aportaciones del doctor Huxley, quien en 1859 dió una conferencia sobre "Persistents Types of animal life" y el doctor Hooker en 1859 publicó una introducción al estudio de la flora de Australia. En la primera parte de esta gran obra admite la verdad de la descendencia y la modificación de las especies, defendiendo esta doctrina con observaciones originales. Entre los defensores de la selección natural durante la segunda mitad del siglo XIX destaca el biólogo alemán Weismann (1834-1914) ya que realizó importantes aportaciones sobre las células que dan origen a los gametos y por tanto a la descendencia, lo cual le llevó a afirmar que la herencia

de caracteres adquiridos es imposible, y proclamó que la selección natural es el único proceso que puede dar cuenta de las adaptaciones biológicas.

Gran influencia y relevancia científica han tenido las aportaciones de Mendel que en 1866 formuló los principios fundamentales de la teoría de la herencia, aunque a pesar de su importancia inicialmente constituyeron un fenómeno aislado y no llegaron a ser conocidos hasta 1900. Sin embargo y a pesar de que el conocimiento acerca del origen de la vida sobre la tierra, ha sido abordado por numerosos científicos, es precisamente en el siglo XX cuando se han producido importantes aportaciones científicas que permiten indagar sobre el pasado y posiblemente el futuro y precisamente el redescubrimiento en 1900 de la teoría mendeliana de la herencia llevó a poner especial énfasis en el papel de la herencia en la evolución y Hugo de Vries propuso una nueva teoría de la evolución conocida como mutacionismo, que esencialmente elimina a la selección natural como proceso principal en la evolución.

De acuerdo con este autor y también con otros genetistas de principios del siglo XX, hay dos tipos de variaciones en los organismos. Una de ellas consiste en la variación ordinaria observada entre los individuos de una especie, variación que no tiene influencia en la evolución ya que según afirma De Vries, no puede llevar a traspasar los límites de la especie, incluso bajo las condiciones de la más fuerte selección. El otro tipo consiste en las variaciones que se producen por mutación genética, es decir alteraciones espontáneas de los genes que ocasionan grandes modificaciones de los organismos y que pueden dar origen a nuevas especies. Una nueva especie que se origina de repente, es producida a partir de una especie preexistente sin que exista transición previa .

El mutacionismo propuesto por De Vries para explicar el origen de las especies fue rechazado por muchos naturalistas y matemáticos, ya que según éstos, la selección natural es la causa principal de la evolución, a través de los efectos acumulativos de variaciones pequeñas y continuas, tales como las que se observan entre individuos normales, con respecto al tamaño, la fecundidad, longevidad y adaptación.

A lo largo del siglo XX, la teoría de la evolución biológica ha sido aceptada por la mayoría de los escritores cristianos y entre mil novecientos veinte y treinta, se descubrió que la herencia de las variaciones cuantitativas obedece a las leyes mendelianas y se demostró que la selección natural, puede producir cambios evolutivos importantes en la forma y la función según afirman Haldane, Wright y Fisher. Los trabajos de estos investigadores contribuyeron a rechazar el mutacionismo y sirvieron de base teórica para integrar la genética con la teoría de Darwin sobre la selección natural, aunque fue formulada

en términos matemáticos, de tal forma que no fue aceptada por los bioquímicos ortodoxos, al no entender el origen de la vida como una cuestión puramente científica.

De acuerdo con esta teoría, se afirmaba que la vida surgía de la materia no viviente en las condiciones que existían en la tierra primitiva y en ausencia de cualquier tipo de competencia con otros organismos vivos. Por su parte, el teólogo A.H. Strong, en su libro *Systematic Theology*, aceptó el principio de la evolución, añadiendo un matiz religioso y literalmente escribe: "Aceptamos el principio de la evolución, pero lo vemos sólo como el método usado por la Inteligencia Divina".

De gran importancia fue la publicación en 1937 de la obra "Genetics and the origin of species" del profesor Theodosius Dobzhansky, quien contribuyó a lo que se conoce como la teoría sintética o la teoría moderna de la evolución, que integra efectivamente la selección natural darwiniana y la genética mendeliana. De gran interés e impacto fueron las investigaciones de Dobzhansky sobre temas biológicos relativos a la diversidad geográfica y la especiación y su afirmación de "Nada tiene sentido en biología sin la evolución", ha inspirado a numerosos científicos en la exploración del mundo.

Otro hecho de singular importancia tuvo lugar en 1950 cuando el papa Pío XII reconoció en su encíclica "Humani generi" que la evolución biológica es compatible con la fe cristiana, aunque para la creación del alma humana es necesaria la intervención de Dios. Según Stebbins (1989) los esfuerzos de los científicos por entender la naturaleza y diversidad de la vida sobre la Tierra han sido estimulados y al mismo tiempo frustrados por la propia diversidad y complejidad de la propia vida. Cada nuevo avance en el conocimiento ha aportado soluciones y al mismo tiempo ha contribuido a crear nuevos problemas.

En los últimos años los avances más importantes en la teoría de la evolución provienen de la biología molecular que han permitido explicar el origen de las mutaciones y han puesto de manifiesto que la variabilidad dentro de la especie es muy superior a la postulada por Darwin. Un hecho de gran trascendencia fue el descubrimiento en 1953 por James Watson y Francis Crick de la estructura del ADN, el material hereditario contenido en los cromosomas del núcleo celular. La información genética está contenida en la secuencia de los cuatro tipos de nucleótidos de que se compone el ADN y esta información determina la secuencia de aminoácidos en las proteínas incluyendo las enzimas responsables de los procesos vitales de los organismos.

Por otra parte, en 1968, el genético japonés Motoo Kimura, propuso la teoría neutral de la evolución molecular, según la cual muchos de los cambios que ocurren en las

secuencias del ADN y de las proteínas son adaptativamente neutrales, es decir, tienen poco o ningún efecto en la función de la molécula, señalando que la evolución molecular consta de cambios que no dependen de la selección natural y la sustitución de un nucleótido por otro tiene lugar inicialmente por mutación. La teoría neutral implica la existencia de un reloj molecular de la evolución. Según ésta teoría, la probabilidad de que se sustituya un componente por otro en el ADN o en las proteínas de un gen dado es constante, por ello el número de diferencias entre dos especies refleja el tiempo transcurrido desde su separación de un ancestro común. (cit Ayala, 1999).

Según Bray (1986), con la biología molecular, se ha confirmado el fenómeno evolutivo gracias a que la información genética contenida en el ADN y las proteínas es ilimitada y permite la reconstrucción de la historia de la vida determinando el grado de parentesco incluso entre especies que carecen de semejanzas anatómicas, con lo cual se espera que sea posible seguir el curso de la evolución con una exactitud sin precedentes hasta el momento.

La información hereditaria está incluida en la secuencia de nucleótidos del ADN y se expresa al especificar la secuencia de aminoácidos de las proteínas. La unidad de todos los seres vivos está demostrada perfectamente por el hecho de que el código que relaciona secuencias de nucleótidos con secuencias de aminoácidos es el mismo en todos los organismos: bacterias, plantas, animales y seres humanos.

Por todo ello, como señala Ayala (1999), el origen evolutivo de los organismos es hoy una conclusión científica con un grado de certeza comparable a otros conceptos científicos ciertos, aparte de que permite hacer comparaciones incluso entre organismos muy diversos y además el número de características independientes que se pueden comparar es ilimitado.

## EL ORIGEN DEL UNIVERSO

*“Todo acto creador en ciencia, arte o religión, lleva en sí una nueva virginidad de percepción arrancada de una catarata de creencias aceptadas”.*

(Arthur Koestler)

Desde la más remota antigüedad, el origen del universo ha obsesionado a los hombres y hasta hace relativamente poco tiempo, los científicos rehuían el tema, considerando que correspondía más a la metafísica o a la religión que a la ciencia. Sin embargo, en los últimos años se ha advertido que las leyes de la ciencia pudieron regir incluso en el comienzo del universo y parece que existen leyes bien definidas que gobiernan como se desarrolló el universo a lo largo del tiempo y todo lo que contiene. Incluso es posible que Dios escogiese la configuración inicial del universo o que éste se haya determinado a sí mismo por las leyes de la ciencia. Sin embargo, aunque la ciencia pueda resolver el problema del comienzo del universo no es capaz de responder a la pregunta: ¿Por qué se molestó el universo en existir?. "Ignoro la respuesta" (cit. Hawking,1993).

Se puede atribuir a la Tierra una edad aproximada de 4.500 millones de años. Existía una pneumatosfera, aunque la hidrosfera y la atmósfera todavía no se habían separado. Solamente había una masa densa y minúscula en la que la energía y la materia se fusionaban en un estado único. Después hizo erupción la masa y se formaron partículas de materia y de antimateria, aniquilándose entre sí en grandes explosiones de energía cuando chocaban. Se trató de una explosión singular, como consecuencia de que toda la energía existente se concentrara en un solo punto, pero de tal intensidad que alejó cada partícula de las demás.

Después de esta gran explosión o Big Bang se formaron nubes de polvo y gases y poco a poco, la gravedad atrajo a las partículas y se produjeron acumulaciones, muchas de las cuales crecieron tanto que sus centros se hicieron densos y calientes, activando las reacciones termonucleares que abastecen la luz de las estrellas. En ese instante, exactamente en una centésima de segundo según Weinberg (premio Nobel de Física 1979), la temperatura alcanzó unos cien mil millones de grados centígrados, calor mayor que el de

la estrella más caliente, tan grande que no podían mantenerse unidos los componentes de la materia ordinaria: moléculas, átomos o siquiera núcleos de átomos. Estas partículas, de vida muy corta adquirieron velocidades enormes, colisionaban y se autodestruían, formando nuevas partículas y liberando más energía.

A medida que la agrupación de átomos se hacía más densa, estos se movían más y más rápidamente y a medida que la temperatura se elevaba, las colisiones fueron más violentas, hasta que los átomos colisionaron con tal fuerza que sus núcleos se fusionaron formando helio y desprendiendo energía nuclear en forma de nubes de polvo y gases en un proceso muy similar a la reacción explosiva de una bomba de hidrógeno.

Esta nube se condensó gradualmente: los átomos de hidrógeno fueron empujados unos contra otros por la fuerza de la gravedad, cayendo hacia el centro de la nube y aumentando en velocidad al tiempo que caían y finalmente el Universo se llenó de luz. Posteriormente la Tierra se enfrió y se combinaron los elementos para formar compuestos diversos.

Por otra parte, la atmósfera de la tierra primitiva que seguía su formación hace aproximadamente cuatro mil millones de años carecía de oxígeno, pero contenía hidrógeno, amoníaco, vapor de agua, metano, y anhídrido carbónico. La ausencia de oxígeno hacía a esta atmósfera permeable a la radiación ultravioleta, condición favorable para la producción de compuestos orgánicos tales como aminoácidos y bases como la pirimidina, constituyentes fundamentales de la materia viva. Es probable que la atmósfera primitiva contuviera sustancias como dióxido de carbono, metano, amoníaco, hidrógeno, nitrógeno, ácido clorhídrico, sulfuro de hidrógeno y vapor de agua. Sin embargo, puesto que los átomos de oxígeno estaban ligados en el agua, en el dióxido de carbono y en los minerales, casi no había oxígeno libre en la primera atmósfera, lo cual es un factor importante en todas las hipótesis y experimentos que tienen que ver con la evolución prebiótica. Como señala Curtis (1997), aunque es posible que nunca se llegue a saber como era la atmósfera primitiva, es seguro que las moléculas orgánicas se sintetizaron en la Tierra antigua .

Según Curtis (1993), la materia orgánica abiógena se acumuló en determinados lugares favorables del océano primitivo, por ejemplo sobre las orillas, donde la presencia de catalizadores como la arcilla permitirían producir moléculas más complejas como enzimas y clorofila. Tales compuestos tendían a ser arrastrados por las lluvias y se fueron acumulando en los océanos, dando lugar a la formación de agregados, que tomaron probablemente la forma de gotitas y fueron los precursores de las primeras células, es decir de la primera forma de vida cuyas materias primas se encontraban en la atmósfera de la joven Tierra

(hidrógeno, nitrógeno) y actualmente componen cerca del 98 por ciento de los tejidos de todos los seres vivos.

Finalmente, todo el oxígeno se combinó con el hidrógeno para formar el agua, con el carbono para formar dióxido de carbono y con los elementos más pesados para formar metales, y al cabo de millones de años, la Tierra se enfrió y permitió que el agua existiera en estado líquido, y durante miles de años debió llover, ya que el agua se condensaba de la atmósfera en estado de enfriamiento y cuando el agua cayó sobre la superficie, disolvió minerales y dio lugar a un océano ligeramente salado. Los rayos de las tormentas, el calor de los volcanes y la intensa luz ultravioleta del sol descargaron energía en los mares.

Todo este proceso fue capaz de producir la primera molécula orgánica, la cual a su vez se convirtió en la fuente de energía para las primeras formas de vida, siendo la Tierra como señala Curtis (1997), el más favorecido de todos los planetas para la producción de la vida.

## **ORIGEN Y EVOLUCION DE LOS SERES VIVOS**

Según Dobansky "La vida se originó como resultado de ciertos sucesos naturales, calificando al origen de nuevas formas de vida como misterio de los misterios".

### **LOS ORIGENES DE LA VIDA**

¿Cómo y cuando apareció la vida por primera vez en la Tierra? Durante muchos siglos se pensaba que los microorganismos surgían de manera espontánea de un caldo de cultivo, de la carne, del trigo, o de cualquier otra materia. En 1668 el físico italiano Francesco Redi afirmó que "toda célula procede de otra célula" teoría posteriormente corroborada en el siglo XIX por Luis Pasteur en Francia y John Tyndall en Inglaterra, aunque realmente no se resolvió la pregunta sobre cómo se originó la vida en la Tierra.

Uno de los aspectos más asombrosos de la investigación sobre el origen de la vida, es la gran diversidad de suposiciones, experimentos e hipótesis contradictorias que existen al respecto. Los investigadores discrepan sobre si la vida surgió en aguas estancadas, en el mar, en zonas húmedas sobre las superficies de arcilla o de piritita de hierro, o en el fondo del mar. Sin embargo, dos acontecimientos han sido decisivos en el conocimiento de este hecho. El primero ha sido la hipótesis demostrable ideada por el bioquímico Oparín en 1922, y el segundo ha sido el descubrimiento de células fosilizadas de más de 3.500 millones de años de antigüedad.

De acuerdo con la hipótesis de Oparín, confirmada después experimentalmente por Miller en 1950, la aparición de la vida estuvo precedida de un período de tiempo en el que se formaban y acumulaban moléculas complejas, proceso que se denomina evolución química o evolución prebiótica, según la cual había muy poco oxígeno y este se encontraba combinado en compuestos sencillos como agua, monóxido de carbono, dióxido de carbono y óxidos de silicio y varios metales y el hidrógeno, oxígeno, carbono y materia viva estaban presentes en ciertas cantidades en la atmósfera y los mares primitivos.

En estas condiciones según Oparin, podían formarse moléculas orgánicas con los gases de la atmósfera y concentrarse en los lagos y mares terrestres donde podían permanecer durante mucho tiempo debido a la ausencia de oxígeno. Algunas de estas moléculas orgánicas se podían concentrar por desecación o por adhesión de las moléculas

a superficies sólidas como las arcillas y cuando la concentración de dichas moléculas fue suficientemente grande, se pusieron en contacto actuando las mismas fuerzas químicas que actualmente se producen en las moléculas orgánicas actuales.

Los experimentos realizados por Miller y confirmados posteriormente por otros investigadores apoyan la teoría de Oparin, al señalar que en las condiciones que existían en la tierra primitiva eran inevitables las reacciones químicas que produjeron aminoácidos, nucleótidos y otros compuestos orgánicos (cit. Curtis, 1997). Según señala William Day "la vida surgió sobre la tierra a partir de sustancias prebióticas hace más de 3.500 millones de años y ello fue posible porque hubo tiempo suficiente para que éstas sustancias se originasen en un sistema biológico".

Según Bray, Raff y Wattson (1986), los primeros polímeros pudieron formarse de varias maneras: mediante el calentamiento de compuestos orgánicos secos o gracias a la actividad catalítica de elevadas concentraciones de polifosfatos inorgánicos y una vez formado un polímero es capaz de influir sobre la formación de otros polímeros. Los polinucleótidos en particular, tienen la capacidad de especificar la secuencia de nuevos nucleótidos, actuando como patrones para las reacciones de polimerización. Probablemente el apareamiento específico entre nucleótidos complementarios fue decisivo en el origen de la vida, teniendo en cuenta que la información genética contenida en cada célula está codificada en las secuencias de nucleótidos de sus moléculas de polinucleótidos y esta información se transmite de generación en generación mediante las interacciones entre los pares de bases complementarios.

Sin embargo, cabe suponer que las primeras ribozimas, en caso de que hayan existido, pudieron haber tenido sólo una docena de nucleótidos y tanto las ribozimas como otros catalizadores primitivos no necesariamente tuvieron que haber sido muy eficientes para haber acelerado la síntesis de moléculas importantes. Por lo tanto el origen de la vida significa el origen de unas moléculas pequeñas con escasa actividad catalizadora, rodeadas por una película semejante a una membrana primitiva y tuvieron que transcurrir cientos de millones de años entre la aparición de moléculas orgánicas y las primeras estructuras primitivas parecidas a las células (cit Audesirk, 1996).

Para Curtis (1997), la energía necesaria para producir la primera molécula orgánica procedía del calor, de la radiación ultravioleta y de las descargas eléctricas que abundaban en la atmósfera primitiva. Estas moléculas orgánicas se convirtieron a su vez en fuente de energía para las primeras formas de vida. Las primeras células o estructuras celulares podían utilizar estos compuestos que se encontraban abundantemente en el "caldo

primitivo", con el fin de satisfacer sus necesidades energéticas, por lo cual en el momento actual existe la creencia de que todos los organismos que viven actualmente sobre la Tierra derivan de una única célula primitiva nacida hace varios miles de años, denominada célula primordial o protocélula, la cual se formó cuando las moléculas de fosfolípidos del caldo prebiótico se unieron espontáneamente formando a manera estructuras membranosas, algunas de las cuales incluyeron una mezcla autoreplicante de ARN y moléculas de proteínas. Una vez contenidas dentro de una membrana cerrada, las moléculas de ARN pudieron empezar a evolucionar, no solamente sobre la base de su propia estructura, sino también de acuerdo con las proteínas que podían producir, momento en el cual las secuencias de nucleótidos de las moléculas de ARN pudieron expresarse en el carácter de la célula como un todo.

Estas primeras células eran muy diferentes a las moléculas más o menos complejas, porque tenían capacidad de replicación generación tras generación. Además contenían enzimas, proteínas complejas que posibilitaban las reacciones químicas de las que depende la vida y una membrana que separaba estas células del ambiente. El conocimiento de las funciones del ARN parece indicar que las propiedades autoenzimáticas de estas moléculas han sido decisivas en la evolución de las primeras células, al controlar la síntesis propia a partir de nucleótidos producidos por evolución química. No obstante la explicación de como surgió esta primera célula realmente resulta difícil y por ello existen dos hipótesis: autotrófica y heterotrófica.

Según la hipótesis autotrófica, el primer ser vivo debió haber sido un autótrofo (un autoalimentador) que no necesitaba moléculas orgánicas como fuente de energía ni como fuente de materiales para la construcción de compuestos orgánicos. Estos organismos captaban la energía de ciertas reacciones inorgánicas y la usaban para la síntesis de sus propios compuestos. Eran auto-alimentadores, algo así como las plantas verdes fotosintéticas de hoy.

En favor de esta hipótesis está el hecho de que tales organismos son independientes de otros organismos vivos en lo que se refiere a sus compuestos orgánicos, los cuales fabrican por si mismos. Por el contrario contra esta hipótesis está el hecho de que un organismo llega a ser autótrofo solamente cuando su sistema enzimático le permite sintetizar los hidratos de carbono, las proteínas y las grasas a partir de sustancias inorgánicas tales como  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  Y  $\text{NH}_3$ . En definitiva esta hipótesis implica que se desarrolló primero un organismo complicado, lo cual realmente parece en si mismo poco probable.

La hipótesis heterotrófica postulada en 1928 por el biólogo inglés Haldane y desarrollada posteriormente por el bioquímico norteamericano N.H. Horowitz, en 1945. afirma que el primer organismo debió haber sido heterótrofo; estaba rodeado por una pared celular consistente, excretaba enzimas al medio que lo rodeaba y absorbía alimentos solubles que habían sido digeridos externamente. A medida que éstas células primitivas fueron aumentando en número, comenzaron a consumir moléculas complejas y evolucionaron de tal manera que fueron capaces de formar sus propias moléculas ricas en energía a partir de sustancias simples. Tales células se denominan autótrofas.

En favor de esta hipótesis está el hecho de que los heterótrofos más extremos que conocemos en la actualidad son indudablemente las formas de vida más sencillas, sin embargo tienen que estar rodeados por un medio (una célula viva) constituida por los productos químicos orgánicos más complejos, por lo cual surgen dudas y preguntas al respecto relacionadas fundamentalmente con el origen de las sustancias a partir de las cuales se formaron estos organismos vivos.

Sin embargo, parece ser que las primeras células podían haber sido autótrofas quimiosmóticas o fotosintéticas, más que heterótrofas, ya que como dice Curtis (1997) si no hubiesen existido los autótrofos, la vida en la tierra hubiese acabado hace millones de años

Es decir, en definitiva parece que la vida comenzó en algún momento entre el inicio de la formación de la tierra y la aparición de tales organismos primitivos o "progenotes" con un intervalo de más de mil millones de años; según se ha podido concluir gracias al registro fósil, encontrado en el noroeste de Australia, en la isla de Akilia cerca de Groenlandia y en los estratos africanos de Fig Tree Chert y Onverwach en Africa del Sur, que datan respectivamente de hace tres mil doscientos y tres mil cuatrocientos millones de años. En ambos sedimentos se hallan microfósiles semejantes a bacterias que proceden del Precámbrico.

Estas primeras células, simples y primitivas denominadas "progenotes", obtenían la energía para su mantenimiento, crecimiento y reproducción a partir de la fermentación de materia orgánica sintetizada prebiológicamente, un tipo de organismo que incluye en la actualidad a todos los seres vivos clasificados como animales o como hongos y a muchos organismos unicelulares. Estas células tenían la propiedad de auto-replicación por medio de moléculas de ácido nucléico heredadas que podían dirigir la síntesis de proteínas.

Indudablemente la aparición de la síntesis protéica controlada por los ácidos nucléicos fue uno de los acontecimientos más importantes que condujeron a la formación de

la primera célula aparte del desarrollo de una membrana externa de naturaleza lipoprotéica, ya que esta regulaba las concentraciones internas y el intercambio de materiales con el medio ambiente, excretando enzimas al medio que las rodeaba y absorbiendo alimentos solubles que habían sido digeridos externamente. Esta forma de nutrición es la que predomina en los procariotas, ya que sólo las algas verde-azuladas o cianofíceas, aparte de algunas bacterias fotosintéticas, son autótrofas.

La primera característica de estas células (progenotes) es que están organizadas según un modelo estructural y funcional específico, con tamaño y estructura definida y estaban separadas del medio exterior por una pared o una membrana de permeabilidad selectiva para dejar pasar en un sentido los productos químicos necesarios para la protocélula y en el otro los productos de excreción, cuya acumulación en el interior de la célula podría serle perjudicial. Una segunda característica, relacionada con la primera es que los sistemas vivos mantenían una composición química totalmente diferente de la del ambiente que les rodeaba y los átomos que se encuentran en la materia viva son los mismos que los que se encuentran en el ambiente, pero en proporciones diferentes, lo que se denomina "homeostasis".

Además, los seres vivos tienen la capacidad de incorporar energía de su ambiente y transformarla para la construcción y renovación de moléculas y estructuras. Asimismo, pueden responder a estímulos, lo cual se conoce generalmente con el término de irritabilidad y aunque organismos diferentes responden a multitud de estímulos distintos, la capacidad para responder es una característica fundamental y casi universal de la vida.

No obstante, la característica más importante e inherente al ser vivo es la capacidad de autoreproducirse con fidelidad y con la suficiente variabilidad como para proporcionar la materia prima de la que depende la evolución. Se postula pues, que desde el origen de la vida, o poco tiempo después, todas las protocélulas contenían la información indispensable para la fabricación de al menos una copia. La hipótesis más simple es que esta información, este plan necesario para la construcción por la célula madre de una célula hija, tenía como soportes moléculas químicas y que los organismos actuales tienen esta información codificada en sus ácidos nucleicos.

Mediante este proceso de autorreplicación, los organismos actuales están ligados con aquellos que aparecieron hace más de 3000 millones de años. En el momento actual, se conocen más de dos millones de especies que difieren entre sí en el tamaño, la forma y el estilo de vida, así como en la composición del ADN que contiene la información genética.

Figura 1. La escala geológica (AYALA 1999).

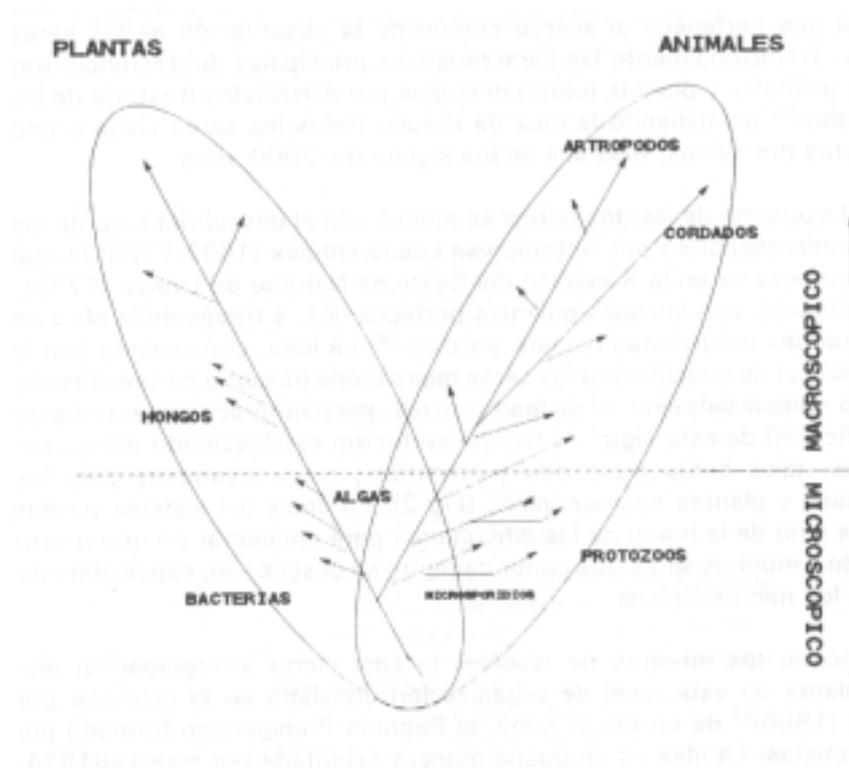


### Clasificación de los seres vivos

Aristóteles fue uno de los primeros en formular un lenguaje estandarizado para nombrar a los seres vivos, y clasificó cerca de 500 organismos dentro de 11 categorías estableciendo un orden jerárquico en el que la categoría mayor abarca a todas las demás, un concepto que sigue vigente en la actualidad. Posteriormente Linneo sentó las bases para el sistema moderno de clasificación, colocando a cada organismo dentro de una serie de categorías ordenadas jerárquicamente y considerando su semejanza con otras formas de vida, por lo cual introdujo el nombre científico basado en el género y la especie.

