

# Ancient gene linkages support ctenophores as sister to other animals

<https://doi.org/10.1038/s41586-023-05936-6>

Received: 30 April 2022

Accepted: 9 March 2023

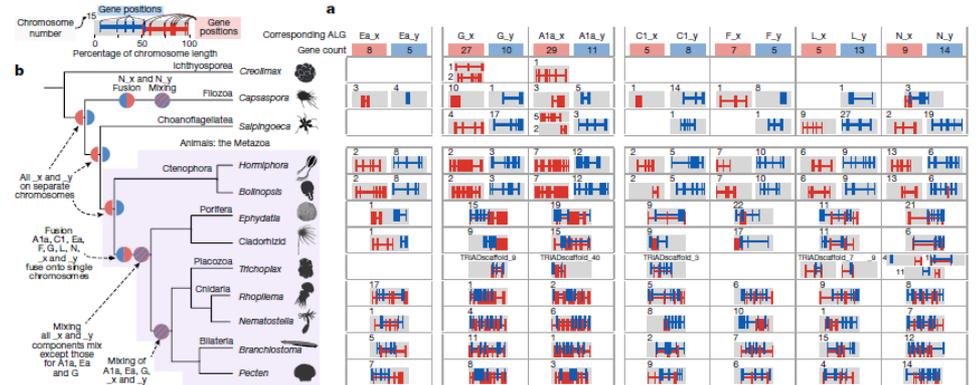
Published online: 17 May 2023

Open access

Check for updates

Darrin T. Schultz<sup>1,2,3</sup>, Steven H. D. Haddock<sup>2,4</sup>, Jessen V. Bredeson<sup>5</sup>, Richard E. Green<sup>3</sup>, Oleg Simakov<sup>1,2</sup> & Daniel S. Rokhsar<sup>6,7</sup>

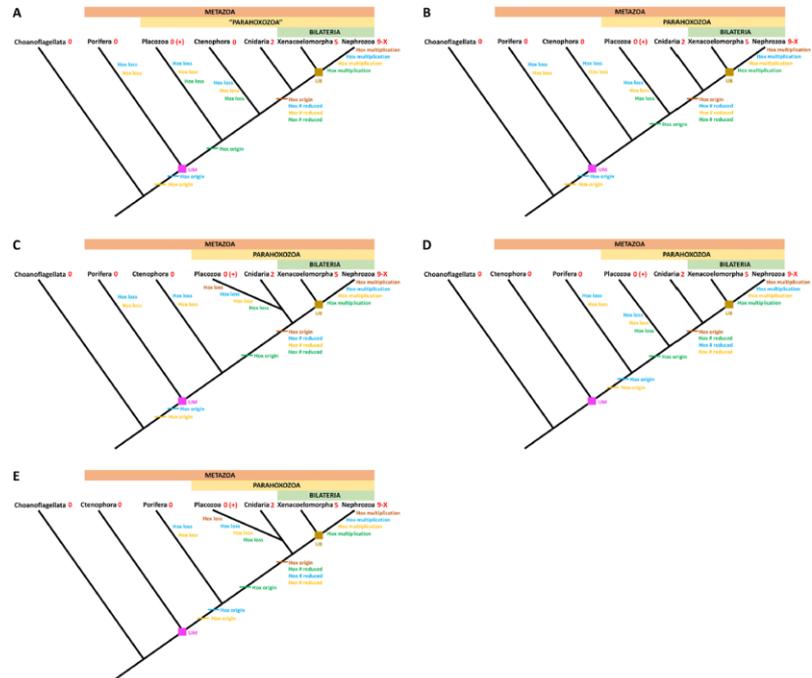
A central question in evolutionary biology is whether sponges or ctenophores (comb jellies) are the sister group to all other animals. These alternative phylogenetic hypotheses imply different scenarios for the evolution of complex neural systems and other animal-specific traits<sup>1–6</sup>. Conventional phylogenetic approaches based on morphological characters and increasingly extensive gene sequence collections have not been able to definitively answer this question<sup>7–11</sup>. Here we develop chromosome-scale gene linkage, also known as synteny, as a phylogenetic character for resolving this question<sup>12</sup>. We report new chromosome-scale genomes for a ctenophore and two marine sponges, and for three unicellular relatives of animals (a choanoflagellate, a filasterean amoeba and an ichthyosporan) that serve as outgroups for phylogenetic analysis. We find ancient syntenes that are conserved between animals and their close unicellular relatives. Ctenophores and unicellular eukaryotes share ancestral metazoan patterns, whereas sponges, bilaterians, and cnidarians share derived chromosomal rearrangements. Conserved syntenic characters unite sponges with bilaterians, cnidarians, and placozoans in a monophyletic clade to the exclusion of ctenophores, placing ctenophores as the sister group to all other animals. The patterns of synteny shared by sponges, bilaterians, and cnidarians are the result of rare and irreversible chromosome fusion-and-mixing events that provide robust and unambiguous phylogenetic support for the ctenophore-sister hypothesis. These findings provide a new framework for resolving deep, recalcitrant phylogenetic problems and have implications for our understanding of animal evolution.



**Fig. 3 | Phylogenetically Informative syntenes support ctenophores as the sister clade to other animals.** **a**, The rows represent the species considered in our analysis. The top three rows are non-metazoan outgroups. Columns show pairs of phylogenetically informative and significantly large metazoan syntenes ( $\alpha \leq 0.05$ , permutation test one-sided false-discovery rate), labelled according to their BCnS names (A1a, C1 and so on) with the suffix  $_x$  or  $_y$  denoting subgroups shared across metazoans. The number of genes participating in each metazoan synteny group is indicated in red and blue rectangles at the top of each column. Only genes with defined orthologues in outgroups are shown here. Extended Data Fig. 8 shows a larger set of genes requiring only metazoan orthologues. Inset: the convention for representing gene distributions on chromosomes (top left). The grey rectangles represent gene chromosomes (or large scaffolds in the placozoan *Trichoplax*). The chromosome number or scaffold name is located above or to the left of the grey rectangle. Red and blue vertical hashes represent the relative position of genes participating in phylogenetically informative pairs of metazoan synteny groups. **b**, The most parsimonious phylogeny according to the logic of Fig. 2c–g (Extended Data Fig. 4 and Supplementary Information 4), the results of ref. 12 and the accepted monophyly of demosponges.

A. Wanninger

Seminars in Cell and Developmental Biology 152–153 (2024) 16–23



Nature | Vol 618 | 1 June 2023

Seminars in Cell and Developmental Biology 152–153 (2024) 16–23



Contents lists available at ScienceDirect  
Seminars in Cell and Developmental Biology

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/semcdb](http://www.elsevier.com/locate/semcdb)



Review

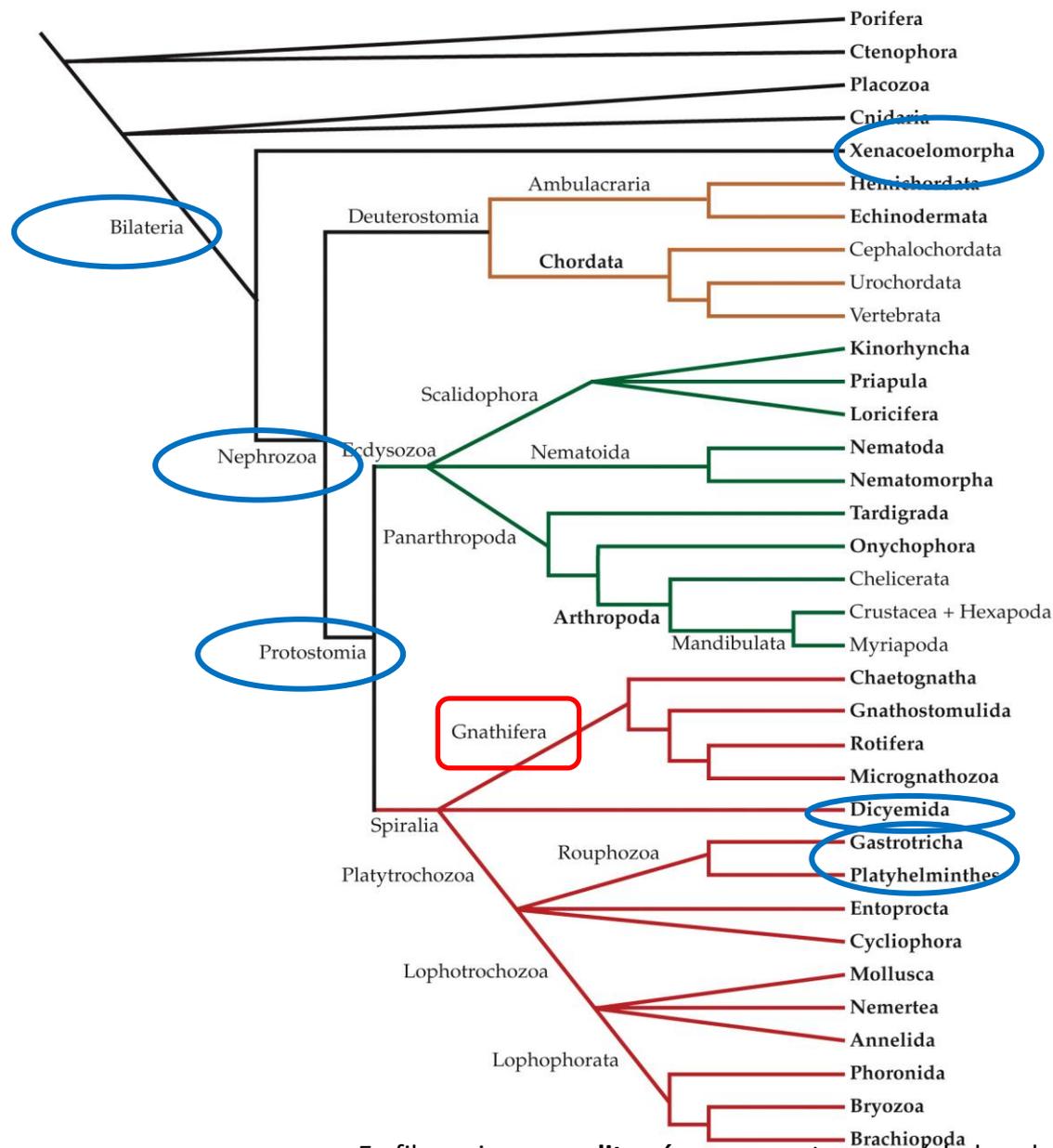
Hox, homology, and parsimony: An organismal perspective

Andreas Wanninger<sup>1</sup>

University of Vienna, Department of Evolutionary Biology, Unit for Integrative Zoology, Djerassiplatz 1, 1030 Vienna, Austria



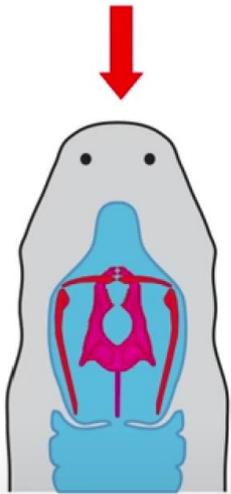
# A phylogeny of Metazoa



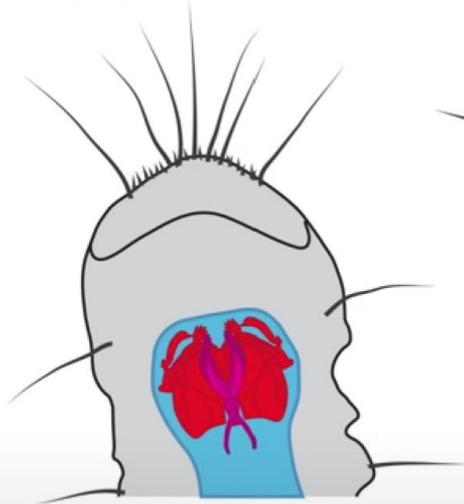
## Filogenia de los Metazoos.

Este árbol refleja una visión de consenso basada principalmente en análisis filogenéticos moleculares recientes. Los 31 filos animales aparecen en negrita, mientras que los subfilos y otros clados aparecen en claro. Los linajes de Spiralia aparecen en rojo, los de Ecdisozoos en verde y los de Deuterostomos en color beige. Todavía existe incertidumbre en varias regiones, que se representan como politomías ("starbursts"). Así, por ejemplo, la secuencia de ramificación de Placozoa, Cnidaria y Bilateria aún no está resuelta, por lo que se muestra como una tricotomía no resuelta. Del mismo modo, existen dos grandes politomías entre los Platytrochozoa, y las relaciones de los tres clados de ecdisozoos aún no están resueltas, al igual que las de los tres filos de escalidóforos. Debido a la incertidumbre, Dicyemida se representa en una tricotomía no resuelta con Gnathifera y Platytrochozoa.

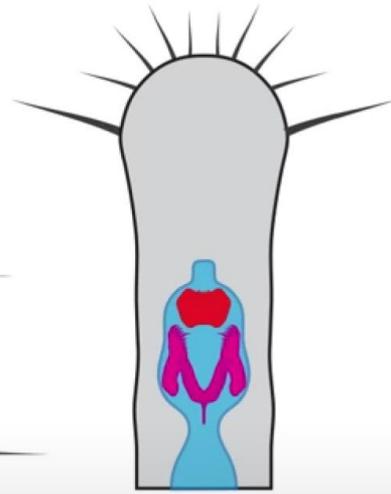
En filogenia, una **politomía** es un punto en un árbol evolutivo donde una sola rama se divide en tres o más linajes simultáneamente, en lugar de bifurcarse en pares de linajes sucesivos. Esto indica **incertidumbre evolutiva** sobre las relaciones exactas entre esos grupos.



Rotifera



Micrognathozoa

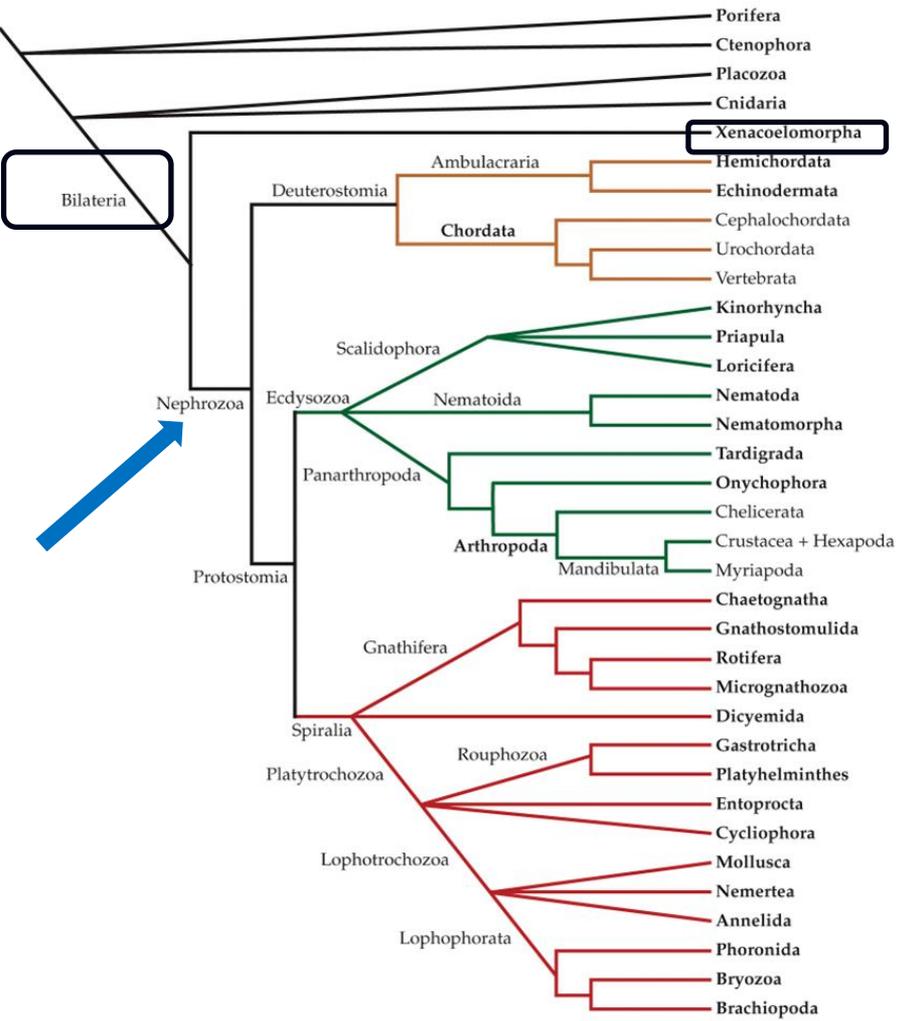


Gnathostomulida

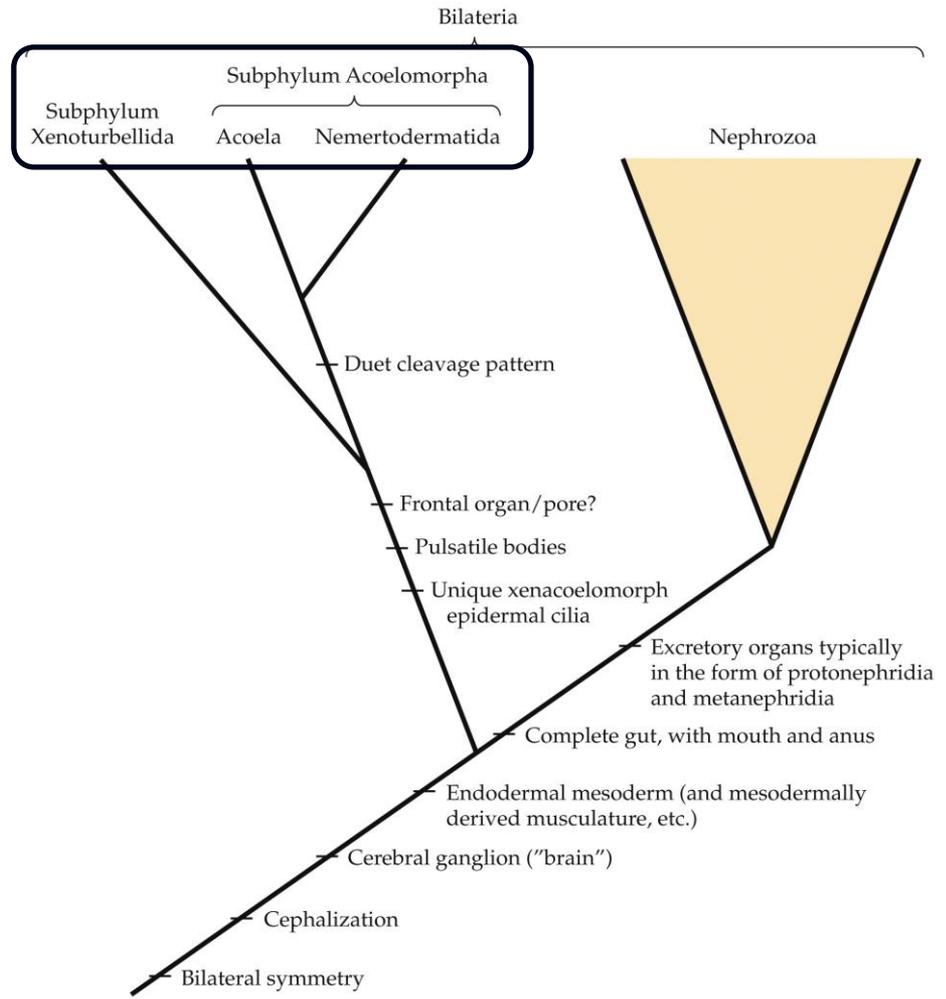


Chaetognatha

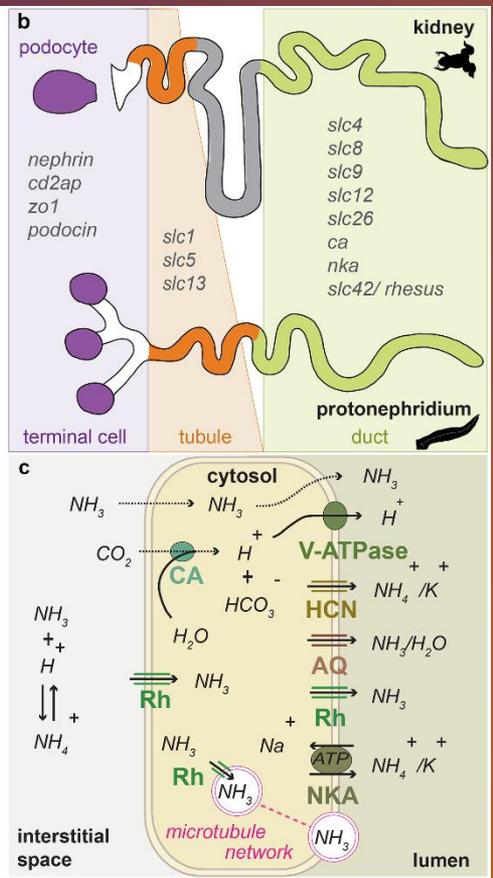
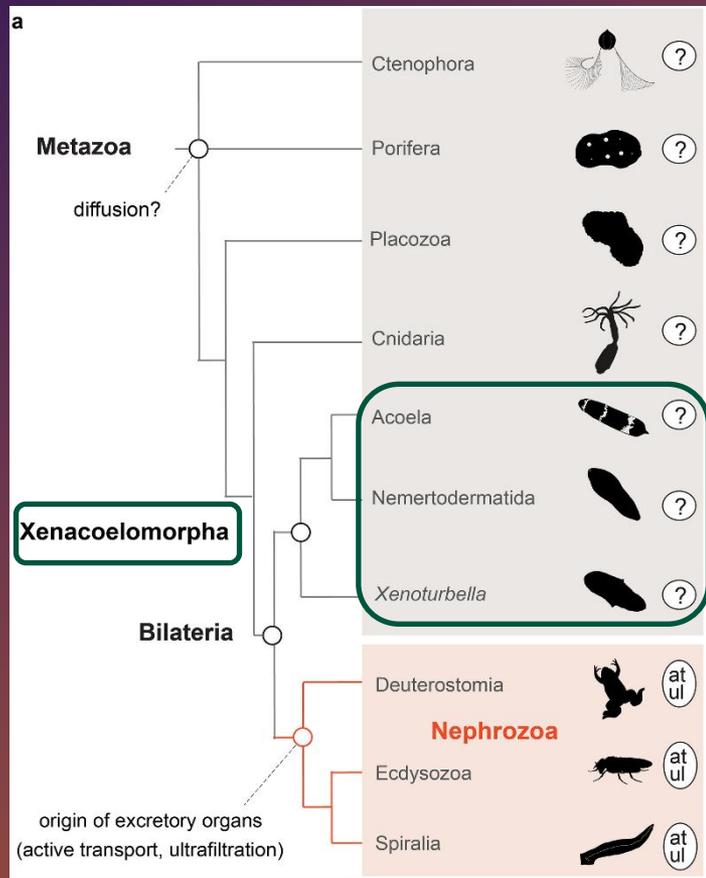
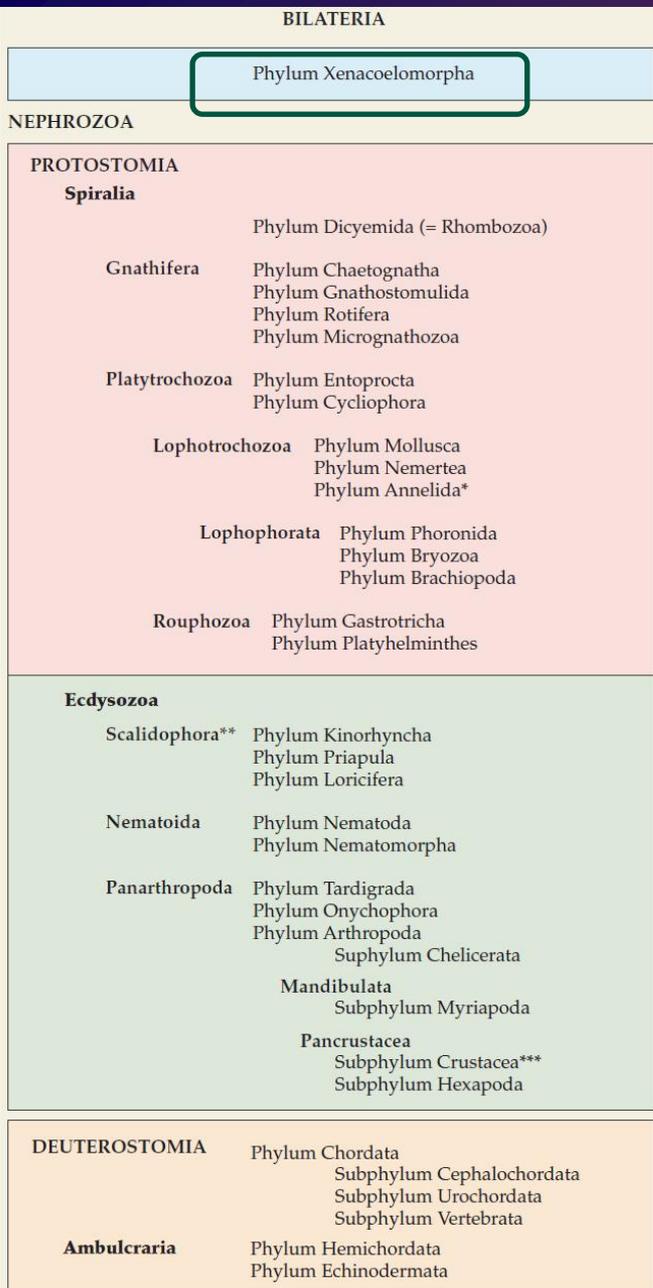
# Algunas características importantes en la base del clado Bilateria



INVERTEBRATES 4e, Figure 28.1  
© 2023 Oxford University Press



INVERTEBRATES 4e, Figure 9.26  
© 2023 Oxford University Press



Se propone que los tejidos asociados a la digestión funcionaron como sitios excretores antes de la evolución de los órganos especializados en los nefrozooos. La aparición de un plan corporal con simetría bilateral, compacto y de múltiples capas hizo necesaria la evolución de los mecanismos de transporte activo, que posteriormente se incorporaron a los órganos excretores especializados...

