

Evolución del *Schistosoma mansoni* dentro de su huésped intermediario, el caracol *Australorbis glabratus*¹

Por JOSÉ F. MALDONADO y JOSEFINA ACOSTA MATIENZO

Del Departamento de Zoología Médica de la Escuela de Medicina Tropical de San Juan, Puerto Rico

A PESAR de la importancia médica que la esquistosomiasis de Manson ha adquirido durante los últimos años, todavía quedan muchos aspectos de esta enfermedad y del ciclo vital del parásito que la produce faltos de una explicación completa, o que no han sido certeramente comprendidos. La bibliografía referente al ciclo vital del parásito abunda en contradicciones, sobre todo las comunicaciones que tratan de su evolución dentro del cuerpo del molusco que le sirve de huésped intermediario. En este trabajo intentamos dejar sentado de una vez o, por lo menos, aclarar ciertos puntos oscuros de la fase larvaria de su ciclo vital. Comprende este trabajo todo los detalles de la evolución del esquistosoma de Manson desde el momento en que el miracidio penetra en el cuerpo del caracol *Australorbis glabratus* hasta que de él emerge la cercaria. Algunos aspectos de la evolución larvaria, tales como la etapa ovular, la dehiscencia del óvulo y el comportamiento del miracidio cuando aparece nadando libremente en el medio exterior no habrán de ser tratados en esta comunicación, pues serán objeto de futuros trabajos que habremos de publicar.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Las publicaciones sobre el ciclo larvario de los esquistosomas parasitantes de la especie humana pueden clasificarse, *grosso modo*, en dos grupos: un grupo comprende unos pocos artículos en que se exponen e interpretan con más o menos extensión las distintas etapas del ciclo y, el otro, compuesto de numerosos trabajos en que se describe principalmente la morfología de los huevecillos, los miracidios, las cercarias y los fenómenos en ellos observados. En esta revisión hemos de referirnos al primer grupo de publicaciones.

Si examinamos ceñidamente las más importantes investigaciones sobre esta materia, habremos de ver un hecho notable, y es que las opiniones sustentadas por los investigadores sobre los distintos aspectos del mismo problema difieren radicalmente unas de otras. Al

comparar los trabajos de estos autores creemos notar que, al realizarlos, han prestado poca o muy leve atención a las comunicaciones previamente publicadas. Las divergencias de opiniones podrían clasificarse dentro de tres principales maneras de pensar: (a) la correspondiente a Faust y Meleney² y Faust y Hoffman;³ (b) la de Gordon, Davey y Peaston;⁴ y la compartida por Lutz⁵ y Brumpt.⁶

En su monografía sobre la esquistosomiasis japónica, Faust y Meleney describen el ciclo larvario del parásito de la manera siguiente:

El miracidio se introduce dentro del caracol directamente, a través del poro respiratorio, o indirectamente, atravesando realmente el tegumento de la cabeza o del pie del molusco. Cuando sigue la ruta directa, el miracidio pasa a través del manto o de la región branquial y llega hasta el corazón y la aorta, caminando por los vasos de las branquias. A eso de los cuatro días, la larva se encuentra ya en los espacios linfáticos interlobulares que rodean el hígado, donde comienza a transformarse en esporoquiste-madre (primario) dentro del cual se forman los esporoquistes-hijos (secundarios). Estos emigran después a otras partes de la glándula hepática, donde darán origen a las cercarias.

La vía indirecta es, sin embargo, la que más comunmente utiliza el miracidio. Después de penetrar a través del tegumento de la cabeza o del pie, la larva provista aún de cilios y de los fermentos proteolíticos que segregan sus glándulas cefálicas* y laterales, disuelve los tejidos y se abre un espacio que al poco tiempo queda unido con el sistema linfático del huésped. Abriéndose camino hacia el extremo distal del caracol, a eso de la tercera semana viene a estar situada en los espacios linfáticos interhepáticos. Sucede a veces que la larva queda enredada en los tejidos de la cabeza o del pie del molusco, pero no por eso deja de continuar creciendo allí y desarrollándose. Cualquiera que sea su localización, alrededor de la tercera semana el parásito, convertido ya en esporoquiste primario, aumenta de

2. E. C. Faust and H. E. Meleney, Studies on schistosomiasis japonica. Am.J.Hyg., Monogr. Series No. 3, 1924.

3. E. C. Faust y W. A. Hoffman, Estudios sobre la esquistosomiasis de Manson en Puerto Rico. III. Estudios biológicos. 1. Etapa extramamifera durante el ciclo vital del parásito. Puerto Rico.J.Pub.Health & Trop.Med., 10:48-97, 1934.