En épocas anteriores a 1870, los taxonomistas clasificaban las formas de vida en dos reinos: Animalia y Plantae, considerando a las bacterias, los hongos y a los protistas fotosintéticos y los protozoarios como animales. Años más tarde Haeckel considera a los seres microscópicos dentro del reino Protista y en 1818 Golfus introdujo el término protozoo para designar a los seres más pequeños descritos por Leewenhoek.

Figura 2. Esquema de los dos reinos, vegetal y animal (tomado de Martínez Fernández, 1994).



Posteriormente, Hogg en 1860 crea un tercer reino, el Regnum Primigenium formado por los protoctistas y Haeckel en 1876, establece tres reinos integrado por: plantas, protistas y animales. Sucesivamente en 1938, 1947 y 1956, Copeland describe 4 reinos : Monera, Protoctista, Plantae y Animalia.

En 1969, Robert H. Whittakeren identificó dos reinos de microorganismos básicamente unicelulares, tomando como base su organización celular procariótica o eucariótica, con lo cual propuso el esquema de clasificación de cinco reinos, en el que aparecen los procariotas como antecesores de todos los eucariotas. En este sistema todos los procariotas se incluyen en el reino Procaryotae o Monera. Los reinos eucarióticos se distinguen atendiendo a sus requerimientos nutricionales, patrones de desarrollo, diferenciación de tejidos y posesión de flagelos (9+2). Los organismos eucarióticos unicelulares en su mayor parte se agrupan en el reino Protista (incluye los hongos acuáticos, los hongos mucosos los protozoos y las algas eucarióticas primitivas) y en el momento actual este sistema tiene un amplio uso y simplemente añade a la clasificación propuesta por Copeland, otro reino, el de los hongos.

Figura 3. Esquema de Haeckel (tomado de Martínez Fernández, 1994).

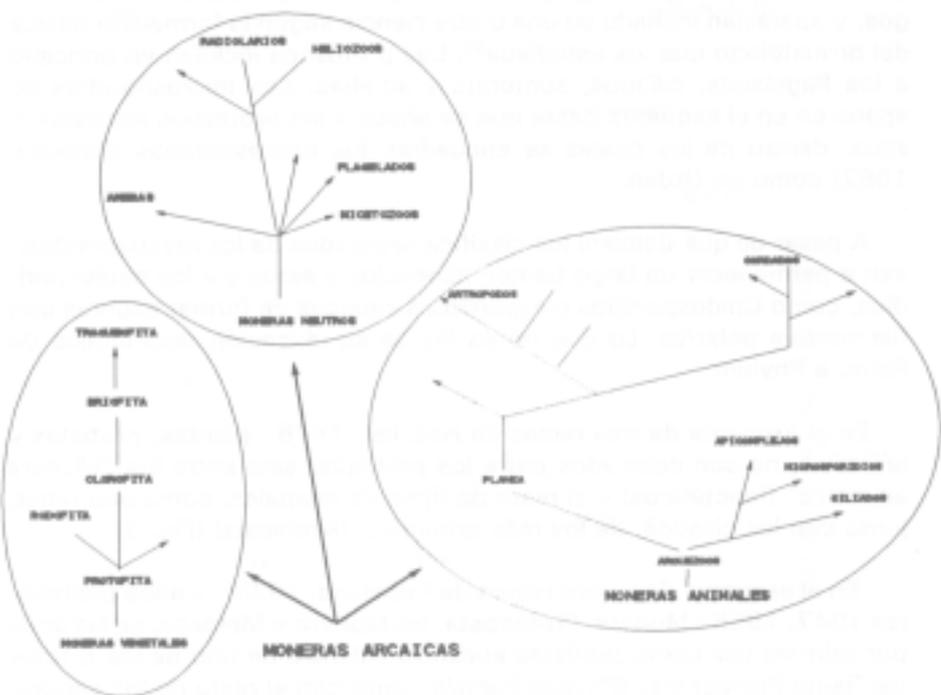
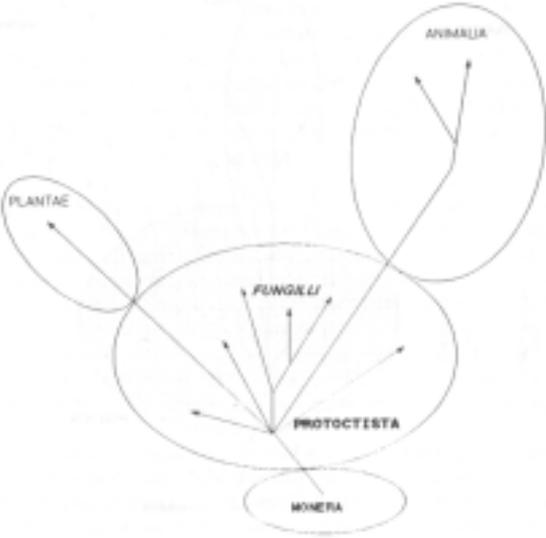


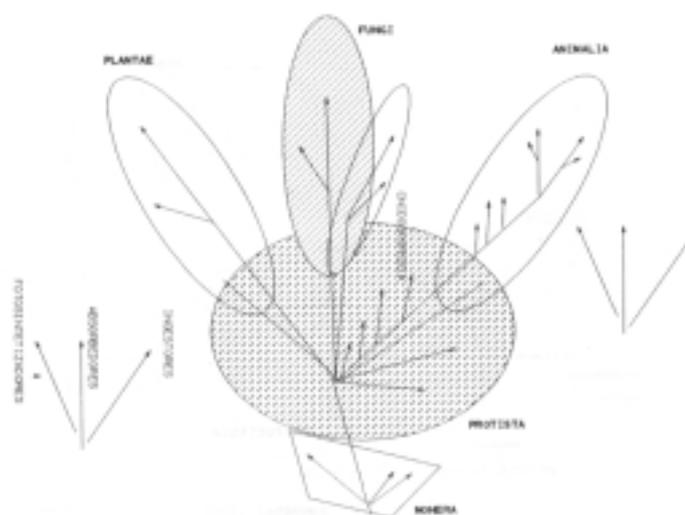
Figura 4. Esquema de los cuatro reinos de Copeland (tomado de Martínez Fernández, 1994).



Un año más tarde Margulis y Schwartz, establecieron cinco reinos que representan tres grados de progreso y que comprenden respectivamente: procariotas; eucariotas unicelulares; eucariotas pluricelulares o encíclicos. Los dos primeros grados están representados cada uno por un reino, pero se reconocen tres reinos a nivel pluricelular: Plantae, Animalia y Fungi. Posteriormente se propuso un sexto reino, argumentando que la estructura celular de las Archaeobacterias es diferente de las células procariotas y eucarióticas. El número de reinos es ampliado a 19 por Leedale y posteriormente reducido a tres por Dodson (reino Mychota, en el que se engloban los virus y los procariotas, y los dos restantes representados por Animalia y Plantae).

En 1978, Carl R. Woese propuso un sistema de clasificación basado en técnicas de bioquímica y biología molecular que revelaban dos tipos de células procariotas partiendo de la observación de que los ribosomas no son los mismos en todas las células. Precisamente la comparación de secuencias de nucleótidos en el ARN ribosómico (ARNr) de diferentes tipos de células muestra que hay tres grupos claramente diferenciados, los eucariotas y dos tipos diferentes de procariotas que son las eubacterias o bacterias verdaderas y las arqueobacterias o bacterias antiguas. Por ello, Woese consideró que las Arqueobacterias y las Eubacterias aunque son similares en apariencia deberían tener sus propias ramas separadas en el árbol de la evolución y todos los eucariotas deberían agruparse en un tercer reino.

Figura 5. Esquema de los cinco reinos concebidos por Whittaker (tomado de Martínez Fernández, 1994)



En 1987, Cavalier-Smith, estableció inicialmente seis reinos: Procariota, Protozoa, Chromista (Cryptophyta y Cromophyta), Plantae, Fungi y Animalia y posteriormente en 1993 crea un esquema de filogenia universal de secuencias de ADNr, según el cual establece dos imperios: Bacteria y Eukariota. En el primero se incluye un reino y dos subreinos y en el imperio Eukariota dos superreinos (Archezoa y Metakariota y en este el reino Protozoa y dos subreinos Adicthyozoa y Dictyozoa. El resto de los reinos están representados por Plantae, Animalia, Fungi y Chromista.

## IMPERIO BACTERIA

Reino Eubacteria

Subreino Negibacteria

Subreino Posibacteria

## IMPERIO EUKARYOTA

Superreino Archezoa

Reino Archezoa

Superreino Metakariota

Reino Protozoa

Subreino Adicthyozoa

Subreino Dictyozoa

Reino Plantae

Reino Animalia

Reino Fungi

Reino Chromista

## LOS PROCARIOTAS

*"El aspecto más sorprendente de la evolución de la vida en la tierra es la rapidez con que esta se llevó a cabo".*

(Dickerson, 1979)

## ORIGEN Y EVOLUCION

Según la mayor parte de los autores los procariotas parecen derivar de las primeras células que obtenían su energía a partir de la fermentación de materia orgánica sintetizada prebiológicamente. En este sentido Woese (1987) propone la existencia de un ancestro común al que denomina "progenote" para Arqueobacterias, Eubacterias y Eucariotas que mantenían una unión entre el genotipo y el fenotipo. Sogin (1991), apoya esta teoría indicando que a partir de esta primera célula se desarrollaron dos líneas evolutivas, una de las cuales dió lugar a las Arqueobacterias y a las Eubacterias y a una segunda línea que dió lugar a los Eucariotas y Cavalier-Smith (1993), señala que los procariotas tuvieron un origen polifilético, lo cual ha sido confirmado gracias a la biología molecular, que ha permitido poner de manifiesto la existencia de grandes variaciones en el ADN mitocondrial, probablemente como consecuencia del origen polifilético o de un proceso evolutivo como consecuencia de la adaptación simbiótica.

Según el registro fósil las primeras células vivas más simples que surgieron hace unos 3.500 millones de años eran procariotas heterótrofos anaerobios que se hallaban rodeados de una pared celular consistente, excretando enzimas al medio que los rodeaba y absorbiendo alimentos solubles es decir su material genético no quedó separado del resto de la célula dentro de un núcleo limitado por una membrana. Según Barghoon (1971) estas células evolucionaron consecutiva y sucesivamente durante el precámbrico y se encontraron en la mayoría de los hábitats naturales. Según Schopf (1978), es probable que obtuviesen el alimento y la energía absorbiendo moléculas orgánicas del caldo de cultivo primitivo, o que se encontrasen en comunidades en forma de mallas en aguas poco profundas, ya que en ese momento no había oxígeno libre en la atmósfera, por lo que las células tenían que metabolizar las moléculas orgánicas anaeróticamente y consecuentemente la mayor parte de la evolución procariota se basa en un metabolismo anaeróbico o débilmente aeróbico.

Estas células procarióticas que dominaron durante el Precámbrico probablemente eran semejantes a las bacterias de tipo clostrídeo y metanógeno, y en general a todas las bacterias anaerobias obligadas semejantes a las actuales. Fue un tiempo en el que los cambios biológicos y metabólicos y la influencia de la vida sobre el ambiente fue, por lo menos tan importante como la influencia del ambiente sobre la vida. De hecho, el metabolismo de todas las plantas y animales que evolucionaron posteriormente fue posible gracias a las actividades fotosintéticas de las primitivas cianobacterias, hace aproximadamente unos dos mil millones de años.

La aparición de la fotosíntesis aeróbica a mediados del Precámbrico supuso un importante cambio ambiental, que en definitiva iba a influir decisivamente durante los siguientes 2000 millones de años, durante los cuales se operó una revolución en la composición de la atmósfera del planeta que pasó de ser una atmósfera reductora pobre o incluso exenta de oxígeno libre a una atmósfera en que una de cada cinco moléculas es una molécula de oxígeno (Schopf, 1978).

Como consecuencia de esto, los organismos fijadores de nitrógeno retrocedieron a los hábitats anaeróbicos o bien desarrollaron células heterocísticas y por ello las cianobacterias pudieron dispersarse rápidamente y llegaron a dominar casi todos los hábitats accesibles. La liberación de oxígeno por parte de estas y también de otros procariotas que contenían clorofila, tales como las cloroxybacterias con diferentes combinaciones de pigmentos, dió lugar a un cambio de la atmósfera terrestre de reductora a oxidante, hecho que se puede fijar geológicamente por la aparición de rocas oxidadas hace aproximadamente dos mil millones de años.

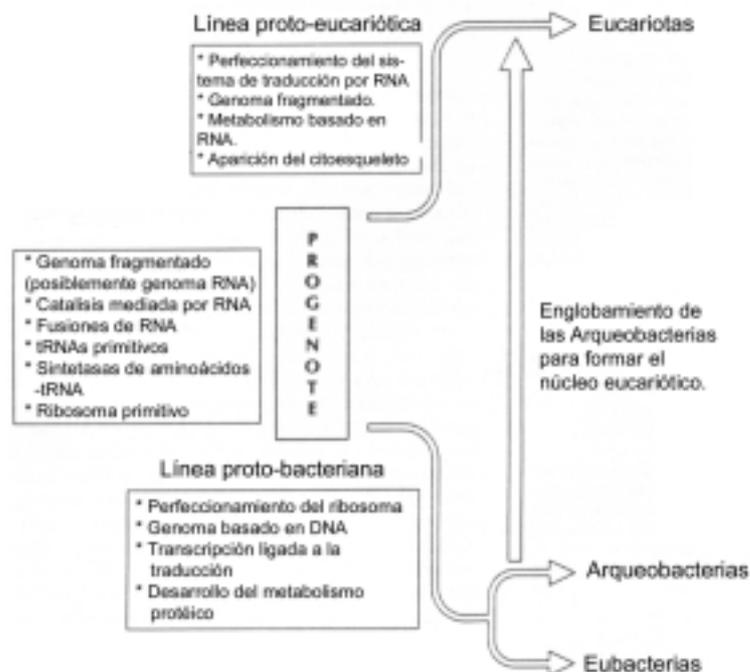
Esto permitió el desarrollo de vías metabólicas oxidativas que utilizaban oxígeno atmosférico. En particular, ciertas bacterias adaptaron cadenas de citocromos, ya utilizadas para producir ATP en la fotosíntesis, para la generación de ATP por fosforilización oxidativa, empleando la energía de coenzimas reducidos en las reacciones del ciclo de Krebs, en un sistema respiratorio aeróbico, que es energéticamente más eficiente que la respiración anaerobia. Con el desarrollo del ciclo del ácido cítrico y su mayor eficacia en la obtención de energía de los alimentos, se produjo un dominio de la comunidad biológica por parte de los organismos aeróbicos.

Según la mayor parte de los autores, fue posiblemente el aumento de la concentración de oxígeno lo que provocó la extinción de numerosos organismos anaeróbicos manifestándose lo que se conoce como el efecto Pasteur, designando así el fenómeno que permite a las bacterias facultativamente aerobias o anaerobias convertirse en

aerobias cuando hay suficiente cantidad de oxígeno. Rápidamente, aparecieron nuevas formas que colonizaron los huecos existentes y al actuar la selección natural quedaron solamente las formas mejor adaptadas. A este fenómeno se le denomina radiación adaptativa y en el caso concreto de las bacterias produjo una gran variedad de organismos heterótrofos anaeróbicos (fermentadores), heterótrofos aeróbicos quimio-autótrofos y foto-autótrofos, gran parte de los cuales persisten hasta el momento actual.

En definitiva, los procariotas son en términos evolutivos, el grupo de organismos más antiguos de la tierra a pesar de lo cual son los organismos más abundantes del mundo, reconociéndose en torno a 2.700 especies distintas. Como señala Audesirk (1996), el éxito de los procariotas se encuentra indudablemente en su gran diversidad metabólica y en su rápida tasa de multiplicación. Por otra parte pueden sobrevivir en muchos ambientes donde otras formas de vida no podrían desarrollarse e incluso en condiciones adversas, algunos procariotes pueden desarrollar esporas resistentes que les permite permanecer latentes hasta que las condiciones de nuevo les son favorables.

Figura 6. Origen y Evolución de los procariotas y eucariotas a partir del "progenote" según Sogin (1991).



Los caracteres diferenciales de los procariotas son la ausencia de importantes características estructurales y de ciclos reproductores, como la mitosis, la meiosis y la singamia, que en definitiva son una condición primaria y no una pérdida secundaria. Se trata de células esféricas o alargadas, por lo general con un diámetro de micrómetros. Las de menor tamaño tienen aproximadamente 0,1  $\mu\text{m}$  de diámetro, son más pequeñas que los virus más grandes, aunque algunas tienen un tamaño de 6  $\mu\text{m}$  de ancho y 60  $\mu\text{m}$  de largo. Generalmente poseen una envoltura protectora, rígida que rodea la parte externa de la membrana celular. Su material hereditario está contenido en un solo cromosoma, pero carecen de membrana nuclear que separe éste del resto de la célula.

Tampoco tienen mitocondrias y otros orgánulos en el citoplasma y se pueden replicar mediante fisión binaria. En condiciones óptimas, una célula procariótica se puede dividir cada 20 minutos y por lo tanto dar lugar a cuatro mil millones de células en menos de 11 horas (aproximadamente el mismo número de la población humana mundial actual). La capacidad de dividirse con rapidez permite que las poblaciones de bacterias se adapten rápidamente a los cambios de su ambiente. Otra de las características propias de los procariotas es su gran diversidad metabólica. La mayoría de las bacterias son heterotrófas, ya que pueden utilizar cualquier tipo de molécula orgánica, incluidos azúcares, aminoácidos, grasas, hidratos de carbono, polipéptidos y polisacáridos, mientras que otras son autótrofas, entre las cuales existen tres tipos diferentes de bacterias: las bacterias verdes, las fotosintéticas purpúreas y las cianobacterias.

En la naturaleza, las bacterias viven en una gran variedad de nichos ecológicos y muestran la riqueza correspondiente a su composición bioquímica. Se pueden reconocer distintos grupos: las Eubacterias son las formas más habituales y viven en el suelo, el agua, y los organismos vivos; las Arqueobacterias se encuentran en ambiente como ciénagas, profundidades marinas, aguas salobres y fuentes ácidas calientes; las Cianobacterias crecen mayormente en agua dulce, y suelen formar grupos, cadenas o filamentos. A pesar de su relativa simplicidad, las bacterias han sobrevivido durante más tiempo que cualquier otro organismo y en el momento actual constituyen el tipo de células más abundante de la tierra.

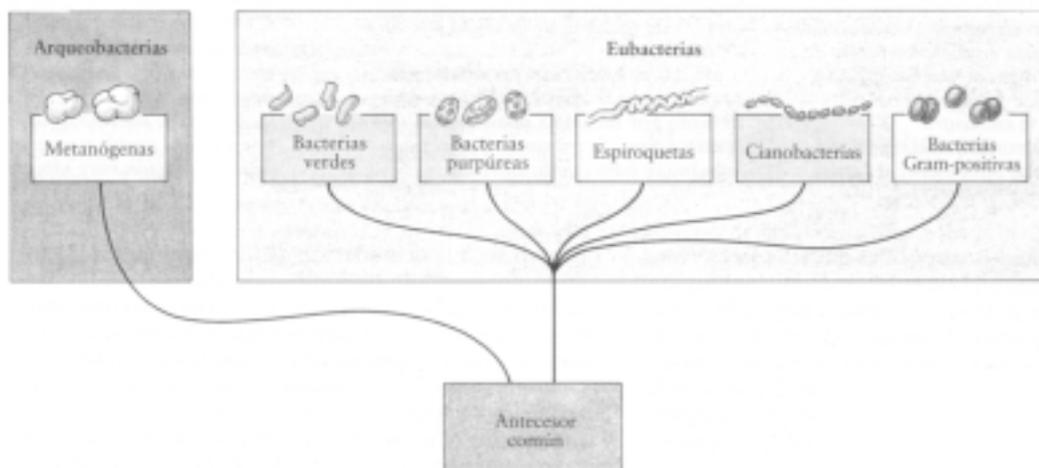
## **CLASIFICACION DE LOS PROCARIOTAS**

Hasta hace poco tiempo, la posibilidad de clasificar los procariotas en base a un criterio evolutivo parecía remota. La clasificación se realizaba atendiendo a determinados caracteres como el tamaño, morfología, aspecto de las colonias, tipo de nutrición presencia

o ausencia de esporas y propiedades de la pared para retener ciertos colorantes. Muchas de estas características no reflejan realmente las relaciones evolutivas aunque ciertamente pueden ser de importancia práctica.

En los últimos años, los estudios más detallados de la estructura celular y la bioquímica han desvelado y revolucionado los conocimientos sobre la filogenia de los procariotas, gracias a la aplicación de las técnicas de secuenciación de aminoácidos y nucleótidos y de hibridación de ácidos nucleicos. Todo ello, ha permitido conocer que existían bacterias muy bien adaptadas a las condiciones de vida en la Tierra durante las primeras etapas de la evolución biológica, que también tienen ARN de transferencia con secuencias de nucleótidos marcadamente diferentes de ARNts y parece ser que se constituyen uno de los grupos supervivientes de la línea evolutiva inicial de procariotas que dió origen a todos los demás procariotas. Uno de los descubrimientos más llamativos ha sido que unos pocos géneros de procariotas, a los que tradicionalmente se clasificaba con las Eubacterias, presentan diferencias respecto del resto de los organismos, por lo cual se ha propuesto colocarlos en un reino nuevo, las Archeobacterias, en las que se incluyen las bacterias metanógenas y ciertas bacterias que habitan en ambientes ácidos y con temperaturas altas. El resto de los procariotas se denominan colectivamente Eubacterias (las bacterias rojas y muchas de las bacterias púrpúreas) que forman parte del reino Monera.

Figura 7. Relaciones evolutivas de los principales grupos de procariotas según Curtis (1997).



## LOS EUCARIOTAS

*“Todos los seres vivos de la Tierra actual están relacionados entre si y con las células primitivas originales.”*  
(Curtis, 1997).

## ORIGEN Y EVOLUCION

Realmente, tras el origen de la vida celular, el primer avance en grado fue el de la célula eucariota que puede ser considerado como hecho más significativo de la evolución orgánica, lo cual se sucedió hace 1400-1500 millones de años ya que los organismos pluricelulares, evolucionaron a medida que las células fueron más complejas, produciéndose entonces una clara diferenciación de la función celular y de los tejidos.

El paso de los procariotas a los primeros eucariotas ha sido reconocido como uno de los sucesos más importantes de la evolución, solamente precedido en importancia por el origen de la vida misma y la evolución de las células fotosintéticas (Curtis, 1997). Una vez que se originaron los eucariotas, evolucionaron como organismos unicelulares durante 600 millones de años, y en este período sufrieron cambios importantes que afectaron principalmente a la reproducción asexual. En general los biólogos están de acuerdo en afirmar que la organización básica de la célula eucariota evolucionó una sola vez.

Sin embargo, llegar a conocer el origen de los eucariotas realmente es difícil, ya que prácticamente no existen fósiles en las rocas de más de 2 billones de años, razón por la cual se han propuesto numerosas hipótesis basadas inicialmente en los métodos tradicionales de anatomía comparada y paleontología así como en las técnicas más modernas de geoquímica orgánica, bioquímica comparada y más recientemente en la biología molecular, gracias a la cual se ha podido llegar a la conclusión de que la totalidad de los seres vivos actuales pertenecen a tres linajes unitarios: las Archeobacterias, las Eubacterias y los Eucariotas, y que el origen de estos últimos se produjo mediante asociaciones mutuales. Básicamente se han propuesto cuatro modelos alternativos sobre el origen de los eucariotas, que a continuación vamos a analizar cronológicamente.

La primera hipótesis fue propuesta por Margulis en 1970 y posteriormente ha sido apoyada y ampliada por Raven (1970), Schnopf y Brown en 1971 y Taylor en 1974, aunque no es compartida por otros autores como Raff y Mahler (1972) y Bogard (1975).

Probablemente la teoría de Margulis es la más completa ya que en ella se reúnen gran número de hechos: morfológicos, bioquímicos y paleontológicos, lo cual le permite afirmar que los orgánulos celulares de los eucariotas, incluidos los flagelos, centriolos y fibras del huso derivan de procariotas simbiotes que existían originalmente en las células huésped y que después se modificaron de varias formas. Propone en definitiva que las células adquirieron los precursores de las mitocondrias y de los cloroplastos rodeando a cierto tipo de bacterias.

En relación con las mitocondrias de los eucariotas, Raff & Mahler (1972) señalan que se originaron a partir de invaginaciones de la membrana celular interna, que primero formaron vesículas respiratorias unidas por membranas. Estas vesículas se convirtieron en mitocondrias mediante la adición de un plásmido con ADN procedente de otro procariota y capaz de sintetizar proteínas. Las mitocondrias de las células eucarióticas contienen su propio ADN que se encuentra presente en una sola molécula circular, de forma semejante al ADN de una bacteria y las mitocondrias contienen ribosomas que se parecen a los bacterianos tanto en tamaño como en los detalles de su composición química, incluyendo partes de las secuencias de nucleótidos de las moléculas de ARNr. Por tanto se cree que las mitocondrias derivaron posiblemente de bacterias relacionadas con las bacterias purpúreas que perdieron su capacidad fotosintética, aunque no hay conocimiento sobre las células que originalmente fueron hospedadoras, si es que existieron (cit Curtis, 1997).

Mahler (1972), en concreto, rechaza que los flagelos y el aparato mitótico procedan de microorganismos simbiotes y considera que tanto la síntesis de las proteínas dirigida por el núcleo como la síntesis proteica dirigida por las mitocondrias, así como otras actividades metabólicas se deben a presiones selectivas divergentes.

La tercera hipótesis fue formulada por Bogard en 1975 para explicar el origen del núcleo eucariota y el ADN contenido en los plástidos y en las mitocondrias. Este autor considera que todo el ADN de las células eucariotas se encontraba originalmente en el área nuclear, rodeado quizás por una membrana nuclear común y posteriormente se separaron bloques de genes procedentes del protonúcleo y se rodearon de sus propias membranas, con lo cual se formaron los plástidos y las mitocondrias.