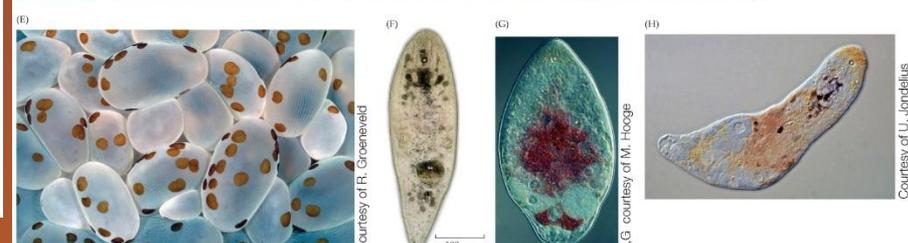
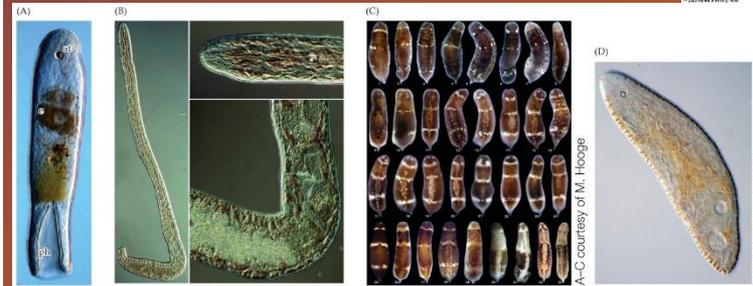
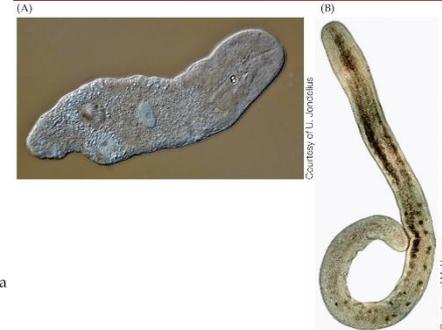
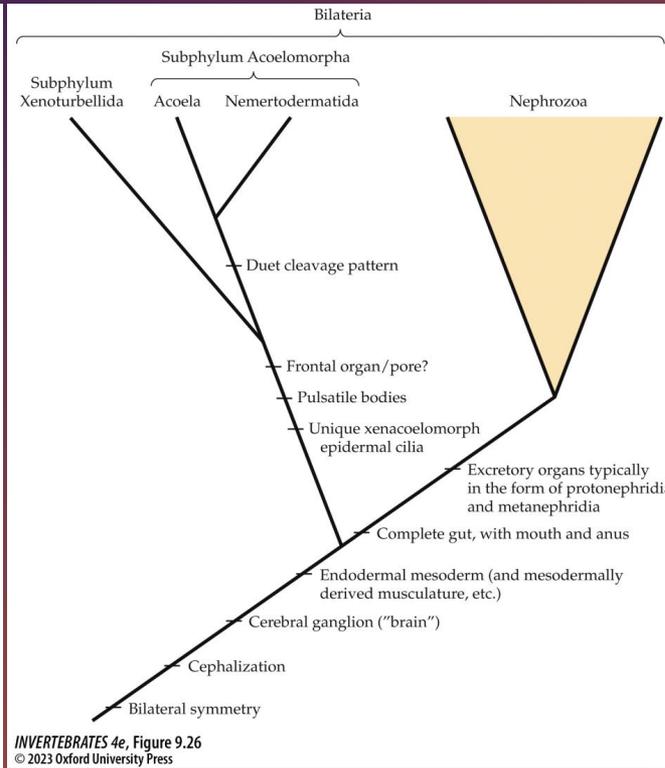
Andrikou C, Thiel D, Ruiz-Santesteban JA, Hejnal A (2019) Active mode of excretion across digestive tissues predates the origin of excretory organs. PLoS Biol 17(7): e3000408. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000408>

\*Annelida includes Sipuncula, Echiura, and Orthonectida  
 \*\*Molecular phylogenetic support for a monophyletic Scalidophora is ambivalent  
 \*\*\*Paraphyletic (excludes Hexapoda)

## Características del Filo Xenacoelomorpha

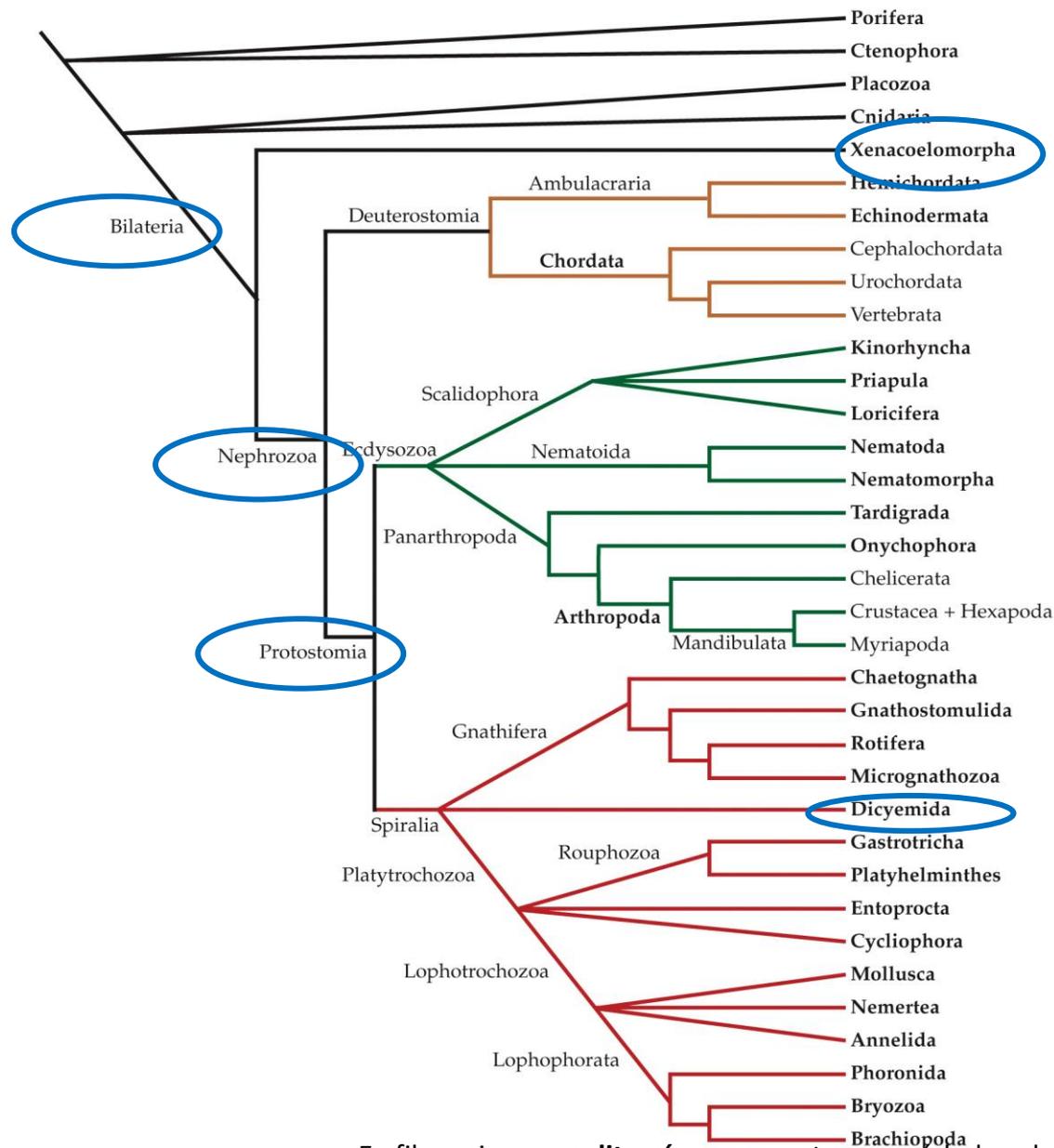
Comprende a: Acoela, Nemertodermatida y Xenoturbella.

1. De cuerpo blando, aplanado dorsoventralmente, acelomado; casi exclusivamente gusanos marinos.
2. Epidermis con cuerpos pulsátiles únicos, que no se encuentran en ningún otro filo metazoo.
3. Cilios de la epidermis con disposición distintiva de microfilamentos: la disposición estándar 9+2 que se extiende por la mayor parte del eje, pero que no alcanzan el extremo del cilio (los «cilios xenacoelomorfos»).
4. Boca, cuando está presente, ventral; con un intestino incompleto (es decir, carece de ano).
5. Carece en gran medida de órganos discretos (p. ej., no tienen sistema circulatorio, protonefridios o nefridios, o gónadas organizadas).
6. Ganglio cerebral con un pequeño neuropilo; con estatocisto anterior y un sistema nervioso intraepitelial difuso.
7. Con un órgano frontal (Acoelomorpha) o poro frontal (Xenoturbellida), posiblemente homólogos.
8. Con músculos circulares y longitudinales.
9. Genes Hox y ParaHox presentes (pero en menor número en que en otros metazoos)
10. Con desarrollo directo (sin formas larvarias).



*INVERTEBRATES 4e, Figure 9.1*  
© 2023 Oxford University Press

# A phylogeny of Metazoa



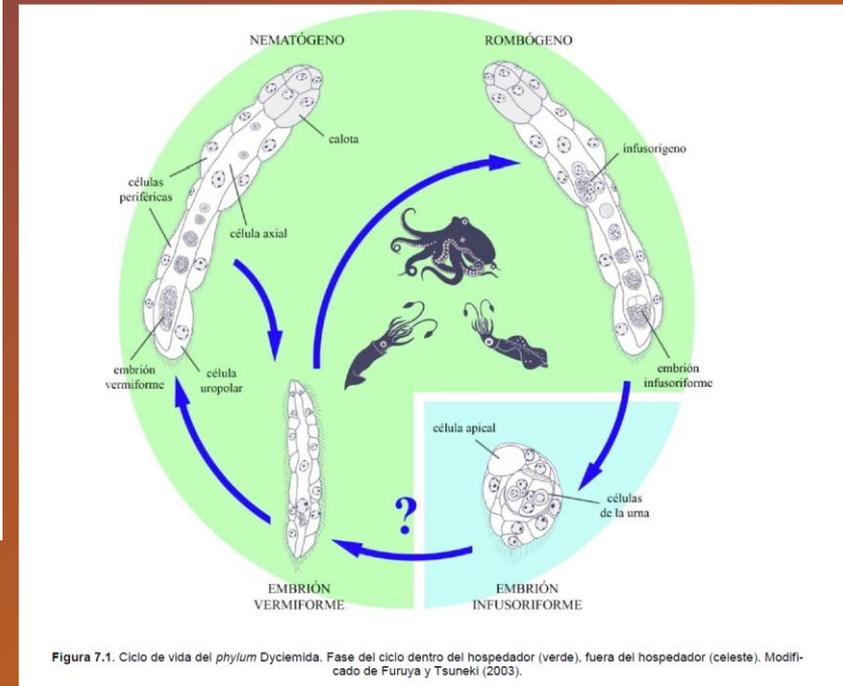
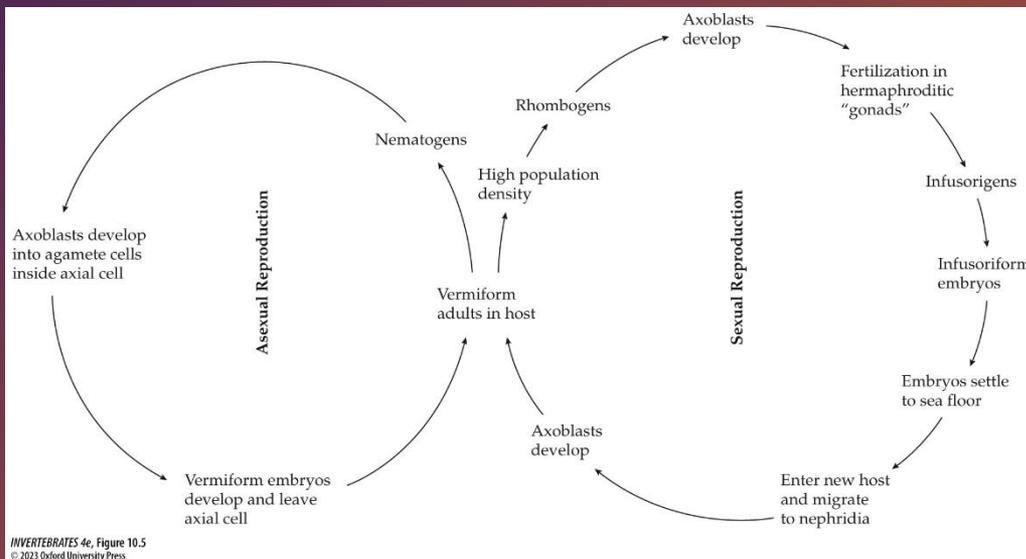
## Filogenia de los Metazoos.

Este árbol refleja una visión de consenso basada principalmente en análisis filogenéticos moleculares recientes. Los 31 filos animales aparecen en negrita, mientras que los subfilos y otros clados aparecen en claro. Los linajes de Spiralia aparecen en rojo, los de Ecdisozoos en verde y los de Deuterostomos en color beige. Todavía existe incertidumbre en varias regiones, que se representan como politomías ("starbursts"). Así, por ejemplo, la secuencia de ramificación de Placozoa, Cnidaria y Bilateria aún no está resuelta, por lo que se muestra como una tricotomía no resuelta. Del mismo modo, existen dos grandes politomías entre los Platytrochozoa, y las relaciones de los tres clados de ecdisozoos aún no están resueltas, al igual que las de los tres filos de escalidóforos. Debido a la incertidumbre, Dicyemida se representa en una tricotomía no resuelta con Gnathifera y Platytrochozoa.

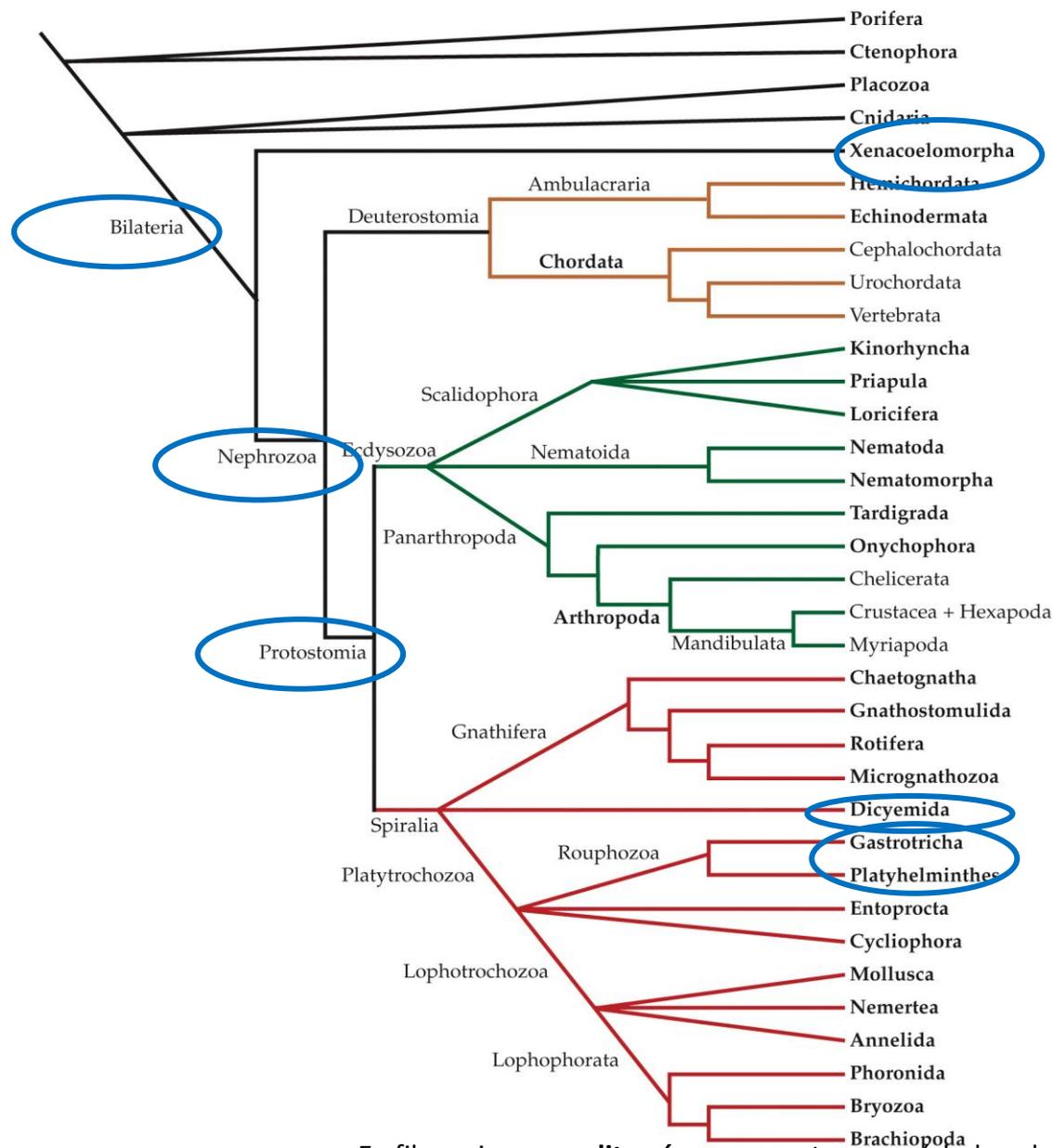
En filogenia, una **politomía** es un punto en un árbol evolutivo donde una sola rama se divide en tres o más linajes simultáneamente, en lugar de bifurcarse en pares de linajes sucesivos. Esto indica **incertidumbre evolutiva** sobre las relaciones exactas entre esos grupos.

## Características del **Phylum Dicyemida**

1. Pequeños (0,5-3 mm), poco conocidos, simbioses obligados que viven en los sacos renales de los cefalópodos (pulpos, calamares y sepias); se desconoce su vida fuera de los cefalópodos huéspedes
2. Cuerpo simple; sin cavidades corporales ni órganos diferenciados
3. Los diciémidos jóvenes nadan por acción ciliar en la orina, pero cuando maduran se adhieren al revestimiento interior de los nefridios por los casquetes polares (calota); se alimentan consumiendo nutrientes particulados y moleculares de la orina del hospedador.
4. Una capa externa de células somáticas/nutritivas rodea una gran célula reproductora interna (la célula axial), en la cual hay células más pequeñas llamadas axoblastos que flotan en el citoplasma.
5. Se conocen dos formas adultas: los nematógenos producen embriones vermiformes asexualmente en los axoblastos de la célula axial; los vermiformes “sexuados” son los rombógenos, que producen dos tipos distintos de embriones infusoriformes (a veces llamados larvas) a partir de huevos fertilizados
6. Los estudios moleculares sugieren que los diciémidos pueden ser simbioses altamente reducidos y especializados en el clado Spiralia



# A phylogeny of Metazoa



## Filogenia de los Metazoos.

Este árbol refleja una visión de consenso basada principalmente en análisis filogenéticos moleculares recientes. Los 31 filos animales aparecen en negrita, mientras que los subfilos y otros clados aparecen en claro. Los linajes de Spiralia aparecen en rojo, los de Ecdisozoos en verde y los de Deuterostomos en color beige. Todavía existe incertidumbre en varias regiones, que se representan como politomías ("starbursts"). Así, por ejemplo, la secuencia de ramificación de Placozoa, Cnidaria y Bilateria aún no está resuelta, por lo que se muestra como una tricotomía no resuelta. Del mismo modo, existen dos grandes politomías entre los Platytrichochozoa, y las relaciones de los tres clados de ecdisozoos aún no están resueltas, al igual que las de los tres filos de escalidóforos. Debido a la incertidumbre, Dicyemida se representa en una tricotomía no resuelta con Gnathifera y Platytrichochozoa.

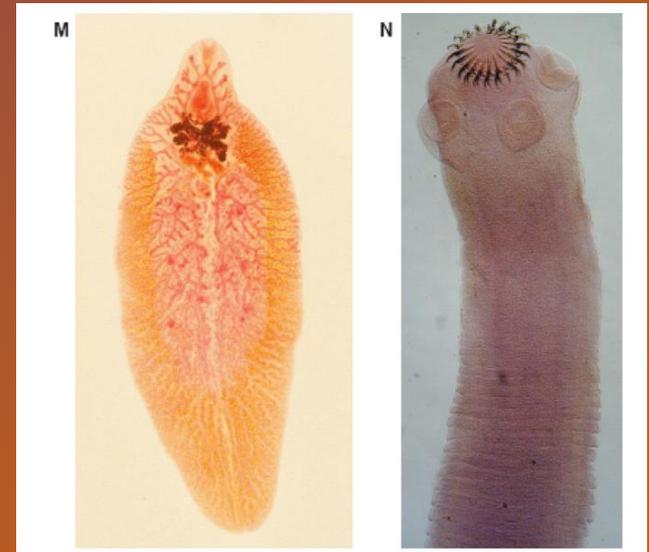
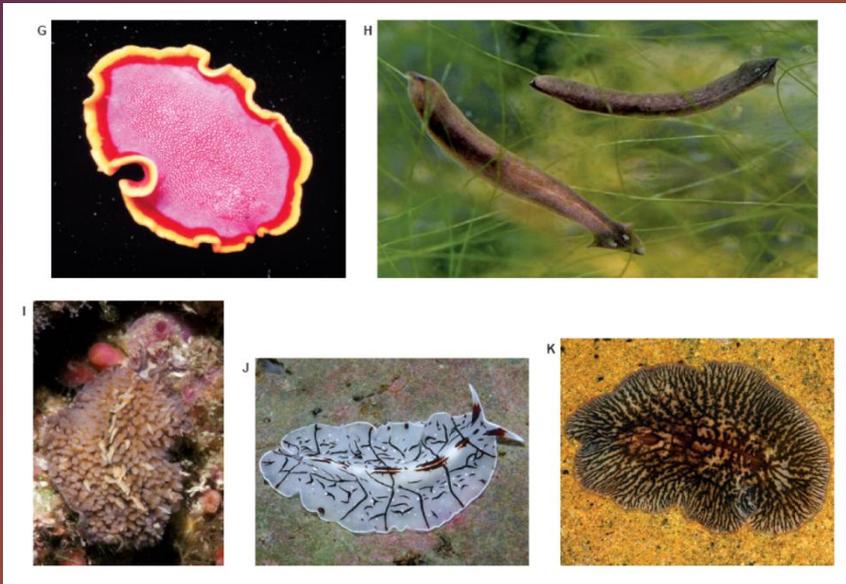
En filogenia, una **politomía** es un punto en un árbol evolutivo donde una sola rama se divide en tres o más linajes simultáneamente, en lugar de bifurcarse en pares de linajes sucesivos. Esto indica **incertidumbre evolutiva** sobre las relaciones exactas entre esos grupos.