4. R. M. Gordon, T. H. Davey, and H. Peaston, The transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life-cycle of the schistosomes concerned, *S. mansoni* and *S. haematobium*. Ann.Trop.Med.and Parasit., 28:323-418, 1934.

5. A. Lutz, O *Schistosomum mansoni* e a *Schistosomatose* segundo observações, feitas no Brazil. Memorias do Inst. O Cruz, Rio de Janeiro, 11:121-155, 1919.

6. E. Brumpt, Confirmation des observations de A. Lutz sur les lésions tentaculaires de *Planorbis glabratus* déterminées par l'évolution sur place des miracidies de *S. mansoni*. Compt. rend.Soc.Biol., Paris, 625-628, 1940.

1. Recibido en redacción enero 13, 1947.

tamaño, al paso que las esferas germinativas que tiene en su interior, comienzan a alargarse. Prodúcese una segunda proliferación de esferas germinativas cuando aún las primeras están en proceso de crecimiento. Pasada la quinta semana, "las larvas acuden, cada vez en mayor número, a situarse en los espacios linfáticos del hígado y de las glándulas hermafroditas del molusco." Los esporoquistes secundarios en pleno desarrollo se concentran en los espacios linfáticos distales, donde producen, al fin, las cercarias.

Al tratar de la evolución del *Schistosoma mansoni* en el interior del *Australorbis glabratus*, la opinión de Faust y Hoffman es muy parecida a la sustentada por Faust y Meleney. El miracidio entra en el caracol que le hospeda, penetrando en realidad la epidermis de los tentáculos del órgano cefalopédico del molusco, pero demuestra notable preferencia por hacerlo en los tentáculos. La ruta directa de penetración utilizada algunas veces por el *Schistosoma japonicum*, no pudo ser establecida definitivamente en esta especie. Como los caracoles en que se albergaba eran de gran tamaño, no se pudieron recobrar larvas, en sus primeras etapas de evolución, en forma de esporoquiste-madre. A partir del octavo día, los pequeños esporoquistes-madres, aún no desarrollados, pudieron recobrase en los tejidos periesofágicos. Muy poco después, al décimo día, pudieron ya obtenerse en la vesícula seminal. Desde aquí los esporoquistes continuaron su migración al paso que avanzaban en edad, atravesando el septum transversal y penetrando en los espacios linfáticos que rodeaban la glándula digestiva. Su crecimiento entonces fué rápido (del XVIII al XX día), y cada vez era mayor el número de esporoquistes-hijos que salían de las formas maternas y emigraban a las regiones más remotas de la glándula digestiva. En el entretanto, las cercarias se desarrollaban dentro del esporoquiste-hijo y algunas emergían ya de él hacia el vigésimotercer día.

Gordon, Davey y Peaston emprendieron en Sierra Leona un amplio estudio de la esquistosomiasis mansónica y hematóbica, y sus observaciones sobre el ciclo larvario pueden aplicarse con toda propiedad a las dos especies parasitarias. He aquí como describen estos autores el ciclo en cuestión:

A los pocos días de haber penetrado el miracidio dentro de los tentáculos del caracol, se multiplica repetidas veces y da lugar a la formación de muchos esporoquistes (esporoquiste de tipo I, según su nomenclatura). Estos permanecen cerca del sitio de penetración, por espacio de siete días, aproximadamente, los mansónicos, y de tres a cuatro los hematóbicos. Varias veces pudieron observarlos todavía en los tentáculos, cuando ya las cercarias estaban saliendo del cara-

col. Los esporoquistes de Tipo I transfórmanse al fin en cuerpos hialinos móviles, en forma de salchicha. Las células que entran en su composición contienen un fino protoplasma granular entretrejido por una red de gránulos mayores y refringentes. A la semana de iniciar sus movimientos emigran hacia la glándula digestiva a lo largo del ovotestis. Los que alcanzan el hígado se tornan pronto en esporoquistes del Tipo II, que son cuerpos inmóviles, de acusada estructura celular, de forma irregular, con estrechamientos bien definidos que parecen indicar que existe una división a lo largo de su eje longitudinal. Algo después, los esporoquistes de este tipo comienzan a presentar una gran variedad de tamaño, lo cual depende de su estado de fragmentación, y los cuerpos que de ellos se separan pasan a convertirse en esporoquistes del Tipo III. De estas últimas formas es que salen las cercarias.