En 1981, Margulis formuló otra hipótesis denominada endosimbiosis secuencial en la que reconoce que los orgánulos endocelulares, representados por las mitocondrias, los plástidos y los cilios junto con las formaciones citoplasmáticas con capacidad de replicación o ácidos nucleicos se originaron mediante una asociación simbiótica entre bacterias de vida libre (aeróbicas, fototróficas y espiroquetas) con microbios que proporcionaron el

nucleocitoplasma. Estas células y las bacterias atrapadas dentro de ellas iniciaron una asociación simbiótica que duró mucho tiempo y en la que la bacteria aeróbica permaneció viva e intacta, ya que el citoplasma de su depredador y huésped estaba lleno de moléculas alimenticias a medio digerir, que eran los restos del metabolismo anaeróbico.

El aerobio absorbía estas moléculas y usaba el oxígeno para completar su metabolismo, obteniendo enormes cantidades de energía. Los recursos eran tan abundantes que el aerobio había eliminado energía probablemente como ATP hacia el citoplasma de su hospedador y así nació la mitocondria. Otros organelos eucarióticos también pudieron originarse mediante la endosimbiosis y de hecho muchos paleobiólogos consideran que tanto los cilios, como los flagelos, los centriolos y los microtúbulos pudieron haber evolucionado a partir de una simbiosis entre una bacteria (espirilar) y una célula eucariota primitiva. Precisamente el descubrimiento en 1990 de que los centriolos poseen una pequeña cantidad de ADN apoya esta hipótesis, lo cual algunos interpretan como el remanente de ADN que originalmente poseía la bacteria simbiótica.

En relación con el origen del núcleo eucariota resulta más difícil de entender y por ello existen varias hipótesis que básicamente resumimos en dos. Una de ellas admite la posibilidad de que la membrana plasmática se invaginase, rodeando al ADN. Esto habría creado la membrana nuclear y además los pliegues pudieron haber producido el retículo endoplásmico como continuación de la membrana nuclear. Una hipótesis alternativa es que igual que muchos otros organelos eucarióticos, el núcleo surgió como resultado de la endosimbiosis de acuerdo con la teoría propuesta por Margullis. En este caso, la bacteria simbióticamente asociada tomó el control de su hospedador.

La teoría simbiótica secuencial asimismo postula que el genoma eucariótico no se diferenció del genoma del procarionta hospedador sino que tiene al menos un doble origen que proviene del hospedador en este caso una Arqueobacteria y de una Espiroqueta. Por ello, teniendo en cuenta que la mayor parte de los genes eucariotas han sido transferidos desde la mitocondria al núcleo del hospedador, el genoma eucariótico deriva de al menos tres genomas heterólogos que provienen del hospedador, de la espiroqueta y de la mitocondria.

Figura 8. Ciclo de una célula eucariota según Prescott (1998)

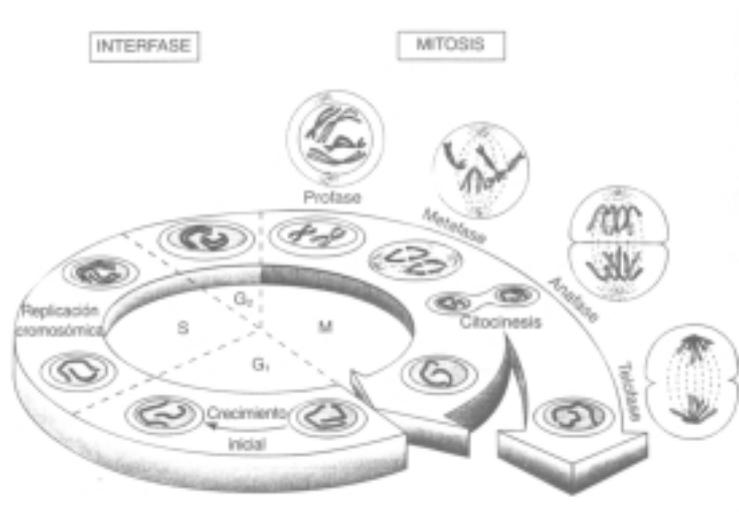
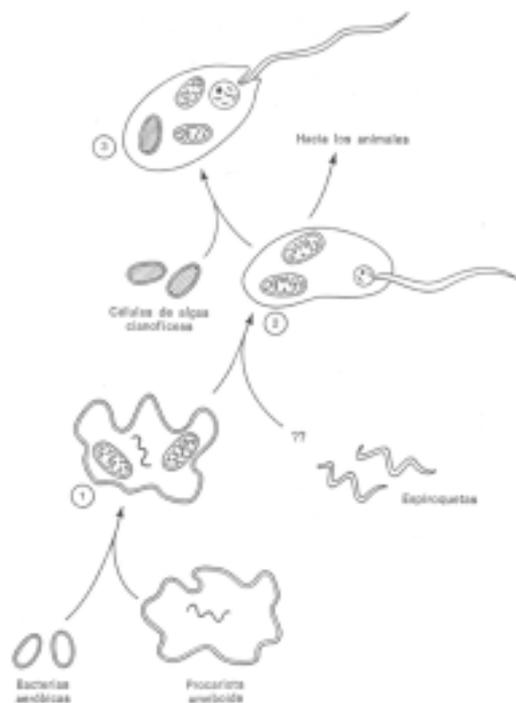


Figura 9. Origen de la célula eucariota. Teoría de la simbiosis (según Margulis, 1970).



Un año más tarde Cavalier-Smith (1987), formula su propia versión sobre la teoría simbiótica, según la cual, las mitocondrias y los cloroplastos se originaron solo una vez y no varias, a partir de bacterias fotosintetizadoras no sulfurosas y cianobacterias respectivamente y la conversión de las negibacterias (bacterias gram negativas entre las eubacterias) a mitocondrias y cloroplastos no ocurrió seriadamente en tiempos separados,

sino simultáneamente, en la misma célula hospedadora, hace aproximadamente 960 millones de años.

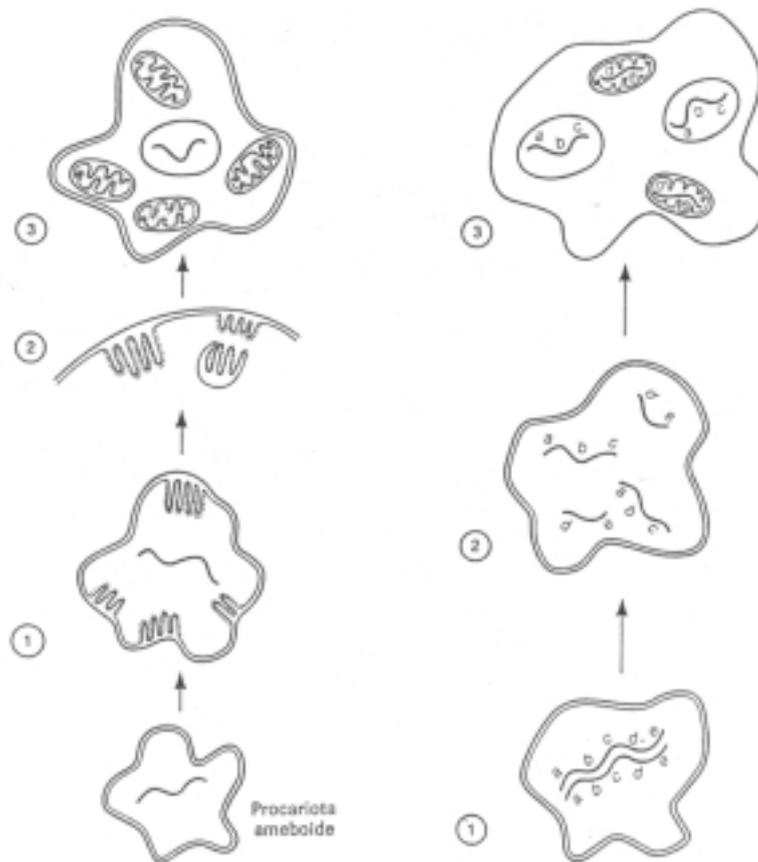
En este mismo año, Woese (1987) apoyó la hipótesis del progenote microaerófilo como origen común de eucariotas y procariotas, que vivió hace al menos 3.500 millones de años, y del que no han sobrevivido descendientes directos. La teoría sugiere que los eucariotas no proceden de los procariotas, sino que ambos derivan del mismo ancestro (progenote), que sería por lo tanto más simple que la más simple de las células actuales.

En 1989, Sleigh describe la evolución de los eucariotas a partir de una célula a la que denomina "Urkaryote", un fagotrofo anaeróbico que se alimentaba de bacterias y restos orgánicos que dominaban la tierra. El Urkaryote según afirma requería sistemas de membrana internos para la digestión fagotrófica y sistemas de citoesqueleto para la captura de presas y tenía el material nuclear aislado dentro de una envoltura nuclear, posiblemente para aislarlo de las actividades digestivas del citoplasma.

A partir de estas primeras células, se desarrollaron los eucariotas ancestrales, que tenían forma ameboides y evolucionaron como anaerobios fagotróficos alimentándose de células procariotas que dominaban la tierra y a medida que se fueron agotando los recursos naturales, necesitaron desarrollar enzimas para producir más moléculas orgánicas generando las vías metabólicas de los actuales eucariotas, que desarrollaron un aparato de Golgi, mitocondrias y evolucionaron dando lugar a los actuales protozoos, a los hongos y posteriormente a los metazoos. Una segunda línea evolucionó a partir del progenote mediante radiación adaptativa para dar lugar a las Arqueobacterias y a las Eubacterias.

En 1991, Sogin apoyó también la hipótesis del progenote originado hace 3,4-4 millones de años, como antecesor común de eubacterias, arqueobacterias y eucariotas, indicando que partir del progenote se produjeron dos líneas. La primera, como consecuencia de su capacidad para formar una pared y de aislar su información genética. Esta línea desarrolló un aparato de traducción sofisticado capaz de realizar la síntesis proteica, lo que en definitiva se convirtió en la maquinaria metabólica dominante en la línea protobacterial y dió lugar a las Arqueobacterias y Eubacterias.

Figura 10. Origen de las mitocondrias según la teoría de la invaginación. Teoría del bloque-clon de Bogorad.



Una segunda línea, según esta hipótesis, evolucionó de forma muy diferente, ya que retuvo un genoma fragmentado y desarrolló mecanismos de unión de ARN sofisticados. La mayor innovación en esta línea en la diferenciación de procariontas y eucariotas es el citoesqueleto, en realidad mucho más importante que la presencia o ausencia de un núcleo. La formación del citoesqueleto es de mayor importancia que el mero aislamiento genético de la segunda línea de descendientes del progenote, ya que el citoesqueleto de los eucariotas confiere la posibilidad de ingerir a otros organismos, lo cual no es posible en los procariontas.

Según este modelo, la línea protoeucariótica de descendientes englobó un organismo arqueobacteriano cuyo ADN se unió con el genoma protocariótico preexistente. Este hecho, condujo a la formación de las primeras células nucleadas. En esencia, el genoma arqueobacteriano aportó el ADN y la mayoría de regiones que codifican las proteínas que existen en los eucariotas contemporáneos, mientras que la línea proteucariótica aportó la información que codifica la síntesis del aparato de traducción y del citoesqueleto.

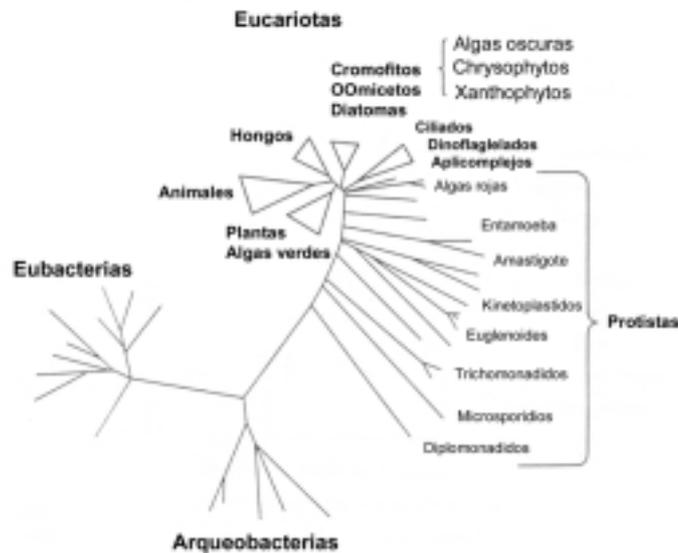
Precisamente la presencia de intrones en los genes ribosomales de las arqueobacterias refuerza la hipótesis de que éstas pudieron ser el ancestro nucleoplásmico de los eucariotas.

De acuerdo con esta hipótesis propuesta por Sogin en 1991, el núcleo se origina en la primera endosimbiosis que ocurrió entre un anucleado con citoesqueleto y metabolismo ARN dependiente y una protobacteria, con genoma organizado y ADN. Esta hipótesis parece explicar las diferencias que existen entre las filogenias basadas en las proteínas y las que se asientan en los ARNr. Por otra parte, de acuerdo con esta hipótesis, las filogenias basadas en la similitud entre proteínas, hermanan a Arqueobacterias y Eucariotas, frente a las Eubacterias, mientras que las que se basan en la comparación de los ARNr, destacan la relación entre Arqueobacterias y Eubacterias. Este modelo explica el mecanismo de replicación del ARN que se encuentra en los eucariotas y no se halla en los procariotas.

Figura 11. Evolución de los eucariotas a partir de los Urcariotas (según Sleight, 1989)



Figura 12. Asociación de arqueobacterias, eubacterias y eucariotas según Sogin (1991).



Tanto la hipótesis del progenote como la del origen endosimbiótico secuencial de los eucariotas se apoyan en el papel trascendental que la asociación simbiótica tuvo en la aparición y transformación posterior de los eucariotas. La diferencia entre ambas hipótesis radica fundamentalmente en el origen del núcleo. En la hipótesis del progenote el núcleo se origina en la primera asociación endosimbiótica entre un anucleado con citoesqueleto y metabolismo ARN dependiente y una protobacteria, con genoma organizado y ADN. Por el contrario, en la teoría endosimbiótica secuencial, el núcleo posterior al endoesqueleto que es la adquisición trascendental del proeucariota se produce por endocitosis que englobó el área citoplasmática donde se concentran los cromosomas.

En 1996, Cavalier-Smith realiza una revisión de todas estas hipótesis y considera como posibles las teorías simbióticas. De hecho, en el momento actual se ha corroborado en cierta medida la hipótesis de Margullis, al afirmar que las mitocondrias de los eucariotas debieron haber derivado evolutivamente de lo que en su día eran microorganismos de vida libre, ya que tanto las mitocondrias de los eucariotas como los cloroplastos contienen un pequeño fragmento de ADN cuya organización es semejante a la del ADN de los organismos procariotas. En los últimos años y gracias a la biología molecular se ha podido llegar a la conclusión de que la totalidad de los seres vivos actuales pertenecen a tres

linajes unitarios: las Arqueobacterias, las Eubacterias y los Eucariotas, y que el origen de estos últimos se produjo gracias a una serie de asociaciones mutuales.

En los últimos años las teorías simbióticas han sido muy controvertidas. Las pruebas que apoyan la teoría endosimbiótica, se basan fundamentalmente en el hecho de que tanto las mitocondrias como los cloroplastos se parecen a las bacterias en cuanto a tamaño y aspecto, contienen ADN circular, como las bacterias y se producen semiautónomamente. Los ribosomas de las mitocondrias y los cloroplastos se parecen más a los procariotas que los de la matriz citoplásmica eucariota y las secuencias de los genes de los cloroplastos y las mitocondrias para forma ARN ribosomal y ARN de transferencia son más similares a las secuencias de los genes bacterianos que a las de los genes nucleares eucarióticos de ARNr y de ARNt. (cit. Salomon y cols, 1998). Según Michels (1991) un buen ejemplo que apoya esta teoría radica en los glicosomas de los quinetoplástidos (microsomas específicos del género *Trypanosoma* como más representativo) que han tenido origen simbiótico a partir de bacterias gram positivas o Arqueobacterias.

Figura 13. Discrepancias entre (a) rRNA y b) proteínas de base filogenética según Sogin (1991).

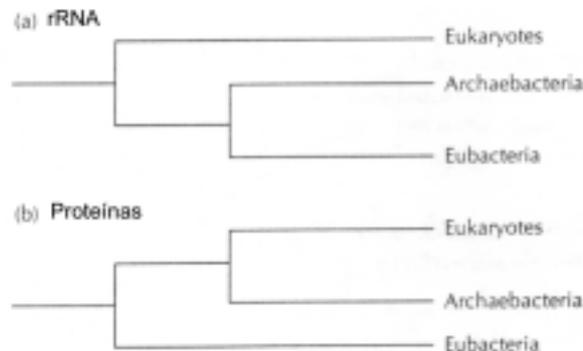
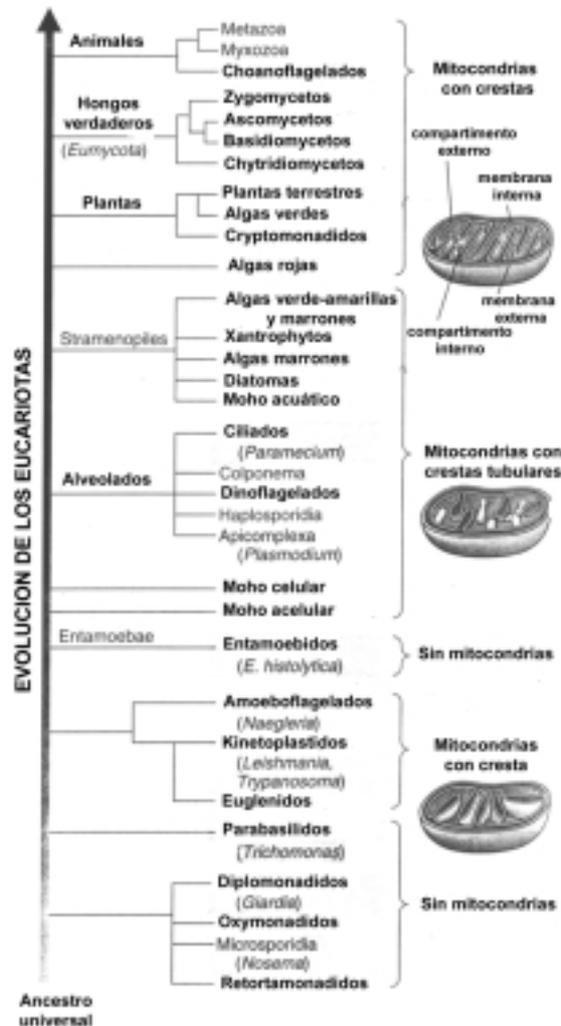


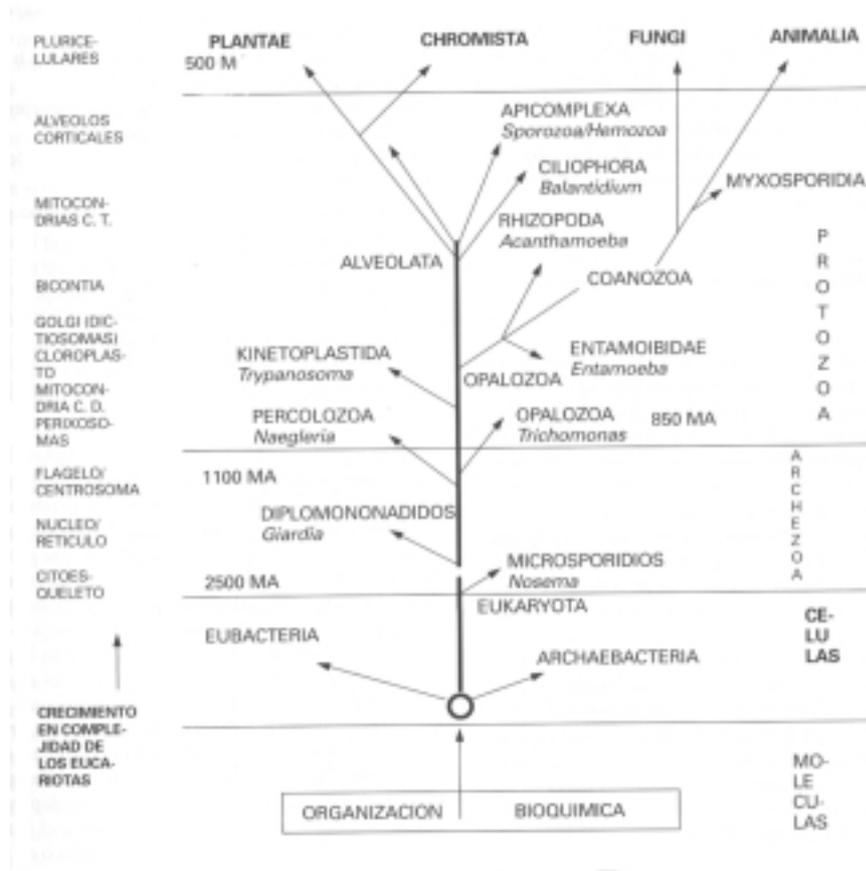
Figura 14. Filogenia de los eucariotas similares a los procariotas en base a comparaciones de secuencia del 18S rRNA (Curtis, 1993)



Basándose en los datos de Sogin (1991) y Cavalier Smith (1993), Martínez Fernández (1999), ha elaborado un esquema simplificado de las relaciones y antigüedad de los grupos eucariotas según los árboles producidos por la comparación de los ARN de las fracciones 18S junto con datos geológicos y hallazgos fósiles (figura 15).

Según este esquema, se observa la relación filogenética existente entre Eubacterias y Archeobacterias. Los eucariotas adquirieron citoesqueleto, núcleo, flagelo/centrosoma, mitocondrias y aparato de Golgi y a lo largo de su evolución han dado lugar a los Archezoa, Protozoa y posteriormente a los organismos pluricelulares (Plantae, Chromista, Fungi y Animalia).

Figura 15. Esquema simplificado de las relaciones y antigüedad de los grupos de eucariotas (posibles relaciones filogenéticas) según los árboles producidos por la comparación de los ARN de las fracciones 18S y datos geológicos y fósiles según Sogin (1991) y Cavalier Smith (1993) (tomado de Martínez Fernández, 1999).



## CARACTERES DE LOS EUCARIOTAS

En un principio la definición de las células eucariotas se basaba en el tamaño mínimo de los microfósiles, considerando que los eucariotas tenían un tamaño límite de 10  $\mu\text{m}$ . En el momento actual esta definición es obsoleta, ya que existen eucariotas que miden 1  $\mu\text{m}$ . Además, los primeros eucariotas y sus inmediatos descendientes fueron probablemente organismos frágiles que no se preservaron como microfósiles.

Los organismos cuyas células poseen núcleo reciben el nombre de eucariotas (eu=verdadero, o bueno, y karyon significa almendra o nuez). Las células eucariotas poseen ciertos orgánulos complicados que son semejantes entre sí en cuanto a su estructura supramolecular. Los más visibles son las mitocondrias que desempeñan un papel fundamental en la economía energética celular; los plástidos de los eucariotas autótrofos y los flagelos o cilios con una organización de 9+2 fibrillas. De los eucariotas que carecen de dichos orgánulos, sólo puede postularse con una probabilidad razonable que las algas rojas hayan carecido siempre de dichos flagelos. Otra semejanza consiste en la presencia del aparato mitótico en casi todos los eucariotas, incluidas las algas rojas.

Entre las características bioquímicas comunes a todos los eucariotas cabe citar la vía Embden-Meyerhof del metabolismo de la glucosa, la presencia universal de las oxidaciones del ciclo de Krebs y sobre todo la maquinaria de síntesis de las proteínas. Los ribosomas son de mayor tamaño que los de los procariontes.

Por otra parte, las células eucariotas tienen una membrana nuclear que delimita al núcleo, el cual contiene dos o más cromosomas. Durante el desarrollo de estos caracteres, el material nuclear fue aislado dentro de una envoltura nuclear, posiblemente para aislarlo de una sujeción inestable a una membrana plasmática desnuda y de las actividades digestivas del citoplasma. El ADN de los cromosomas eucarióticos forma complejos con cierta clase de proteínas llamadas histonas. Por otra parte, la presencia de múltiples cromosomas presumiblemente condujo a la necesidad de utilizar microtúbulos durante la mitosis eucariótica y la meiosis eucariota es probable que se desarrollase tempranamente.

Además las células eucariotas contienen algunos orgánulos y estructuras que faltan en los procariontes, tales como aparato de Golgi, retículo endoplásmico y vacuolas y la reproducción puede ser asexual o sexual. Los eucariotas pueden ser unicelulares o multicelulares. Su separación con los procariontes consiste en que, incluso en las formas más elementales, hay núcleo, retículo endoplásmico y citoesqueleto. Según Sogin (1991), el

citoesqueleto de los eucariotas les confiere la capacidad de ingerir a otros microorganismos, una estrategia que no poseen los procariotas.

Por otra parte, entre procariotas y eucariotas existe otra diferencia importante en lo que respecta a la tolerancia de oxígeno. Entre los procariotas las exigencias de oxígeno varían mucho. Ciertas bacterias no pueden crecer o reproducirse en presencia del oxígeno, se trata de los llamados anaerobios obligados. Otras por el contrario, toleran bien el oxígeno, si bien pueden sobrevivir en su ausencia son anaerobios facultativos. También hay procariotas que se desarrollan mejor en presencia de oxígeno, pero solo a bajas concentraciones, muy por debajo de la concentración de la atmósfera actual. Por último, existen procariotas totalmente aeróbicos, formas que no pueden sobrevivir sin oxígeno.

En contraste con esta variedad de adaptaciones, los eucariotas, fueron aeróbicos desde el principio y con muy pocas salvedades, tienen una absoluta necesidad de oxígeno, e incluso las posibles excepciones que pueden existir, parecen ser derivados evolutivos de organismos dependientes del oxígeno.

Este hecho está apoyado por la división celular a través de mitosis, proceso que puede considerarse como una característica definitiva del grupo. Muchas células eucariotas pueden sobrevivir temporalmente en ausencia de oxígeno e incluso pueden realizar algunas funciones metabólicas, sin embargo, parece ser que ninguna puede experimentar la mitosis a menos que el oxígeno esté presente aunque sea en bajas concentraciones. Esta observación nos lleva a una hipótesis sencilla: los procariotas evolucionaron durante un período en el que las concentraciones de oxígeno en el ambiente no eran constantes, mientras que cuando aparecieron los eucariotas, la cantidad de oxígeno era ya estable y relativamente elevada.

Los mecanismos bioquímicos a través de los cuales un organismo obtiene energía de los alimentos también proporcionan pruebas detalladas y diferenciales entre ambos organismos. En los eucariotas, el proceso metabólico central es la respiración, que en términos generales puede describirse como la combustión de la glucosa del azúcar con el oxígeno para producir dióxido de carbono, agua y energía. Algunos procariotas (los aeróbicos o los facultativos) también son capaces de respirar, pero muchos de ellos obtienen su energía únicamente del proceso más simple, de la fermentación.