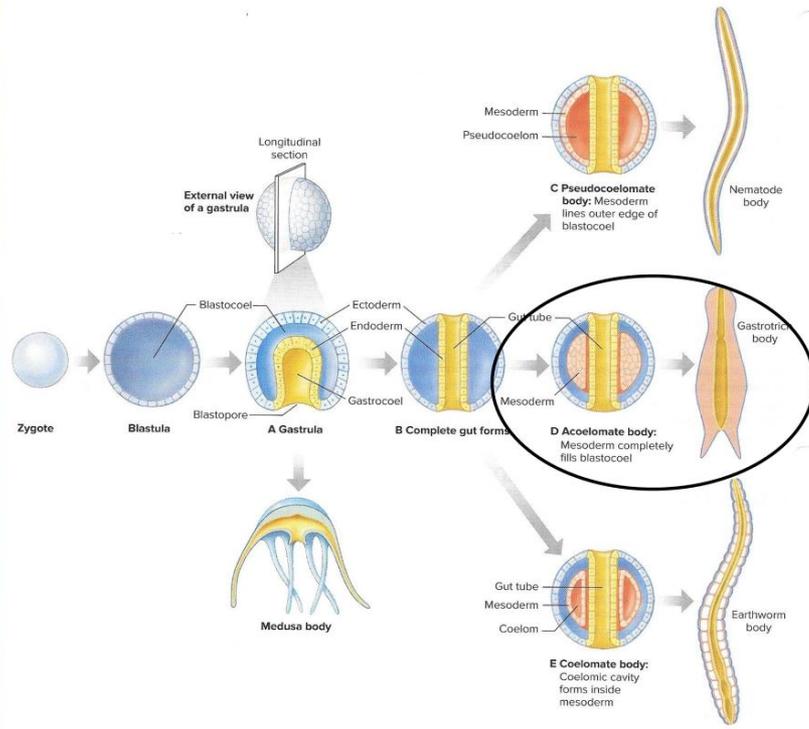
# *FILO PLATELMINTOS (gusanos aplanados)*

## Objetivos

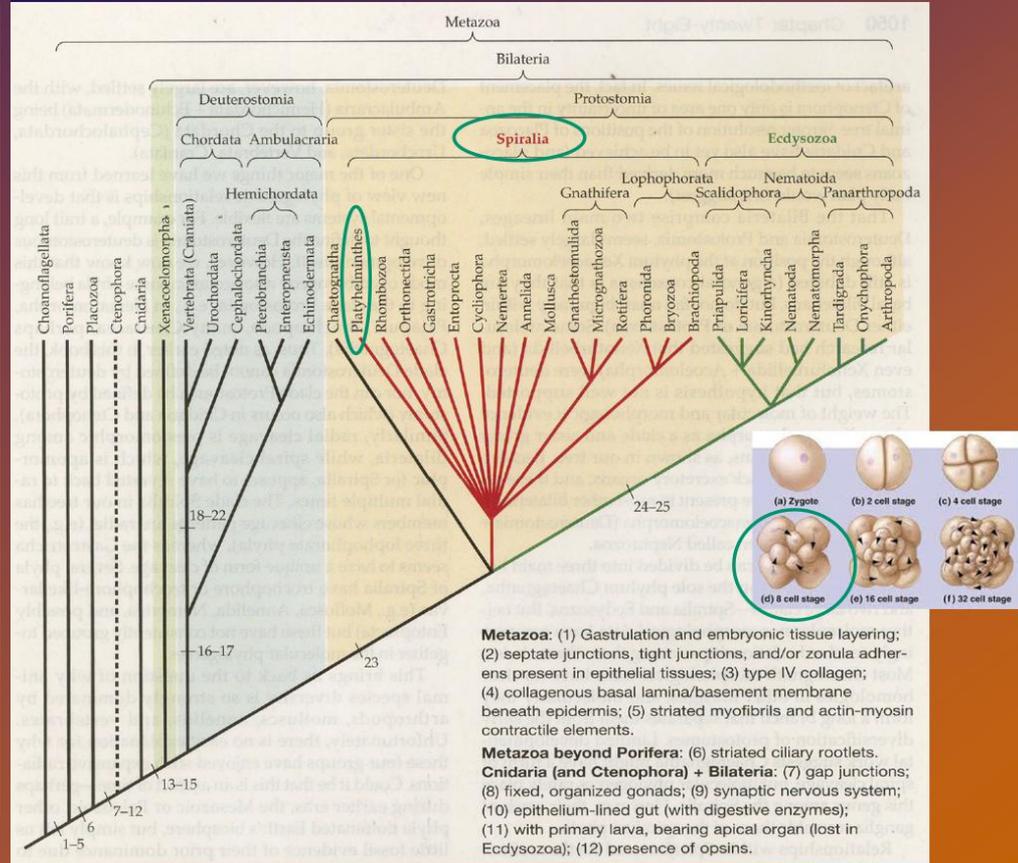
### CONOCER:

- la posición del filo (phylum) en el Reino Animal
- las características biológicas
- la clasificación del filo
- reconocer adaptaciones al parasitismo
- la importancia ecosistémica y sanitaria

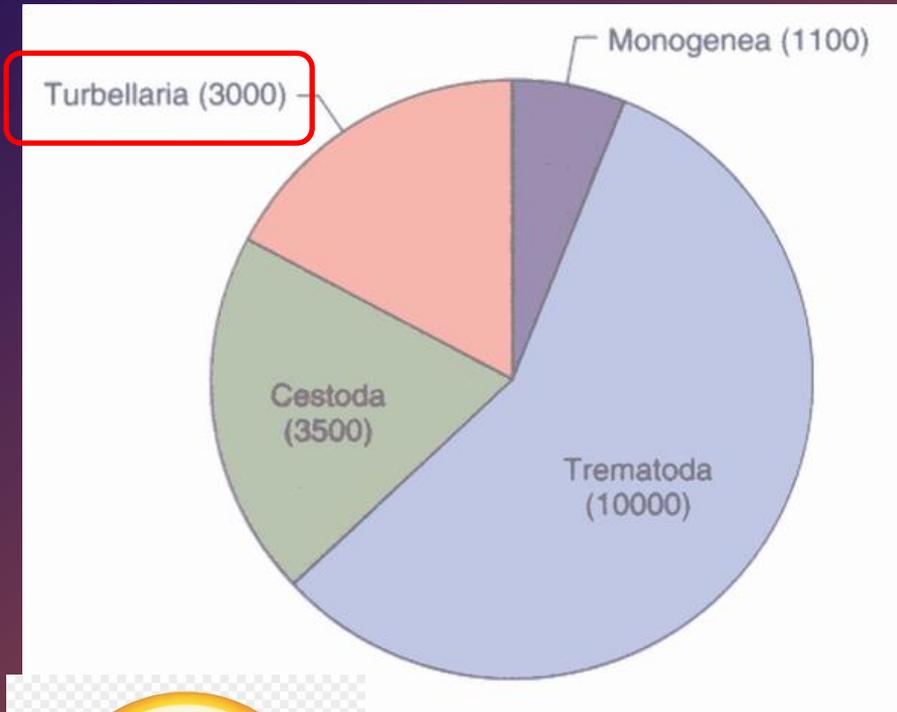


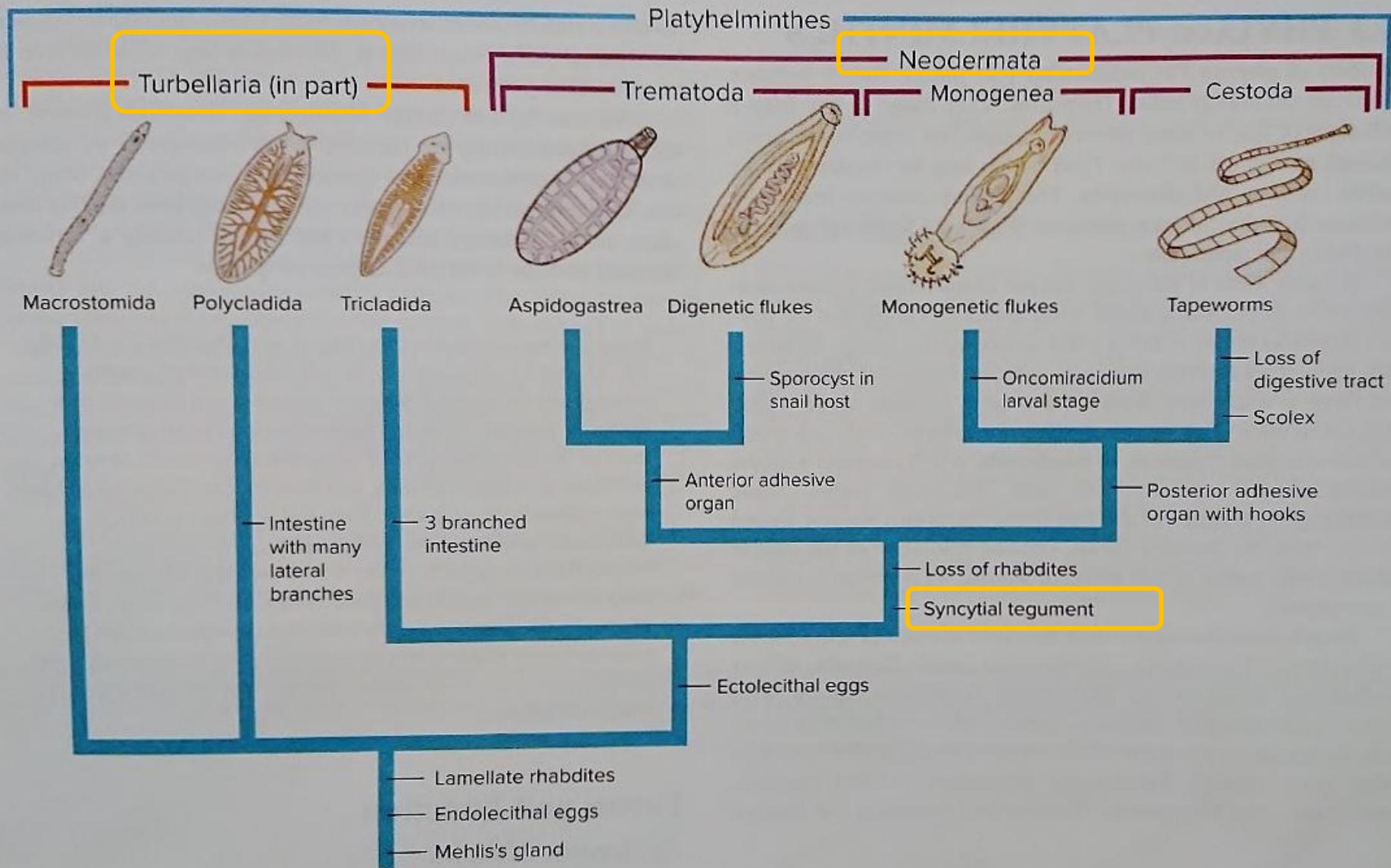


**Figure 8.11** A generalized developmental sequence beginning with a zygote. All animals develop to a blastula stage; arrows between stages **A** and **E** illustrate possible later developmental sequences. Stages **A**, **C**, **D**, and **E** illustrate possible later developmental sequences.

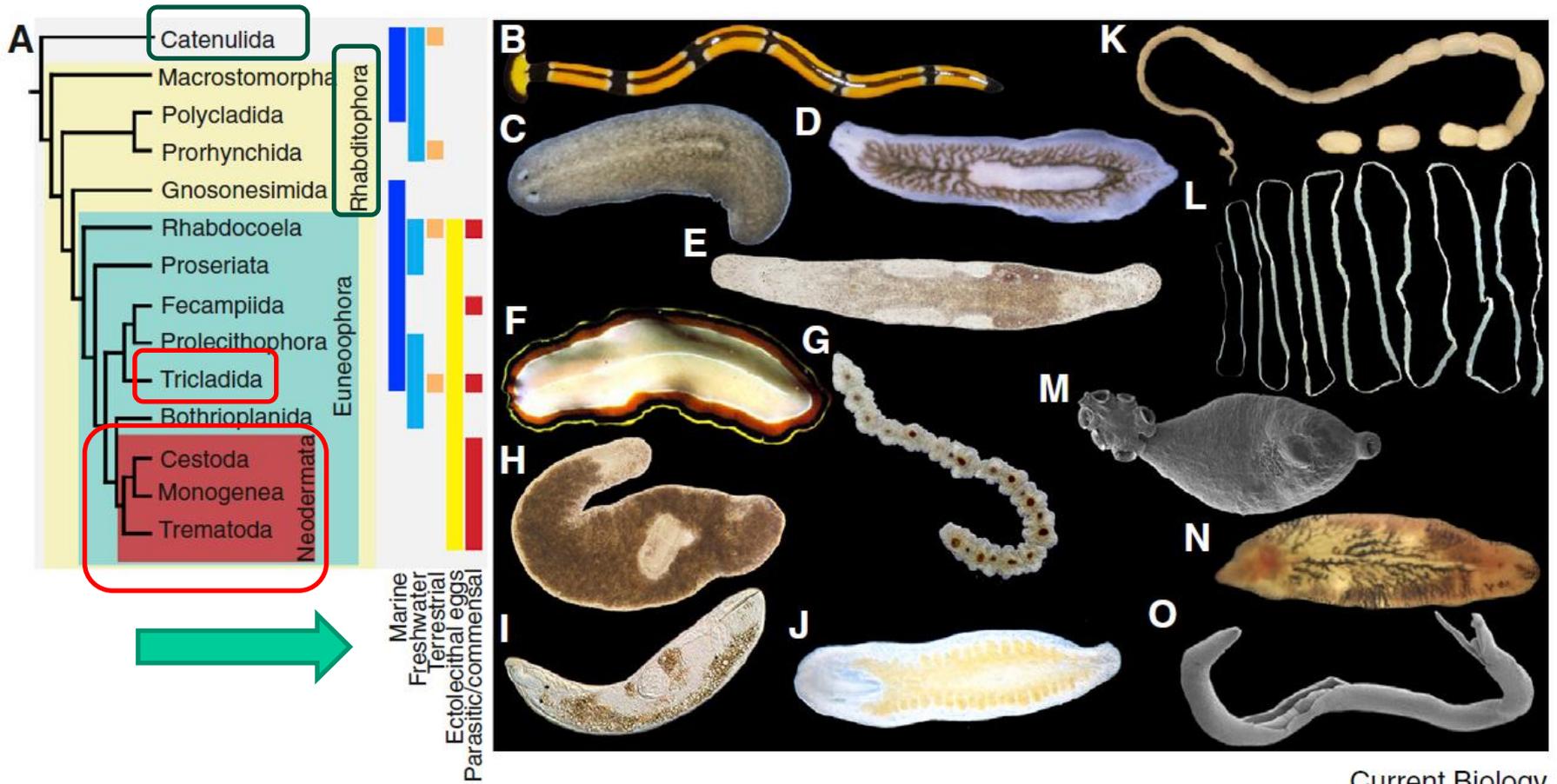


# Criterios empleados en la clasificación de los platelmintos





**Figure 14.6** Hypothetical relationships among parasitic Platyhelminthes. The traditionally accepted class Turbellaria is paraphyletic. Some turbellarians have ectolecithal development and, together with the Trematoda, Monogenea, and Cestoda, form a clade to the exclusion of the endolecithal turbellarians. For the sake of simplicity, the synapomorphies of those turbellarians and of the Aspidogastrea, as well as many others given by Brooks (1989), are omitted. Brooks further defines a clade called Cercomeria that includes all members of Neodermata plus two turbellarian taxa not shown here. Members of Cercomeria possess a posterior adhesive organ. Hooks are present on this organ in monogeneans and cestodes.

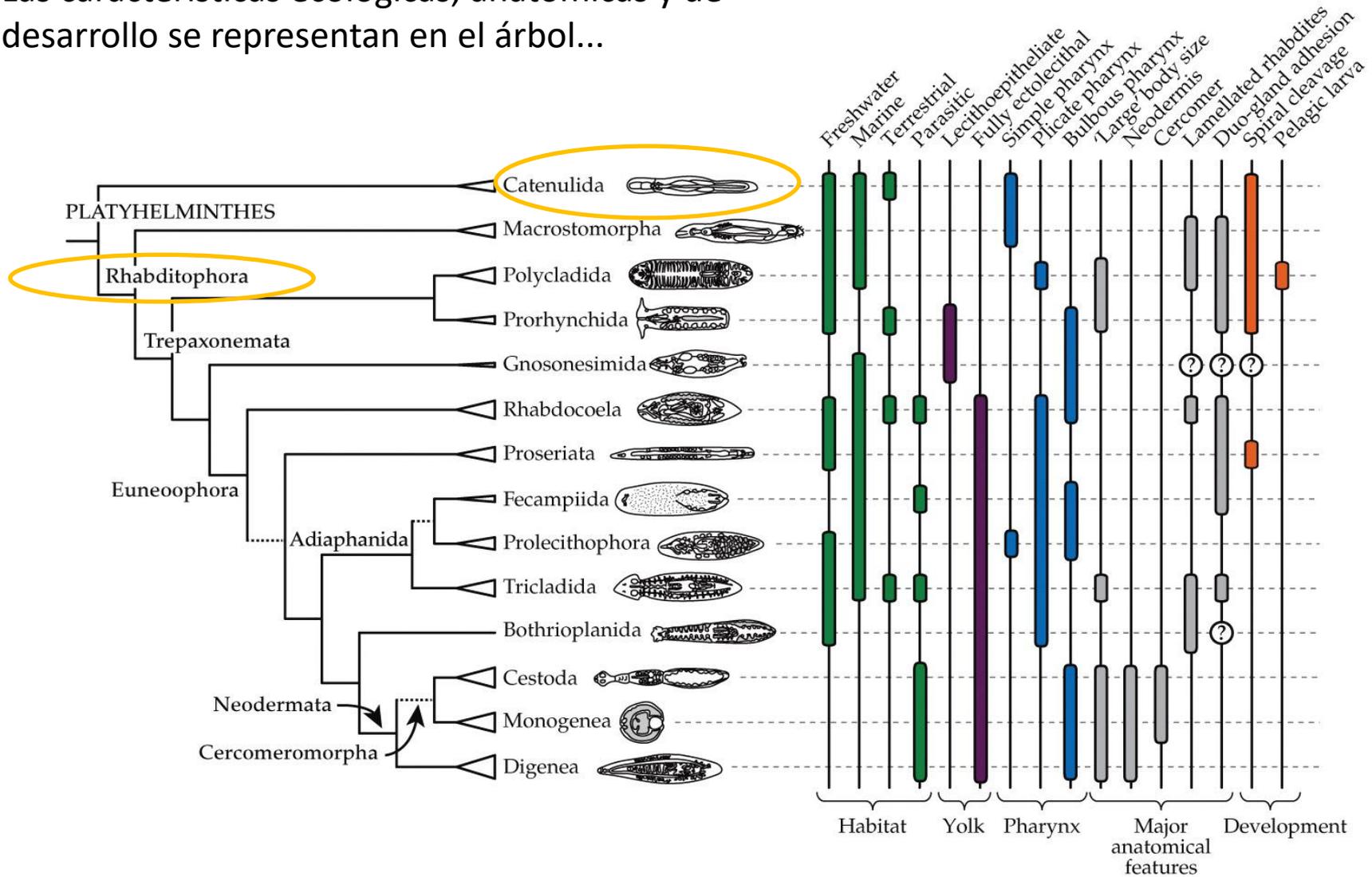


Current Biology

**Figure 1. The diversity of the Platyhelminthes.**

Current Biology 27, R243–R258, April 3, 2017

Las características ecológicas, anatómicas y de desarrollo se representan en el árbol...



# Pared del cuerpo

epidermis ciliada o s/cilios y/o c/microvellosidades; o un sincitio, células glandulares (secreción/adhesión); lámina basal (sostén) musculatura, circular y longitudinal parénquima (tej conjuntivo c/ cel. mesenquimáticas y matriz fibrosa extracelular, > c/tamaño corporal)

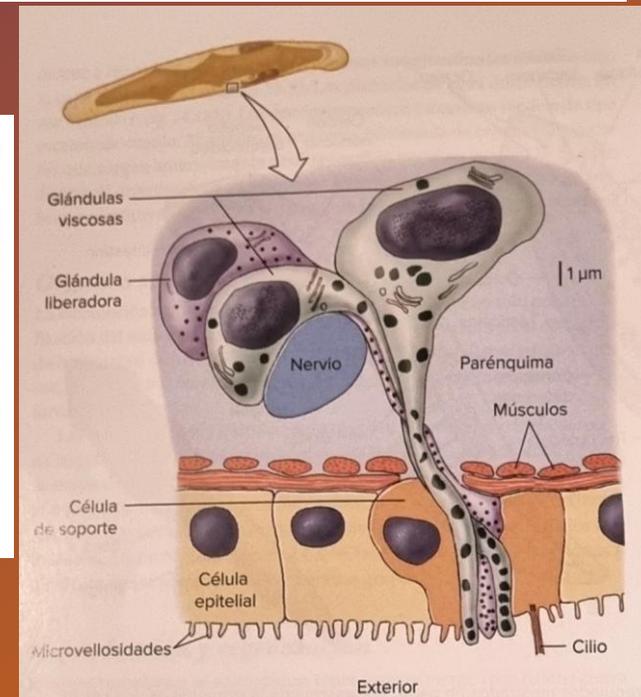
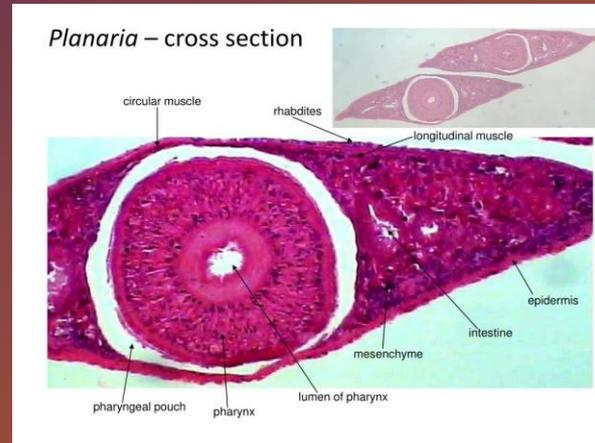
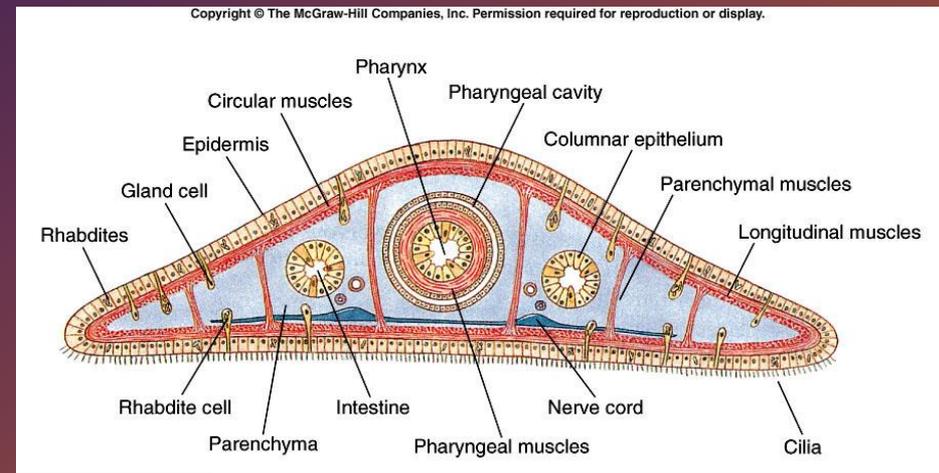
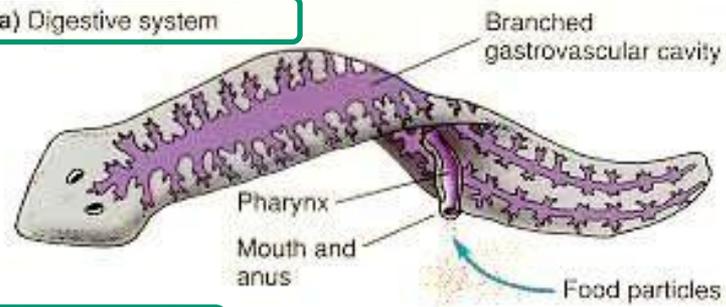


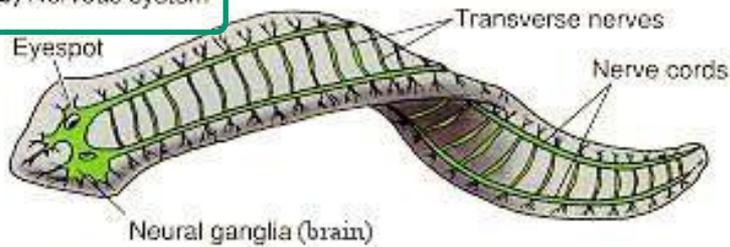
Figura 14.8 Reconstrucción de una glándula adhesiva doble del turbelario *Haplopharynx* sp. Hay dos glándulas viscosas y una de liberación, localizadas por debajo de la pared del cuerpo. Las células de anclaje están situadas en el interior de la epidermis, y una de las glándulas viscosas y la de liberación están en contacto con un nervio.

Locomoción: adhesión al sustrato por glándulas adhesivas u órganos de adhesión (duoglandulares, gl. frontales); secreción de rabdites (laminillas); cilios adhesivos o ventosas musculares. Desplazamiento por cilios, ondulaciones musculares

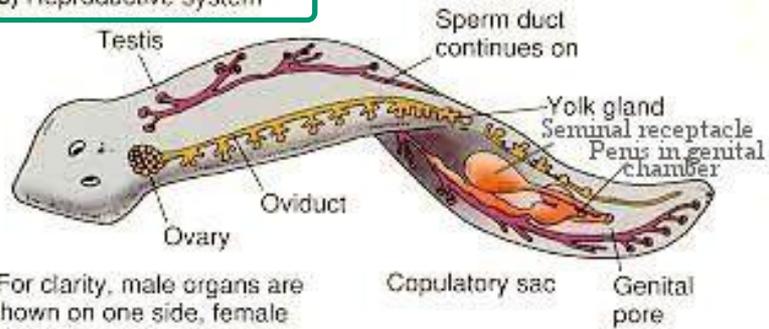
(a) Digestive system



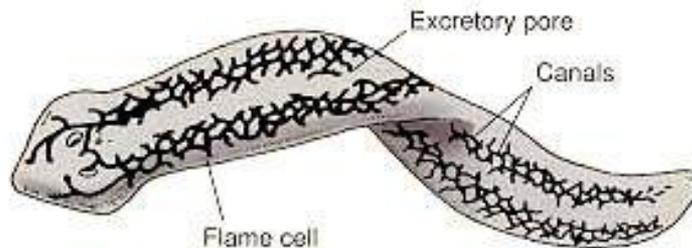
(b) Nervous system



(c) Reproductive system



(For clarity, male organs are shown on one side, female on the other. In reality, each is present on both sides.)