Lutz estudió la evolución del esquistosoma de Manson en el caracol que lo hospeda en el Brasil, que es el *Planorbis olivaceus* (= *Australorbis glabratus*). Afirma este investigador que los únicos miracidios que logran sobrevivir dentro del cuerpo del molusco son los que penetran a través de los tentáculos o de la región ocular. Todos los que hacen su entrada por otras regiones quedan detenidos en su evolución y acaban pereciendo. Los primeros permanecen cerca del punto de entrada y al cabo de tres o cuatro días producen una tumefacción, que va abultándose conforme crece la larva transformándose en esporoquiste-madre. Del quinto al sexto día, éste contiene en su interior un gran número de masas redondas, que son los esporoquistes-hijos, quienes pronto comienzan a alargarse, adquieren movimiento y, eventualmente, irrumpen fuera de la forma maternal y emigran hacia el hígado, donde pueden aparecer en gran número, hacia el vigésimo día. Una vez que llegan a esta glándula, los esporoquistes-hijos pueden sufrir una fragmentación y los fragmentos evolucionar hasta convertirse en estructuras ramificadas, de las que nacen las cercarias.

Las investigaciones de Brumpt confirmaron las de Lutz en lo referente a que las tumefacciones que se producen en los tentáculos del caracol son el resultado de la evolución de las larvas del *Schistosoma mansoni*; pero, en contradicción con este autor, observó que los miracidios mansónicos pueden no solamente penetrar hasta cierta distancia, sino evolucionar y dar lugar a la producción de tumefacciones en cualquier punto del cuerpo del *A. glabratus*. Brumpt no pudo, sin embargo, determinar con precisión si los miracidios son o no capaces de abrirse paso hasta los tejidos penetrando por la boca o la cavidad respiratoria del molusco. Observó

Brumpt que a los tres o cuatro días de la penetración, los tentáculos contenían pequeños parásitos de forma oval y que, del sétimo al octavo día, se producían en estos órganos unos abultamientos donde se alojaban esporoquistes-madres. Al vigésimo día pudo observar uno de estos parásitos que contenía en su interior 250 esporoquistes-hijos, y la tumoración formada en torno había aumentado proporcionalmente de tamaño y podía distinguirse con claridad a simple vista. Otras tumoraciones semejantes podían observarse también en cualquier parte del órgano cefalopédico de los caracoles parasitados. Después de pasados dieciocho días observáronse esporoquistes-hijos emigrando en grupos hacia la glándula digestiva, donde, una vez implantados, llegaban a la madurez y producían cercarias.

Según Brumpt, los únicos investigadores, que han podido observar las tumoraciones engendradas en el *A. glabratus* durante la evolución del miracidio de *Schistosoma mansoni*, son Lutz y él, aunque quizás haya que incluir a Iturbe y González. Brumpt pretende que la observación de estas tumoraciones en ninguna especie de caracol hospedador del *Schistosoma mansoni*, ni en ningún miembro de la familia de las esquistosomátidos, ha sido nunca comunicadas por nadie. Gordon y sus colaboradores, sin embargo, parecen haber notado lesiones semejantes en ejemplares de *Physopsis globosa* parasitados con *S. haematobium*, y de *Planorbis pfeifferi*, con *S. mansoni*, pues estos autores declaran (p. 375) que el tentáculo "presenta con frecuencia un abultamiento en el sitio de la penetración." Es, pues, muy posible que estos tumorcillos característicos puedan aparecer con alguna frecuencia entre los caracoles parasitados con esquistosomas y que, probablemente, los investigadores no los han notado.

MATERIAL Y MÉTODOS DE INVESTIGACIÓN

Estas investigaciones del ciclo vital del esquistosoma de Manson en su huésped intermediario en Puerto Rico, el *Australorbis glabratus*, se llevaron a cabo en ejemplares de caracoles vivos de esta especie, así como en cortes histológicos.

Utilizáronse caracoles silvestres y ejemplares criados en el laboratorio, procurando siempre que fuesen del tamaño más pequeño posible, de una décimosexta parte de pulgada a tres octavos de pulgada de diámetro (de uno a dos meses de edad), para que fuese más fácil recobrar los parásitos y, al mismo tiempo, aliviar la labor que supone el ejecutar los cortes en serie y su teñido subsiguiente. Así hemos obviado una de las mayores dificultades con que han tropezado otros investigadores que han utilizado ejemplares grandes

de *Australorbis* y se han visto obligados a examinar al microscopio una gran cantidad de material.

La edad de los caracoles no debió influir sobre su susceptibilidad al parásito: ejemplares muy jóvenes fueron atacados y parasitados con tanta rapidez como los adultos.