En la fermentación bacteriana, la glucosa no se combina con el oxígeno, ni con ninguna otra sustancia extraña a la célula, se desdobra sencillamente en moléculas más pequeñas. Tanto en la respiración como en la fermentación, parte de la energía liberada a

través de la descomposición de la glucosa es captada en forma de enlaces fosfato ricos en energía, normalmente en moléculas de trifosfato de adenosina ATP. El resto de la energía se pierde en forma de calor.

Diferencias principales entre procariontas y eucariotas

	Procariotas	Eucariotas
Membrana nuclear	No	Si
Huso mitótico	No	Si (no)
Reducción meiótica del número de cromosomas	No	Si (no)
Recombinación por unión de gametos completos	No	Si (no)
Cromosomas		
Numero de cromosomas no homólogos distintos en el genoma básico	1	2-600+
Historias y proteínas ácidas formando complejo con el DNA	No	Si (no)
Condensación y relajación regular de los cromosomas durante el ciclo mitótico	No	Si (no)
Mitocondrias	No	Si
Cloroplastos	No	Si o no
Enzimas metabólicos en la membrana celular	Si	No
Cilios o flagelos con una disposición de 9+2 fibras	No	Si o no
Retículo endoplásmico	No	Si
Vacuolas	No	Si (no)
Aparato de Golgi	No	Si o no
Fagocitosis, pinocitosis	No	Si o no
movimiento ameboides, corrientes citoplasmáticas	No	Si o no
Síntesis molecular		
Naturaleza de los ribosomas citoplasmáticos	70S	80S
Naturaleza de los ribosomas de los orgánulos	No	70S

## Clasificación de los Eucariotas

A partir de la década de los años ochenta y gracias a la biología molecular, se han separado los seres vivos en tres ámbitos evolutivos diferentes: las Archebacterias, las Eubacterias y los Eucariotas. Por lo que respecta a los protozoos, desde el año 1882 en que Balbiani realiza la clasificación y hasta el año 1980 en que Levine propone una nueva clasificación de estos, han sido numerosos los autores que han realizado nuevas reclasificaciones. En el momento actual la clasificación vigente propuesta por Levine parece obsoleta y dado que la sociedad internacional de protozoólogos no se ha pronunciado la más adecuada parece la propuesta por Cavalier-Smith en 1996 y basada en criterios moleculares.

### CLASIFICACION DE LOS EUCARIOTAS

#### IMPERIO EUKARIOTA

#### Superreino Archezoa

Phylum Archamoebae. *Mastigamoeba*. *Pelomyxa*

Phylum Metamonada. Ordenes Diplomonadida: *Giardia*; Retortomonadida: *Oxymonadida*

Phylum Microsporidia. *Encephalitozoon*, *Nosema*.

#### Superreino Metakaryota

##### Reino Protozoa

Subreino Adctiozoa. Schizopyrenida: *Naegleria*, Pseudociliatida, etc.

Subreino Dyciozoa

Rama Parabasalia: Trichomonadida. *Trichomonas*, *Hypermastida*

Rama Bikonta

Infrarreino Euglenozoa

Subphylum Kinetoplastida: *Trypanosoma*, *Leishmania*

Infrarreino Neozoa

Parvirreino Ciliomixa: *Cercomonas*, *Amastigomonas*: Opalinata: *Opalina*; Mycetozoa, etc

Parvireino Alveolata

Phylum Dinozoa (dinoflagelados)

Phylum Apicomplexa (apicomplejos): *Eimeria*,  
*Plasmodium*, *Babesia*.

Phylum Ciliophora (ciliados): *Balantidium*.

Parvireino Actinopoda

Heliozoa, Radiozoa

Parvireino Neosarcodina

Rhizopoda: *Acanthamoeba*

Parvireino Entamoebida

Entamoebida, *Entamoeba*

Parvireino Mesozoa

Reino Plantae

Reino Animalia

Phylum Platyhelminthes

Clase Monogenea

Clase Digenea

Clase Cestoda

Phylum Nematelminthes

Clase Nematoda

Phylum Acantocephala

Clase Acanthocephala

Clase Eoacanthocephala

Phylum Annelida

Clase Hirudina

Phylum Arthropoda

Clase Arachnida

Clase Insecta

Reino Fungi

Reino Chromista

## PARASITISMO

“Todo ser vivo proviene de otro vivo”.  
(Virchow).

El parasitismo es una de las modalidades de asociación de los seres vivos, es decir de simbiosis, como mecanismo básico por el cual se crearon y diferenciaron los eucariotas. Como dice Poulin (1996), los parásitos representan una historia de vida fascinante teniendo en cuenta por una parte su tremenda variabilidad, su tamaño desde organismos microscópicos hasta macroscópicos, su localización, el desarrollo en órganos diversos, las múltiples formas de reproducción y las variadas migraciones intra y extraorgánicas, a las que se ven sometidos con el único fin de mantener la especie. Esta variabilidad es el resultado de una adaptación genotípica y fenotípica.

El parasitismo, es una asociación antagónica e inestable entre dos seres de distinta especie, de los cuales el más pequeño, el parásito vive de modo temporal o permanente en otro ser más organizado, el hospedador, alimentándose a sus expensas y causándole un daño potencial o actual. El parásito depende metabólicamente y evolutivamente del hospedador, estableciendo contacto e intercambio macromolecular, con lo cual de forma actual o potencial ocasiona acciones patógenas o modificaciones del equilibrio homeostático del hospedador y de la respuesta adaptativa de su sistema inmunitario. Según Martínez Fernández (1999) el parasitismo se puede asimilar a un fenómeno peculiar de megaevolución que es el resultado de una especiación y se encuadra en el mecanismo universal de la evolución.

Algunos autores como McInnes (1976), Nee y Maynard Smith (1990), consideran que los parásitos dependen de expresiones génicas de sus hospedadores, al haber perdido sus mecanismos génicos. Inversamente, los parásitos adquieren, por convergencias adaptativas o por otros mecanismos, información similar a la de sus hospedadores, lo que les convierte en mejores parásitos, evadiendo mejor la defensa inmunitaria. El intercambio macromolecular o el diálogo químico entre el parásito y su hospedador, según Despommier (1990) será una parte esencial de la Parasitología del futuro.

Realmente el éxito del parasitismo radica en la acomodación y en la supervivencia, es decir el éxito del parásito se mide no por los trastornos que causa a su hospedador, sino por su capacidad para adaptarse y para integrarse al medio interno de este último. Desde el

punto de vista inmunológico, el parasitismo puede considerarse un éxito si el parásito se integra en el hospedador de manera que no se le considere exógeno.

Según Cheng (1986), los orígenes y la evolución del parasitismo requieren que un gran número de parásitos potenciales deban tomar contacto con el posible hospedador con el fin de formar una asociación y conforme mayor es la frecuencia con la que toman contacto, mayores serán las probabilidades de asociarse.

Jones (1967) (cit.Cheng.1986), señala tres hipótesis como punto de partida del parasitismo:

- la ingestión del protoparásito por su hospedador.
- la inyección mediante la intervención de algún tipo de artrópodo vector.
- la invasión activa por parte de los mismos protoparásitos.
- El protoparásito debe ser capaz de atravesar los mecanismos defensivos del futuro hospedador y los dos organismos deberán establecer algún tipo de relación que los lleve a una situación en la que uno de los miembros dependa nutricionalmente del otro.

El término parásito procede del griego y significa "sentado al lado del alimento". La generalización biológica se debe a los médicos veterinarios romanos que denominaron así a los animales que vivían y se alimentaban de otros. Este concepto se completó al determinar la naturaleza de la asociación, el carácter fisiológico de la misma, la interdependencia bioquímica con tendencia a la estabilidad por pérdida o adquisición mutua de información genética y todo ello dentro de un contexto ecológico, teniendo en cuenta que el medio del parásito está representado por el propio hospedador.

Existen diversas categorías de parásitos dependiendo del hospedador, así se habla de zooparásitos y fitoparásitos. Dependiendo de su localización, se diferencian en ectoparásitos (parásitos externos) y endoparásitos (parásitos internos) englobando en este caso tanto a los parásitos intracelulares como extracelulares. Considerando el ciclo vital, hay parásitos de ciclo directo que se denominan monoxenos o de ciclo indirecto o heteroxenos. Los parásitos autoheteroxenos son aquéllos cuyos hospedadores actúan primero como hospedadores definitivos y luego son hospedadores intermediarios.

Otra forma de clasificar los parásitos relacionada con el tipo de dependencia que estos tienen con el hospedador, por lo cual pueden ser obligados o facultativos, y finalmente el tiempo de permanencia en el hospedador permite diferenciar entre parásitos temporales y permanentes.

Toda esta gran variedad de parásitos y sus diversos comportamientos en la asociación con el hospedador hace que sea enormemente complejo el determinar el origen y la edad del parasitismo.

## **ORIGEN Y EDAD DEL PARASITISMO**

Todos los autores están de acuerdo en afirmar que el parasitismo se remonta a millones de años. Según Markel y Voge (1990) surgió muy pronto en la historia de los organismos vivos, aunque según Price (1980) determinar el momento en que se produce esta asociación es puramente especulativo ya que los hallazgos fósiles más antiguos son relativamente recientes y además escasos. Solamente se han encontrado huevos de nematodos en las heces fósiles de reptiles procedentes del mesozoico, escorpiones fósiles procedentes del carbonífero y una pulga *Paleopsyella klebsiana* e insectos procedentes de oligoceno que estaban incluidos en el ámbar.

El análisis del parasitismo nos induce a pensar que éste nació probablemente de forma diferente en los distintos grupos conocidos actualmente aunque en todos los casos se trata de una asociación que se ha desarrollado gracias a la adaptación que se ha producido entre los dos asociados, el parásito por un lado y el hospedador por otro logrando un equilibrio en dicha relación; no obstante, el parásito suele evolucionar de forma más lenta.

Todos los documentos paleontológicos que poseemos permiten pensar en que la diferenciación de los grandes grupos de seres vivos se produjo de forma uniforme, aunque el análisis de secuencias ribosómicas ha puesto de manifiesto que los parásitos son extremadamente divergentes, con distancias de magnitud mayor que las que puedan existir entre mamíferos y peces (Tait, 1990).

Parece ser que los parásitos fueron originalmente seres de vida libre y los ancestros de los actuales parásitos fueron capaces de encontrar un medio bioquímico y biofísico tal que pudieron adaptarse de forma relativamente sencilla. El parasitismo ha tenido más de un origen filogenético en muchos períodos de tiempo ya que es poco probable que todas las especies hayan seguido idénticas vías evolutivas. Por otra parte, los mecanismos determinantes del cambio a una forma de vida parásita pudieron ser muy variables, entre las cuales en unos casos pudo ser la necesidad de alimento o de cobijo y en otras fue una asociación meramente accidental.

Según Corlis (1960) (cit. Cheng,1986) la asociación parásito hospedador se ha producido al establecer contacto los parásitos potenciales con un posible hospedador, siempre que los protoparásitos hayan sido capaces de atravesar los mecanismos defensivos del futuro hospedador y una vez logrado ambos organismos tienen que haber establecido algún tipo de relación en la cual uno de los dos miembros dependa nutricionalmente del otro.

Así pues los orígenes de las actuales especies parásitas son realmente muy diversos. El endoparasitismo podía estar asociado con hábitos inicialmente ectoparásitos tal como sucede con los actuales hemoparásitos, este es el caso de las especies de *Plasmodium* productoras de Malaria en el hombre, las cuales fueron originalmente parásitos exclusivamente de la boca de invertebrados, y éstos posteriormente los inocularon con sus hábitos succionantes y después de forma gradual pasaron al torrente circulatorio, donde hallaron condiciones más favorables de desarrollo. Esto mismo sucede con otras especies de protozoos como *Babesia* o *Theileria* inicialmente parásitos de garrapatas y posteriormente de un amplio grupo de especies animales y más recientemente del hombre.

En otros casos provino de cambios en los instintos de oviposición de esos organismos primariamente de vida libre como sucede con las hembras del díptero *Wholfartia magnífica* que deposita las larvas en úlceras o heridas, pero también en la boca, en los ojos o en la nariz tanto del hombre como de los animales. En ocasiones, el endoparasitismo pudo tener un origen meramente accidental por la ingestión de huevos o larvas de vida libre lo cual en algunas especies ha conducido a una forma de parasitismo obligado, disminuyendo las fases larvas de vida libre, como sucede con los Ascáridos, en que las larvas se desarrollan en el interior de los huevos eliminados al medio ambiente y solo se liberan cuando el huevo es ingerido por otro hospedador.

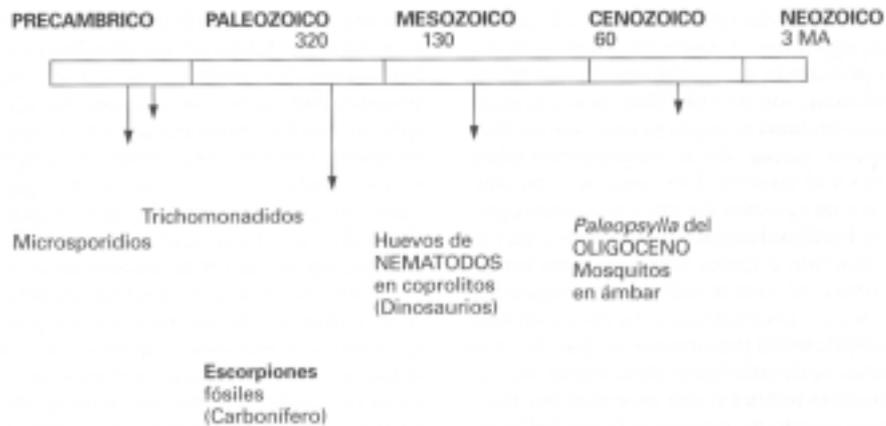
En el caso de ciertos rhabdítidos de ciclo complejo caracterizado por la alternancia de generaciones libres y parásitas es representativo de un primer paso de parasitismo facultativo que evolucionó en otras especies a una forma de parasitismo obligado, disminuyendo las fases larvianas de vida libre. Un buen ejemplo está representado por las especies del género *Strongyloides* actualmente parásitas del hombre, y de diversas especies animales donde realizan una migración endógena, aunque también pueden sobrevivir como especies de vida libre. Un caso extremo estaría representado por aquellas especies que sufren una adaptación completa a su hospedador, al cual no abandonan en ningún momento de su vida, como ocurre en las especies del género *Trichinella*.

Por el contrario los orígenes del ectoparasitismo probablemente deriven en muchos casos de una asociación inicialmente simbiótica que posteriormente derivó a un parasitismo, o de formas predadoras que especializaron progresivamente sus hábitos alimentándose de sus presas durante períodos de tiempo cada vez más prolongados hasta que el contacto llegó a hacerse imprescindible como señala Dogiel (1964). Las diversas formas de ectoparasitismo que hoy en día encontramos entre los ectoparásitos, desde el parasitismo accidental, permanente, ocasional, facultativo, etc, permite deducir que se trata de un proceso de cambio de forma de vida que para ciertos grupos todavía es relativamente reciente. Realmente los artrópodos ofrecen un particular ejemplo evolutivo con grandes modificaciones desde un parasitismo accidental, ocasional, facultativo, hasta un parasitismo permanente, lo cual permite deducir que se trata de un proceso de cambio de forma de vida que para los artrópodos es relativamente reciente.

Así por ejemplo, los mosquitos parásitos difieren poco de los insectos predadores ya que la relación con sus hospedadores se reduce a un contacto temporal en el momento de alimentarse, mientras que otros artrópodos como los piojos, establecen un contacto prolongado con sus hospedadores en los que desarrollan todo su ciclo biológico. Otros como sucede con los ixódidos, han tenido que adaptarse a biotipos abiertos a hospedadores que no utilizan lugares permanentes como refugio, tal es el caso de los ungulados.

En algunos artrópodos como sucede con los dípteros del género *Lucilia* o *Calliphora*, posiblemente el cambio de hábitos alimenticios ha podido ser determinante para justificar la transición de larvas que posiblemente eran necrófagas, y han evolucionado al parasitismo al ser depositadas en tejidos muertos, heridas o úlceras. De forma análoga, la sustitución gradual de la polifagia por la monofagia también ha podido tener un papel determinante en el origen de algunos ectoparásitos como sucede con algunas especies hematófagas, los hipobóscidos por ejemplo presentan vestigios de alas indicativos de una vida previa independiente. Lo mismo sucede con los dípteros del género *Glossina* frente a otras especies de mosquitos que alternativamente son fitófagos o hematófagos (phlebotomos por ejemplo).

Figura 16. Orígenes del parasitismo (según Martínez Fernández, 1999).



## **EVOLUCION DEL PARASITISMO**

Según Ayala (1999), el proceso de la evolución consiste en la transformación gradual de unos organismos en otros, lo que permite reconocer las relaciones de parentesco entre especies descendientes de un mismo antepasado. En definitiva, la evolución consiste en cambios en las frecuencias génicas y en su organización con la consiguiente adaptación al medio, lo cual supone un cambio en la composición genética de la población. Las variaciones genéticas hicieron que unos individuos estuvieran mejor adaptados que otros para sobrevivir y reproducirse en un determinado ambiente (Schopf 1975), de esta forma los caracteres hereditarios de los organismos mejor adaptados estuvieron cada vez más representados en las generaciones siguientes. La aparición de nuevas formas de vida, a través de este principio de la selección natural, determinaron a su vez grandes cambios en el ambiente físico, alterando en consecuencia las condiciones de la evolución.

## **ORIGEN Y EVOLUCION DE LOS PROTOZOOS**

En 1818, Goltz describe los protozoos como animales primarios dentro de los eucariotas. En 1860, Hogg describe el reino Primigenium formado por protoctistas (animales primarios) y posteriormente Haeckel los denomina protistas, basándose en un error filogenético: la idea de un origen polifilético para las células eucariotas. El término protista también es utilizado por Corliss en 1984 para designar a ciertos grupos de eucariotas

clasificados como algas, protozoos y hongos flagelados y define a los protozoos como protistas eucariotas, fundamentalmente unicelulares.

En 1993, Cavalier-Smith establece el reino Protista como una unidad individualizada y considera cierta la pervivencia de representantes vivos anteriores al paso simbiótico de la formación definitiva de los eucariotas. Los biólogos están de acuerdo en afirmar que los protistas modernos representan una agrupación de varias líneas evolutivas diferentes y que la clasificación está sufriendo un cambio importante gracias a la bioquímica molecular, por lo cual se dividen en tres grandes grupos: los protozoos, los mixomicetos y ficomicetos y las algas.

El término protozoo según Martínez Fernández (1999) es genérico y convencional, siendo utilizado para englobar numerosos grupos de eucariotas unicelulares de origen distanciado y relaciones remotas. Algunos autores han descrito los protozoos como acelulares o no celulares, sin embargo parece lógico considerarlos como organismos esencialmente unicelulares que han adaptado sus componentes celulares por varios caminos en una gran diversidad de experiencias evolutivas, algunas de las cuales han producido un tipo de células complejas.

Los protozoos constituyen los primeros grupos separados y evolucionados de los eucariotas y la biología molecular y la sistemática indican que existen diferencias génicas entre los distintos grupos, que en algunos casos superan las diferencias que se observan entre un animal superior y una planta verde. Constituyen un grupo de organismos diversificados, los cuales en su mayoría son heterótrofos unicelulares que ingieren su alimento y generalmente se reproducen asexualmente por simple división celular, aunque algunos también tienen ciclos sexuales con meiosis y fusión de gametos haploides, dando lugar a cigotos diploides.

Son organismos unicelulares, aunque puedan existir grupos con dos núcleos, o incluso con muchos núcleos. Son de pequeño tamaño (en torno a 1  $\mu\text{m}$  y 50  $\mu\text{m}$  de un foraminífero), sin separación entre lo somático y lo germinal, por lo que cuando un protozoo se reproduce sexualmente, todo el individuo se transforma en gamonte generador de gametos de uno u otro sexo. Numerosos protozoos tienen alimentación heterótrofa y abundan las especies de hábito parásito.

Se diferencian de los procariotas en que, incluso las formas más elementales tienen núcleo, retículo endoplásmico y citoesqueleto. Las mitocondrias están presentes en todos los protozoos aerobios, ya que proporcionan la energía para las actividades biosintéticas y

motoras. Estas mitocondrias polimórficas están limitadas por dos membranas. Por otra parte, se diferencian de las plantas en que éstas tienen en su citoplasma plástidos (cloroplastos) con doble membrana y almidón en el propio plástido o en el citoplasma y la casi universal ausencia de fagotrofismo (Cavalier-Smith, 1996).

Los protozoos tienen un origen polifilético aunque según Anderson (1987) existen en el grupo dos diferencias importantes en relación con la forma en que se produce la mitosis. Este autor denomina "mitosis abierta" a aquellos casos en que la membrana nuclear se reabsorbe durante la profase y la telofase, y los cromosomas se disponen en el polo opuesto de la célula formando dos cromosomas hijos que posteriormente quedan encerrados en una nueva cubierta nuclear. Por el contrario otros protozoos tienen lo que denomina "mitosis cerrada", en la cual la membrana celular permanece intacta y los cromosomas están recubiertos por la cubierta nuclear. Sin embargo, esta hipótesis ha sido criticada por Sleight y Corliss (1972), al no admitir esta base de diferenciación. Todos los autores están de acuerdo en afirmar que los protozoos son muy antiguos, que han tenido un origen polifilético y han evolucionado durante largos períodos de tiempo, con lo cual unos se han adaptado a diversos medios mientras que otros solamente están adaptados a medios restrictivos.

Según Curtis (1993) todos los documentos paleontológicos que poseemos permiten pensar que los protistas, proceden del precámbrico y constituyen un conjunto polifilético en el que se encuentran las formas parasitarias más antiguas que dominaron la vida en la tierra hace  $(1,5 \times 10^9)$  millones de años) y que han continuado evolucionando como organismos unicelulares, aunque también engloban otras células de mayor complejidad que han adaptado sus componentes celulares por varios caminos en una gran diversidad de experiencias evolutivas y que han desarrollado especializaciones diferentes, por lo cual se han producido diferentes líneas que según Sleight (1989) representan ramas independientes antiguas del árbol de la evolución, algunas de las cuales han sido reconocidas por algunos autores con categoría de phylum.

En el momento actual la aplicación de la biología molecular en el estudio de la composición de los ARNs de la fracción 18S ribosomal ha permitido establecer la filogenia de las especies parásitas. Se considera que tanto los Arqueozoos, como los Microsporidios, son los más antiguos, anteriores a la incorporación de los simbioses (hace 1100 millones de años) y además tienen mecanismos propios para la vida parásita y lo mismo sucede con otros arqueozoos como *Giardia duodenalis*, organismos flagelados que se encuentran en un medio anaeróbico rico en nutrientes, el intestino por lo cual su adaptación al parasitismo fue fácil.

En 1998, Poulin ha establecido la filogenia de los protistas Diplomonádidos basándose en 23 caracteres estructurales y en un trabajo de Siddat (1993). Establece que los Diplomonadidos filogenéticamente proceden de dos líneas, una de vida libre y otra parásita según la cual los primeros Diplomonádidos están representados por *Giardia*, lo cual coincide con Cavalier-Smith y otros autores. Siguen el género *Octomitus* y *Spiroucleus*, que han tenido un ancestro fijo. Los géneros *Hexamita*, *Treponema*, *Trimitus*, *Enteromonas* y *Chilomastix*, son los últimos filogenéticamente y el ancestro ha sido de vida libre y parásita en cinco ocasiones.

Los siguientes en antigüedad y los últimos en disponer de ribosomas son los Mastigófora o flagelados pero en su mayor parte son especies parásitas entre las cuales podemos mencionar entre otros los Trichomonadidos, como *Tritrichomona foetus* o *Trichomona vaginalis*, que poseen aparato de Golgi asociado a raíces flagelares. Precisamente su microaerofilia representa un fenómeno de adaptación al parasitismo, y al disponer sólo de hidrogenosomas les acerca en edad a los Arquezoos.

Dentro de los flagelados, los Kinetoplástidos (los géneros *Leishmania* y *Trypanosoma* incluyen una gran variedad de especies). El género *Trypanosoma* es un buen representante del grupo, es polifilético posee centrosoma y estructuras derivadas, mitocondrias, perixosomas tales como glucosomas y apareció en el período Cámbrico hace 500 millones de años, asociándose con las glossinas muy posteriormente. Actualmente engloba un elevado número de especies que parasitan al hombre (*T. gambiense* y *T. rhodesiense*) especies endémicas en África y *T. cruzi* en el cono sur americano) aparte de otras especies que parasitan a los mamíferos domésticos y silvestres principalmente de África, aunque algunas son cosmopolitas.

Según afirma Léger (1904), ha existido un ancestro común para estas especies y añade que inicialmente eran de vida libre y posteriormente evolucionaron hacia el parasitismo al asociarse con artrópodos y subsiguientemente con los vertebrados sobre los que los artrópodos ectoparásitos se nutren. No representan más que una adaptación secundaria de un parasitismo primitivamente intestinal en un invertebrado, hipótesis que ha sido aceptada por numerosos autores como Laveran y Mesnil, Baker, Nicoli y Quilici y por el propio Hoare, mientras que Minchin opina que los trypanosomas por el contrario eran parásitos de vertebrados que accedieron a la sangre y posteriormente a los invertebrados (cit. Hoare, 1972).

Los siguientes protistas en antigüedad son los protozoos más primitivos, los Percolozoa. Estos organismos son de vida libre, en el agua, aunque actualmente están adaptados al parasitismo, por ejemplo *Naegleria fowleri* parasita al hombre. Por otra parte, las especies de *Naegleria* son un buen ejemplo sobre su origen flagelado, ya que en estado vegetativo de trofozoíto adoptan indistintamente forma ameboide o flagelada.

Por su parte los amoeboflagelados o Sarcomastigoros, parecen seguir en antigüedad a los flagelados y de hecho se especializaron al principio presumiblemente en dos direcciones principales: supresión de la fase ameboide, y supresión de la fase flagelada. La siguiente ruta dió lugar a las últimas amebas, que presentan reducción de órganos y predisposición al parasitismo como sucede con *Entamoeba histolytica*.

Los últimos protozoos que accedieron al parasitismo son los más recientes en la reconstrucción filogénica molecular, es decir los apicomplejos, poseen mitocondrias con crestas tubulares y engloban especies de gran interés parasitológico (*Toxoplasma gondii*, *Sarcocystis*, *Babesia* y *Theileria*). Algunos apicomplejos y más concretamente los hematozoos aconoideos (siguieron un camino paralelo al de los kinetoplástidos, adaptándose al parasitismo sobre los artrópodos y desde estos alcanzaron a los vertebrados cuando estos dominaron la tierra desde finales del carbonífero, con la masividad de la era secundaria y los reptiles y dinosaurios.