(d) Protonephridia  
(flame cells, ducts, and pores.)

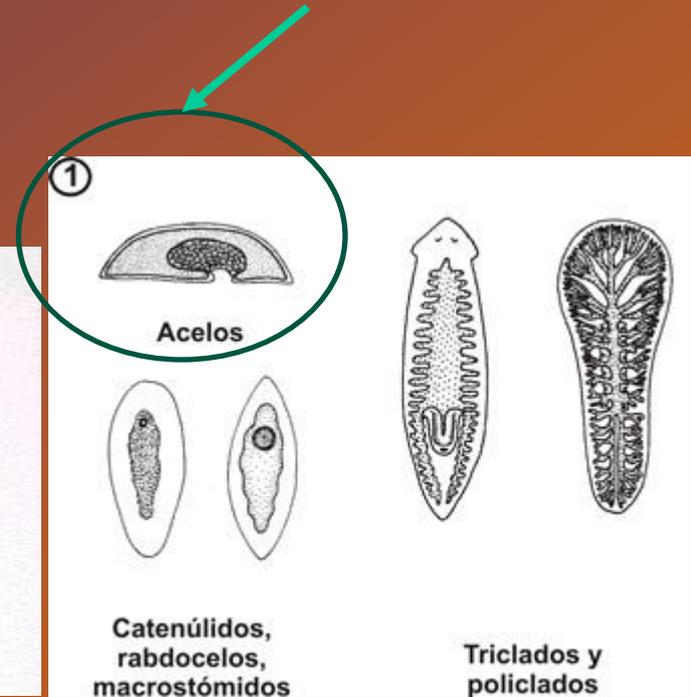
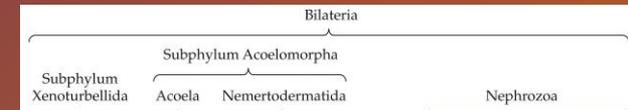
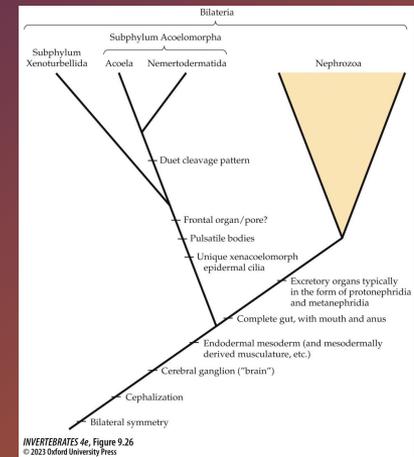
# Sistema digestivo:

S/tamaño, estructura tubo digestivo:

Los grupos catenúlidos, rabdocelos y macrostómidos, bolsa o saco simple; carecen de ano.

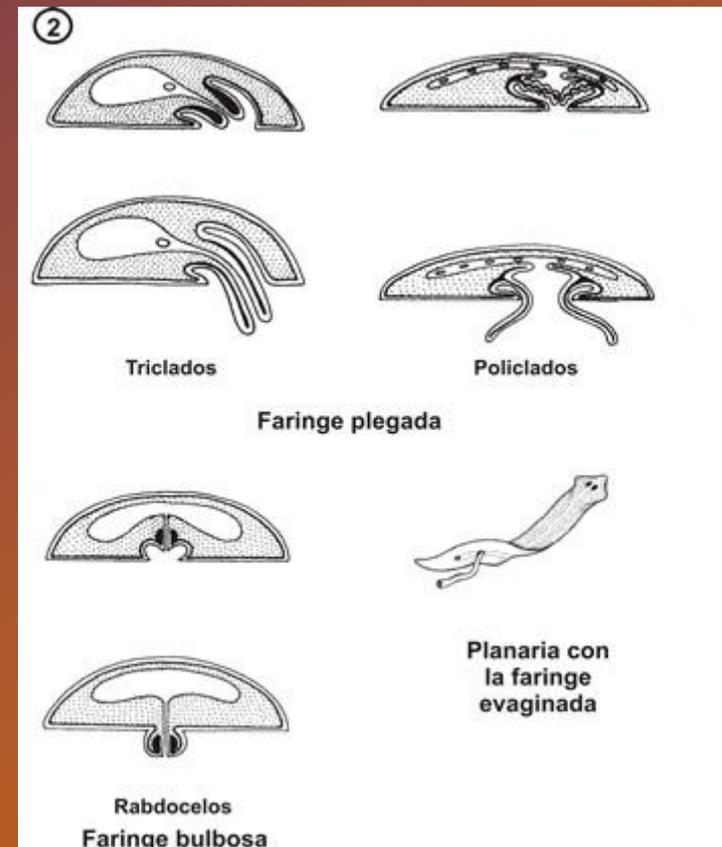
Los triclados (planarias) y policlados, más complejo: los triclados tienen el intestino formado por tres ramas, una central y dos laterales, y los policlados por una bolsa central de la que salen numerosas ramas repartidas y enredadas por todo el cuerpo

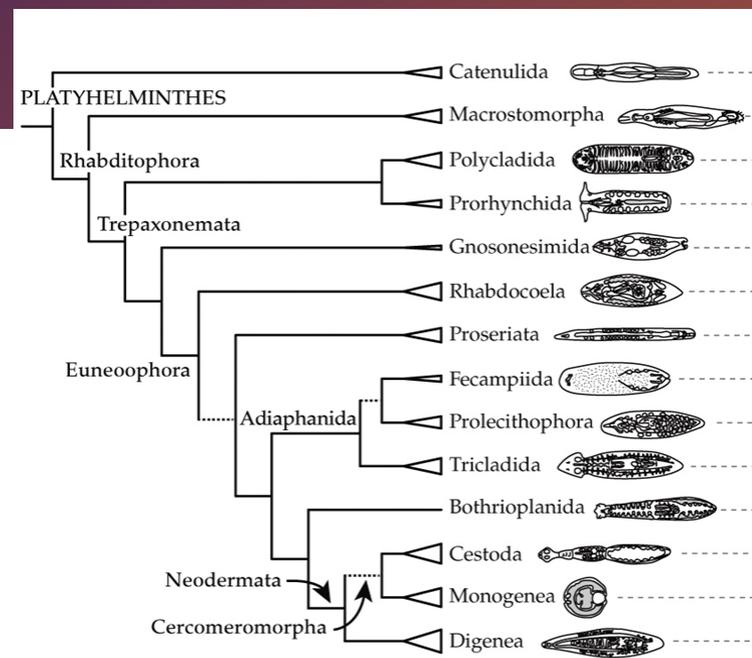
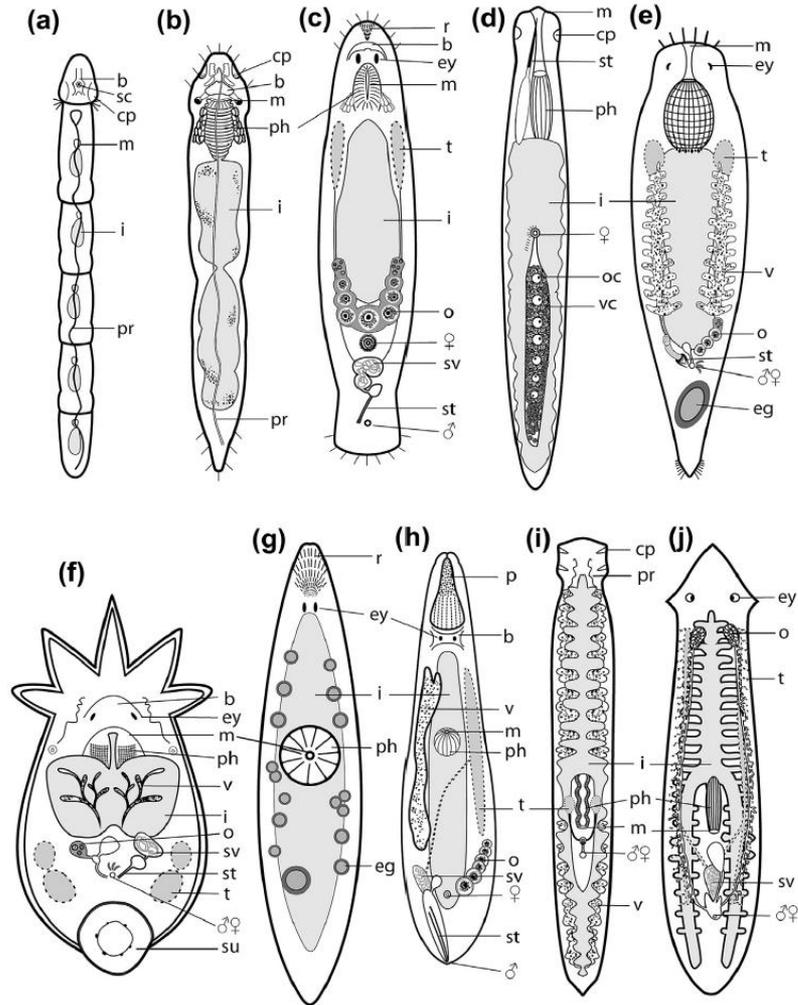
Digestión intra y extracelular



Pared del sistema digestivo:  
epitelio simple  
c/células glandulares secretoras y  
fagocíticas

Entre la boca y el intestino existe una  
faringe,  
En los *macrostómidos* y *catenúlidos* e un  
tubo simple (faringe simple)  
formado por un epitelio ciliado.  
En los *triclados* y *policlados* es más  
compleja y se llama faringe plegada,  
(tubo plegado en el interior del tubo  
digestivo)  
En los *rabdocelos*, la faringe se llama  
bulbosa (bulbo evaginable) c/dientes





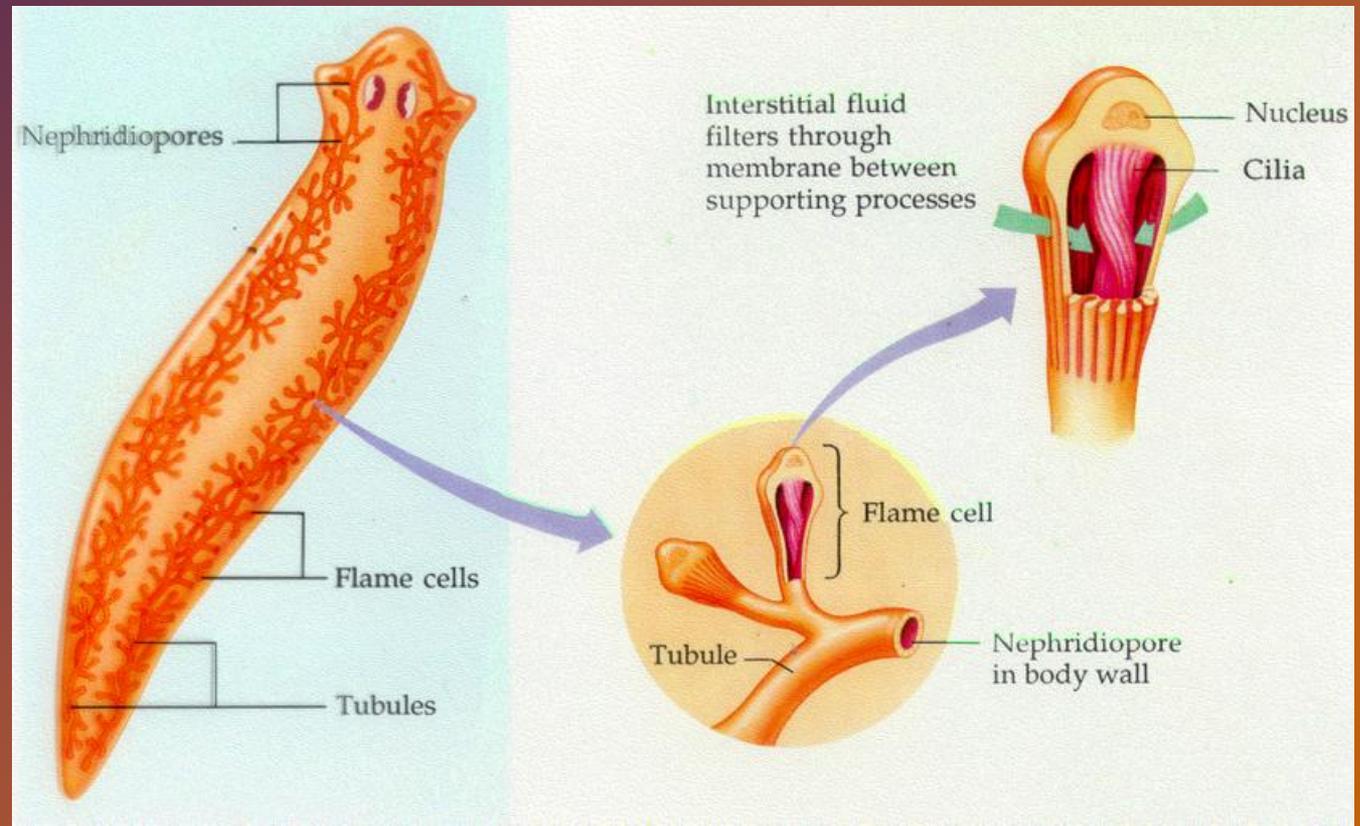
**FIGURE 10.2** Schematic representation of the different orders of Turbellaria: (a) Catenulida, Catenulidae (e.g., *Catenula lemnae*) reproducing asexually, approximately 1–2 mm length; (b) Catenulida, Stenostomidae (e.g., *Stenostomum* sp.), 1 mm length; (c) Macrostomida, Macrostomidae (e.g., *Macrostomum* sp.), 1 mm; (d) “Lecithoepitheliata,” Prorhynchidae (*Prorhynchus stagnalis*), ~5 mm; (e) Rhabdocoela, “Dalyellioida,” Dalyelliidae (e.g., *Gieystoria rubra*), ~2 mm; (f) Rhabdocoela, Temnocephalida, Temnocephalidae (e.g., *Temnocephala* sp.), 10 mm; (g) Rhabdocoela, “Typhloplanoida,” Mesostomidae (e.g., *Mesostoma* sp.), ~5 mm; (h) Rhabdocoela, Kalyptrorhynchia, Polycystididae (e.g., *Gyatrix hermaphroditus*), 2 mm; (i) Bothrioplanida, Bothrioplanidae (*Bothrioplana semperi*), 5 mm; and (j) Tricladida, Continenticola, Dugesiidae (e.g., *Dugesia* sp.), 10–30 mm. Abbreviations: b, brain; cp, ciliated pits; eg, eggs; ey, eyes; i, intestine; m, mouth; o, ovary; oc, oocyte; ph, pharynx; p, proboscis; pr, protonephridial duct; r, rhabdite tracks; sc, statocyst; st, stylet; su, sucker; sv, seminal vesicle; t, testes; v, vitellaria; vc, vitellocyte; ♂, male pore; ♀, female gonopore; ♂ ♀, hermaphrodite gonopore.

# Transporte interno y excreción

Intercambio gaseoso a través de la pared corporal  
Transporte de nutrientes por ramas intestinales  
e intracelular

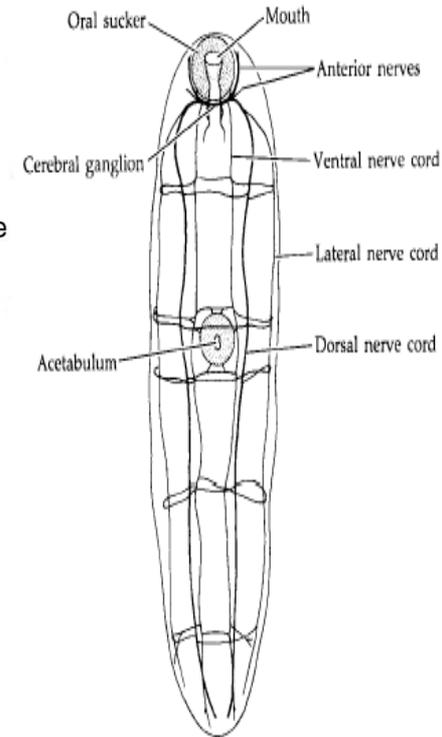
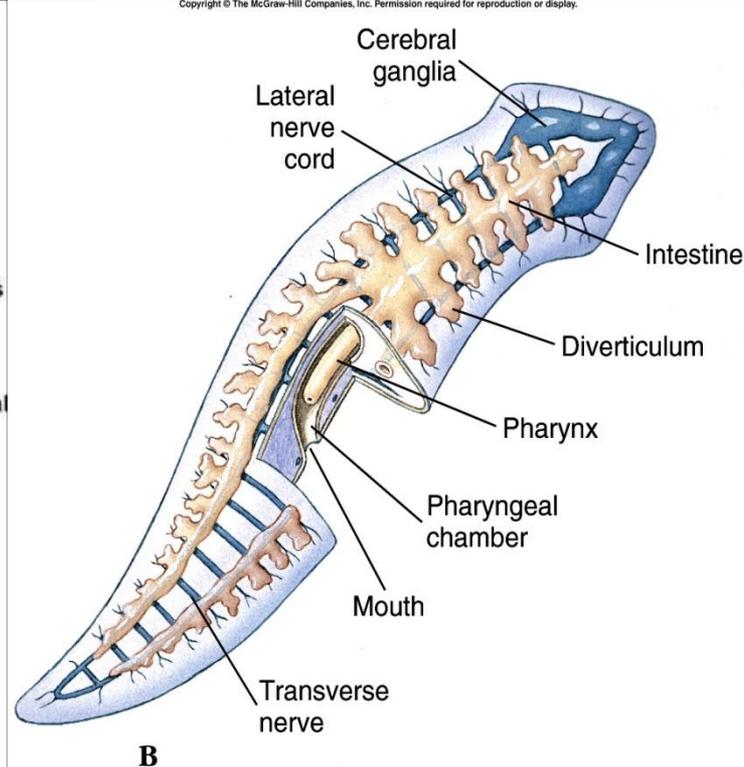
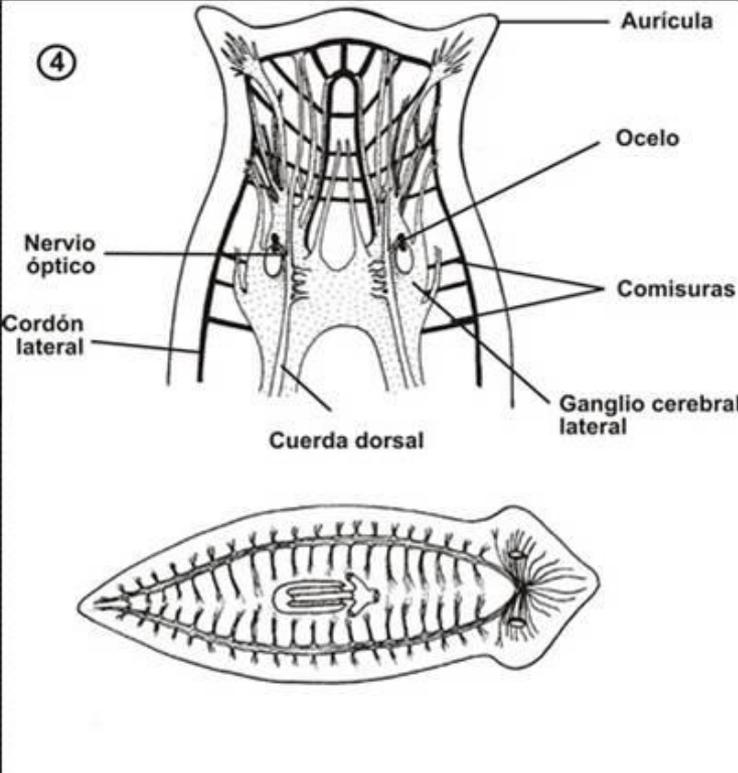
Sistema excretor: 2 canales ramificados  
con células flamígeras. Protonefridios.

Amoniaco (también por difusión)

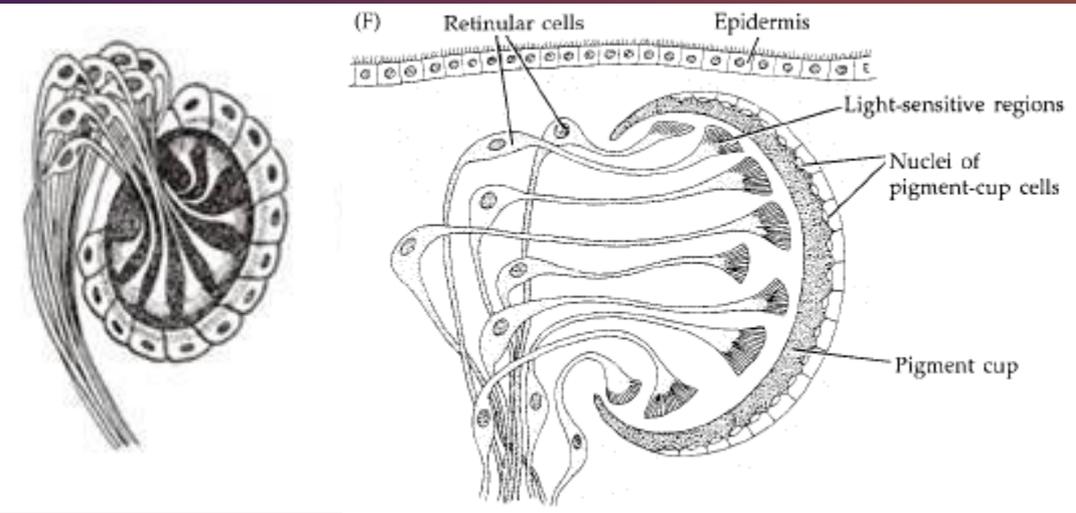


# Sistema nervioso y órganos sensoriales

El modelo básico es un cerebro subepidérmico de forma anular del que surgen cordones nerviosos por todo el cuerpo dispuestos radialmente. Los más complejos muestran bilateralidad (cerebro c/dos lóbulos laterales) del que surgen dos cordones nerviosos ventrales; estos cordones están unidos por comisuras y varias ramificaciones



Ocelos (copa pigmentaria y células fotorreceptoras)  
Células táctiles, ciliadas  
Células quimiorreceptoras (fosetas sensoriales)  
Estatocistos



# Reproducción...

Reproducción asexual:

\*Paratomía: > sp.de agua dulce, formación de yemas y zooides a lo largo del cuerpo de animal (fisión)

\*Arqueotomía: fragmentación del cuerpo y posterior regeneración

\*Partenogénesis ?

Reproducción sexual:

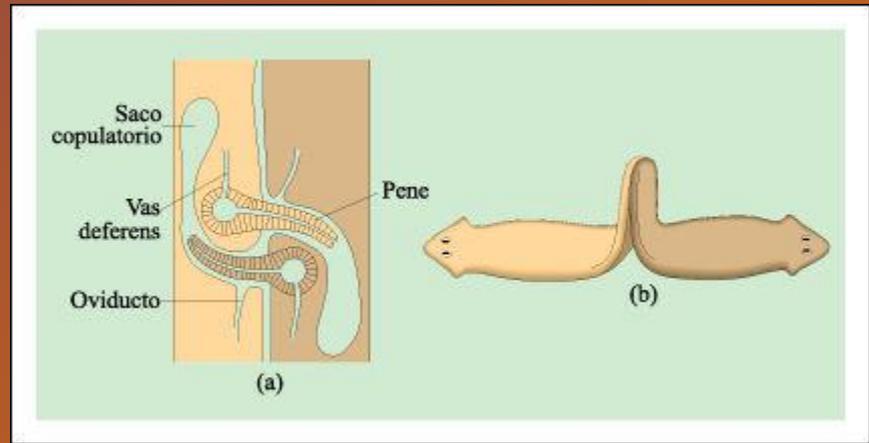
hermafroditas con fecundación interna y cruzada.

Las gónadas se encuentran en el parénquima

Desarrollo directo o indirecto (larva ciliada)



FIGURE 10.7 *Dugesia benazzi* after regenerating the anterior part of the body.



El aparato masculino consta de dos testículos, un espermiducto, una vesícula seminal y un órgano copulador final que puede estar armado de un estilete.

El femenino consta de dos ovarios, oviductos, un receptáculo seminal, una bolsa copuladora y un gonoporo.