Los últimos protozoos en antigüedad son los Cilióforos o ciliados que al mismo tiempo son los más complicados y especializados. De forma semejante a otros protozoos, parece ser que proceden de los flagelados según Sleight (1989); posteriormente desarrollaron e incrementaron el número de organelos locomotores y subsiguientemente un complejo pelicular y se diversificaron en dos grupos: los Postciliodesmatóphora y los Cyrtophora. En el primer grupo se engloban los oligotrichos y en el segundo entre otros los Peritricos.

Poseen cilios y dos tipos de núcleos conocidos como macro y micronúcleo habiendo desarrollado un complejo proceso para intercambiar la información genética, mediante el cual las células se conjugan y los micronúcleos haploides formados por meiosis se intercambian. En su mayor parte los ciliados son comensales, y solamente algunas especies son parásitas; tal es el caso de *Balantidium coli* que parasita el intestino del cerdo y del hombre, mientras que otras especies parásitas de peces como *Ichtiophthirius multifiliis* o *Chilodonella* son ectoparásitos.

Figura 17. Transformación morfológica sucesiva de los seres vivos basado en las revisiones de Sogin (1991) y Cavalier-Smith (1993) (Martínez Fernández, 1999)



Figura 18. Interpretación del esquema que propone Cavalier-Smith, 1981. En él se separan definitivamente, entre los protistas, los Archeozoa (arqueoos) de los Metacariota que engloba a protozoos y cromistas.



Figura 19. Evolución de los ciliados (según Sleight, 1989)

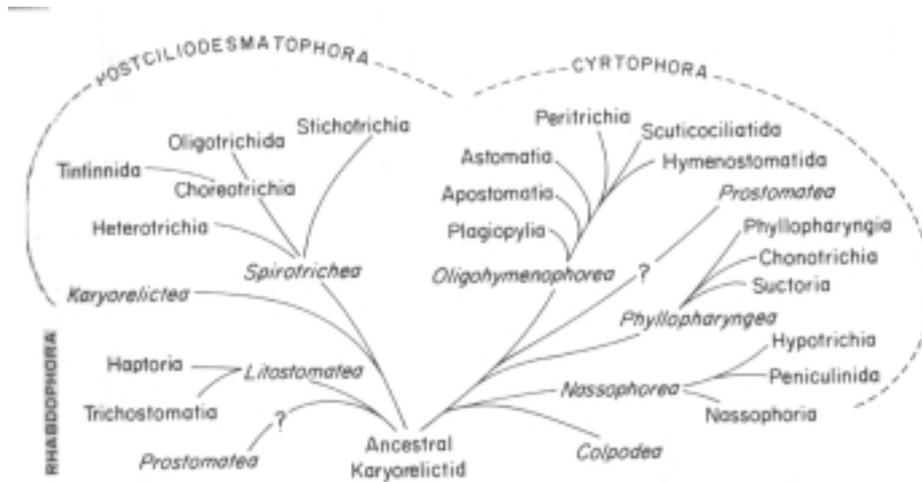


Figura 20. Filogenia de los protozoos Diplomonádidos, basado en el análisis de 23 caracteres ultraestructurales (Poulin, 1998).

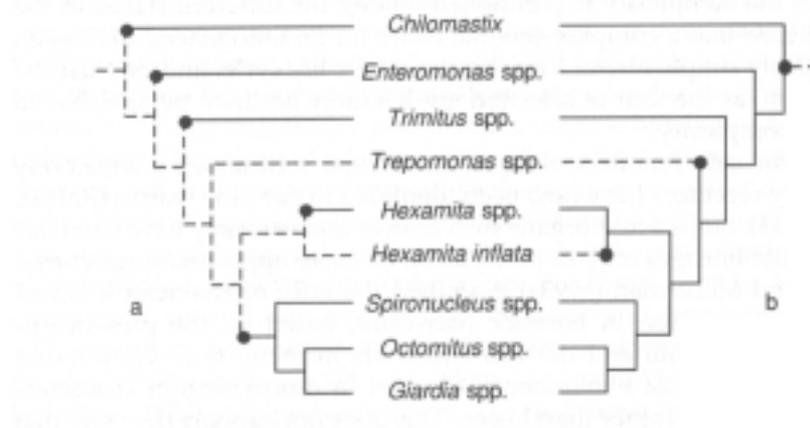


Figura 21. Esquema de evolución de los flagelados según Sleight (1989)



Figura 22. Mapa filogenético de los principales grupos de Protozoos según Anderson (1987), basado en los datos de Whitaker (1969), Margulis (1974) y Sleigh (1986).



## PARASITOS PLURICELULARES-METAZOOS

La mayor parte de los parásitos pluricelulares son helmintos denominados en términos vulgares "gusanos" por su forma vermiforme aunque se engloben en este término organismos muy distintos entre sí que constituyen sin duda el grupo de parásitos pluricelulares más importante. Las principales ventajas de la pluricelularidad radican precisamente en la repetición celular, lo cual conlleva la posibilidad de vivir más tiempo, incrementar la capacidad reproductiva y por ende la expansión de la especie, tener mayor tamaño y en definitiva tener mayor estabilidad fisiológica.

Los helmintos que nos interesan como parásitos pertenecen a cuatro phylum o tipos diferentes del reino animal: Platelminfos o vermes planos con simetría bilateral y cuerpo generalmente alargado que incluyen los helmintos de más baja organización, los Nematodos, los Acantocéfalos y los Hirudinos.

Los Platelminfos están aplanados y la mayor parte están deprimidos dorsoventralmente y al contrario que la mayor parte de los parásitos multicelulares no poseen cavidad corporal, sino que los órganos se encuentran incluidos en una especie de parénquima esponjoso o un tejido de relleno. Carecen de formaciones esqueléticas y de aparato circulatorio y respiratorio y la mayoría son hermafroditas aunque la fecundación es cruzada. En muchos casos carecen de aparato digestivo o si lo tienen carece de ano y el sistema excretor consta de protonefridios. Dentro del phylum Platyhelminthes, se han considerado tres clases, de las cuales bajo el punto de vista parasitario tienen interés los Trematodos y Cestodos.

Dentro de los Trematodos se incluyen los Monogenea, Digenea y Aspidogastrea. Los primeros son ectoparásitos de peces, anfibios, reptiles, crustáceos, cetáceos y cefalópodos, aunque incluso algunas especies son endoparásitas y comprenden 11 familias con un total de 24 géneros. Los Digenea comprenden más de 40.000 especies endoparásitas de vertebrados algunas de las cuales tienen una gran importancia desde el punto de vista económico y sanitario (*Fasciola hepática*, *Dicrocoelium dendriticum*, *Schistosoma haematobium*, etc). Comprenden 29 familias y 82 géneros que parasitan a diversas especies de mamíferos incluidos el hombre y las aves. Las especies de los Digenea se caracterizan por su gran especificidad de hospedador intermediario representado por moluscos, mientras que en general son poco específicas en los hospedadores definitivos.

Los Cestodos son helmintos en forma de cinta, sin cavidad corporal ni tubo digestivo con un tamaño variable desde unos milímetros hasta varios metros (*Taenia saginata* mide 20 metros de longitud). Viven como adultos en el lumen intestinal de los hospedadores vertebrados y como larvas en los tejidos de vertebrados e invertebrados. Una de sus principales características es la presencia del escólex con órganos adhesivos conocidos como ventosas o botridios en otras especies. Comprenden un elevado número de especies incluidas en 14 familias y 13 géneros.

Los Nematodos son en muchos aspectos un mundo aparte, una rama lateral de los metazoos ya que toda su organización celular se lleva a cabo en ausencia de centrosoma y estructuras derivadas, lo que se refleja en los receptores y espermatozoides. Su diferencia en relación con el resto de los metazoos es evidente porque entre otras características poseen aparato digestivo diferenciado en boca, esófago, intestino y recto, sistema nervioso y tienen sexos separados y ciclos vitales directos o indirectos.

Son vermes redondos, no segmentados, con simetría bilateral y su tamaño varía desde unos milímetros hasta de 1 metro de longitud (*Dracunculus medinensis*) que comprenden especies de vida libre y parásitas, aunque su morfología es básicamente semejante. Dentro del Phylum Nematelminthos, se incluye la clase Nematoda con 32 Familias y un total de 105 géneros con un elevadísimo número de especies parásitas principalmente del intestino, aunque también existen especies que se desarrollan en el corazón, y en la arteria pulmonar, o en el árbol respiratorio, riñón y además en muchos casos realizan complicadas migraciones intraorgánicas.

El tercer grupo está representado por los Acantocéfalos, vermes de cuerpo cilíndrico que poseen una probóscide o trompa armada con ganchos. La superficie corporal es lisa o presenta arrugas transversales que le dan la apariencia de anillos. Constituyen un grupo muy especializado de 600 a 650 especies incluídas en dos familias y 6 géneros, que parasitan el tracto digestivo de peces, aves y mamíferos, tienen ciclos indirectos y constituyen un grupo claramente diferenciado de otros helmintos.

Otras especies parásitas están representadas por los Pentástomidos, un grupo de endoparásitos estrictos, constituido por unas 100 especies que taxonómicamente pertenecen a dos Familias posiblemente relacionados con los artrópodos. Los adultos viven en las vías respiratorias y la cavidad bucal de reptiles, aunque algunas especies parasitan a mamíferos y menos frecuentemente a aves. Tienen sexos separados y es característica su forma aplanada de tipo linguiforme, con un tamaño variable desde algunos milímetros hasta 16 cm de longitud.

Los Hirudinos, conocidos como sanguijuelas son anélidos con segmentos desprovistos de sedas, de cuerpo aplanado dorso-ventralmente y compuesto de anillos estrechos, a veces poco marcados y con dos ventosas. Comprenden un total de 9 géneros con especies ocasionalmente parásitas que ingieren sangre tanto de los animales como del hombre, y además ciertas especies pueden ser vectoras de flagelados en peces marinos y de agua dulce.

Los Artrópodos finalmente representan una de las cumbres de la evolución animal. Constituyen el mayor conjunto de organismos, ya que se han descrito más de un millón de especies, lo que supone más de las tres cuartas partes de las especies de animales y más de la mitad de la totalidad de los organismos vivos. Por otra parte, son también los animales más amplia y densamente distribuidos, encontrándose presentes en todos los ambientes y ocupando el mayor número de nichos ecológicos. Se encuentran desde los polos al ecuador, y desde las máximas profundidades marinas a las cumbres montañosas más altas,

colonizando también los medios edáficos y dominando sus formas aladas en el ambiente aéreo.

Son animales provistos de extremidades divididas en segmentos articulados, particularidad a la que hace referencia la etimología de su nombre ("arthron", articulación y "podos" pié. Su cuerpo está constituido por una serie de anillos, segmentos o metámeros diferenciados para realizar funciones especializadas. Su cubierta, la cutícula es una estructura acelular denominada exoesqueleto, que proporciona rigidez al cuerpo y sirve de punto de inserción a los haces musculares. La mayor parte son unisexuales y su reproducción habitual es de tipo sexual. Poseen órganos nerviosos, aparato digestivo, excretor, circulatorio, respiratorio, muscular e inmunitario. A pesar de que la mayoría son organismos de vida libre, tienen un gran interés bajo el punto de vista parasitológico, ya que algunas especies han desarrollado un tipo de parasitismo facultativo e incluso algunas son estrictamente parásita al igual que los vertebrados un sistema endocrino secretor de hormonas que está relacionado con el sistema nervioso central.

Los Arácnidos e Insectos son las dos grandes clases de artrópodos a las que pertenecen la mayoría de las especies de interés parasitológico, incluidas en 39 Familias y 20 géneros.

## **ORIGEN Y EVOLUCION**

Determinar el origen y la evolución de los metazoos es realmente difícil ya que lo mismo que sucede con los protozoos el número de fósiles encontrados es escaso. Entre los invertebrados más antiguos con cuerpo blando se encuentra la fauna de Edicara, denominada así por una acumulación inhabitual en el sur de Australia. Esta fauna parece haber vivido en un período comprendido entre al menos hace 680 y 750 millones de años y se encuentra en varios continentes que en la actualidad están muy separados: Europa, Africa, América del Norte y Australia. La fauna está compuesta entre otros por una pequeña variedad de gusanos de afinidades no definidas, pero que quizás incluyesen formas semejantes a los anélidos, por lo cual resulta difícil conocer los orígenes de estas especies.

Los principales phylum aparecieron en el Precámbrico, coincidiendo con que la concentración de oxígeno aumentó como consecuencia de las algas fotosintéticas y a partir de este momento se produjo la diversificación de las especies parásitas pluricelulares, cuyo número actualmente se cifra como mínimo en dos millones, sin contar otras muchas que surgieron y desaparecieron a lo largo de la historia. Por ello teniendo en cuenta el elevado

número y la gran diversidad de especies pluricelulares existen varias hipótesis que tratan de indagar sobre el origen de estos.

Quizás la hipótesis más interesante y antigua sobre el origen de los primitivos metazoos sea la de Haeckel y la de Metschnikoff. El primero postulaba que los metazoos habían evolucionado a partir de organismos pluricelulares semejantes a plánulas que sufrieron un proceso de neotenia y dieron lugar a los actuales trematodos. Sin embargo, Metschnikoff cree que el metazoo primitivo era sólido y que la digestión tenía lugar en las células que llenaban el interior por introgresión a partir de la capa externa celular. En 1965, Lleveling plantea la hipótesis de que los Cestodos y Trematodos tuvieron un origen común aunque su evolución fue distinta.

Actualmente la mayor parte de los autores coinciden en afirmar que los organismos pluricelulares se diversificaron a partir de los eucariotas unicelulares y se desarrollaron independientemente en 17 ocasiones por lo menos, por lo cual los metazoos tienen un origen polifilético, han evolucionado a partir de distintos tipos de eucariotas unicelulares de forma diferente y el grado de pluricelularidad ha sido alcanzado independientemente en los diferentes grupos como un tipo de radiación adaptativa. Sin embargo, no existe un consenso general en lo que se refiere al tipo ancestral, aunque parece muy probable que se trate de un protozoo flagelado que adquirió un hábito colonial y evolucionó dando lugar a un pluricelular obligado. Incluso otros autores sugieren que los antepasados de los metazoos eran ciliados y que surgieron de la división de un sincitio multinucleado. Sin embargo resulta difícil aceptar esta última hipótesis, teniendo en cuenta el comportamiento nuclear de las especies de ciliados actuales, tan diferentes al de las células de los metazoos.

Estas teorías están apoyadas en el hecho de que las células de los organismos multicelulares modernos se parecen a las de los organismos unicelulares. Están limitadas por una membrana celular de aspecto idéntico a la de los organismos unicelulares y sus organelos están contruidos de acuerdo con el mismo esquema. No obstante las células de los organismos multicelulares difieren de los unicelulares en que cada tipo de célula se ha especializado para desempeñar una función relativamente limitada en la vida del organismo, pero cada una continúa siendo una unidad notable por su autoabastecimiento.

La aplicación de la biología molecular en los últimos años, ha permitido demostrar que los metazoos poseen mitocondrias con crestas tubulares como los protozoos y molecularmente están próximos a los opalínidos, con separación de células asociadas en un epitelio ciliado, en lugar de la fusión sincitial flagelada de estos últimos. Por otra parte, el estudio de secuencias de ARN sugiere que los metazoos están más relacionados con las

plantas superiores que con los ciliados por lo que parece probable que los metazoos tengan su origen en organismos flagelados.

Asimismo, mediante el estudio de secuencias de ARN, se ha llegado a la conclusión de que entre los primitivos metazoos con organización bilateral es decir los platelmintos, los cestodos deben ser los más antiguos y a lo largo del tiempo fueron perdiendo paulatinamente su aparato digestivo gracias a su capacidad adaptativa y a la continua aparición de formas mutantes, lo cual ha dado lugar a la aparición de nuevas especies y su adaptación pudo comenzar con los equinodermos en el precámbrico. Los trematodos Digenea son posteriores, y su adaptación se produjo con los moluscos (gasterópodos) que aparecieron al final del paleozoico, en el Pérmico durante las épocas mesozoicas y al final del cretácico, sus representantes eran básicamente terrestres, por lo que los trematodos procederán de esta época. Por lo que se refiere al parasitismo por parte de estas especies en hospedadores vertebrados, probablemente comenzó en el paleozoico y los hervíboros e insectívoros mamíferos se infectaron en el mesozoico o al principio del terciario.

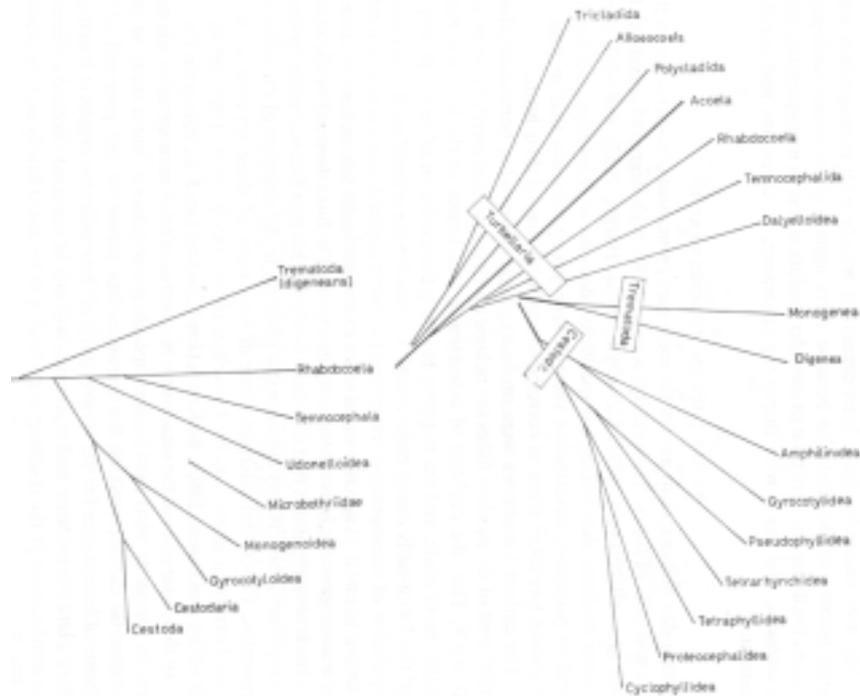
También el análisis de secuencias del ARN según Tait (1998), ha permitido establecer relaciones filogenéticas entre los diversos grupos y se ha demostrado que los helmintos son muy divergentes y anteriores a los reptiles, mamíferos y anfibios y todos los parásitos son evolutivamente más antiguos que sus hospedador, confirmando que derivan de ancestros de vida libre, aunque los helmintos han desarrollado sistemas reproductivos diferentes que varían desde el hermafroditismo a la reproducción sexual.

Por otra parte, los Nematodos parecen proceder como el resto de las especies parásitas de formas de vida libre, lo cual es especialmente evidenciable en estos vermes de cuerpo redondo, ya que las formas de vida libre son en muchos aspectos similares a las formas parásitas, lo cual parece estar relacionado con una capacidad de preadaptación al parasitismo propia de algunas especies de nematodos, como sucede con el género *Strongyloides* que indistintamente puede adoptar un tipo de vida libre o parásita.

La asociación de los nematodos con los primeros vertebrados tuvo que ser posterior a la aparición de éstos en el silúrico. Sin embargo no existen datos precisos sobre los inicios de este parasitismo, a pesar de que se han encontrado algunos nematodos que proceden del cenozoico y otras tres especies que proceden del oligoceno y se han encontrado en el ámbar y un tercer caso de una larva que se hallaba enquistada en los músculos abdominales de un escarabajo procedente del eoceno. También se han descrito nematodos

procedentes del Pleistoceno en mamuts y en un caballo, que han sido encontrados en las permanentes heladas de Siberia.

Figura 23. Esquema evolutivo propuesto para los platelmintos. Lleveling (1965).



Por otra parte, existen numerosas especies de Nematodos parásitos tanto del hombre como de los animales, aparte de especies de vida libre, e incluso nematodos parásitos de plantas, que han desarrollado ciclos vitales muy diversos desde ciclos directos a indirectos e incluso ciclos alternantes estrictamente parásitos a de vida libre. Esta diversificación ha llegado incluso al tipo de reproducción, tal es el caso de las hembras del género *Strongyloides* que en ausencia de machos son partenogenéticas.

En 1990, Tait mediante la secuenciación del ADN, ha establecido que los helmintos son evolutivamente divergentes y anteriores a los reptiles, mamíferos y anfibios y todos los parásitos son evolutivamente más antiguos que sus hospedadores, confirmando que derivan de ancestros de vida libre, aunque los helmintos han desarrollado sistemas reproductivos diferentes.

Los acantocéfalos se encuentran próximos a los artrópodos. Su adaptación al parasitismo es muy alta y antigua, hasta tal punto que es difícil sugerir los orígenes de este grupo. En general se adaptaron al ectoparasitismo de los vertebrados, aunque en algunos

casos como sucede con los crustáceos en el medio acuático han tenido tendencia hacia el endoparasitismo.

Dentro de la escasez de fósiles que se han encontrado, posiblemente el número más elevado corresponde a diversas especies de Artrópodos que proceden del Cainozoico y han sido encontrados en depósitos tales como los ámbares del Báltico, lo cual sugiere según afirman diversos autores que son los transmisores de protozoos parásitos. Teniendo en cuenta la amplia diversidad de este grupo, se han encontrado fósiles que corresponden a distintos períodos; por ejemplo los Anoplura según algunos autores surgieron entre el Eoceno y la migración Pliocena, aunque para otros (Noble 1989) corresponden al comienzo del Terciario.

El origen de los Artrópodos vectores puede extenderse hasta el paleozoico. Riek (1970), ha descrito dos tipos diferentes de moscas procedentes del Cretácico en Australia, señalando que la presencia de estos dípteros implica la presencia de animales de sangre caliente. También se han encontrado fósiles de artrópodos en plantas fósiles procedentes del cainozoico, y del mesozoico y las primeras trazas de insectos parecen ser del Permiano.

Los Artrópodos son un grupo de animales metazoarios, triblásticos, que proceden de unos antecesores (probablemente anélidos), y de forma semejante a estos están segmentados; aunque esta segmentación está considerablemente reducida en extensión, mantienen la segmentación externa. Las condiciones que probablemente han conducido al parasitismo entre los artrópodos, parecen ser las mismas que en otros grupos, fundamentalmente la necesidad de alimento y de cobijo. Por ejemplo, diversas especies de artrópodos hematófagos obtienen alimento mediante la succión de sangre, aunque es posible que los preparásitos de estos fuesen atraídos primero por alimentos de desecho, detritus y exudaciones de ciertos animales y posteriormente se convirtieron en parásitos. Por ejemplo los piojos probablemente han derivado de ancestros parecidos a psócidos primitivos que probablemente se hicieron parásitos inicialmente en aves y más tarde en mamíferos, aunque lo más probable es que tengan un origen polifilético.

Morfológicamente los Artrópodos, presentan segmentación típicamente heterónoma, tanto externa como interna, aunque a veces esta segmentación se modifica profundamente. Lo más característico del proceso que condujo hasta los artrópodos (conocido como artropodización), fue la diferenciación de la pared del cuerpo en áreas endurecidas y blandas, que proporcionaron la gran variedad de mecanismos esqueléticos musculares, que representan una de las características más importantes de éstos animales que condicionaron su modelo morfológico funcional. De este hecho fundamental que

corresponde a la adquisición de una cutícula en parte esclerotizada, se pueden derivar los restantes caracteres morfológicos y biológicos que distinguen a los artrópodos.

Los Artrópodos desarrollaron una cutícula esclerotizada que les impide, en principio y en cierto sentido, su nutrición, atenta contra su supervivencia ya que para su mantenimiento necesitan introducir ciertas cantidades de alimento en su tubo digestivo: para conseguirlo tienen que realizar movimientos que les permitan trasladarse, para lo cual han desarrollado unas articulaciones somáticas primarias que permiten moverse a unos segmentos con respecto a otros, seleccionándose no obstante, las disposiciones más eficientes de éstas articulaciones corporales y lográndose por selección natural, aquellos modelos que presentan mayores ventajas.

Al mismo tiempo, se diferenciaron instrumentos locomotores, lográndose unos apéndices que estructuralmente respondieron al mismo modelo corporal de segmentos esclerotizados y articulados unos con otros, lo que permitía impulsar y mover la totalidad del cuerpo del animal y secundariamente, alguno de estos apéndices primitivamente locomotores se han ido adaptando a la realización de otras funciones, dando lugar, de esta forma a una rica gama de variaciones estructurales.

Según Hopla, los Artrópodos representan el Phylum más amplio del reino animal, teniendo en cuenta el elevado número de especies que lo integran y su adaptación a gran número de hospedadores. Es prácticamente imposible encontrar un ser vivo que no pueda albergar al menos una especie de Artrópodo. Basta decir que estos representan aproximadamente el 80-85% de las especies conocidas y responden a un tipo de organización definido. Probablemente se trate de uno de los grupos más diversificados, ya que comprenden desde especies de vida libre a estrictamente parásitas al menos en ciertas etapas de su vida, como sucede con algunos dípteros del género *Hypoderma* o del género *Oestrus*,

## **ESPECIACION PARASITARIA**

El término especiación ha sido aplicado por Simpson en 1944, para definir la evolución filética en la que una especie cambia a otra morfológicamente distinta con el paso del tiempo. El término define el proceso mediante el cual se forman nuevas especies (Storer,1971).

La especiación es un proceso de multiplicación por el cual una población genéticamente conectada se divide en dos poblaciones entre las cuales el intercambio genético no es posible (Inglis, 1965). El fenómeno de especiación generalmente comprende dos etapas: una primera en la que se inicia el aislamiento reproductor debido a la divergencia genética entre poblaciones y la segunda en la que se completa el aislamiento al ser favorecido por la selección natural. Una vez que se ha completado el aislamiento reproductivo, cada especie seguirá su curso evolutivo por separado, por lo que la especiación constituye el paso más importante en la diversificación de los seres vivos (Ayala, 1978).

Existen según Eichler (1966), distintos tipos de especiación parasitaria que se denominan: Alopátrica, Alotópica y Alohospitalica. La especiación alopátrica se produce cuando la nueva especie evoluciona en un área geográficamente aislada del área de distribución de la especie ancestral, por aislamiento geográfico de los hospedadores. Al producirse una barrera geográfica, se interrumpe el flujo génico, con lo que al cabo de un tiempo evolucionan genotipos distintos en las dos subpoblaciones, como consecuencia de la mutación y la deriva génica, o porque la selección favorece caracteres distintos en una y otra. Por lo tanto cuando la barrera llega a desaparecer, se pueden haber desarrollado mecanismos de aislamiento reproductivo que impidan la reunificación de las poblaciones. Una segunda posibilidad dentro de la especiación alopátrica, es la denominada especiación peripátrica o especiación por aislamiento periférico, sucede cuando una población pequeña, en el borde del área de distribución de la especie ancestral, queda aislada del resto.