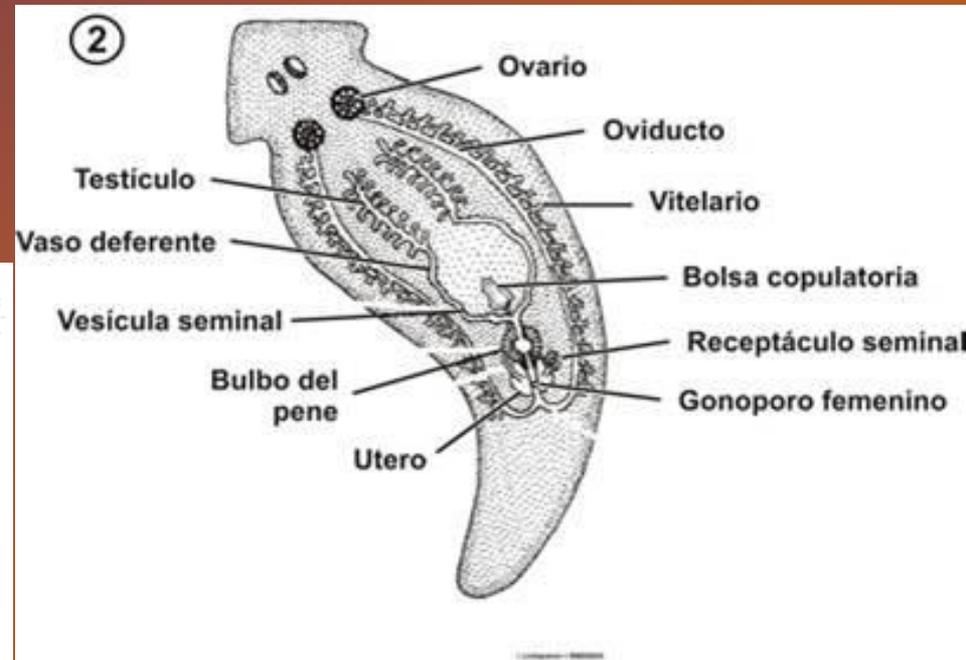
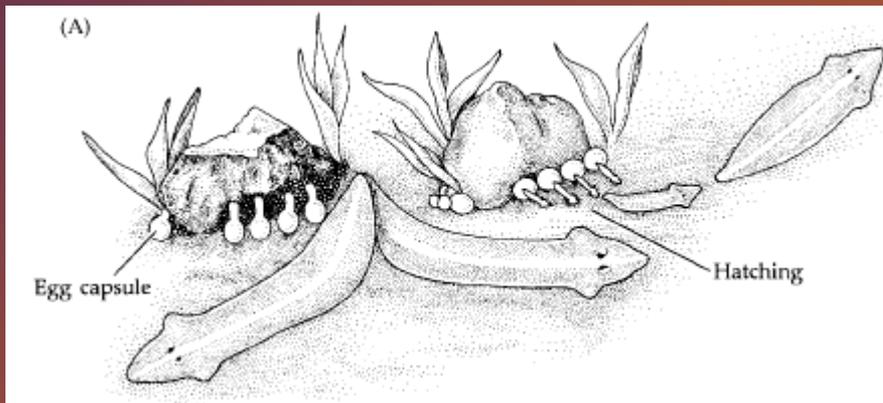
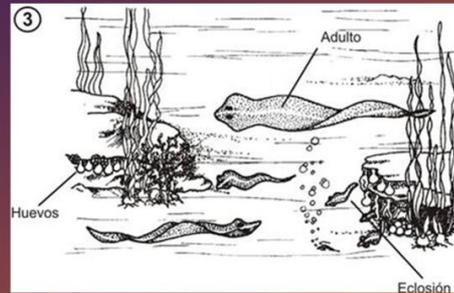
Los óvulos pueden tener vitelo (huevos endolecitos); o una glándula (vitelario), fusionada al ovario formando un ovovitelario, c/ células vitelogénicas (huevos ectolecitos).

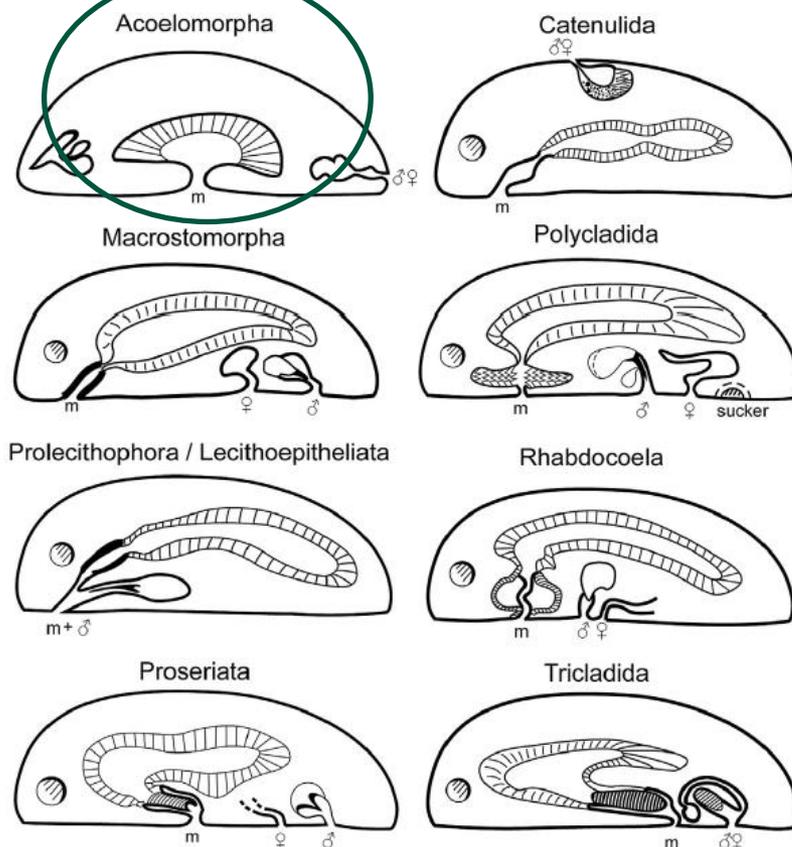
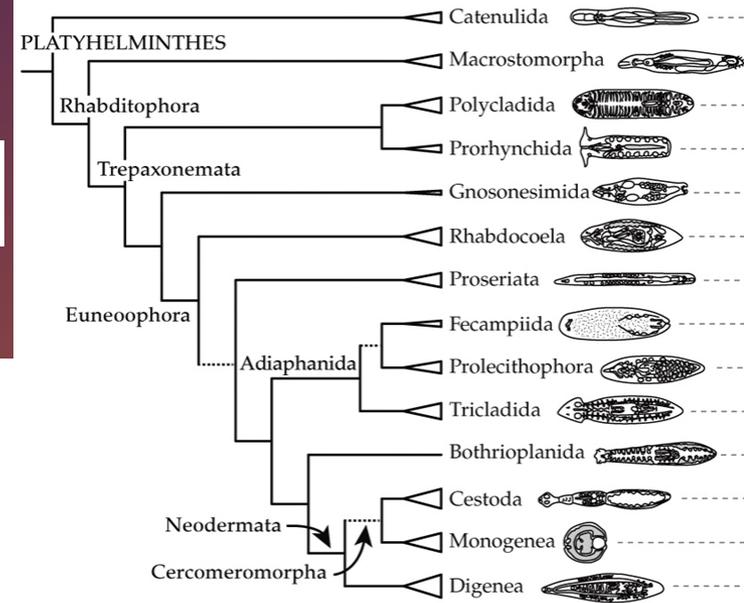
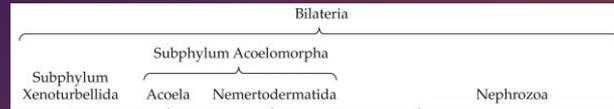
En función del tipo de ovario se diferencian dos grandes grupos:

\*Arcóforos: tienen un ovario simple.  
Son los macrostómidos, catenúlidos y policlados.

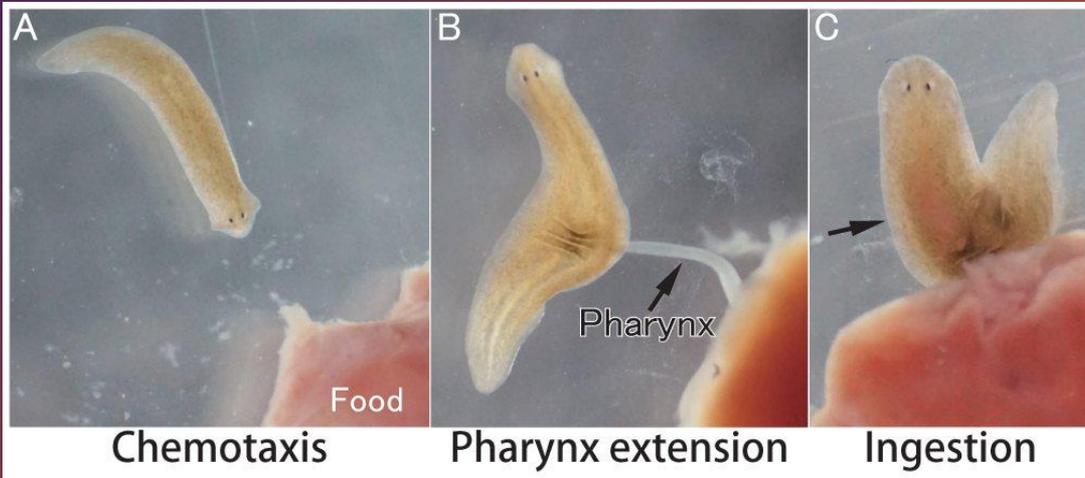
\*Neóforos: tienen ovario y vitelario. Proseriados, rabdocelos y triclados

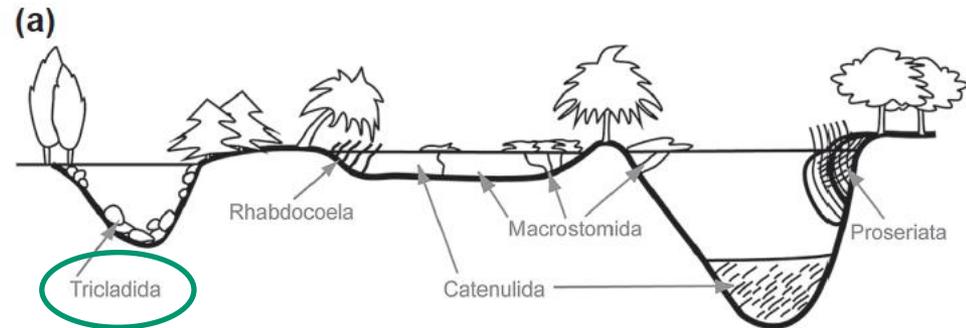
"inseminación hipodérmica"





**FIGURE 10.4** General scheme of the position of the mouth and genital pores in the main taxa. Abbreviations: m, mouth; ♂ male gonopore; ♀ female gonopore; ♂♀ hermaphrodite gonopore.





**FIGURE 10.13** Characteristic habitats for free-living Platyhelminthes. (a) Diagrammatic scheme of the continental waters.





*Ecología Austral* 29:028-040 Abril 2019  
*Asociación Argentina de Ecología*



## **Emisario submarino de Mar del Plata (Argentina): ¿Cómo impactó su construcción en la comunidad bentónica intermareal?**

GRACIELA V. CUELLO<sup>1</sup>; ELIZABETH N. LLANOS<sup>2</sup>; GRISELDA V. GARAFFO<sup>2</sup> & MARÍA L. JAUBET<sup>2</sup>✉

<sup>1</sup>Grupo Bioindicadores Biológicos, Departamento de Ciencias Marinas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. <sup>2</sup>Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Universidad Nacional de Mar del Plata (IIMyC-UNMdP)-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).



FOTO: LISANDRO NEGRETE

Planaria terrestre del género *Geoplana* hallada en bosques del norte de la provincia de Misiones.



FOTO: LISANDRO NEGRETE



FOTO: LISANDRO NEGRETE

Arriba: Toma de fotografías de una planaria terrestre durante un muestreo nocturno. Algunas planarias sobrepasan los 20 cm de longitud mientras que otras no superan los 2 cm. La pigmentación asimismo es variable, habiendo formas de coloración oscura uniforme y otras con diversos patrones de bandas con una llamativa coloración.



**Figure 2.** Photograph of live specimen in dorsal view. Scale bar: 1 cm. View in detail of the pale sensorial zone (arrow) below the row of eyes.

Especie exótica, *Caenoplana coerulea*



## CIENCIA

# Un gusano argentino invade varios países de Europa y se lo considera una amenaza

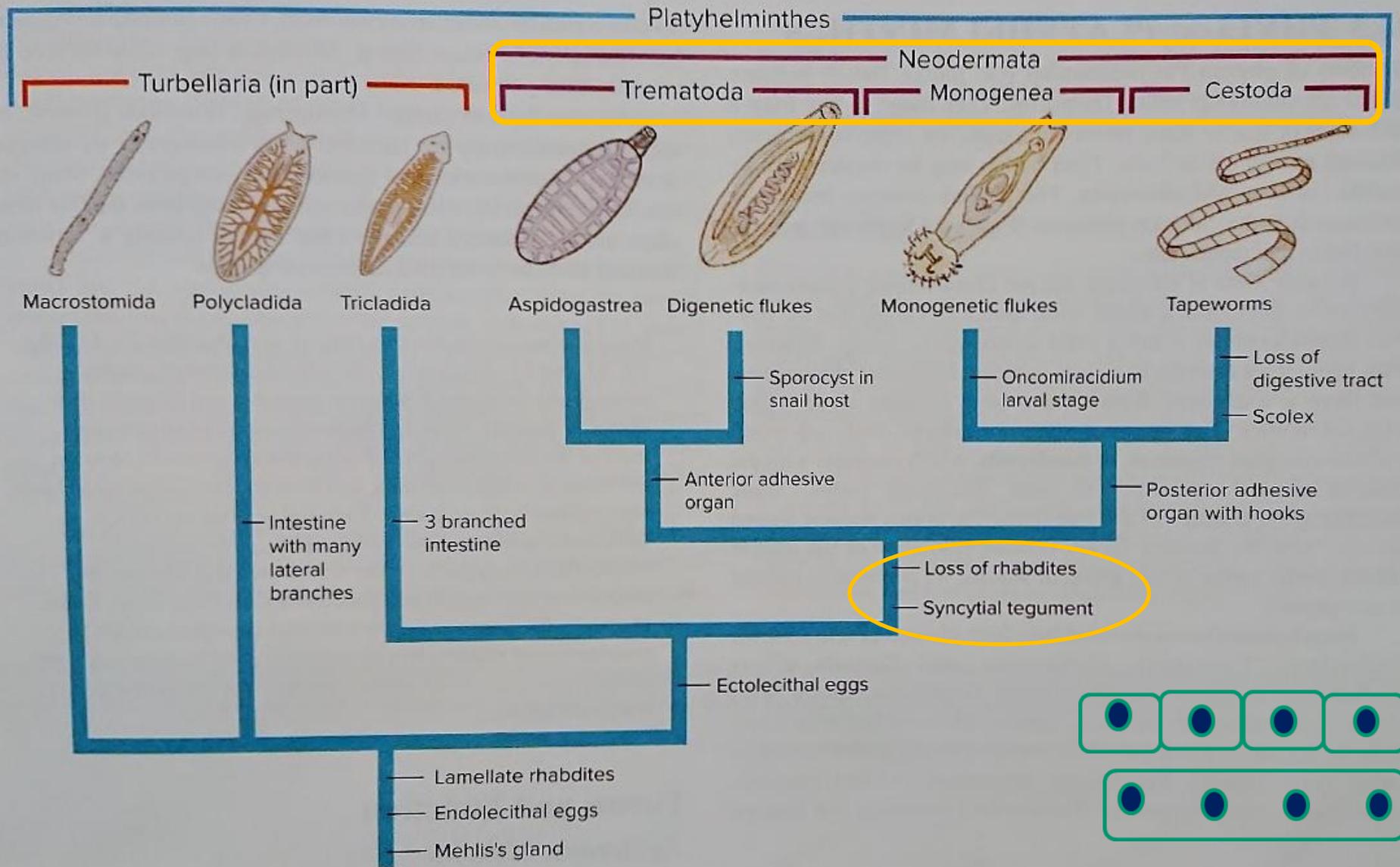
Se llama Obama Nungara y es plano, marrón y alargado. Se trata de una especie invasora hoy en Francia, Gran Bretaña, España, Italia y otros países. Llegó al Viejo Continente en macetas con plantas y come caracoles y lombrices

11 de febrero de 2020

## Reconstructing routes of invasion of *Obama nungara* (Platyhelminthes: Tricladida) in the Iberian Peninsula

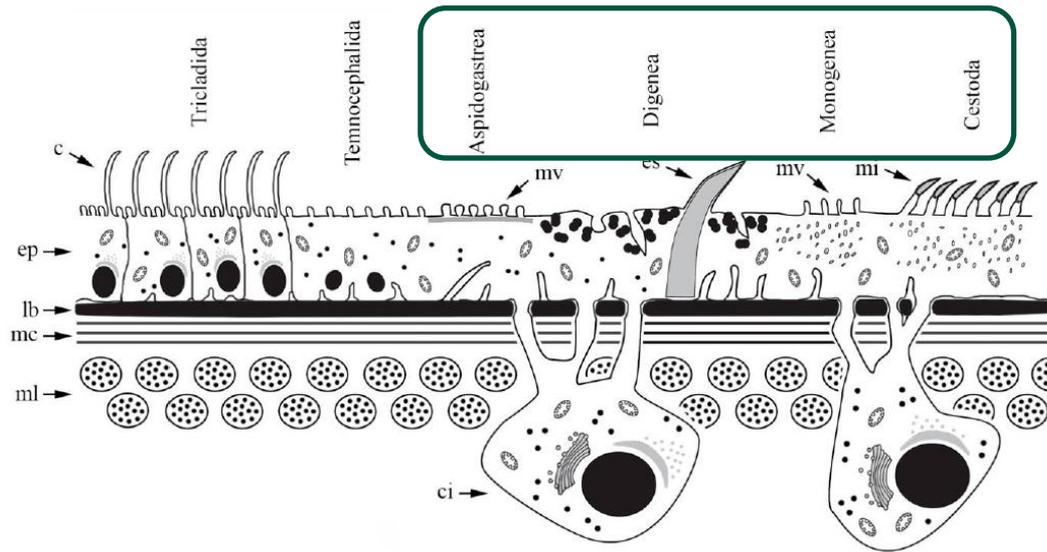
Domingo Lago-Barcia · Fernando Ángel Fernández-Álvarez · Francisco Brusa ·  
Iñaki Rojo · Cristina Damborenea · Lisandro Negrete · Cristina Grande ·  
Carolina Noreña 



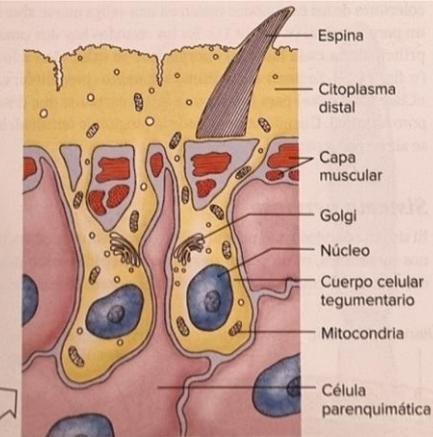


**Figure 14.6** Hypothetical relationships among parasitic Platyhelminthes. The traditionally accepted class Turbellaria is paraphyletic. Some turbellarians have ectolecithal development and, together with the Trematoda, Monogenea, and Cestoda, form a clade to the exclusion of the endolecithal turbellarians. For the sake of simplicity, the synapomorphies of those turbellarians and of the Aspidogastrea, as well as many others given by Brooks (1989), are omitted. Brooks further defines a clade called Cercomeria that includes all members of Neodermata plus two turbellarian taxa not shown here. Members of Cercomeria possess a posterior adhesive organ. Hooks are present on this organ in monogeneans and cestodes.

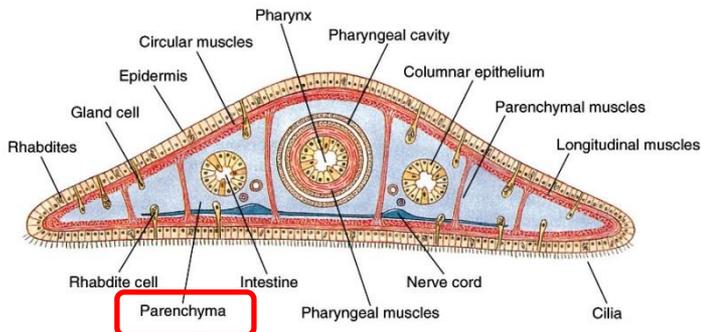
# Pared corporal...



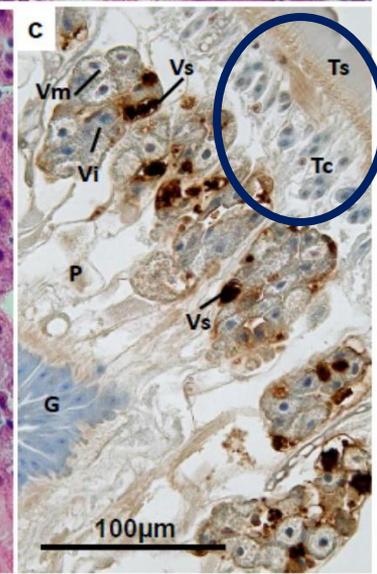
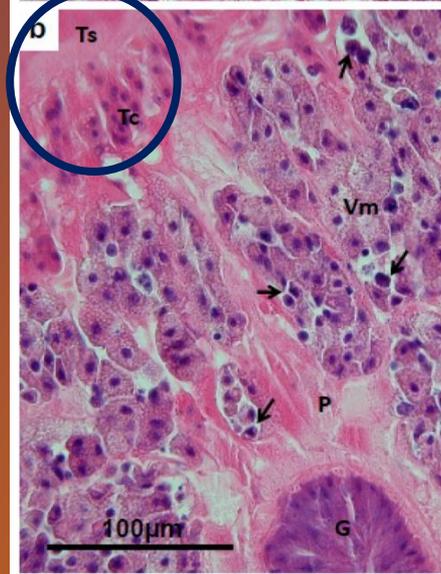
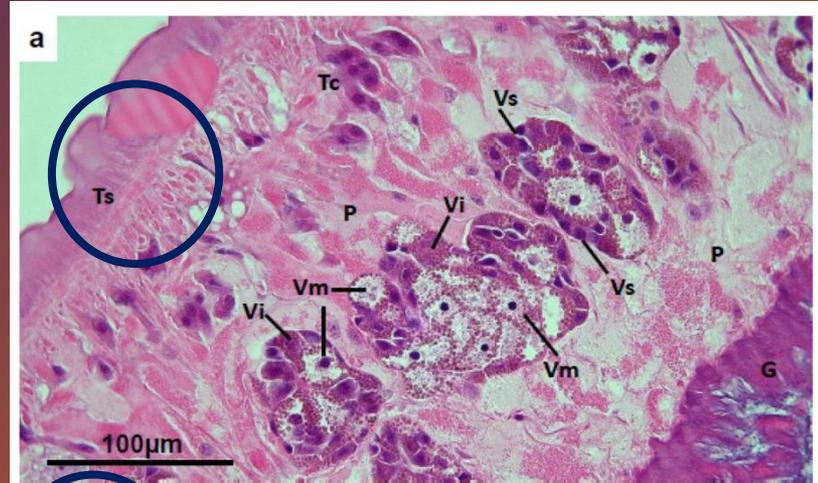
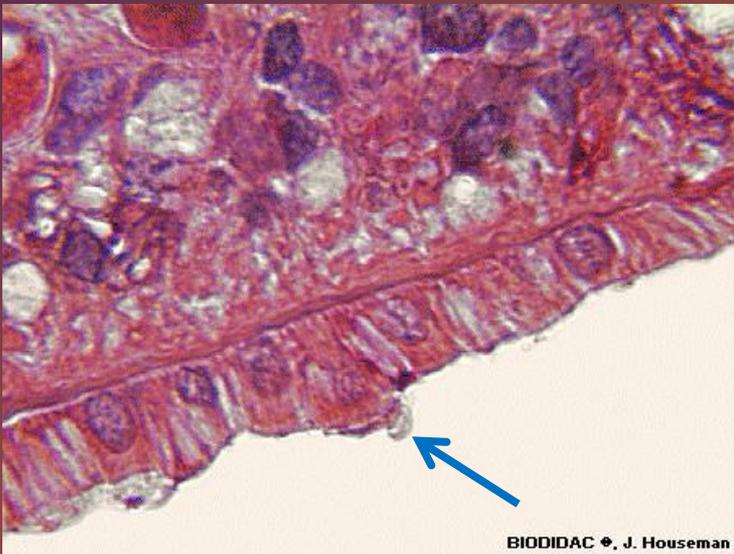
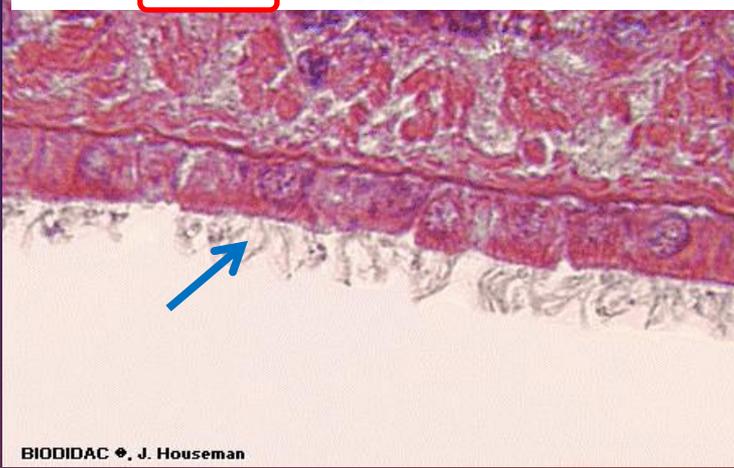
**Figura 2.2.** Dibujo esquemático de la pared corporal (en las formas adultas) de los principales grupos de platelmintos, en sección transversal (modificado de Tyler y Hooge, 2004). Abreviaturas: c, cilio; ci, citón; ep, epidermis; es, espina; lb, lámina basal; mc, musculturatura circular; ml, microtriquias; ml, musculatura longitudinal; mv, microvellosidades.



**Figura 14.9** Esquema de la estructura del tegumento del trematodo *Fasciola hepatica*.

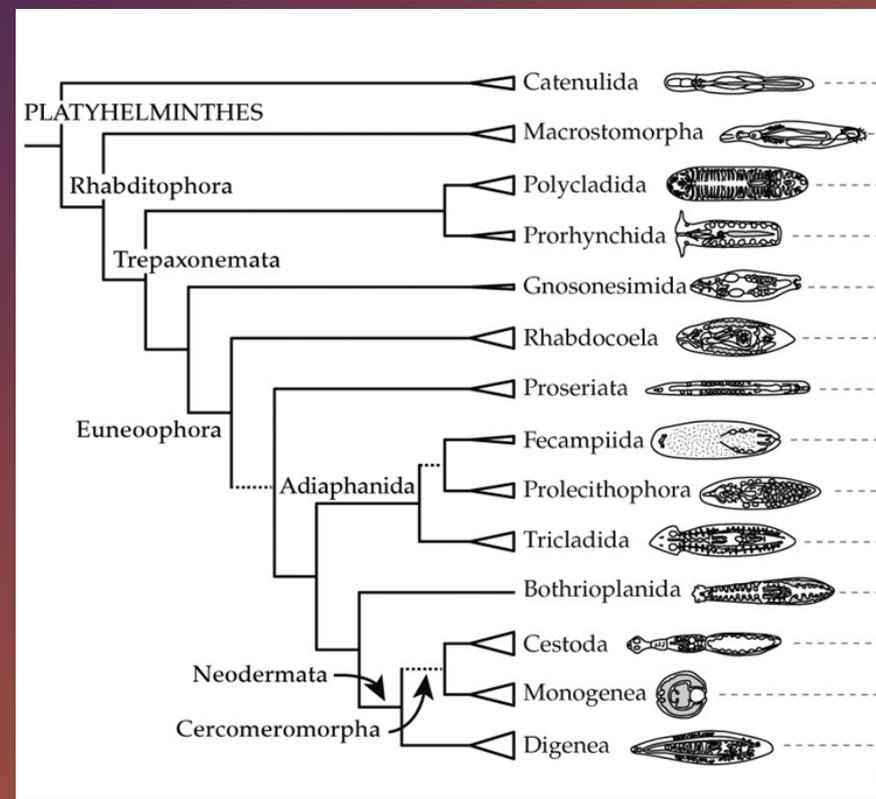


# Pared corporal...



# Modificaciones para el parasitismo

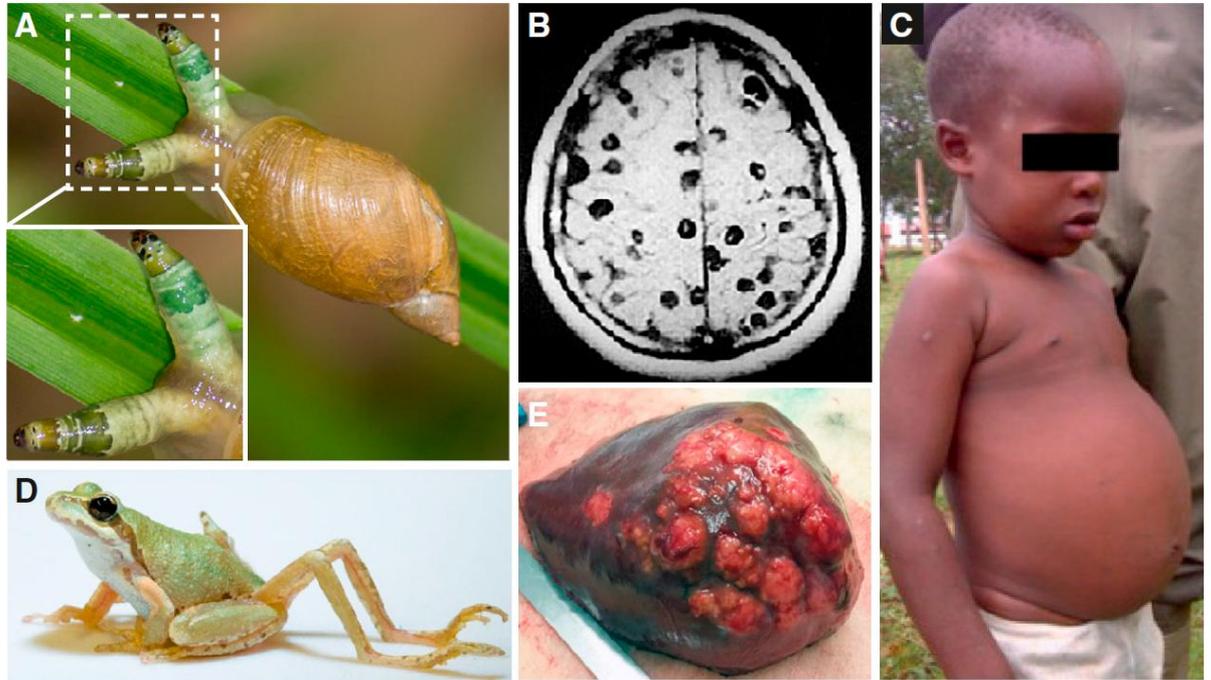
- Glándulas de penetración
- Formación de quistes
- Órganos de adhesión
- Mayor capacidad reproductiva
- Reducción de otros sistemas



Clados (cohortes):  
Trematoda  
Monogenea  
Cestoda



Figure 1. *Leucochloridium* (*Papillioleucochloridium*) *pulchrum*, entire worm, ventral view. Scale bar = 500 µm.



Current Biology

### Figure 3. Parasitic platyhelminthes and their hosts.

(A) *Leucochloridium* sporocyst inside snail tentacle, this sporocyst will pulsate rhythmically (credit, iNaturalist.org, Creative Commons). (B) *Cystocercus* in a human brain (adapted from Evans *et al.* (1997). *Emerging infectious diseases* 3, 403–405; Creative Commons). (C) Child with ascites due to schistosomiasis (adapted from Stothard *et al.* (2013). *Trends Parasitol.* 29, 197–205; Creative Commons). (D) Pacific chorus frog with deformed extra hind limbs due to *Ribeiroia* infection (credit, D. Herasimtschuk, *Freshwaters Illustrated*). (E) Human liver with cysts of *Echinococcus* (credit, C. Issing and K. Brehm).

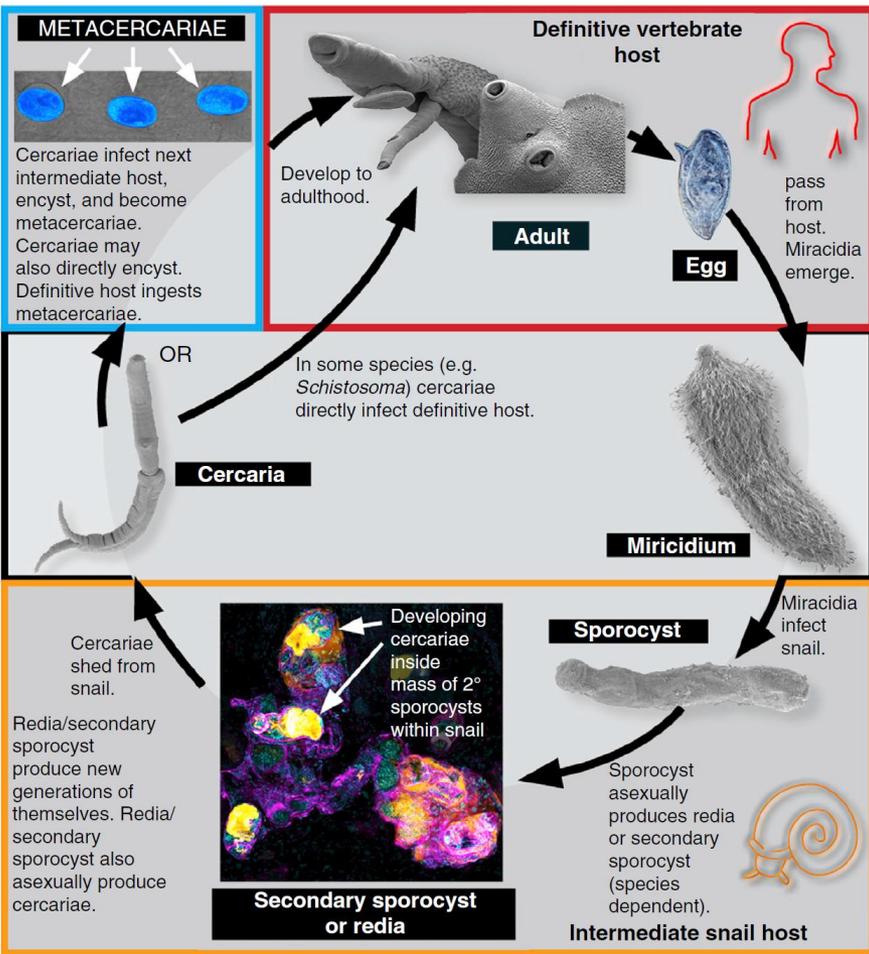
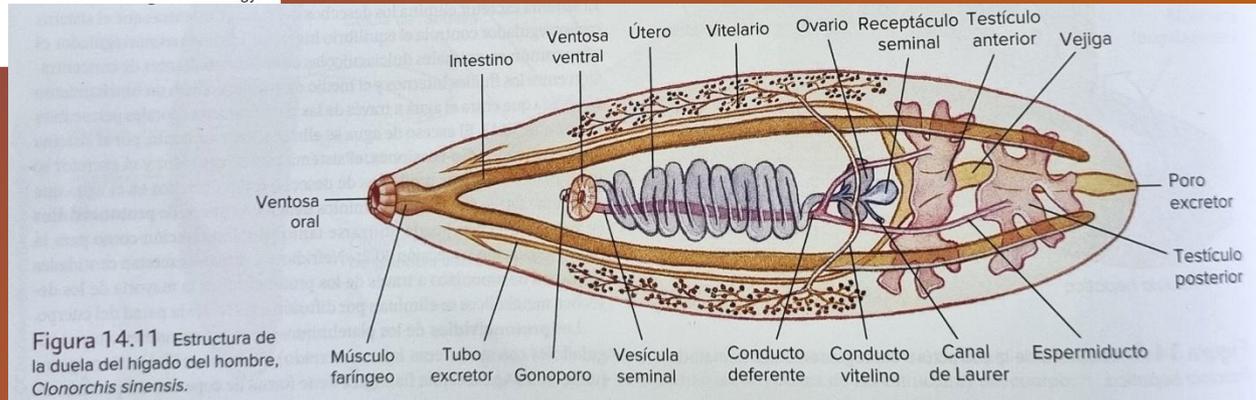
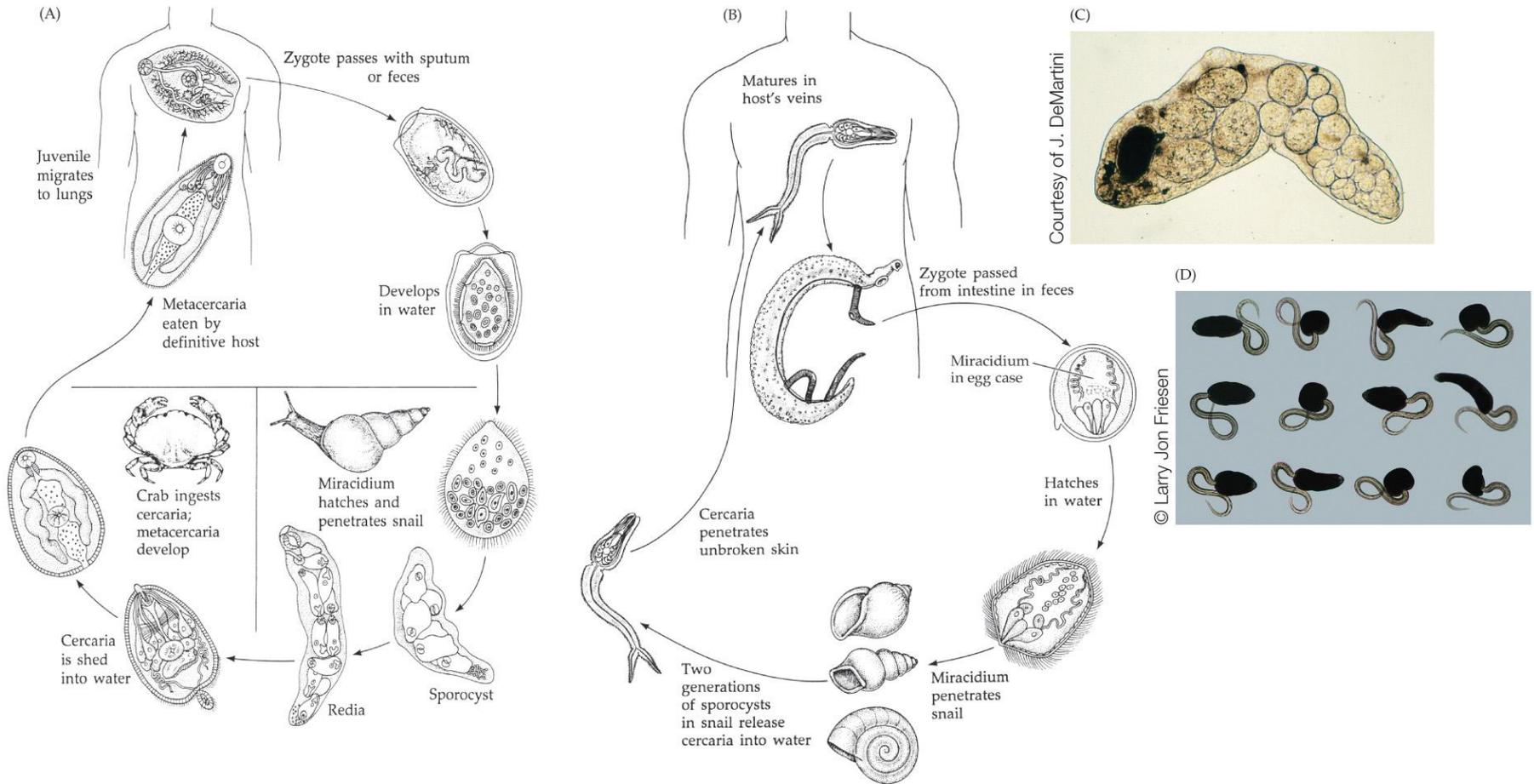


Figure 2. The complex lifecycles of digenetic trematodes.



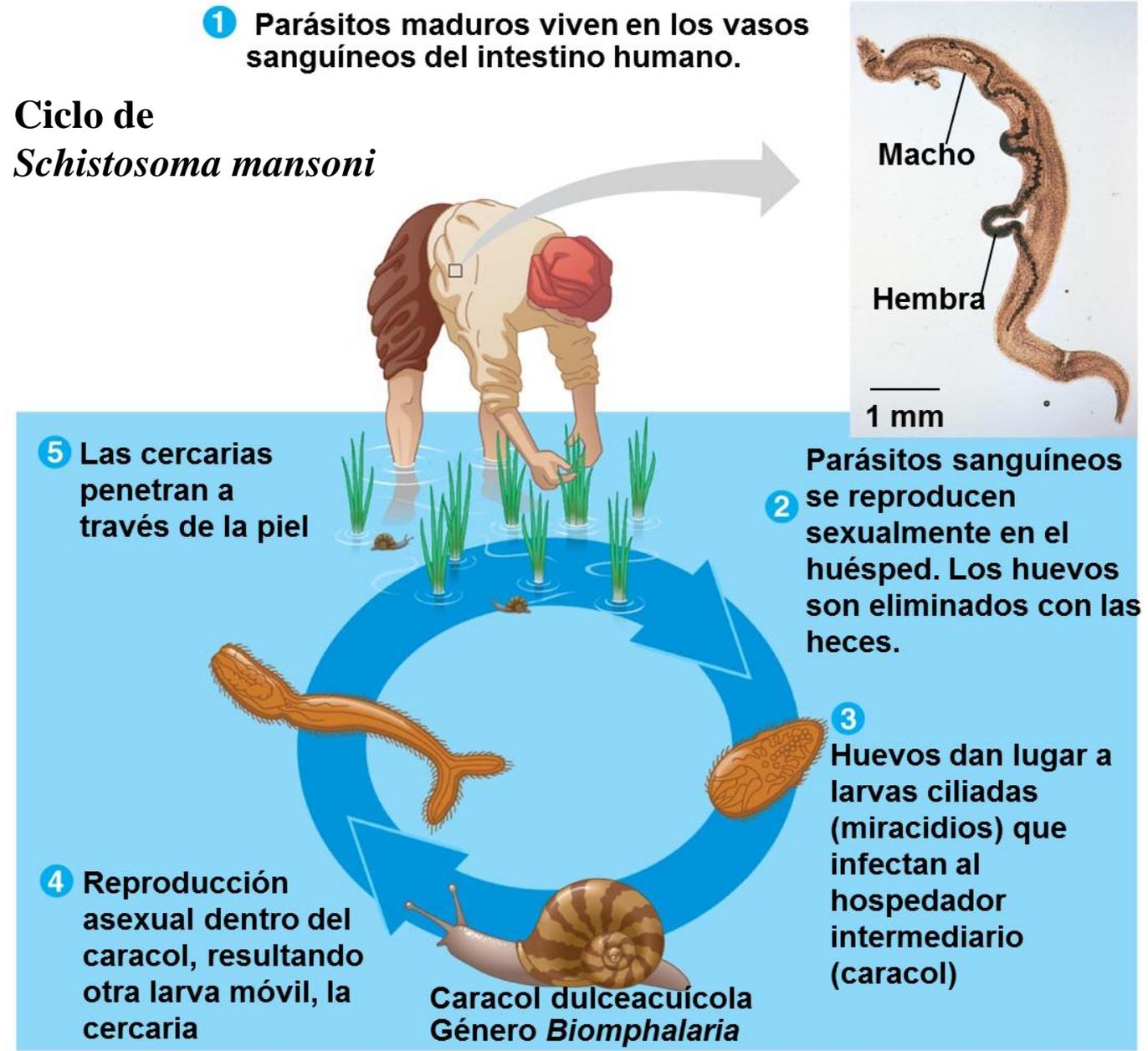


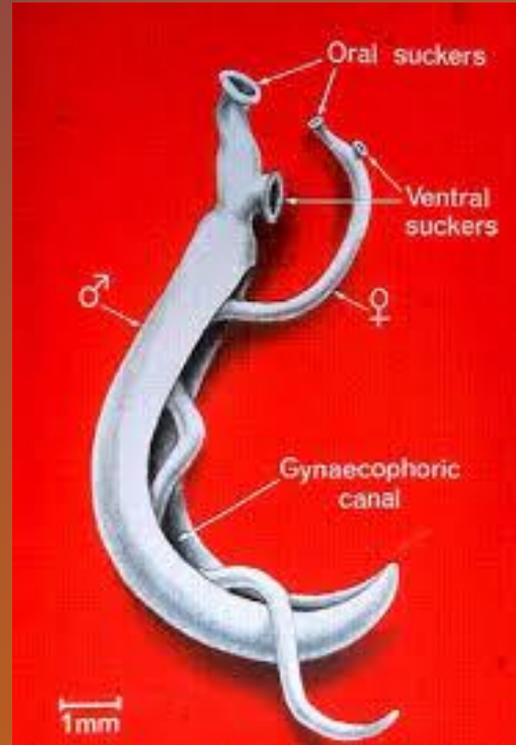
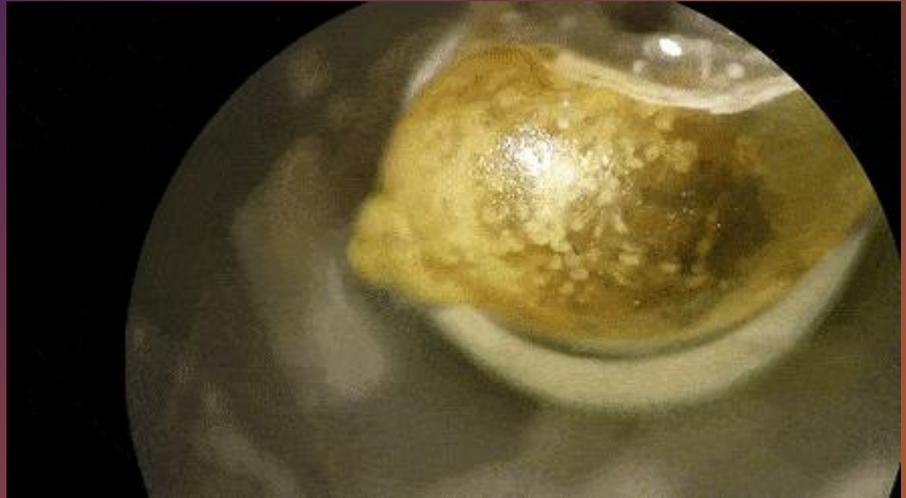
INVERTEBRATES 4e, Figure 17.30  
 © 2023 Oxford University Press

## Ciclos de vida de dos trematodos digeneos.

(A) Ciclo de vida de *Paragonimus westermani*, el trematodo del pulmón humano (orden Plagiorchiida). (B) Ciclo de vida del trematodo de la sangre *Schistosoma mansoni* (orden Diplostomida).