La especiación Alotópica se produce cuando el aislamiento y la barrera separadora ha sido de tipo ecológico. La especiación Alohospitalica, se produce cuando una nueva especie tiene hospedadores con requerimientos similares y por aislamiento del hospedador por explotación del nicho intrahospedador. Diaz y Santos, (1998) describen otros tipos de especiación: especiación parapátrica, la cual se produce entre dos poblaciones geográficamente contiguas, sin que llegue a haber separación entre ellas. La especiación simpátrica por último se produce al originarse una nueva especie dentro del área de distribución de la especie ancestral, aunque no está claro que esta variante geográfica del proceso de especiación tenga lugar en la naturaleza.

Tradicionalmente, se ha pensado que la especiación alopátrica, producto de la separación en el espacio de dos subpoblaciones de una población endógama era el mecanismo primario por el cual surgen las especies incluyendo las especies parásitas. Sin embargo, el aislamiento geográfico es un fenómeno reversible y por sí solo difícilmente conduce a la formación de nuevas especies. La separación se vería facilitada por la

existencia de algunas diferencias en cuanto a los factores intrínsecos (fisiológicos, citológicos, etc), lo que conocemos como especiación simpátrica (Inglis, 1971) y que según la mayor parte de los autores parece ser el mecanismo que ha tenido mayor interés en la formación de nuevas especies parásitas, las cuales proceden de un reducido número de especies que son las que iniciaron con éxito el parasitismo y se encuentran representadas por los taxones, órdenes, familias y géneros actuales a través de un proceso de especiación por microevolución secuencial y deriva génica, especiación alopátrica y simpátrica y por hibridación. En realidad, como señala Dobzhanski (cit Cheng, 1986) la especiación es el fenómeno que ha conducido al cambio evolutivo.

El término "especie" significa clase y por lo tanto, según señala Curtis (1997), puede definirse como un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros no pueden reproducirse con los miembros de otros grupos de poblaciones. La definición de especie bajo el punto de vista parasitológico tradicionalmente se ha establecido en función de los caracteres morfológicos diferenciales de unas especies con otras. Desde el punto de vista genético, la especie se considera como un grupo de organismos híbridos aislados genéticamente de otros grupos (cit Cheng, 1986) o una unidad biológica natural cuya coherencia proviene del hecho de que sus individuos comparten un conjunto genético común.

Otro concepto que se ha utilizado frecuentemente para definir la especie es el basado en la fertilidad de la descendencia. Ayala (1999) define la especie como un grupo de poblaciones que se cruzan entre sí y que se hallan reproductivamente aisladas de los grupos restantes, por lo cual el aislamiento reproductivo sería un factor decisivo en el fenómeno de especiación y divide estos mecanismos de aislamiento reproductivo como barreras biológicas que impiden el intercambio de genes entre poblaciones, clasificándose en dos grupos: mecanismos precigóticos, que impiden la fecundación entre miembros de distintas poblaciones evitando una descendencia híbrida y mecanismos postcigóticos, que reducen la viabilidad o fertilidad de la descendencia híbrida, cuando ésta se ha producido.

En el momento actual, los modernos métodos de estudio ponen en duda el concepto de especies estáticas, introduciendo nuevos términos para definir grupos intraespecíficos, como la subespecie, variedad, raza o cepa. Según Thompson y Limbery (1990), únicamente se puede hablar de nuevas especies cuando se ha alcanzado el aislamiento reproductivo, mientras que en etapas previas se habla de cepas, variedades, razas y subespecies sin que existan límites definidos entre ellas. Las técnicas de biología molecular han permitido comprobar una enorme heterogeneidad dentro del concepto clásico de "taxoespecie" revelando diferencias antigénicas, de resistencia a fármacos, patogenicidad, enzimáticas y otras muchas que demuestran la existencia de una gran variedad intraespecífica.

Las especies que tienen un ancestro común reciente son anatómicamente más semejantes entre sí que las que tienen antepasados comunes más remotos. A medida que transcurre el tiempo, las semejanzas anatómicas se van diluyendo y pueden llegar a ser irreconocibles, por ejemplo entre especies separadas por miles de millones de años. Sin embargo, a nivel celular y bioquímico, las semejanzas son reconocibles incluso aunque haya transcurrido mucho más tiempo. Las comparaciones entre ADN o proteínas, permiten determinar el grado de parentesco, aún entre especies que carecen de semejanzas anatómicas.

Como consecuencia de la especiación, existen actualmente un elevado número de especies que se diferencian entre sí por su identidad morfológica y bioquímica. Las especies son poblaciones de individuos similares que se pueden hibridar y el aislamiento reproductivo de las especies puede lograrse a través de diferentes mecanismos, algunos de los cuales son fisiológicos. Cada especie puede estar adaptada a su nicho ecológico y rango geográfico a través de su ciclo evolutivo (cit. Prescott 1998).

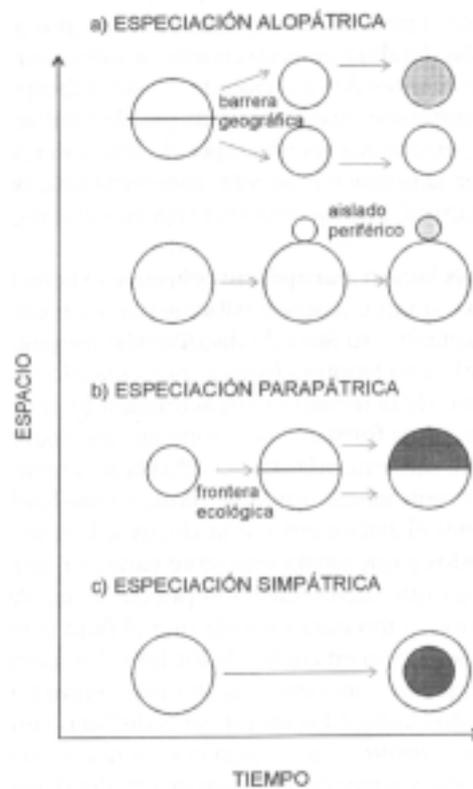
Existen más de 1000 especies de Protozoos en su mayor parte endoparásitas, aunque algunas son ectoparásitas, como sucede con algunos ciliados (*Trichodina* ectoparásita de peces). El número de helmintos parásitos es muy amplio; 150.00 especies de Trematodos, de las cuales más de 20.000 corresponden a Trematodos Monogenea, ectoparásitos de peces (*Dactylogyrus*) y el resto a Trematodos Digenea que comprenden especies endoparásitas de mamíferos y del hombre, de gran interés patógeno; en torno a 500 especies de Cestodos en su mayor parte parásitas del intestino del hombre y de los animales. Un número superior a 1200 especies de Acanthocephalos tanto de peces como de mamíferos. Más de 10.000 son las especies de Nematodos, endoparásitos en su mayor parte del intestino de mamíferos, aves, peces, aunque algunas especies también se desarrollan en otros órganos, tales como el árbol respiratorio, o el corazón. Más de 600 especies de Moluscos son parásitas de pescados y el número de especies de Anélidos oscila en torno a 400.

Los Artrópodos constituyen el grupo más numeroso, ya que representan el 80-85% del total de las especies, siendo el grupo más diverso, con especies estrictamente parásitas, facultativas y de vida libre. En relación con los insectos su número oscila entre 700.000 y 800.000 de los cuales un total aproximado de 16.929 pueden considerarse parásitos y de estos, aproximadamente el 35,6% son parásitos de animales, 35,1% de plantas, 21,5% son saprofágos y viven en detritus orgánicos (Bryan y Behru 1989). Aproximadamente 3,9% son predadores y 3,8% son parásitos de herbívoros y carnívoros. En torno a 70 especies de

dípteros son parásitas durante sus fases larvarias en el hombre y los animales desarrollándose en las heridas o incluso en diversos órganos. Los ácaros constituyen posiblemente el mayor número de especies parásitas algunas de las cuales son endoparásitas, aunque en su mayor parte son ectoparásitas.

Cada especie, incluidas las parásitas, es un experimento biológico, ya que son las unidades de la evolución en cuanto a encarnación temporal de complejos de genes bien integrados. La especiación y la producción de nuevos complejos de genes capaces de desplazamientos ecológicos constituyen el método por el cual la evolución progresa. Como dice Noble (1989), los parásitos en conjunto son valiosos ejemplos de la marcha inexorable de la evolución.

Figura 24. Especiación: tipos de especiación (Díaz Santos, 1998)



## ADAPTACION PARASITARIA

El término adaptación en biología puede indicar una situación de estar amoldado o acondicionado al ambiente o bien puede referirse a un carácter determinado que permite al organismos adecuarse a su medio. Para Dowdeswell (1966), el poder de adaptación de los seres vivos es el resultado directo de la flexibilidad de su constitución. Cuanto más variable es una especie, mayores serán sus posibilidades de llegar a producir formas adecuadas para vivir en un determinado complejo de condiciones ambientales y bióticas. La adaptación generalmente consiste en una combinación de caracteres, estructura, fisiología, comportamiento y modo de vida que se han ido desarrollando durante largos períodos de tiempo.

La coevolución parásito/ hospedador, es el fruto de períodos de calma, y de períodos dónde actúa con regularidad la selección natural en el sentido darwiniano, con lo cual quedan solamente las formas mejor adaptadas. Según señala Caullery (1997), los parásitos y hospedadores a lo largo de su coevolución sufren un tipo de microevolución (cambios en las frecuencias de los genes en las poblaciones), como resultado de la presión de selección recíproca ejercida entre el hospedador y el parásito o un tipo de macroevolución (evolución a nivel de las especies que da lugar a la especiación).

Por lo tanto, los parásitos tienen que tener capacidad de adaptación como condición primaria para alcanzar el parasitismo. El camino hacia la adaptación requiere una serie de pasos preadaptativos sucesivos previos entre los que cabe citar la coincidencia ecológica entre proto-parásitos y protohospedadores y la capacidad de los primeros para vencer las barreras antiinvasivas de los protohospedadores. Por otra parte, los parásitos en esta relación experimentan cambios que suponen un desarrollo especializado adaptado a su peculiar modo de vida y cuanto más íntima es la unión entre el parásito y su hospedador tanto más profundas serán las adaptaciones que el parásito experimente. También es necesario que al menos en el inicio de esta relación, el parásito no le produzca daño al hospedador, ya que las asociaciones radicalmente destructivas para cualquiera de los asociados no tienen posibilidad de continuidad.

Como indican Benke & Barnad (1990), la adaptación mutua entre el hospedador y el parásito da lugar a lo que en términos parasitológicos se conoce como evolución paralela o coevolución. De acuerdo con Markell y cols (1990), la posibilidad de adaptación a una forma de existencia parásita debe estar basada en la capacidad de "preadaptación" o en cambios evolutivos que hagan posible la existencia en un ambiente distinto.

Como consecuencia de este proceso los parásitos han desarrollado a lo largo de su vida en común con los hospedadores una serie de tendencias adaptativas comunes a todos los grupos parasitarios, independientemente de su origen taxonómico, lo cual ha dado lugar a modificaciones morfológicas y fisiológicas, como supresiones, transformaciones o aparición de nuevos órganos y funciones, que a veces son muy semejantes incluso en grupos de parásitos muy alejados y que en definitiva representan un fenómeno de convergencia evolutiva. Los parásitos presentan en común adaptaciones de tipo general que podemos resumir básicamente en cuatro: adaptaciones morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y etológicas.

Las adaptaciones morfológicas son en general las más frecuentes en todos los grupos parasitarios, aunque variables dependiendo fundamentalmente del habitat que ocupan. Así, las especies de ectoparásitos tienden hacia el aplanamiento dorso ventral, lo cual favorece la fijación a la superficie del hospedador e incluso se interpreta como un mecanismo para desplazarse más fácilmente.

En los endoparásitos, las tendencias adaptativas son más variadas en función de su localización intestinal o visceral. Los endoparásitos intestinales tienden a desarrollar órganos (ventosas, botridios o ganchos en los cestodos y estructuras dentiformes en los nematodos) que les permiten adherirse y evitar el peristaltismo intestinal. En algunas especies como los trematodos del género *Schistosoma*, la adaptación morfológica es tan profunda que han perdido el aplanamiento dorso-ventral para sobrevivir en los vasos sanguíneos, con lo cual morfológicamente no responden a las características del grupo como es el hermafroditismo y el aplanamiento corporal.

Otra tendencia común a todos los grupos, es la referente al tamaño corporal. Los ectoparásitos muestran tendencia al acortamiento y a la desaparición de la segmentación metamérica en aquéllos organismos originalmente segmentados, como se puede observar en los Copépodos parásitos. Por el contrario, los endoparásitos intestinales tienen tendencia a incrementar su tamaño. Por ejemplo, los nematodos de vida libre miden alrededor de 1 mm. de longitud y sólo algunas especies miden en torno a 5-10 mm, mientras que los nematodos parásitos tienen tamaños muy superiores, como sucede con *Dracunculus medinensis*, que llega a medir hasta 120 cms. Contrastando entre parásitos y formas libres en la filogenia, se sugiere que el parasitismo conduce a un incremento en el tamaño de los copépodos (Poulin, 1995) pero a la reducción en el tamaño de los isópodos y anfípodos (Poulin y Hamilton, 1995).

Otra adaptación común a la mayor parte de los parásitos, es la ausencia de color en los endoparásitos (tienen un color blanco-amarillento), debido probablemente a la permanente ausencia de luz en la que viven, mientras que los ectoparásitos no han sufrido cambios importantes, con excepción de los malófagos que parasitan a aves de plumaje blanco. Asimismo, los órganos de locomoción ofrecen un buen ejemplo adaptativo tanto en los endoparásitos como en los ectoparásitos. Los primeros carecen de órganos locomotores, posiblemente porque en el hábitat donde se encuentran no tienen que realizar desplazamientos, mientras que los artrópodos han desarrollado en general potentes extremidades.

Uno de los sistemas más directamente afectados como consecuencia de la vida parasitaria es el aparato digestivo, sobre todo en algunos endoparásitos como cestodos y acantocéfalos, en los que la nutrición oral es sustituida por la efectuada a través de la superficie coporal. En algunos ectoparásitos, como los artrópodos hematófagos, especialmente en aquellos que se alimentan intermitentemente, se produce la hipertrofia de algunos tramos del tracto digestivo, como sucede en las hembras de los ixódidos.

La simplificación o incluso la atrofia del sistema nervioso es otra de las tendencias adaptativas, especialmente en los endoparásitos. Así por ejemplo los miracidios de algunos trematodos Digenea, poseen una mancha ocular que les permite buscar al hospedador intermediario. Algunas especies de protozoos, por ejemplo los Kinetoplástitos poseen un esbozo precisamente en el kinetoplasma.

Por otra parte, las adaptaciones fisiológicas son muy diversas en los distintos grupos parasitarios. Sin embargo, una de las funciones que de forma general se ha adaptado en todas las especies es la reproducción, lo cual han logrado mediante diversos mecanismos. En unos casos se ha producido la hipertrofia de los órganos reproductores, con el fin de incrementar el número de óvulos y espermatozoides para producir mayor número de huevos (las hembras de *Ascaris lumbricoides* eliminan diariamente hasta 800.000 huevos diarios).

Otras especies incrementan la reproducción aumentando el número de individuos que se forman a partir de cada huevo. Por ejemplo, a partir de cada huevo de *Fasciola hepática* se pueden formar hasta 2000 adultos, mediante procesos de multiplicación en las fases larvarias. Los Protozoos incrementan la reproducción mediante mecanismos de reproducción asexual mediante esquizogonia, eporogonia, o fisión binaria para incrementar de forma rápida el número de individuos.

Los cestodos por ejemplo durante su fase adulta son hermafroditas y producen un elevado número de huevos en cada proglotis, pero además algunas fases larvianas (quiste hidatídico) se reproducen asexualmente a partir de la membrana germinativa con lo cual se forman hasta 40.000 escólex por centímetro cúbico (cit. Sanchez Acedo, 1992). Algunas especies han sufrido tal adaptación reproductiva que han desarrollado estructuras que permiten el contacto permanente entre machos y hembras, tal como ocurre con las especies del género *Schistosoma*. Los machos tienen un canal ginecóforo donde se adosa la hembra para realizar la cópula.

Los Nematodos han desarrollado también ciertas adaptaciones reproductivas, como son la eliminación de huevos o larvas en un corto período de tiempo después de haber invadido al hospedador. Precisamente en este grupo de especies y más concretamente en la familia Trichostrongylidae, se ha observado lo que se denomina "periparturient rise" o producción de un elevado número de huevos por parte de las hembras parásitas en el período anterior al parto de su hospedador, lo cual indica la adaptación de éstas especies al hospedador.

Según Price (1974, 1977), algunas adaptaciones, como el incremento de la fecundidad, probablemente sea un mecanismo de compensación teniendo en cuenta que mueren un elevado número de larvas o de huevos en el medio ambiente cuando son eliminados con la defecación, tesis no compartida por Calow (1975; 1985) puesto que implica que los organismos no parásitos no evolucionan hacia un incremento de su éxito reproductivo, lo cual carece de sentido, y afirma que probablemente la alta fecundidad de los parásitos sea una consecuencia automática de la coevolución parásito-hospedador, con recursos previstos por éste.

Las adaptaciones bioquímicas tienen especial significación en los parásitos. Según Markell (1990), la vida parásita conduce a cambios bioquímicos y entre las adaptaciones más significativas se incluyen la pérdida de vías metabólicas comunes a los organismos de vida libre, por lo que algunos parásitos pierden determinados sistemas enzimáticos, o segregan ciertas sustancias con el fin de neutralizar las enzimas del hospedador. En algunas especies las adaptaciones son tan profundas que la determinación del ADN, revela que el genoma de las formas de vida libre es más pequeño y menos complejo que las de vida parásita. Por otra parte el parasitismo estricto en algunas especies ha conducido a la carencia de ciertas estructuras como sucede con las mitocondrias en los microsporidios y diplomonádidos, mientras que en las especies del género *Trypanosoma* el ADN mitocondrial se concentra en el kinetoplasto.

Según Brey, en una publicación de este año, el protozoo *Plasmodium gallinaceum* ha sufrido tal adaptación fisiológica que el sexo de los gametos parasitarios está determinado por señales hormonales del hospedador que se manifiestan en el momento en que las condiciones de transmisión del mosquito le son desfavorables, de tal manera que estas pueden ajustar la proporción de sexos del parásito y este es capaz de mantener la eficacia de su reproducción.

Los parásitos endocelulares representan una de las formas más evolucionadas ya que han tenido que desarrollar mecanismos sofisticados con el fin de evitar la acción de los radicales del oxígeno durante la penetración celular y posteriormente escapar a la acción de las hidrolasas lisosomales. Por ejemplo las especies del género *Leishmania* han desarrollado mecanismos que les permiten sobrevivir en el interior del fagolisosoma de los macrófagos, para lo cual la superficie del parásito está prácticamente cubierta por dos moléculas: la proteína mayoritaria de superficie de 63KDa (Gp63) y lipofosfolípidos heterogéneos (LPGs). Ambos se unen a receptores de macrófagos mediando la unión y entrada del promastigote al macrófago.

Los parásitos endocelulares, tanto protozoos como helmintos, han desarrollado respectivamente mecanismos de penetración celular (protozoo) o tisular mediante receptores de superficie o alterando la membrana de la célula hospedadora, para lo cual secretan factores supresores, o enzimas. Los helmintos, penetran en los tejidos, mediante la secreción de mediadores farmacológicos (superóxido dismutasa, acetilcolinesterasa) como sucede en las especies del género *Schistosoma* y *Toxocara* o de proteasas y otras enzimas en los nematodos de los géneros *Ancylostoma*, *Bunostomum* y *Trichuris* entre otros y además en algunos casos eliminan sustancias anticoagulantes con el fin de ingerir sangre. Los adultos de *Nippostrongylus brasiliensis* eliminan cantidades de acetilcolinesterasa de sus poros excretores que puede inhibir el peristaltismo localmente. Por su parte, también los Artrópodos han desarrollado mecanismos que les permiten penetrar a través de la piel segregando sustancias enzimáticas de tipo lítico mediante la saliva.

En general, los parásitos han desarrollado mecanismos que entrañan modificaciones físicas o bioquímicas del microambiente dentro del hospedador para optimizar las condiciones de vida, evadir los mecanismos de defensa del hospedador así como patrones de diferenciación y comportamiento dirigidos a la biología del hospedador con el fin de mejorar la diseminación.

Un concepto añadido y propuesto por Sprent (1959) (cit Noble y Noble, 1989) es el de "tolerancia de adaptación" para expresar la pérdida progresiva de la capacidad de respuesta

inmune de los hospedadores frente a los parásitos, como resultado de un proceso de adaptación mutua. Este estado puede haberse logrado por la selección de los parásitos con una estructura antigénica próxima a la de sus hospedadores, o también por la tendencia a la desaparición de los tipos de anticuerpos específicos a los antígenos parasitarios. Estos mecanismos por parte de los parásitos son diversos y consisten en la modificación de sus propios antígenos, en la modificación de determinadas moléculas del hospedador o de su sistema inmune, aparte de otras que les confieren una resistencia frente a los propios mecanismos efectores de la respuesta inmune.

La variación antigénica, como estrategia adaptativa fue descrita por primera vez en *Trypanosoma brucei*, y obedece a la activación sucesiva de los genes del parásito que codifican diferentes antígenos de superficie, lo cual les confiere la capacidad para exponer cientos de variantes de las glucoproteínas de superficie. Cada especie de *Trypanosoma* puede codificar en su genoma más de 1.000 variantes diferentes, lo cual permite a una población escapar del ataque de los anticuerpos y gracias a las variantes antigénicas supervivientes, el parásito puede reproducirse y dar lugar a una nueva generación. Los helmintos también poseen mecanismos para modificar sus antígenos de superficie, por ejemplo *Trichinella spiralis*, aunque este mecanismo es menos frecuente que en los protozoos.

Otra estrategia propia de los parásitos es el enmascaramiento antigénico, para lo cual el parásito camufla su superficie con moléculas propias del hospedador, de forma que su aparición en el tegumento coincide con el incremento de la resistencia a la respuesta inmune. Asimismo los parásitos en ocasiones tienen escasa estimulación antigénica como mecanismo para evadir la respuesta inmune o incluso tienden a suprimir la respuesta inmune del hospedador. Algunos helmintos como *Oesophagotomum radiatum* segregan factores solubles que inhiben la respuesta de los linfocitos a las sustancias mitógenas y algunos nematodos estimulan la producción de células supresoras.

La resistencia desarrollada por los parásitos a los mecanismos efectores de la inmunidad es otra de las estrategias, mediante la cual son capaces de inhibir la acción lítica de la tripsina y quimiotripsina mediante la liberación de antienzimas, como ocurre en *Ascaris lumbricoides*. Otros helmintos liberan enzimas capaces de inactivar mediadores citóxicos producidos por los leucocitos (interferón, interleucina, etc), o incluso pueden llegar a inactivar los anticuerpos producidos en la respuesta humoral por el hospedador, como sucede con los trematodos *Fasciola hepática* y *Schistosoma mansoni*.

Asimismo, los parásitos se protegen de las defensas del hospedador resguardándose en las células, por lo cual no están expuestos a la acción de los anticuerpos. Otras especies se localizan en tejidos de defensas reducidas. De forma similar, los anticuerpos circulantes tienen escaso efecto sobre los parásitos intestinales y lo mismo sucede con aquellos parásitos que han desarrollado una cápsula protectora que les aísla de la respuesta inmune del hospedador (las larvas de *Trichinella spiralis* enquistadas en el tejido muscular)

El cuarto tipo de adaptación es de tipo etológico. La adaptación de los parásitos a las costumbres de sus hospedadores es, sin duda, otro mecanismo resultante de la evolución conjunta de los mismos como vía para garantizar un mayor éxito en la continuidad de la especie. Dogiel (1964), ha propuesto numerosos ejemplos de este proceso de adaptación tales como algunos ciliados intestinales de las ranas (*Opalina* y *Nyctotherus*), que se reproducen por fisión binaria en el intestino de sus hospedadores durante todo el año, excepto en primavera, momento en que los anfibios comienzan a reproducirse, demostrando una sincronización perfecta entre los ciclos vitales del parásito y del hospedador.

Un ejemplo muy ilustrativo lo proporciona el nematodo *Dirofilaria immitis* cuyas microfilarias se encuentran en la sangre circulante de los perros en las horas de la tarde, justo cuando los hospedadores intermediarios, los insectos del género *Culex* o *Aedes* realizan la toma de sangre, asegurando de esta forma la transmisión de las larvas cuando ya son infectantes. Este mismo proceso de adaptación se observa en las microfilarias de *Wuchereria bancrofti* en la sangre humana. Según Fukamachi (1960) (cit. Dogiel, 1964), esta periodicidad de las microfilarias obedece a un estímulo fisiológico del sistema nervioso parasimpático del hospedador, que a su vez estimula a los nematodos.

Por ejemplo, se han estudiado los mecanismos por los cuales varias especies de miracidios localizan a sus hospedadores, y en especies como *Cryptocotyle jejuna*, la eclosión se produce solamente cuando es ingerida por el molusco hospedador, siendo los hábitos del hospedador y las características físicas del medio los que condicionan el contacto entre hospedador y parásito. La mayoría de los Digenea tienen miracidios acuáticos libres y es el patrón de comportamiento de estas larvas el que determina el contacto con el hospedador. Un estímulo físico, que para algunas especies de *Schistosoma* es un fototropismo positivo, atrae a los miracidios a las capas superficiales del agua, donde los caracoles hospedadores son más numerosos. Allí los miracidios se mueven al azar hasta que entran en la órbita de atracción química del caracol. Bajo la influencia de este estímulo químico parece que los movimientos son todavía irregulares, pero las larvas quedan

próximas al caracol hasta que intentan la penetración. Posteriormente, un estímulo del propio hospedador conduce a la metamorfosis y la penetración.

## **ESPECIFICIDAD PARASITARIA**

Uno de los aspectos más fascinantes del parasitismo es el fenómeno de la especificidad parásito hospedador, que Cheng (1986) define como la restricción de un parásito en un hospedador o grupo de hospedadores. Un alto grado de especificidad significa que las interacciones entre parásito y hospedador son tan delicadas que el parásito es incapaz de sobrevivir en otro hospedador (cit. Noble y Noble, 1989).

El término especificidad, se refiere a la adaptación mutua y peculiar que limita un parásito a su especie de hospedador. Parece probable que independientemente del método utilizado por los parásitos para localizar al hospedador, hayan contactado previamente con una amplia gama de hospedadores potenciales, bien porque los encuentran al azar en el curso de sus movimientos, o cuando son ingeridos por ellos, sin embargo solamente con alguno o con algunos hospedadores llegarán a establecer una relación estable y equilibrada. Sin embargo, los mecanismos responsables de la especificidad por el hospedador no se conocen completamente, aunque estos son complejos y diversos.

En general para que las especies parásitas alcancen la especificidad son necesarios los siguientes requerimientos: En primer lugar que el hospedador y el parásito tomen contacto entre sí, lo cual depende de sus métodos de dispersión y su comportamiento así como de las condiciones ecológicas prevalentes en el hábitat. En segundo lugar, el hospedador debe proporcionar unas condiciones adecuadas para el desarrollo posterior del parásito. Estas condiciones pueden ser anatómicas o fisiológicas, pero son una propiedad innata del hospedador que lo hacen adecuado o inadecuado para el parásito. Si el parásito tiene unos requerimientos muy restringidos, su rango de hospedadores será también muy restringido, sin reparar en la frecuencia de contacto con otras especies. El tercer requerimiento es que el parásito debe ser capaz de resistir cualquier respuesta del hospedador dirigida específicamente frente a él. Virtualmente, todos los animales reaccionan contra los invasores, bien por encapsulación, fagocitosis, o por producción de anticuerpos y el parásito debe evitar provocar esta respuesta o bien evitar sus efectos.

Se acepta pues de modo general, que en el transcurso de la vida en común a lo largo de períodos sumamente amplios, determinados parásitos han llegado a adaptarse a sus

hospedadores de tal modo que en ellos encuentran las condiciones adecuadas para su desarrollo convirtiéndose en específicos. Según Wenrich (1935), la especificidad de hospedador entre los parásitos ha evolucionado según dos grandes líneas. Unos se han adaptado a una gran variedad de hospedadores, como sucede con el género *Trypanosoma*, mientras que otros son muy específicos de hospedador como es el caso de los trematodos Monogenea, restringidos a peces teleosteos (cit. Cheng, 1986) o las especies del género *Plasmodium* en el hombre. En el primer caso son parásitos eurixenos o euriadaptativos de los cuales *Toxoplasma gondii* posiblemente sea la especie más representativa ya que parasita a un gran número de especies animales y también al hombre. Por el contrario los parásitos más específicos tienden a convertirse en estenoxenos o estenoadaptativos en ocasiones en un solo hospedador, como sucede con las especies del género *Eimeria*.

Aquellos parásitos que tienen una estrecha especificidad por un único hospedador, tienen mayores probabilidades de sucumbir. La interpretación de esta situación es que el hospedador y el parásito han evolucionado y especiado conjuntamente a lo largo de una relación antigua que culmina en el reconocimiento del parásito como propio (Sprent, 1962). Este es el caso del nematodo *Wuchereria bancrofti* parásito humano.

La especificidad parasitaria es el resultado de la adaptación del parásito al hospedador en el curso evolutivo de la asociación a lo largo del tiempo, lo cual se conoce como especificidad filogenética y cuya consecuencia más directa es que aquellas especies de hospedadores que están estrechamente relacionados, tienen parásitos similares. Por lo tanto, cuanto más antiguo es el parasitismo, mayor será la especificidad, de forma que cuando ésta es elevada, es el hospedador el que determina la dirección evolutiva. Por ello, una estrecha adaptación puede conducir incluso a la desaparición de la especie parásita en caso de que desaparezca el hospedador o si éste cambia bruscamente su comportamiento.

Esto mismo sucede con los platelmintos (particularmente los Trematodos Monogenea) y también con los Cestodos, que son casi ciertamente monofiléticos. Por ejemplo los Monogenea parásitos de peces muestran una estrecha especificidad hacia este tipo de hospedador. Aproximadamente el 75% de las especies infectan una única especie de hospedador y el 95% están restringidos a un único género o familia de hospedadores.

Sin embargo, la mayoría de los parásitos son menos específicos y son capaces de establecer relaciones estables con más de una especie de hospedador y relaciones de estabilidad variable con otros. Existen múltiples ejemplos al respecto *Fasciola hepática* o *Dicrocoelium dendriticum* tienen un amplio rango de hospedadores representados por rumiantes, carnívoros, roedores e incluso el propio hombre. Otros sin embargo, serán

hospedadores anormales o poco comunes, con los que el parásito será incapaz de establecer una relación completa, o ésta será inestable.

En otros casos, la especificidad está relacionada con los factores ecológicos que han favorecido o posibilitado el encuentro y este tipo de especificidad puede tener una base espacial, aparte de otros factores tales como la temperatura, humedad, etc. Por ejemplo, mientras *Fasciola hepática* utiliza como hospedador intermediario exclusivo en Europa al caracol *Limnaea truncatula*, en otros lugares en los que esta especie no existe se desarrolla en otras especies de moluscos.

Asimismo, los lagos antiguos tales como el lago Baika, contienen parásitos endémicos específicos, lo cual está asociado por una parte con su relación filogenética con el hospedador y fundamentalmente con el aislamiento de éste. Así por ejemplo, las larvas del acantocéfalo *Echinorhynchus salmonis* se desarrollan en los artrópodos *Pontoperia affinis* y *Pallasea quadrispinosa* como hospedadores intermediarios, pero no en otras especies. La única conexión entre ellas es que ambas especies son vestigios euglaciales del antigua mar de Yoldian. Este tipo de especificidad puede tener una base espacial o puede obedecer a determinados comportamientos alimenticios (carnivorismo, comportamiento en el pastoreo) en cuyo caso recibe la denominación de especificidad etológica.

Por otra parte, aunque no se conocen exactamente las bases moleculares que sustentan la especificidad, algunos ejemplos demuestran que determinados componentes bioquímicos del hospedador intervienen en este proceso. La especificidad lograda en la relación parásito hospedador en este caso es de tipo fisiológico y fue puesta de manifiesto por Rogers (1962) en el sentido de que existen factores fisiológicos diversos por parte del hospedador que son imprescindibles para la puesta en marcha del parasitismo. Dentro de estos factores, en algunas especies pueden ser determinantes los aminoácidos que por ejemplo afectan a la supervivencia del trematodo *Schistosoma mansoni*. También se ha señalado que los carbohidratos o las hormonas pueden influir en la resistencia a la infección por *Nippostrongylus muris*. La temperatura corporal podría ser la causa de que los anopluros no parasiten más que a mamíferos mientras que la elevada temperatura corporal de las aves impide su presencia en éstas.

La bilis de los herbívoros es capaz de lisar la cutícula de los protoescólex de *Echinococcus granulosus*, mientras que la de los hospedadores definitivos (carnívoros) carece de dicho efecto, debido a su menor proporción de ácido deoxicólico. También pueden intervenir otros factores fisicoquímicos como el pH, la temperatura corporal en los homeotermos etc.

En definitiva, la especificidad está determinada por la afinidad que tiene un parásito por un hospedador o grupo de hospedadores, estableciéndose una adaptación mutua y peculiar que limita un parásito a su especie de hospedador. Sin embargo teniendo en cuenta que muchos parásitos desarrollan su ciclo biológico en más de una especie de hospedador, las condiciones que determinan el grado de especificidad frecuentemente difieren en las diversas fases del ciclo biológico, incluso dentro del mismo hospedador; por ejemplo la especificidad puede ser más estricta en determinados momentos de su ciclo biológico, como sucede durante las fases de reproducción o durante las mudas o ecdisis, ya que es el momento en que los parásitos sufren cambios profundos morfológicos y funcionales. Por ejemplo los plerocercoides del cestodo *Diphyllobothrium latum* son específicos de ciprínidos, lo cual puede deberse a que la formación del plerocercoides coincide con la organogénesis del sistema reproductor.

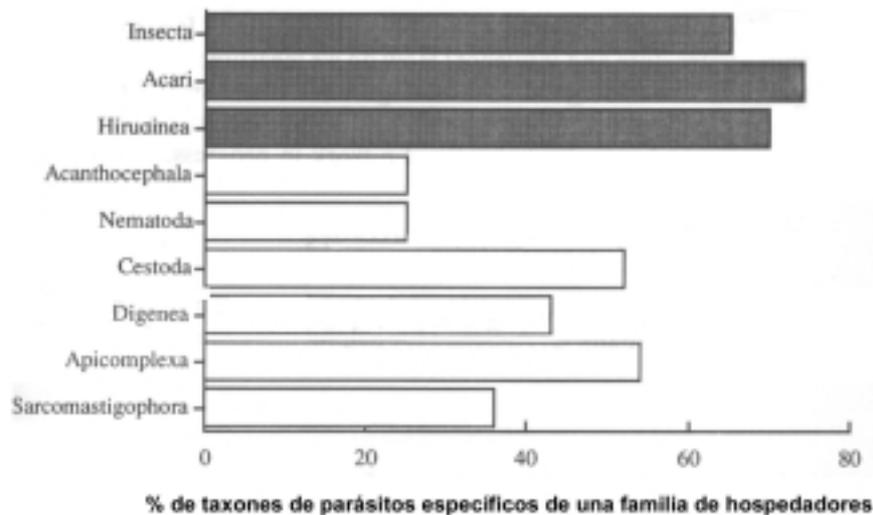
Según Rogers (1962), la especificidad de los parásitos que tienen un ciclo evolutivo indirecto también varía durante el mismo en los distintos hospedadores (según se trate de hospedadores definitivos o intermediarios). Así por ejemplo, los estadios inmaduros de los Trematodos Digenea generalmente son parásitos de moluscos, e incluso dentro de este rango de hospedadores, la especificidad es elevada. En los cestodos sucede lo contrario, son más específicos para los hospedadores definitivos, en los que alcanzan el estado adulto que para los hospedadores intermediarios. Por ejemplo, los cestodos del género *Echinococcus*.

En otras ocasiones, la especificidad de hospedador deriva de los mecanismos propios de transmisión del propio parásito. Según Baylis (cit. Rogers, 1962) los parásitos que tienen un ciclo directo son generalmente más específicos que los de ciclo indirecto, aunque esto no puede extenderse con carácter general a todas las especies. Por ejemplo las especies de *Plasmodium* son específicas de hospedador y sin embargo se transmiten indirectamente. Según Noble y cols (1989), la especificidad es menor en los parásitos que precisan dos o más hospedadores intermediarios que en los que utilizan solamente uno. Por ejemplo el género *Plasmodium* realiza parte de su ciclo evolutivo en varias especies de insectos, como hospedadores intermediarios mientras que es específico en el hospedador definitivo representado por el hombre.

En definitiva podemos afirmar, coincidiendo con otros autores, que son muy numerosos los factores que condicionan la especificidad de hospedador por parte de los parásitos (ecológicos, etológicos, fisiológicos, químicos y estructurales). Una elevada

especificidad es indicativa de una estrecha adaptación entre el parásito y el hospedador mientras que una escasa especificidad demuestra una amplia capacidad adaptativa.

Figura 25. Especificidad parasitaria. Porcentaje de parásitos específicos de una familia de hospedadores (según Moore y Clayton, 1997)



Según el esquema de la figura 25, los artrópodos y más concretamente los ácaros son los parásitos más específicos de una familia de hospedadores, seguidos de los hirudíneos y los insectos; Los Protozoos Apicomplexa son menos específicos en este orden seguidos de los helmintos (Cestoda) y Trematoda Digenea y en orden descendente, corresponde a los protozoos Sarcomastigophora o flagelados y las especies menos específicas son los nematodos y los acantocéfalos.

## **MECANISMOS DE PATOGENICIDAD DE LOS PARASITOS-FACTORES DE VIRULENCIA**

Durante muchos años se creía que la mayor parte de las asociaciones parásito hospedador tendían a mantenerse en un equilibrio, con disminución progresiva de la virulencia parasitaria e incluso algunos autores, han considerado que los parásitos en general no son naturalmente patógenos, especialmente los que están más adaptados al hospedador, manteniéndose en un equilibrio estable. Sin embargo, los actuales parásitos a lo largo de su proceso evolutivo han ido incrementando la tasa reproductiva ya que deben ser capaces de mantenerse y de extenderse, por lo cual incrementan su virulencia. Como

señala Segovia (1993), a lo largo de la evolución, lo que selecciona es el éxito reproductivo, por lo que un incremento en la virulencia puede evolutivamente ser ventajoso.

Los mecanismos de patogenicidad parasitarios son muy complejos y bastante semejantes a los causados por otros organismos tales como bacterias o virus. En general estos dependen de las características genéticas del parásito; su posible repercusión en la patogenicidad y el grado de esta se conoce como virulencia y las moléculas responsables de la misma se denominan determinantes de patogenicidad o factores de virulencia.

Existen muchas moléculas que pueden ser consideradas factores de virulencia, tales como las que condicionan la adhesión a las células o tejidos diana, por ejemplo la Gp63 de 63KDA que se localiza en la superficie celular de *Leishmania* y es utilizada por el parásito para evitar la acción de los radicales del oxígeno durante la entrada celular y después escapar a la acción de las hidrolasas lisosomales. Por otra parte, se han descrito otros factores de virulencia como el LPG y el GIPL, a los cuales se les ha asignado un papel importante en la defensa frente a la agresión por el complemento en las interacciones macrófago-*Leishmania* y en la supervivencia del parásito en el macrófago.

Otras moléculas que ocasionan un daño directo sobre los tejidos del hospedador, son las proteínas formadoras de poros en *Entamoeba histolytica* y aquellas implicadas en evitar los mecanismos de defensa, que hemos comentado en el apartado referente a la adaptación parasitaria, estrategia que es utilizada por diversos parásitos y que ha sido bien estudiada en *Trypanosoma cruzi*. Mediante este mecanismo, los parásitos son capaces de expresar en su membrana externa una glucoproteína que es similar a las proteínas del hospedador. Finalmente, cabe señalar las moléculas responsables de la resistencia a los fármacos antiparasitarios y cuyo mecanismo de actuación parece ser similar a los de resistencia de las células tumorales multiresistentes. Se caracteriza por la amplificación de un gen homólogo al gen de la multiresistencia a fármacos, que ha sido descrito en las células tumorales y ha sido observado en especies de protozoos: *Plasmodium* y *Leishmania*.

Las especies parásitas pueden a lo largo de su evolución ganar o perder virulencia y la regulación de esta puede estar relacionada con el número de copias de determinados genes, la transcripción y el procesamiento postranscripcional y modificaciones postraduccionales de los factores protéicos o de las enzimas para la biosíntesis de otras moléculas no proteicas.

Sin embargo, la compleja patogénesis de las parasitosis dificulta la identificación de todas las moléculas que actúan como factores de virulencia, ya que en muchos casos se

trata de moléculas reguladoras que se encuentran en escasa cantidad o sólo se expresan temporalmente, lo que dificulta su identificación y posterior caracterización mediante técnicas bioquímicas tradicionales (cit Segovia, 1993).

Los parásitos producen efectos patógenos específicos derivados de la propia especie y de su localización y otros de carácter general para todas las especies y que podemos sintetizar básicamente en acciones mecánicas por compresión y obstrucción, determinadas por el número y volumen de los parásitos, acciones traumáticas, migraciones, o acciones irritativas. Por otra parte, los parásitos determinan la expoliación de nutrientes (vitaminas, minerales, sangre, etc) lo que a su vez tiene un importante efecto sobre el crecimiento de los hospedadores y la liberación de sustancias tóxicas que producen alteraciones en el patrón de crecimiento celular, aparte de efectos inmunopatológicos, aunque generalmente los mecanismos de agresión parasitarias tienden a ser multifactoriales.

Por otra parte, hay que tener en cuenta la respuesta del hospedador ante la presencia del parásito, por lo cual debe considerarse el sistema inmunitario del hospedador mediante el cual establece mecanismos defensivos que participan durante la invasión parasitaria conocidos clásicamente como innatos o naturales (incluyendo tanto los de naturaleza no inmunitaria como algunos inespecíficos de la respuesta inmune, que tienen una base genética y que no aumentan con la reinfección) y adquiridos como respuesta al contacto previo con el parásito, participando únicamente la respuesta inmune humoral y celular específica, que como tal, se incrementa con la reinfección.

Algunos parásitos explotan a su hospedador gradualmente, obteniendo un aprovechamiento mantenido, mientras que otros lo hacen de forma mucho más agresiva. La disyuntiva entre una elevada tasa de reproducción y la supervivencia del hospedador puede prevenir el incremento desenfrenado de la virulencia, aunque no evita que se favorezca la elevación de esta.

Según Ewald (1983,1994) y Poulin (1997), las diferencias existentes en relación con la virulencia de los parásitos dependen entre otros factores de la forma de transmisión. Los parásitos que se transmiten directamente y tienen ciclos biológicos simples, son menos virulentos que aquellos que son transmitidos por vectores (*Plasmodium* y *Leishmania*, por ejemplo) y análogamente los parásitos que utilizan medios acuáticos son más virulentos (Anisákidos) que los que dependen estrictamente del contacto hospedador-hospedador.

Un análisis comparativo de los distintos parásitos ha revelado que aquéllos que se transmiten sexualmente son generalmente menos virulentos, son más persistentes y tienen

una gran especificidad de hospedador (Lockhart et al,1996). El otro extremo, una monogamia estricta de hospedador, puede tener efectos similares y así cuando las oportunidades para la transmisión y los contactos entre individuos son frecuentes, los niveles de virulencia alcanzados por los parásitos son bajos. De ello se deduce que el comportamiento del hospedador y la estructura de población son factores importantes en la evolución de la virulencia parasitaria.

Los parásitos con transmisión tanto horizontal como vertical también arrojan luz sobre las relaciones entre la forma de transmisión y el grado de virulencia. Así por ejemplo, Agnew y Koella (1997), señalan que en el protozoo microsporidio *Edhazardia aedis*, las esporas transmitidas horizontalmente se asocian con mayor virulencia en el mosquito hospedador que las esporas transmitidas verticalmente. La selección sobre la virulencia actúa en sentido contrario en los dos modos de transmisión. Para la transmisión horizontal se requiere la muerte del hospedador, puesto que las esporas se liberan en el medio ambiente después de la desintegración del hospedador, mientras que la virulencia debería ser minimizada para la transmisión vertical. Los datos más concluyentes sobre las relaciones entre virulencia parasitaria y oportunidades de transmisión horizontal, proceden de un estudio realizado por Herre, (1993 y 1995) en el cual indica, que la especie de nematodo más virulenta parasitaba al hospedador que proporcionaba mayor número de oportunidades de transmisión horizontal. Entre los artrópodos ectoparásitos de aves, por ejemplo, una elevada virulencia está restringida a las especies que dependen primordialmente de la transmisión horizontal y la baja virulencia es característica de especies transmitidas verticalmente (Clayton & Tompkins, 1994).

Por otra parte, los parásitos que tienen ciclos biológicos complejos han llegado a especializarse en ciertos hospedadores como su fuente básica y en otros hospedadores como agentes de transporte o dispersión en el espacio y el tiempo. Por tanto, la virulencia puede ser muy acusada en un hospedador y más baja en el siguiente. En este sentido Ewald (1995) comparó la virulencia de los helmintos en los hospedadores definitivos e intermediarios, comprobando los graves efectos que producen sobre los últimos, mientras que son habitualmente benignos para los primeros. Por ejemplo, las larvas de los trematodos Digenea pueden llegar a ser bastante virulentas para sus hospedadores intermedirios. Este hallazgo ha sido interpretado como la evidencia de que la evolución favorecía el uso de hospedadores intermediarios como fuente básica de recursos y los hospedadores definitivos como vehículos de dispersión.

Figura 26. Consecuencias evolutivas de los ciclos vitales según Poulin (1996).



Ewald (1995), argumenta que cuando los hospedadores definitivos no se infectan mediante predación, la elevada virulencia en los hospedadores intermediarios no es beneficiosa, sino perjudicial; entonces la selección favorecería el empleo del hospedador definitivo como fuente básica para la producción de estadios infectantes. Efectivamente, algunos helmintos tales como los esquistosomas que no se transmiten al hospedador definitivo por predación tienden a ser virulentos en su hospedador definitivo.

En realidad el éxito del parasitismo radica en la acomodación y en la supervivencia, y por lo tanto no se mide por los trastornos que le causa a su hospedador, sino por su capacidad para adaptarse y para integrarse al medio interno de este último. Según Rogers (1962) una elevada patogenicidad por parte del parásito pone de manifiesto una relación parásito/hospedador imperfecta y reciente.

Una explicación para este fenómeno puede ser que inicialmente los hospedadores no tienen defensas frente a nuevos parásitos, pero pueden evolucionar a lo largo del tiempo. Sin embargo, Ewald (1983) afirma que este hecho no puede generalizarse ya que no siempre que los parásitos establezcan una relación reciente son más patógenos para el hospedador. A este respecto, Poulin (1997), indica como los nematodos nematomorfos y mermítidos, provocan frecuentemente la muerte de su hospedador, un insecto justo en el momento en que ya no lo necesitan. Desde el punto de vista de la evolución del parásito, la

selección favorecería la misma tasa de explotación del hospedador, ya que la muerte o supervivencia de éste no tiene consecuencias en el bienestar del parásito.

De hecho, cuando se produce la invasión de un nuevo hospedador por un parásito potencial, la selección actuaría contra los individuos más patógenos entre las especies parásitas y los menos resistentes entre los hospedadores, lo cual conduciría a una relación parásito hospedador estable. Sin embargo, este hecho no parece ser totalmente cierto y existen ejemplos de que la elevada patogenicidad puede ocurrir tanto en parásitos establecidos reciente como antiguamente.

Siempre que un microorganismo logre en largos periodos de tiempo, establecer un estado de equilibrio con la especie huésped, la forma final que adopta la infección será de tal naturaleza que no comprometa seriamente la supervivencia de tal especie, y su grado de virulencia resultara bajo o moderado. Así por ejemplo, algunas aves silvestres son huéspedes naturales de ciertos parásitos, que soportan perfectamente la infección sin evidenciar las consecuencias de ésta.

Desde el punto de vista inmunológico, un parásito puede considerarse un éxito si se integra en el hospedador de manera que no se le considere exógeno. Realmente la destrucción del hospedador no entra dentro de los intereses del parásito. El hospedador como todo organismo vivo, es capaz de responder a la presencia del parásito mediante mecanismos muy diversos que clásicamente se han dividido en innatos o naturales y adquiridos. Los primeros representan la capacidad propia del organismo para reaccionar frente al organismo extraño, en este caso los parásitos, y se incluyen en este grupo tanto los mecanismos protectores de naturaleza no inmunitaria como mecanismos inespecíficos de la respuesta inmune, que tienen una base genética.

Las infecciones parasitarias suelen ser crónicas y las consecuencias de éste tipo de infección comprenden la presencia de antígenos circulantes, la estimulación antigénica persistente y la formación de inmunocomplejos, produciéndose la elevación de los niveles de inmunoglobulinas. En términos generales, las respuestas medidas por células son más efectivas contra los protozoos intracelulares mientras que los anticuerpos lo son contra los parásitos extracelulares presentes en la sangre y en los líquidos hísticos, sin embargo, el tipo de respuesta que confiere mayor protección depende del parásito.

## IMPORTANCIA Y CONSECUENCIAS DEL PARASITISMO

### ENFERMEDAD PARASITARIA

*“Liberarnos totalmente y para siempre de  
las enfermedades no es sino un sueño,  
remembranza de nuestras fantasías  
sobre el Paraíso Terrenal”*  
(René Dubos)

El término parasitismo indica la presencia de un parásito en un hospedador, y por lo tanto la enfermedad parasitaria es una consecuencia de la existencia de éstos en el organismo del hospedador. Sin embargo, su presencia únicamente se manifiesta cuando se rompe el equilibrio biológico entre ambos, en cuyo caso hablamos de parasitosis cuando la presencia de parásitos da lugar a la aparición de manifestaciones clínicas. En términos parasitológicos es clara la diferencia entre parasitismo y parasitosis, por lo cual generalmente se hace referencia a "portadores sanos" y "eliminadores mudos", para indicar los individuos que albergan parásitos sin signos clínicos.

En el momento actual, el número de especies parásitas es muy amplio y diverso, por lo cual las poblaciones parásitas comprenden desde las que son escasamente patógenas o avirulentas a otras de gran virulencia o muy patógenas, incluso dentro de una misma especie. Si a esto añadimos que el número y diversidad de hospedadores es muy amplio y con receptividad muy diferente en función de factores diversos (edad, resistencia, alimentación, sistema inmune, etc) las consecuencias del parasitismo son enormes.

Por lo general, la prevalencia de las enfermedades parasitarias es un reflejo de las condiciones ambientales. Un índice elevado de parasitosis intestinales revela una deficiencia de las condiciones sanitarias, del nivel de vida y de los hábitos personales de higiene. En el momento actual y a pesar de que se ha avanzado mucho en el último siglo, la morbilidad por ciertas enfermedades parasitarias es todavía muy alta y grandes masas de población mantienen enfermedades innecesariamente. Según señala Lizardi (1993), la importancia de los parásitos en el mundo actual es indiscutible y el parasitismo en los países menos

desarrollados es una condición que puede llegar a afectar a una proporción altísima de la población. En muchos países los primeros puestos de la lista de mortalidad según su causa siguen ocupados por las enfermedades parasitarias. Sin embargo, la estimación sobre la incidencia de este tipo de enfermedades es en el mejor de los casos aproximativa.

Las parasitosis tienen una gran importancia económica y sanitaria ya que los parásitos sobreviven y se reproducen en una amplia gama de hospedadores. Sin embargo, es difícil realizar un cálculo de los efectos económicos que se derivan del parasitismo, principalmente teniendo en cuenta que gran parte de estas enfermedades son de tipo crónico. No obstante, para los países de la unión Europea se cifran las pérdidas en torno al 10% de la producción final ganadera. En el año 1990, en España las pérdidas como consecuencia de las enfermedades parasitarias, se han valorado en torno 32.450 millones de pesetas, en las que se incluyen mortalidad, pérdida de producciones, reducción de la vida económica, infertilidad, abortos, indemnizaciones, coste de tratamientos y otras pérdidas (cit. Cordero del Campillo, 1999).

Por otra parte, las enfermedades parasitarias tienen un gran interés sanitario. En los inicios del siglo XXI, son muy numerosas las enfermedades parasitarias que afectan a la humanidad, entre las cuales la malaria que se encuentra distribuída en 90 países, principalmente de Africa, América Central, Sudamérica y Asia, todavía es una de las principales enfermedades en el mundo y la que produce mayor número de muertes después de la tuberculosis. Aproximadamente el 36% (2020 millones) de la población mundial está expuesta a padecerla, ya que el 40% de la población humana vive en áreas maláricas y el noventa por ciento de las infecciones maláricas y muertes se producen en Africa del sur. Anualmente fallecen fuera de Africa tropical unos cinco millones de personas infectadas, aunque probablemente el número real es cuatro veces más alto.

Según la Organización Mundial de la Salud, mueren de malaria más personas que de SIDA. Se estima que en el mundo hay por lo menos 260 millones de personas infectadas y cada año enferman 300-500 millones de personas produciéndose 3000 bajas diarias, niños en su mayoría y se registran entre 8 y 10 millones de nuevos casos anuales.