# CLASE TREMATODA, las duelas digenéticas





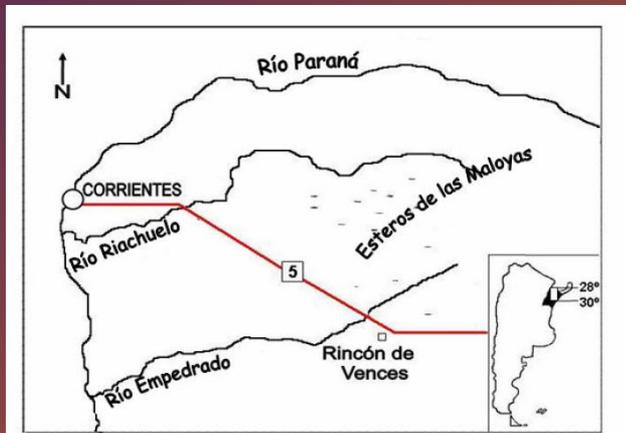
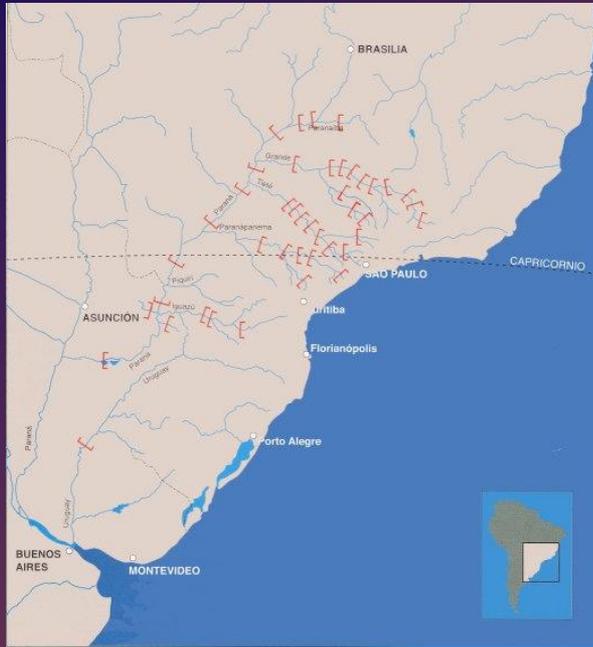
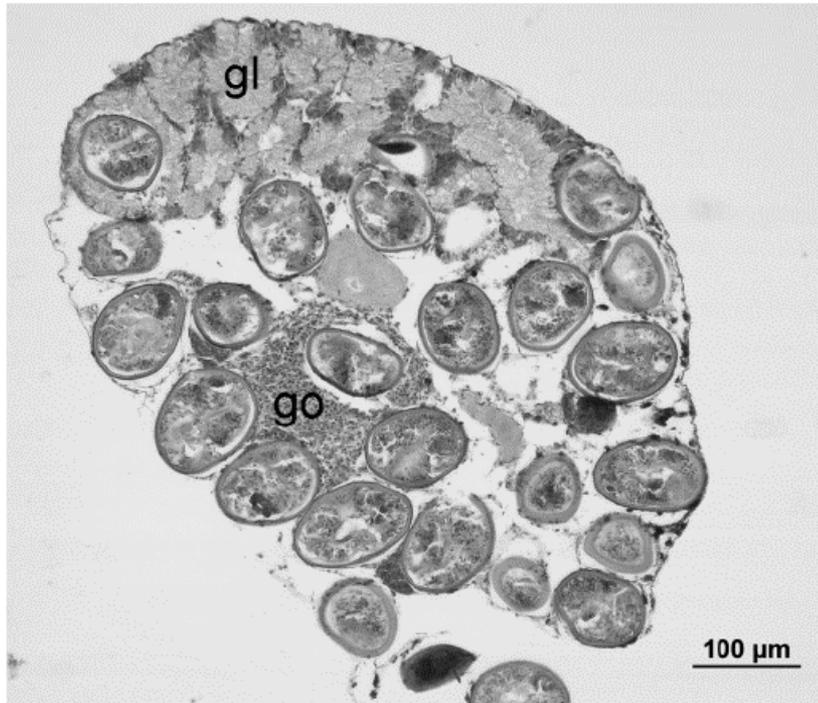
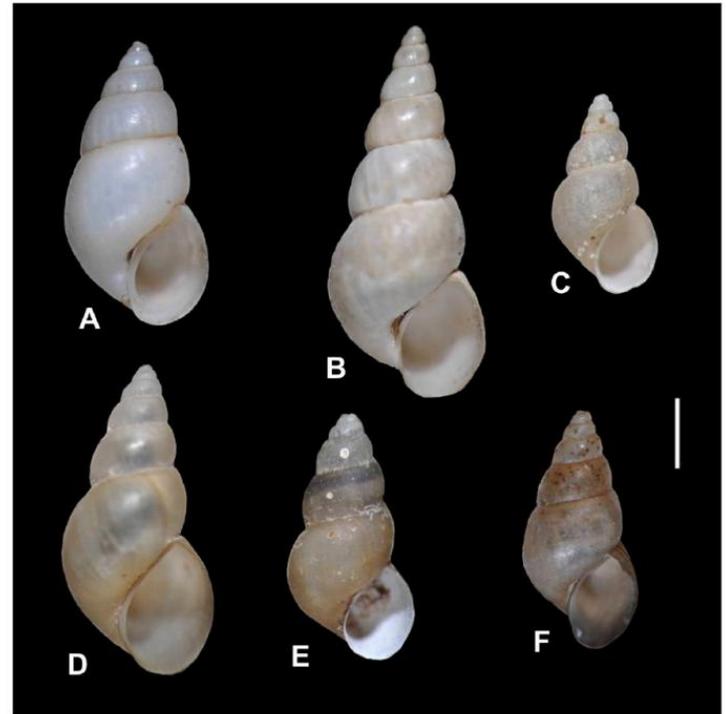


FIGURA 1- Ubicación del nicho ecológico de *Biomphalaria tenagophila* y *Holochilus braziliensis* en los esteros de Maloyas, provincia de Corrientes, Argentina





**Figura 8.** Gónada (go) y glándula digestiva (gl) de un ejemplar de *Heleobia australis* parasitado por *Microphallus simillimus*.



**Figura 3.** A. *Heleobia peiranoi* (Weyrauch, 1963), holotipo B. *H. peiranoi*, paratipo (serranías del Timbó, Tucumán). C. *H. vianai* (Parodiz, 1960) (laguna La Brea, Jujuy). D. *H. tucumana* (Gaillard, 1974) (arroyo India Muerta, Tucumán). E. *Heleobia* sp. 1 (Aguas Calientes, Jujuy). F. *Heleobia* sp. 2 (Pozo del Pescado, Tucumán). Escala: 1 mm.

# *Fasciola hepática* . Adultos en hígado de ganado ovino.

Hospedador intermediario, caracol dulceacuícola del género *Lymnaea*

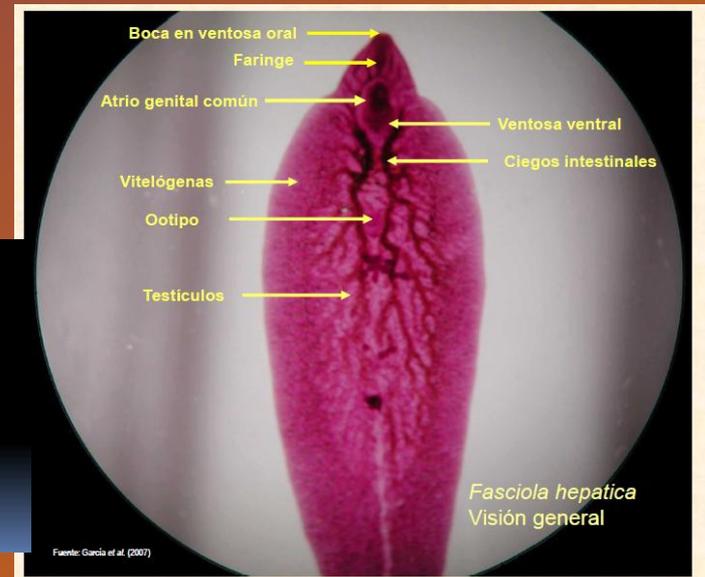
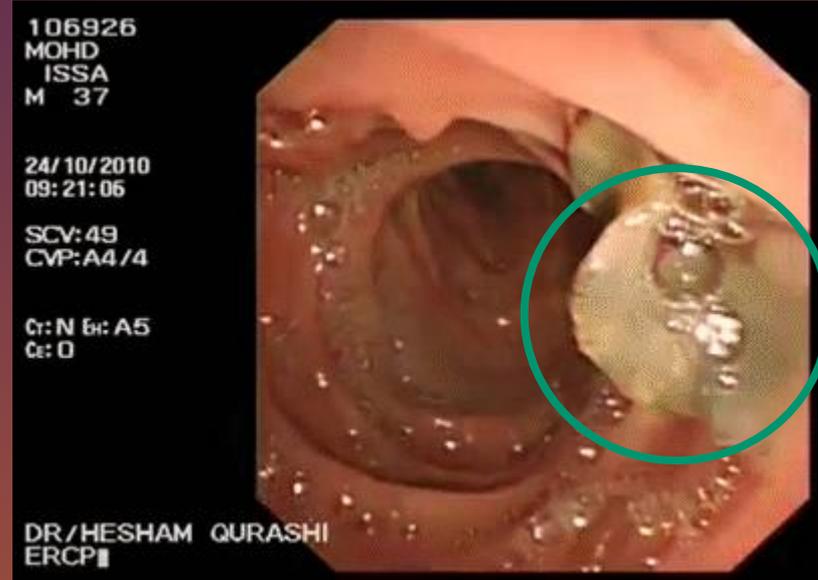
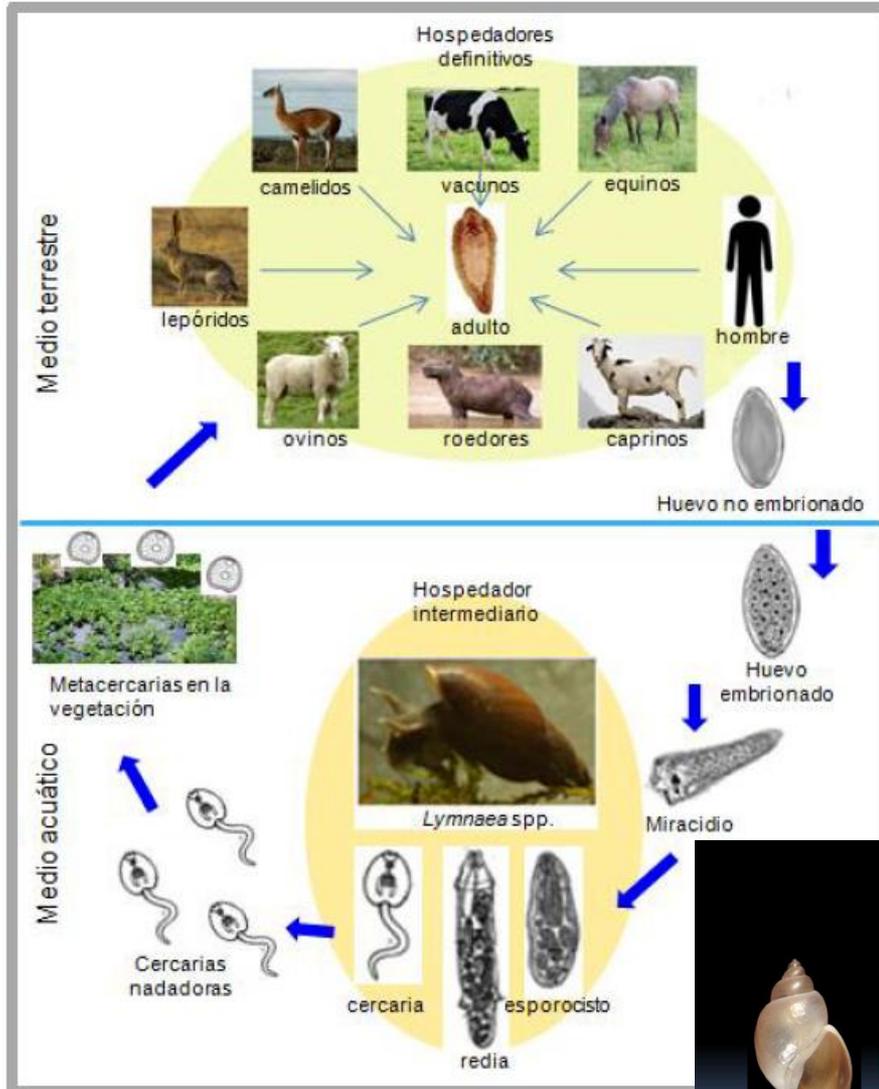


Figura 4.15. Ciclo biológico de *Fasciola hepatica*.

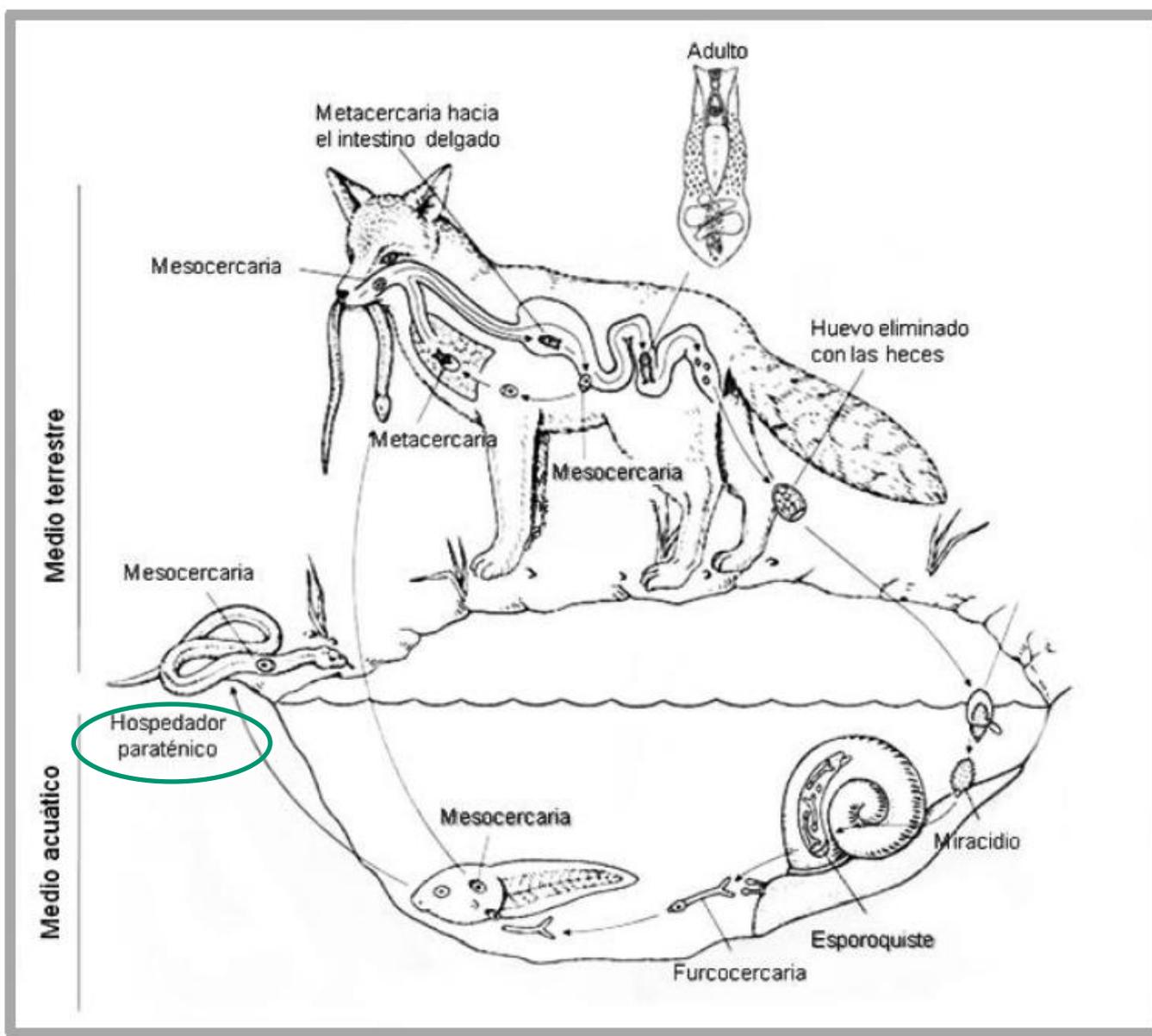


Figura 4.13. Ciclo de vida *Alaria americana*.

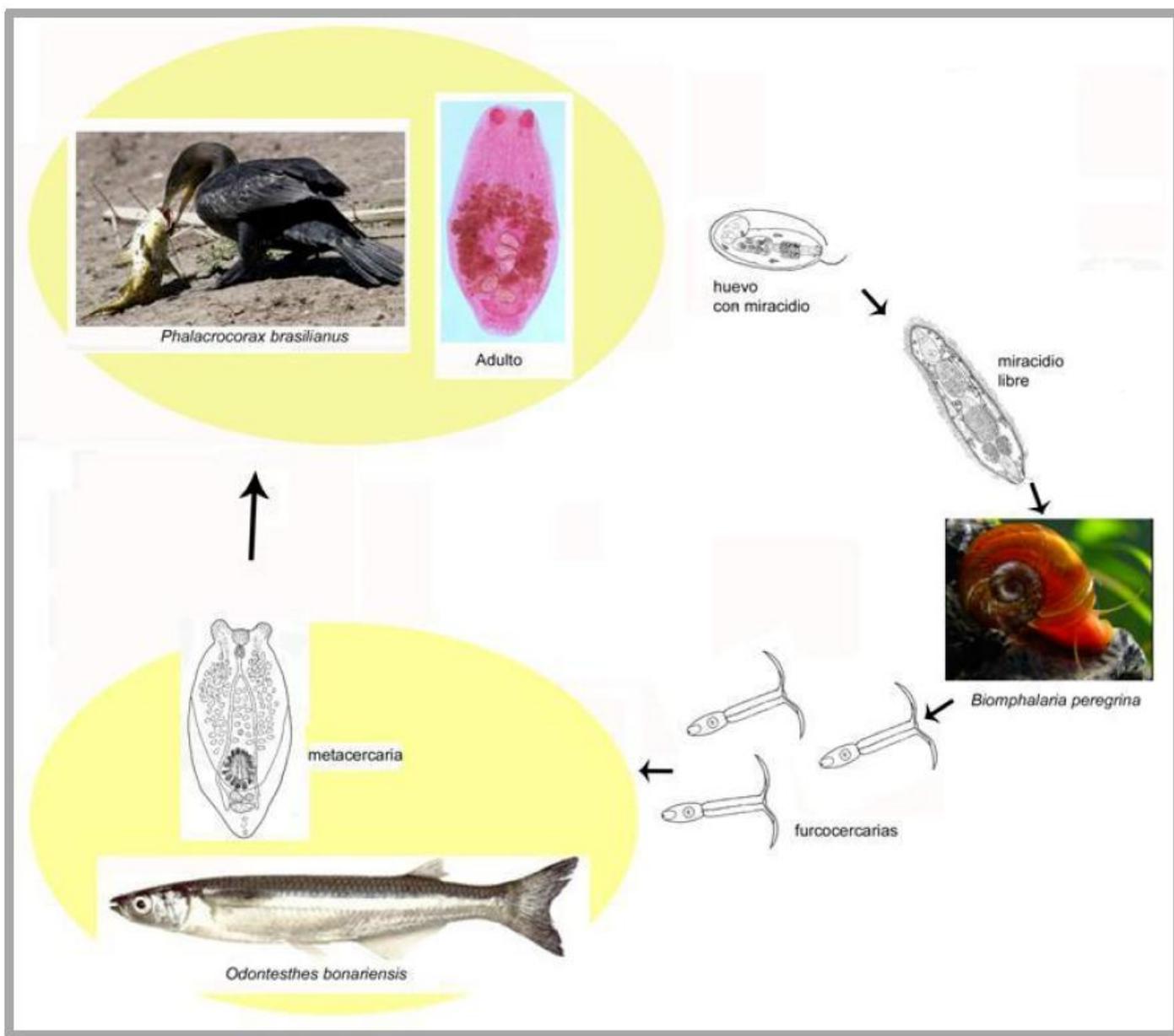
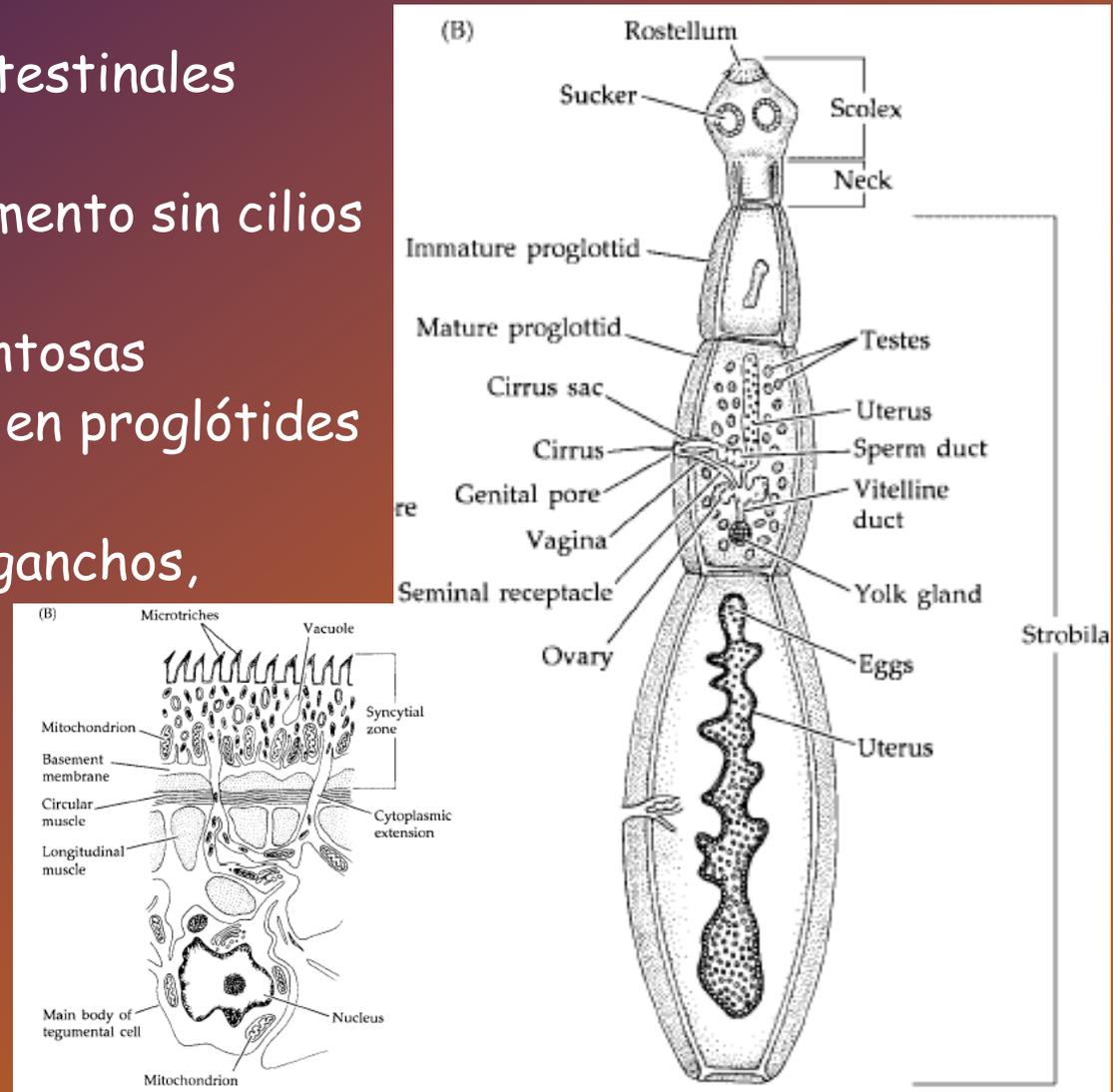


Fig. 4.14. Ciclo biológico de *Austrodiplostomum mordax*.

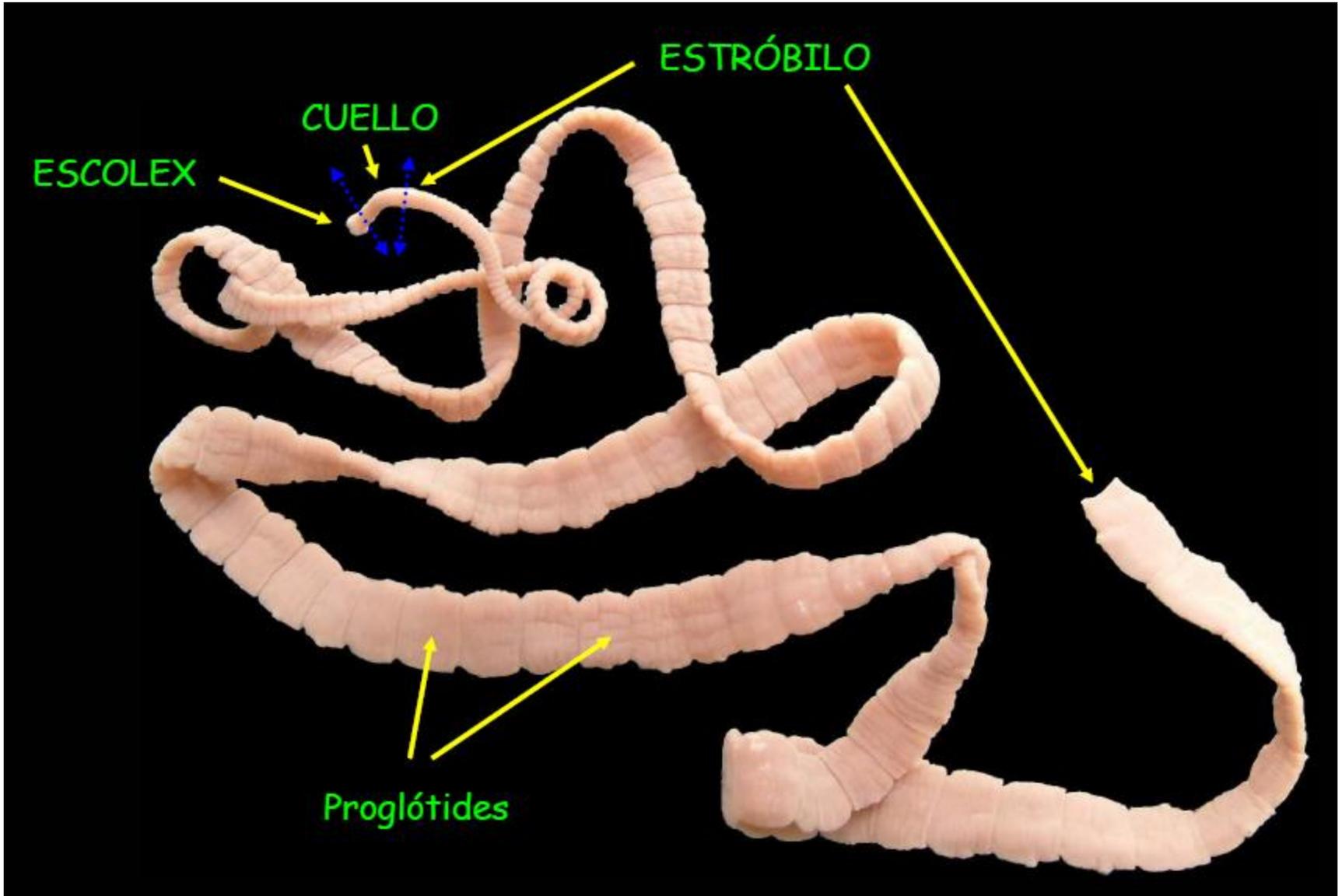
# Phylum Platyhelminthes

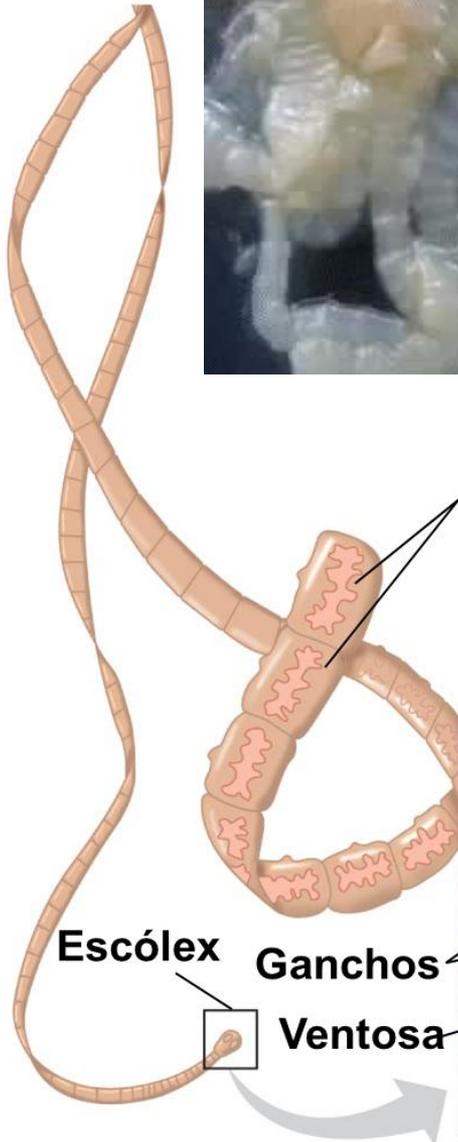
## Clase Cestoda

- Solitarias, endoparásitos intestinales
  - Carecen de sist. digestivo
  - Adultos cubiertos con tegumento sin cilios (microtricos)
  - Escólex con ganchos y/o ventosas
  - Cuerpo (estróbilo) dividido en proglótides
  - 1, 2 o + huéspedes
  - larva ciliada oncosfera con ganchos,
- Ejs. Taenia, Echinococcus*