Desde finales de 1940, tanto los científicos como las autoridades sanitarias han intentado derrotar a las especies de *Plasmodium* mediante programas de erradicación con insecticidas, que han tenido un cierto éxito en Norteamérica, Europa y Australia, lo cual hizo concebir grandes esperanzas de que podría lograrse la erradicación mundial de esta enfermedad. Sin embargo, la aparición de resistencia a los insecticidas por parte de los mosquitos anofelinos junto con numerosos e imprevisibles fallos humanos en las labores de

campo, hacen aparecer hoy en día como menos brillantes las perspectivas de lograr la erradicación de la malaria a escala mundial, razón por la cual el problema en los últimos años ha sido abordado con el empleo de una vacuna de *Plasmodium falciparum* que ha proporcionado resultados parciales, ya que no inmuniza frente a otras especies de *Plasmodium*, por lo cual lamentablemente, ninguna de estas estrategias ha dado por ahora los resultados esperados y la malaria continua aniquilando a millones de personas todos los años.

Según Epstein (2000), el calentamiento de la atmósfera abre un panorama preocupante en relación a las poblaciones de artrópodos ya que esto presupone un incremento de la población de mosquitos (el calor aviva la tasa reproductora) y de las enfermedades que éstos transmiten entre las cuales la malaria conocerá un progreso espectacular. Por ello, probablemente, a finales del siglo XXI, con el progresivo calentamiento se habrá extendido la zona de transmisión potencial de la malaria desde un área que alberga el 45 por ciento de la población mundial hasta otra que abarcará alrededor del 60 por ciento, según vaticinan algunos modelos. Un pronóstico nada halagüeño dado que no existe una vacuna que proteja frente a todas las especies y que los parásitos están adquiriendo resistencia contra los medicamentos utilizados habitualmente.

No obstante, ha surgido una nueva posibilidad que consiste en la manipulación de poblaciones naturales del mosquito transmisor del género *Anopheles*, ético en el artrópodo para hacerlo inmune al parásito. Este proyecto, abre una nueva posibilidad en el control de esta enfermedad y es una esperanza de futuro.

Otras parasitosis de gran interés son las helmintosis. En 1947, Stoll hizo el sorprendente cálculo de que existen en el mundo 2200 millones de infecciones helmínticas, suficientes para que correspondieran a una por cada habitante de la Tierra si estuvieran distribuidas uniformemente. Actualmente disponemos de conocimientos suficientes para hacer frente a la mayoría de estas infecciones, a pesar de lo cual la Esquistosomosis por ejemplo afecta a 200-300 millones de personas en 71 países de Asia, Africa y América del Sur y se estima que están expuestas 600 millones de personas.

A pesar de las medidas de control realizadas la prevalencia no sólo no ha descendido sino que en algunos países ha aumentado, como consecuencia de la realización de prácticas de irrigación ya que los caracoles, hospedadores intermediarios prosperan en las aguas quietas de los canales de riego y de los lagos artificiales. En Irak coincidiendo con la construcción de sistemas de irrigación la prevalencia de la infección subió del 10% al 25%

y durante un período de 35 años en la fértil zona de Gezira en Sudán, la incidencia aumentó del 1% al 20% en la población adulta y del 1% al 45% en los niños.

Actualmente las parasitosis intestinales son las enfermedades más comunes en todo el mundo. Se estima que en torno a 450 millones de personas están afectadas como consecuencia de parasitosis entéricas, la mayoría niños. La Amebosis por *Entamoeba histolytica*, por ejemplo afecta al 10% de la población mundial, registrándose entre 110.000-400.000 muertes anuales. Otro protozoo, *Giardia duodenalis*, es endémico prácticamente en todo el mundo encontrándose asociado con el consumo de agua o vegetales crudos y afecta a 200 millones de personas, en su mayor parte niños. Otras parasitosis como la Trichuriasis y la Strongyloidosis (500 y 35 millones de personas infectadas respectivamente) también son de interés sanitario, e incluso, las Cestodosis producidas por el consumo de carne de ganado vacuno y de porcino con cisticercos constituyen todavía un grave problema en países como Nicaragua y Mozambique con 65 millones de personas infectadas.

Otros procesos entéricos como la Ancylostomosis actualmente se mantiene en numerosos países como la India, donde no menos de 75 millones de personas sufren anualmente la enfermedad y alrededor de medio millón de ellas mueren. La enfermedad es endémica en la mayor parte de las tierras bajas y cálidas de centro y sur de América y también de África del sur. Se calcula que anualmente se producen 300 millones de casos y ocasiona seis millones de muertes, estimándose que alrededor de 44 millones de mujeres gestantes están infectadas, con lo cual sufren importantes pérdidas de sangre intestinales que predisponen al desarrollo de deficiencias de hierro con anemia.

Por otra parte, un acontecimiento importante en los últimos años ha sido la aparición del síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA), que ha conducido a un aumento de la incidencia de una serie de enfermedades, parasitarias, entre las cuales hay que señalar la Cryptosporidiosis con una prevalencia del 10-20% en estos pacientes (cit. Juranek, 1995). También afecta a personas no inmunodeprimidas, siendo responsable de un 10% de las diarreas en niños y de un 3% en los adultos. En estos momentos se considera que es una importante enfermedad de transmisión hídrica y es considerada como la tercera causa más común de trastornos entéricos.

Otra de las enfermedades de gran interés, es la leishmaniosis, endémica en 88 países de cinco continentes, África, Asia, Europa, América del norte y del sur; 16 de los países afectados son desarrollados y actualmente existe riesgo de infección en 350-500 millones de personas. Aproximadamente unos 12 millones de personas están afectadas, con

1,5-2 millones de nuevos casos anuales, de los cuales solamente 600.000 son declarados oficialmente. Desde 1993, las zonas endémicas de leishmaniosis se han extendido significativamente, debido fundamentalmente a las migraciones masivas desde la zona rural a la urbana y a proyectos tales como la deforestación, sistemas de irrigación, etc. En los últimos años, es una infección emergente coincidente con el síndrome de inmunodeficiencia adquirido que tiene especial significación en el sur de Europa. En nuestro país, se han declarado desde febrero de 1982 hasta diciembre de 1995 1.574 casos y actualmente se notifican unos 120 casos humanos por año, lo que significa 0,3 casos /100.000 habitantes.

Asimismo, otras parasitosis de gran importancia sanitaria son endémicas en Africa como sucede con la Filariosis que afecta 1100 millones de personas, o la Oncocercosis (120 millones de personas en Africa y América del sur). Análogamente, la enfermedad de Chagas es endémica en el cono sur americano, aunque recientemente se ha logrado un descenso importante en países como Brasil, donde un 5% de la población estaba infectada y ha descendido al 0,28%, gracias a los programas de control que se han llevado a cabo en los últimos años principalmente basados en la lucha frente a los artrópodos triatómidos.

Otras muchas enfermedades están ampliamente distribuidas, entre las cuales la Hidatidosis persiste en países donde desde hace años se han emprendido programas de lucha. En España, la enfermedad es endémica fundamentalmente en las comunidades productoras de ganado ovino. En Aragón las pérdidas anuales superan los 700 millones de pesetas en la producción ovina y en 305 se cifra el coste socio económico en la especie humana como consecuencia de los costes de estancia hospitalaria y pérdida de días laborables.

La gran importancia económica y sanitaria de las enfermedades parasitarias justifica la necesidad de establecer mecanismos de lucha para su control y fundamentalmente estarán encaminadas hacia la prevención evitando la presencia de parásitos y la difusión de estos, lo cual exige un perfecto conocimiento de todos los aspectos que intervienen en la relación parásito-hospedador, de la biología del parásito y la de sus hospedadores, así como de las condiciones medioambientales que influyen sobre la comunidad y facilitan el mantenimiento, la propagación de las parasitosis y los mecanismos de transmisión.

El control de las enfermedades parasitarias puede realizarse directamente sobre el parásito mediante el diagnóstico y el empleo de fármacos, actuando sobre el medio con el fin de evitar la propagación de estos, o mediante otros sistemas en función de los mecanismos de difusión de los propios parásitos. En los últimos años se ha producido el

inicio de una nueva generación de vacunas antiparasitarias, propiciado por el mejor conocimiento de los mecanismos básicos que regulan la interacción parásito-hospedador, por los avances de la química de proteínas, el desarrollo de anticuerpos poli y monoclonales y el establecimiento de las técnicas del ADN recombinante. Estas vacunas a base de antígenos (recombinantes, anti- idiotipo y formadas por péptidos sintéticos), en un futuro pueden llegar a ser una alternativa en la lucha frente a los parásitos y sus consecuencias, juntamente con la lucha genética aplicada en estos momentos particularmente en la actuación sobre vectores.

Sin embargo, a pesar de los conocimientos actuales y de los éxitos obtenidos, la raza humana tiene mucho camino por recorrer en el proceso de su emancipación de las enfermedades parasitarias. El éxito en definitiva requiere no sólo de los conocimientos científicos sino también de la concienciación de los gobiernos, del conocimiento de los beneficios para todos los sectores implicados, de la educación sanitaria desde la infancia, de la correcta gestión de los recursos humanos y materiales especialmente en las regiones menos civilizadas y de la perseverancia necesaria para alcanzar los objetivos fijados.

He dicho

## BIBLIOGRAFIA

- 1- ADANSON, M.L. CAIRA, J.N. Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. *Parasitology*, 109. supp, 585-595. 1994.
- 2- ALSOPP, A. Phylogenetic relationships of the procaryotes and the origin of the eucaryotic cell. *New Phytol.* 68: 591-612. 1969.
- 3- ANDERSON, R.C. The origins of zooparasitic nematodes. *Canadian Journal of Zoology*, 62, 317-328.1984.
- 4- ANDERSON, O.R. Comparative protozoology. Ecology, Physiology, Life History. Srpinger-Verlag.1987.
- 5- AUDESIRK, T; AUDESIRK, G. Biología. La vida en la Tierra. Prentice Hall. Hispanoamericana. S.A. 1996.
- 6- AYALA, La teoria de la evolución. Edit. Temas de Hoy. 1999.
- 7- BAER, J.G. El parasitismo animal. Ediciones Guadarrama. S.A. 256 pp. 1971
- 8-BAKER,J.R.The evolution of Parasitic Protozoa. En: Evolution of Parasites. Ed. Taylor. A. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1-28. 1965.
- 9- BARKER, SC. Lice. Cospeciation and parasitism. *International Journal for Parasitology*, 26: 219-22, 1996.
- 10- BEHNKE, J.M. & BARNARD,C.J. Coevolution of parasites and hosts:host-parasite arms races and their consequences.Parasites immunity and pathology. Edit. by Behnke, J. M. 1-5 .1990.
- 11- BIANCO, A.E. & MAIZELS, R.M.. Parasite development and adaptive specialization. *Parasitology*. 99. 113-123. 1989.
- 12- BRAY, A. & cols. Biología molecular de la célula. Ediciones OMEGA. S.A. Barcelona. 1986.
- 13- BREY, P. Paludismo y parásito una historia de sexo. *Science*, 287.128. 2000.

- 14- BRYAN,C. & BEHM. Biochemicals adaptation in parasites. Chapman and Halt. 1989.
- 15- CALOW, P. Pattern and paradox in parasite reproduction. Parasitology 86 suppl. 197-207.1983.
- 16- CAMERON, T, W.M. Host specificity and the evolution of helminthic parasites. Advances in Parasitology. 1964
- 17- CAMERON, P.G & HOLMES J. Parasite-mediated natural selection. In Host Parasite Evolution. General Principles Avian Models. Oxford University Press.9-29. 1997.
- 18- CARRENO, R & HOBERG,E. Evolutionary relationships among the Protostrongylidae (Nematoda: Metastrongylidae) as inferred from morphological characters, with consideration of parasite-host coevolution. J. Parasitol. 85 (4): 638-648. 1999.
- 19- CLAYTON, D.H & MOORE, J. Host Parasite Evolution. General Principles.Avan Models. Oxford University Press. 1-6.1997.
- 20- CAVALIER-SMITH, C. Molecular evolution eukaryotes with no mitochondria. Nature, 326: 332-333. 1987.
- 21- CAVALIER-SMITH, T. The origin of Eukaryote and Archaeobacterial cells. Ann. N.Y. Acad. Sciences. 503:17-28.1987
- 22- CAVALIER-SMITH,T The simultaneous symbiotic origin of mitochondria, chloroplasts, and microbodies. Ann.N.Y. Acad. Sciences, 503: 55-72.1987
- 23- CAVALIER-SMITH. T. Archaeobacteria and Archezoa. Nature.339:100-101.1989
- 24- CAVALIER-SMITH, T. The Protozoan phylum Opalozoa. J. Euk. Microbiol. 40 (5): 609-615.1993.
- 25- CHRISTEN, R. & cols. An analysis of the origin of Metazoans, Using coparisons of partial sequences of the 28S RNA, Reavls an Early emergence of triploblast. EMBO J., 10: 499-503. 1991.
- 26- CLARCK, R.B. Dynamics in Metazoan Evolution. Clarendon Press. Oxford, 1964
- 27- CLAYTON,D.H. & MOORE, J. Host Parasite Evolution. General Principles & Avian Models. Oxford University Press. 1997.

- 28- CHENG, TC. Comparative Pathobiology. Parasitic and related diseases. Basic Mechanisms, Manifestations, and Control. Plenum Press. New York.London.1983.
- 29- CHENG, TC. Parasitología general. 2nd edition. Academic Press Inc. Orlando. Florida. 1986.
- 30- CHOWDHURY, N, & cols. Evolution, parasitism and host specificity in helminths. Helminthology, 1-33.1994.
- 31- CONWAY MORRIS, S. Parasites and the fossil record. Parasitology, 82, 489-509. 1981.
- 32- CORDERO del CAMPILLO, M. Importancia económica y sanitaria de las parasitosis. Parasitología Veterinaria. McGraw-Hill. Interamericana. 1999.
- 33- CORLISS, J.O. The kingdom Protista and its 45 phyla. BioSystems, 17: 87-126. 1984.
- 34- COX FEG. Immunology. En Modern Parasitology, 2nd ed.Cox FEG (ed). Blackwell Scientific Publications. Oxford. 193-218. 1993.
- 35- CURTIS, H. & BARNES, N.S. Biología. 5 Ed. Editorial Medica Panamericana. Buenos Aires. 1997.
- 36- DARWIN, C. El origen de las especies. Edaf. Ediciones. Distribuciones. 1977.
- 37- DESPOMMIER, D,D. *Trichinella spiralis*. The worm that would be virus. Parasitology Today, 6 (6): 193-196. 1990.
- 38- DIAZ, J.A. & SANTOS, T. Zoología. Aproximación evolutiva a la diversidad y organización de los animales. Ed. Sintesis. 220 pp.1998.
- 39- DICKERSON, R. La evolución química y el origen de la vida. En: Evolución. Prensa Científica. Barcelona. 29-48.1979.
- 40- DOBZHANSKY. T; AYALA. F.; STEBBINS, G.L. & VALENTINE. J.W. Evolución. Editorial Omega, 3ª Ed. 1993.
- 41- DOGIEL, VA. General Parasitology. Oliver & Boyd. Edinburg. 1964.
- 42- DOWDESWELL, W.H. Ecología animal. Ed. Alhambra. Madrid.1966

- 43- EBERT, D. Virulence and local adaptation of a horizontally transmitted parasite. *Science*, 265, 1084-1086.1994
- 44- EBERT D. & HERRE, E.A. The evolution of parasitic diseases. *Parasitology Today*, 12: 96-101. 1996.
- 45- EICHLER. W. Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animal. *Sys. Zool.* 15: 216. 1966.
- 46- ENCINAS GRANDES, A. Artrópodos. *Parasitología Veterinaria*. McGraw-Hill.Ed. Inteamericana. 134-151. 1999.
- 47- EPSTEIN, P.R. Salud y calentamiento global de la atmósfera y océanos. *Investigación y Ciencia*. Octubre 16-24. 2000.
- 48- ERZINCLIOGLU, YZ. The origin of parasitism in blowflies. *British Journal of Entomology and Natural History*. 2-3: 125-127. 1989.
- 49- ESCALANTE, A.A. & AYALE, FJ. Evolutionary origin of *Plasmodium* and other Apicomplexa based on rRNA genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 92: 13. 5793-5797, 1995.
- 50- EWALD, P.W. The evolution of virulence: a unifying link between parasitology and ecology. *Journal of Parasitology*, 81: 659-669. 1995.
- 51- FOLSOMEL, C.E. El origen de la vida. Serie Reverte Ciencia y Sociedad.136 pp.1981
- 52- GAJADHAR, A.A & cols. Evolutionary relationships among Apicomplexans, Dinoflagellates, and Ciliates: Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptosporidium parvum*. *Mol. Biochem. Parasitol.* 45:147-154.1991
- 53- GRASSE, P.P. & cols. *Biología General*. Toray. Masson, S.A. Barcelona. 1970
- 54- GRAY, M.W. The bacterial ancestry of plastids and mitochondria. *Bioscience*. 33: 693-699. 1983.
- 55- HAWKING, S. Agujeros negros y pequeños universos y otros ensayos. *Círculo de Lectores*. 1992.

- 56- HERRE, E.A. Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasp. *Science* 259, 1442-1445.1993.
- 57- HOARE, C.A. *The Trypanosomes of Mammals. A Zoological Monograph.* Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. 1972.
- 58- INGLIS, W.G. Patterns of Evolution in Parasitic Nematodes. *Evolution of Parasites.* Ed. Taylor.A. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 79-124.1965.
- 59- INGLIS W.G. Speciation in Parasitic Nematodes. *Advances in Parasitology.* 185-200 1971.
- 60- JONES, A.W. *Introduction to Parasitology.* Addison-Wesley Pub. Co. Reading. London. 1967.
- 61- JURANEK, D.D. Cryptosporidiosis: Sources of infection and guidelines for prevention. *Clinical Infectious Diseases.* 21 (Suppl 1). S57-61. 1995.
- 62- KENNEDY, C.R. *Ecological animal Parasitology.* Blackwell Scientific Publications. 163pp. 1975.
- 63- KEYMER,A.E. & READ,A.E. The evolutionary Biology of Parasitism. *Proc. of the Autumn Symposium of the BSP. Parasitology Today (1):* 2-3. 1990
- 64- KONDRACHINE, A.V. & TRIGG, P.I. Malaria in the world: Current situation and trends in its control. *Research and Review in Parasitology,* 58 (3-4): 155-162. 1998.
- 65- KULDA, J & NOHYNKOVA, E. *Giardia* in humans and animals. *Parasitic Protozoa.* 10. 225-422. 1995.
- 66-LIZARDI, P. Situación de la Parasitología en el mundo actual. *Parasitología Molecular.* Consejo General de Investigaciones Científicas. Madrid. 17-26. 1993.
- 67- LLEVELYND, J. The evolution of parasitic Platyhelminths. *Evolution of Parasites.* edited by Angela E.R. Taylor. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 47-78.1965.
- 68- MANGA GONZALEZ, M.Y. Trematodos. *Parasitología Veterinaria.* McGraw -Hill. Interamericana. 79-104.1999

- 69- MCINNES, A.J. How parasites find hosts. Some thoughts on the inception of host parasite integration. *Ecological Aspects of Parasitology*. Ed.L. R. Kennedy. North Holland Public. Comp.: 3-20 1976.
- 70 - MARGULIS, L. *Origin of Eukaryotic Cells*. Yale University Press. 1970.
- 71- MARGULIS, L. *Symbiosis in cell evolution*. Freeman, San Francisco.1981.
- 72- MARTINEZ FERNANDEZ, A. *Microsporidios. Protistas parásitos nuevos patógenos humanos. Discurso de recepción como académico*. Academia Farmacia. 11. Madrid 28004. 1994.
- 73- MARTINEZ FERNANDEZ, A. *El parasitismo y otras asociaciones biológicas. Parásitos y hospedadores. Parasitología Veterinaria*. Mc Graw-Hill. Interamericana. 22-38. 1999.
- 74-MARTINEZ FERNANDEZ, A. *Protozoos. Parasitología Veterinaria*. McGraw-Hill. Interamericana. 70-78. 1999.
- 75- MASLOV, DA & cols. *Phylogeny of trypanosomes as inferred from the small and large subunit rRNAs implications for the evolution of parasitism in the trypanosomatid protozoa*. *Molecular and Biochemical Parasitology*. 75, 2. 197-205. 1996.
- 76-MARTINEZ-PALOMO & ESPINOSA-CANTELLANO. *Entamoeba histolytica: Biología celular y molecular*. Consejo General de Investigaciones Científicas. 41-60. 1993.
- 77- MAY, R.M. & ANDERSON, R.M. *Parasite-host coevolution*. *Parasitology*. 100:589-5101.1990.
- 78- MAYNAR-SMITH N & SZATHMARY. E. *The major transitions in Evolution*, Freeman, Oxford, 1995.
- 79- MORRIS, S.C. *Parasites and the fossil record*. *Parasitology*. 82. 489-509. 1981.
- 80- MYCHELS, P.A.M. & OPPERDOES, F.R. *The evolutionary origin of glycosomes*. *Parasitology Today*. 7 (5): 105-109.1991
- 81- MOLLER, A; PAPE, *Parasitism and the evolution of host life history. General Principles & Avian Model*. Oxford University Press. 105-127.1997.
- 82-MORRIS,S.C. *Parasites and the fossil record*. *Parasitology*; 82.489-509.1981

- 83- NEL, S. & MAYNARD SMITH, J. The evolutionary biology of molecular parasites. *Parasitology*.: 100: 55-518. 1990.
- 84- NOBLE, E & NOBLE, G.A. *Parasitology. The biology of animal parasites*. 6<sup>o</sup> ed. Lea & Febiger. Philadelphia. U.S..A. 1989.
- 85- O.M.S. *Informes de la Organización Mundial de la Salud*. 1996-2000.
- 86- ORGEL. LESLIE E. L´origine de la vie sur la terre. *Pour la Science*. December. pp 80. 1994.
- 87- ORTEGA MORA, L.M. & ROJO VAZQUEZ, F. Relaciones parásito hospedador". *Parasitología Veterinaria*. McGraw Hill-Interamericana. 39-48. 1999.
- 88- POINAR, G.O.; TREAT, A.E & SOUTHCOT, T.V. Mite parasitism of moths: Examples of paleosymbiosis in Dominican amber. *Experientia (Basel)* 47 (2): 210-212. 1991.
- 89- POULIN, R. Evolution of parasite life history traits. myths and reality. *Parasitology Today* 11 (9) 342-345. 1995.
- 90- POULIN, R. The evolution of life history strategies in Parasitic Animals. *Advances in Parasitology*. 37: 107-134. 1996.
- 91- POULIN, R. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Chapman and Hall. London. U.K. 212 p.1998.
- 92- PRESCOTT, L.; HARLEY, J; KLEIN, D. *Microbiología*. 4<sup>a</sup> ed. McGraw- Hill. Interamericana. 1998.
- 93- PRICE, P.W. Strategies for egg production. *Evolution*. 28, 76-84. 1977
- 94- PRICE, P.W. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press. 1980.
- 95- PRICE, W. Host populations as resources defining parasite community organization. In *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman and Hall. 21-40. 1990.
- 96- PROSSER, C. LAAD. Introduction definition of comparative physiology. *Theory of adaptation. Environmental and metabolic animal physiology*. 1-11. 1991.

- 97- RAFF, R.A.; MAHLER, H.R. The non-symbiotic origin of mitochondria. *Science*. 177:575-582.1972.
- 98- RIVAS, L; DIAZ P & CHICHARRO, C. Estructuras GPI en *Leishmania*. *Biología Molecular*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. .61-112. 1993.
- 99- ROGERS, W.P. *The Nature of Parasitism*. Academic Press.1962
- 100-SALOMON, E.; BERG, L.; MARTIN, D.; VILLEE, C. *Reino Protista*. *Biología* .McGraw-Hill. Interamericana.. 4ª ed. 519-531.1998.
- 101-SALOMON, E.; BERG, L.; MARTIN, D.; VILLEE, C. *Origen e historia evolutiva de la vida*. *Biología*. McGraw-Hill. Interamericana. 4ª ed. 440-458. 1998.
- 102- SEGOVIA, M. Factores de virulencia en parásitos. *Biología Molecular*. Ed. Consejo General de Investigaciones Científicas. Madrid. 27-40. 1993.
- 103- SLEIGH, M. *Protozoa and other protists*. Edward Arnold. A division of Hodder y Stoughton.1989
- 104- SCHOPF, J.W. *La evolución de las células primitivas*. Ed. Labor.. 49-68.1979
- 105- SCHWARTZ, A.W. The RNA World and its origins. *Planet, Space Sci*, 43, 161, 1995.
- 106- SIMON, F. & SIMON, F. *Nematodos* . *Parasitología Veterinaria*. MacGraw Hill Interamericana. 1999.
- 107- SINDEN, R.E. Concluding remarks: variation and polymorphism in parasite phenotype-implications for the selection of potential intervention strategies. *Parasitology*. 99.147-151. 1989.
- 108- SOGIN, ML. The phylogenetic significance of sequence diversity and Length variations in Eukaryotic small subunit ribosomal RNA Codings regions. In *New Perspectives on Evolution* edited by Warren L. Koprowski. New York. Plenum Press. pp 175-188.1991
- 109- SOGIN, ML. Early evolution and the origin of Eukaryotes. *Curr. Op. Genet. Des*. 1.457-463.1991
- 110-SOULSBY, E.J.L. *Pathophysiology of parasitic infection*. Academic Press. 1976.
- 111-SOULSBY, E.J.L. *Biology of Parasites*. Academic Press. New York. London.1966.

- 112-SPRENT, J. The organization, Ontogeny, and Orientation of the Cestoda. *Quart. Rev. Biol.* 37:23-34.1962. 1962.
- 113- STEBBINS, G. L. Evolución hacia una nueva síntesis. Contribuciones desde el reino vegetal. Universidad de León. Secretariado de Publicaciones. 221. P. 1989.
- 114- TAIT, A. Genetic exchange and evolutionary relationships in protozoan and helminth parasites. *Parasitology.* 100, 75-87.1990.
- 115- TOFT, C:A. & KARTER, A.J. Parasite-host coevolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 326-329,1990.
- 116- TOFT. C.A. An ecological perspective: The population and community consequences of parasitism. *Parasite-Host Associations. Coexistence or conflict.* Ed. by CA. Toft, A. Aeschlimann, L. B & Olis Oxford University Press. 1991.
- 117- VALENTINE, J.W. La evolución de las plantas y los animales pluricelulares. Edit. Labor, 69-84.1979
- 118- WEINBERG, S. Los tres primeros minutos del universo. Alianza Universidad. 1978.
- 119- WOOSE,C.R. Bacterial evolution. *Microbiological Reviews*, 51: 221-271. 1987.