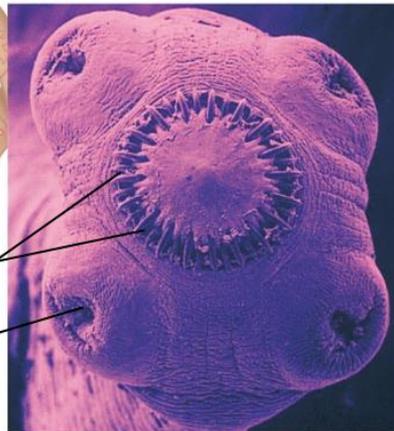
# CLASE CESTODA, las tenias





**Proglótidos con estructuras reproductivas**

**200 µm**

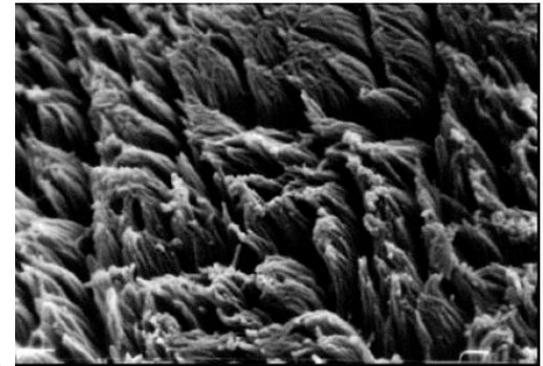


**Escólex**

**Ganchos**

**Ventosa**

Cestodo, tenia.  
Se observa con detalle el escólex

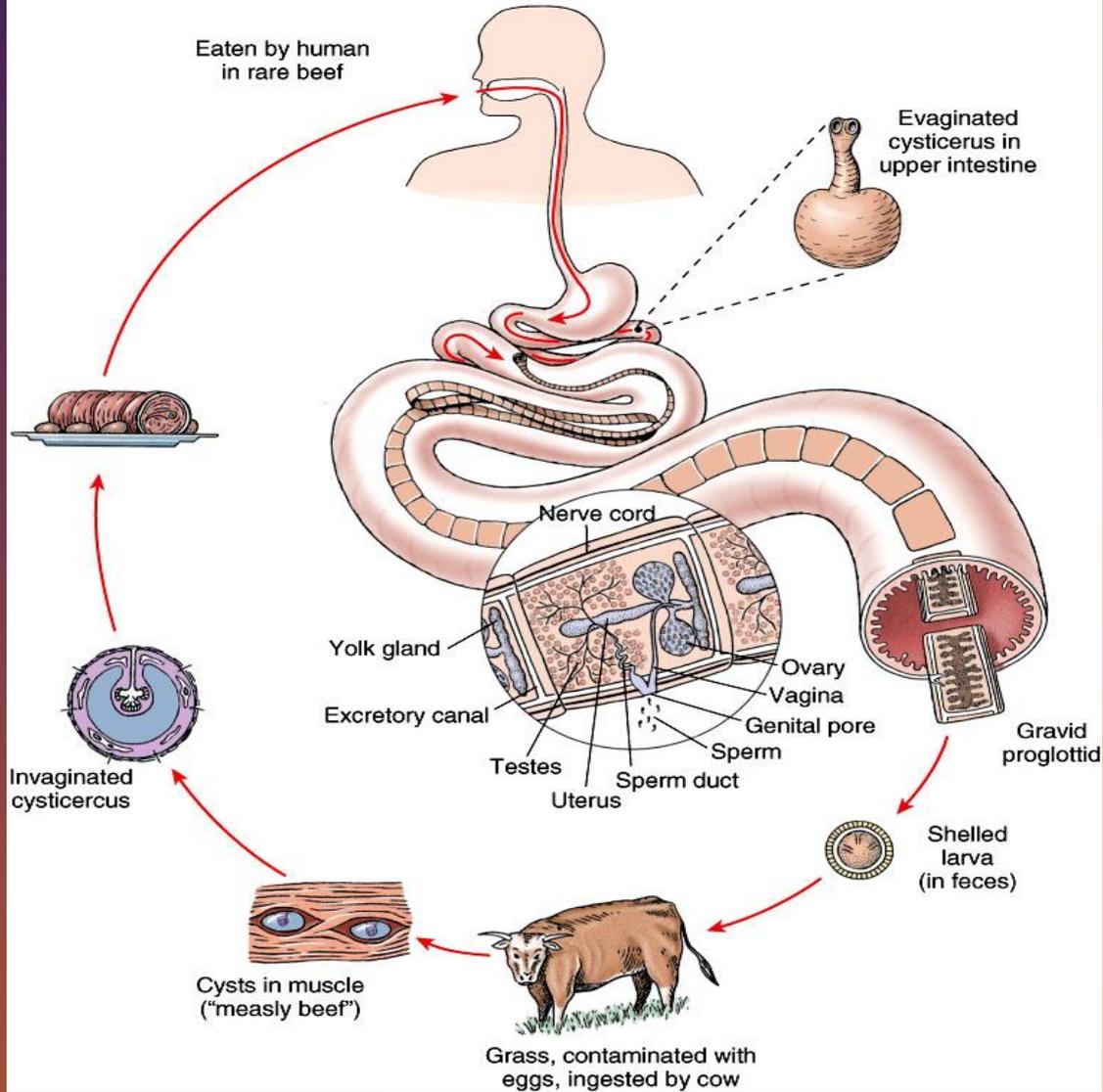


Fotografía de Microscopio electrónico de barrido de los microtricos de *Cangatiella macdonaghi* (Proteocephalidea), (10.000x).



# Ciclo de vida de *Taenia saginata*

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Quiste hidatídico

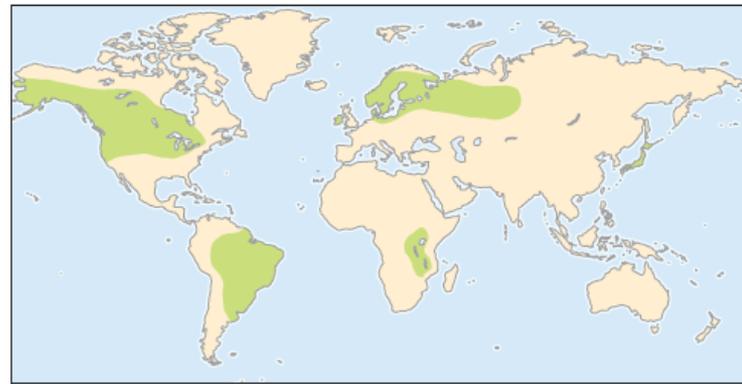
(B)



Definitive host, human

Fish eaten by bear or human; tapeworm matures

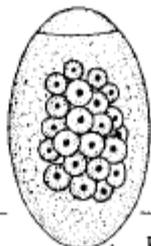
Young embryo passed with feces



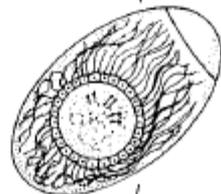
Broad fish tapeworm (*Diphyllobothrium latum*)



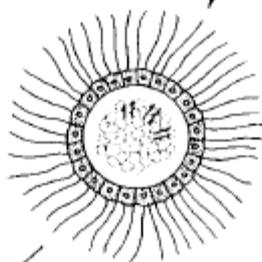
Plerocercoid



Embryonates in water



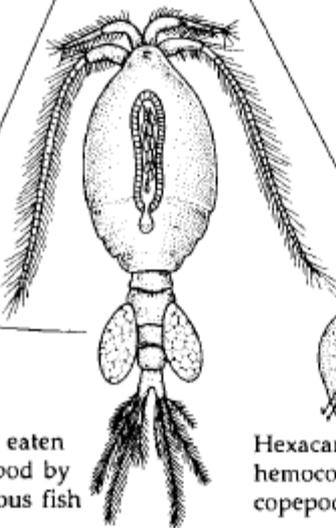
Hatches



Free-swimming coracidium eaten by copepod



Hexacanth reaches hemocoel of copepod



Proceroid eaten with copepod by planktivorous fish



Perch eaten by carnivorous fish



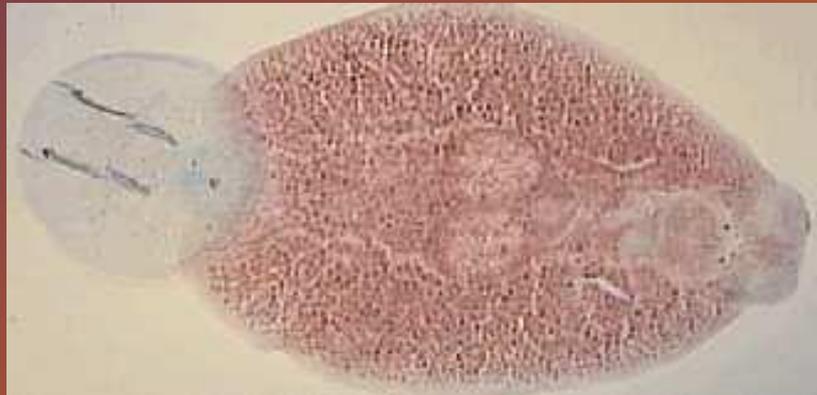
Plerocercoid forms in viscera

life cycle of the broad fish tapeworm, *Diphyllobothrium latum*.

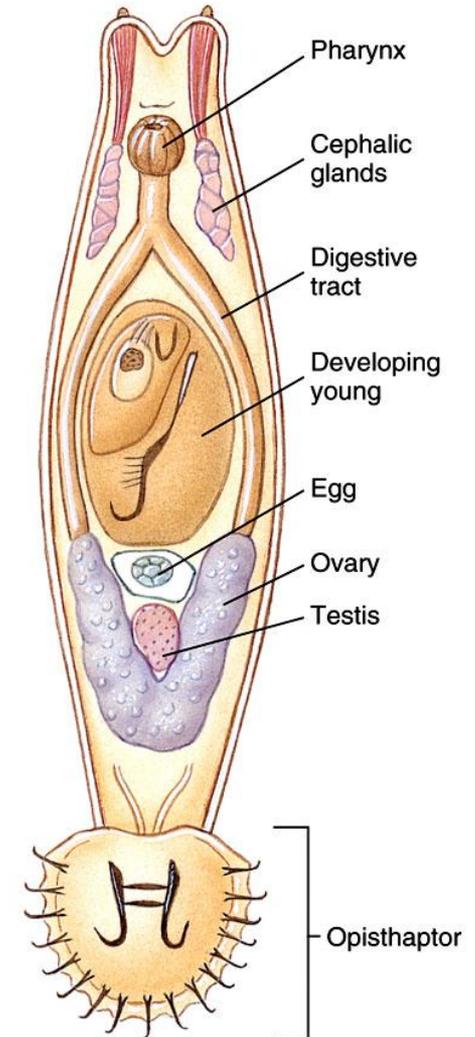
# Phylum Platyhelminthes

## Clase Monogenea

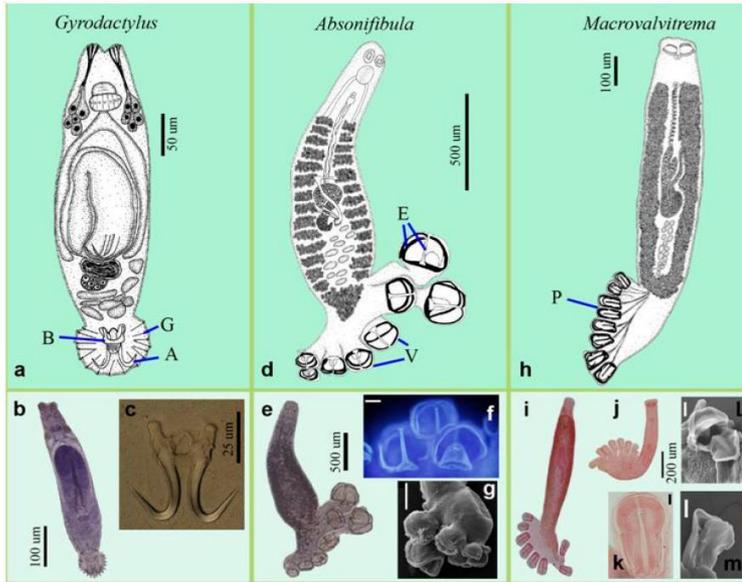
- Duelas monogénéticas, > ectoparásitos
- Adulto cubierto con tegumento sin cilios
- Cuerpo en forma de hoja o cilíndrico
- Órgano de adhesión posterior: opisthaptor
- Ciclo con 1 huésped; larva oncomiracidio



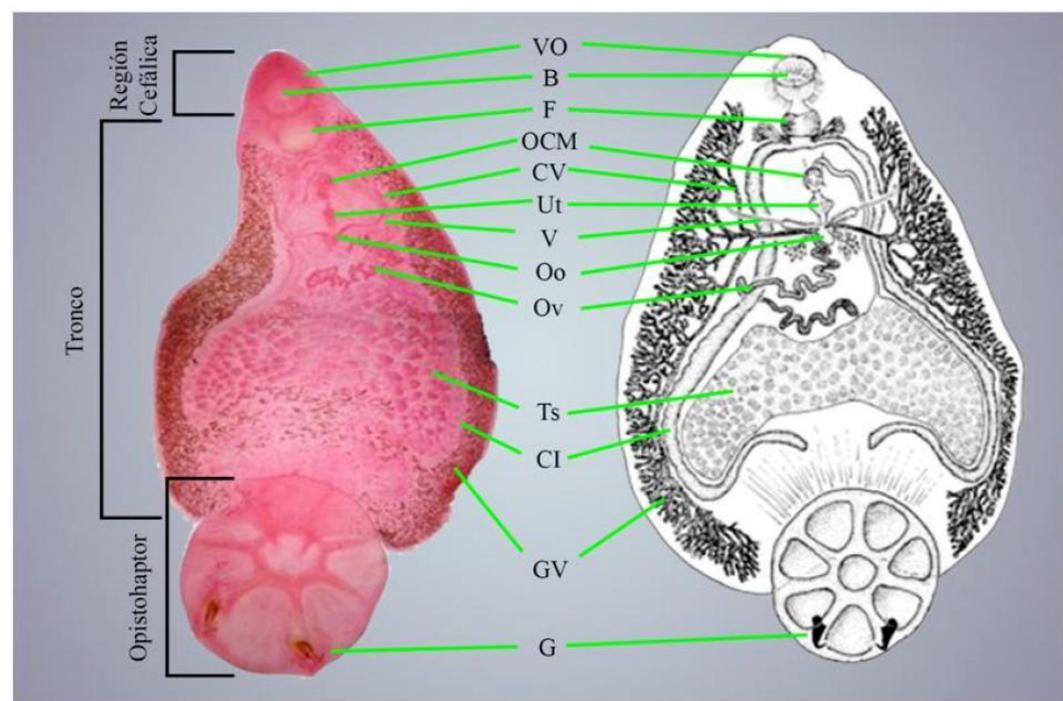
Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



# Monogenea, ectoparásitos de peces



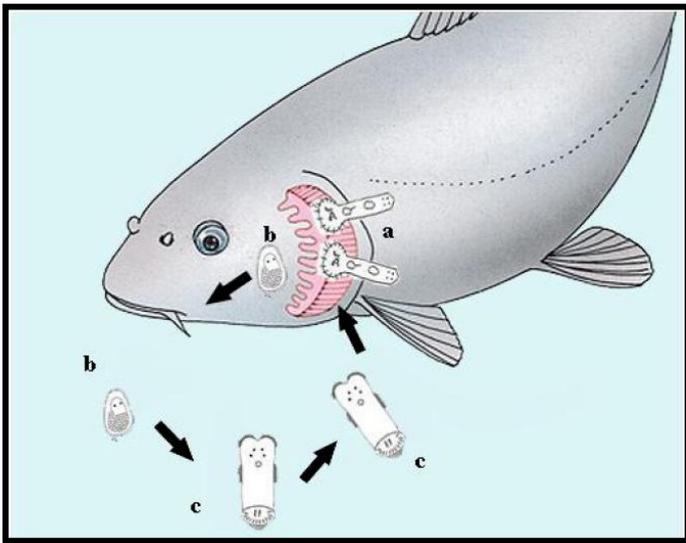
**Figura 5.3.** Opisthoptores. *Gyrodactylus mauri*: a, representación esquemática; b, fotografía en vista ventral de un ejemplar *in toto* teñido con Hematoxilina de Hill; c, fotografía de anchors y barras del opisthoptor. *Absonifibula bychowiskyi*: d, representación esquemática; e, fotografía de un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



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



Ciclo de vida de *Polystoma integerrimum*.



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

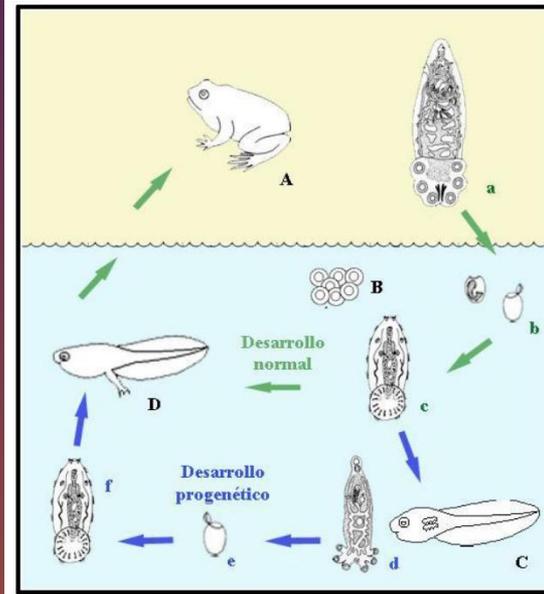
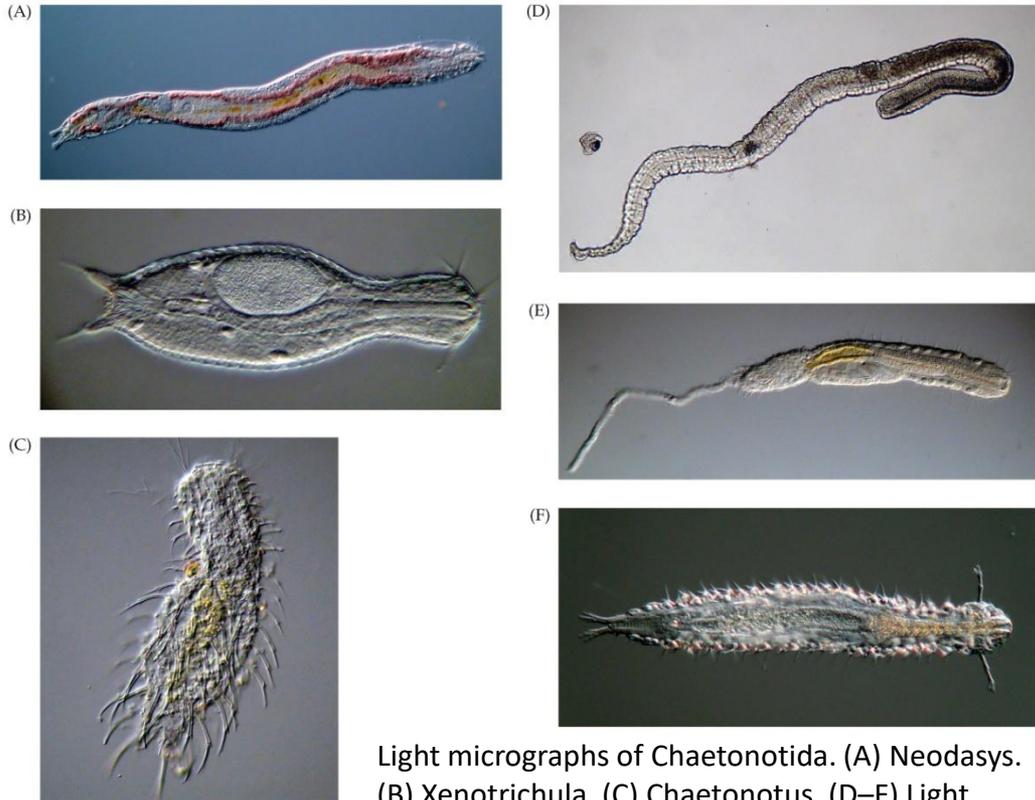


Figura 14.19 Vista ventral de una duela monogénica, *Gyrodactylus cylindriciformis*.



Light micrographs of Chaetonotida. (A) Neodasys. (B) Xenotrichula. (C) Chaetonotus. (D–F) Light micrographs of Macrodasysida. (D) Megadasys. (E) Urodasys. (F) Xenodasys.

A–F courtesy of R. Hochberg

INVERTEBRATES 4e, Figure 17.35  
© 2023 Oxford University Press

## BOX 17B Characteristics of the Phylum Gastrotricha

1. Triploblastic, bilateral, unsegmented, acoelomate
2. Microscopic, body elongate or bowling-pin-shaped
3. Bilayered cuticle, smooth or with scales or spinelike elaborations; with exocuticle covering entire body including all cilia; cuticle not molted
4. Duo-gland adhesive tubes
5. Epidermis cellular or partly syncytial; epidermal cells monociliate or multiciliate; locomotory cilia on ventral surface only
6. Myoepithelial pharynx with triradiate lumen; complete gut
7. One pair or more of protonephridia, without special circulatory or gas exchange structures
8. Hermaphroditic, parthenogenetic, or hermaphroditic and parthenogenetic
9. Complex reproductive organs
10. Embryonic development poorly studied
11. Direct development



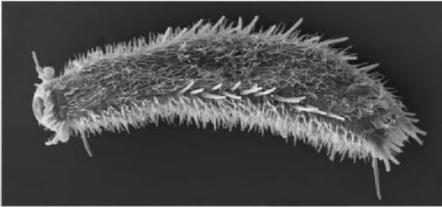
MakeAGIF.com

Gastrotrichs: Four Day Old Grandmothers

La evolución indecisa de los gastrotrichs

# Gastrotricha

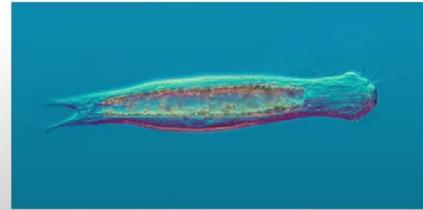
## Macrodasyida



**predominately  
marine animals**

En su mayoría gastrotrichos marinos y estuarinos, con solo un solo género de agua dulce; cuerpo por lo general en forma de correa, con cutícula de textura lisa o elaboradamente esculpida, generalmente con numerosos tubos adhesivos a lo largo de la cabeza y el tronco; faringe con lumen (luz) en forma de Y; con varios pares de protonefidios; hermafrodita con órganos reproductivos complejos.

## Chaetonotida



**some marine  
some freshwater**

Principalmente agua dulce, también marinos, estuarinos y semiterrestres (microhábitat de agua dulce); cuerpo por lo general en forma de bolo, cutícula lisa o compleja con un número variable de tubos adhesivos (la mayoría con solo 2 furcas caudales); faringe con luz en forma de Y; 1 o más pares de protonefidios; hermafroditas y/o partenogénicas.



Figura 14.25 Ilustración de un ejemplar de *Chaetonotus simrothi*, un gastrotricho común. **A**, Cara dorsal. **B**, Estructura interna, vista ventral.