Obtuvieronse todos los miracidios poniendo a sedimentar, en agua de lluvia, heces fecales humanas que contenían gran cantidad de huevecillos esquistosómicos; se ponía a lavar el sedimento varias veces, dejándole decantar y exponiéndole después a plena luz—preferiblemente a la luz solar—en platillos de Petri, por espacio de 5 a 10 minutos. Utilizáronse únicamente en el experimento los miracidios que salieron de los huevecillos durante la hora después de haber estado el sedimento de heces fecales expuesto a la luz, pues estos miracidios demostraron ser los más móviles y agresivos. Bajo la lente del microscopio de disección, aspirábanse los miracidios con una pipeta capilar, y se les montaba en un portaobjetos para estudiarlos al microscopio, o se les depositaba en un cristal de reloj cuando se quería exponer a parasitar un caracol.

Experimentación in vivo. Los experimentos *in vivo* se realizaron en condiciones naturales o después de teñir las larvas con un tinte vital: rojo neutro o sulfato azul de Nilo. Ensayáronse otros tintes de la misma clase (azul tripano, safranina, "Orange G" y el de Quensel), pero no dieron resultado por ser poco penetrantes.

La tinción del ejemplar vivo tiene la ventaja de paralizar el miracidio sin alterar su forma. Además, los tintes que se utilizaron poseían cierta afinidad selectiva para los distintos órganos y elementos celulares, de suerte que fué posible hacer su diferenciación bajo el microscopio.

El acto de la penetración del caracol por el miracidio se pudo observar mientras se estaban parasitando los moluscos que iban a utilizarse en los experimentos.

Para estudiar las primeras fases de la evolución de la larva, escogieronse caracoles muy chicos (de un décimosexta de pulgada a un octavo de pulgada de diámetro) y se les expuso al contacto con varios miracidios, dentro de una cámara cerrada, hasta que hubo seguridad de que la penetración se había verificado, tras lo cual se les desprendió el caparazón y se hizo su disección bajo el microscopio. Esta disección se practicó a intervalos de tiempo distintos: desde 15 minutos después de la penetración, hasta 3 días más tarde. Pasado el tercer día ya los parásitos no pudieron recobrase siempre del cuerpo del molusco.

Estudiáronse las etapas primaria y secundaria de los esporoquistes

en caracoles que, después de haber sido puestos en contacto con los miracidios, presentaron lesiones en los tentáculos, provocadas por la infección. Separábanse los tentáculos parasitados del cuerpo del caracol y se les disectaba bajo el lente con la ayuda de agujas finas. Las distintas formas de evolución del parásito obtenidas de esta manera, se las ponía en solución salina al 0.2 por ciento (más conveniente que la solución normal al 0.85% o que el agua pura) o en un tinte vital, para estudiarlas al microscopio.

Las diversas fases evolutivas de la cercaria pudieron observarse cuando el parásito estaba vivo, principalmente en sus condiciones naturales. Se practicó la disección del hígado de los caracoles cuando ya las cercarias empezaban a liberarse haciendo su extrusión de esta viscera y así pudimos recobrar éstas en todas las etapas de su evolución. Se procedió entonces a examinarlas en solución salina al 0.25 por ciento.

Cortes microscópicos. Para estudiar los parásitos en los cortes histológicos, se sacrificaron los caracoles en lotes de diez y a intervalos de tiempo variables: desde una hora y media después de haber sido expuestos al ataque de los parásitos, hasta transcurridos treinticinco días de la parasitización. Los caracoles que iban a ser sacrificados durante los seis primeros días de estar parasitados, se les expuso, uno a uno, al contacto de 20 miracidios durante hora y media. Los que habrían de sacrificarse después de períodos mayores de tiempo, sólo recibían el ataque de cinco miracidios como máximo, durante una hora. Se observó cuidadosamente bajo el microscopio, en todas ocasiones, la penetración de los miracidios en el cuerpo del caracol mientras estos estaban siendo parasitados, y se contaron, al final del período de exposición, los miracidios que no pudieron penetrar.

Tras cada uno de los intervalos fijados para la parasitización del caracol, se le quitaba cuidadosamente el caparazón, procurando que no quedase ninguna partícula de éste adherida al tejido, y se ponía el cuerpo del molusco en el líquido fijador. Pusiéronse cinco caracoles de cada lote en fijador de Bouin y, los otros cinco, en el de Zenker. Verificados los cortes en serie, se teñían algunos con hematoxilina de Bullard, usando eosina como coloración de contraste; otros, con hematoxilina de Heidenhain. Al escoger la tinción no se tuvo en cuenta el fijador usado.

CICLO LARVARIO

El miracidio

Estructura del miracidio en libertad. El miracidio del esquistosoma de Manson, cuando está en libertad (grab. 1), es un organismo pro-

visto de cilios, que puede moverse a gran velocidad en el medio acuoso. Posee evidentemente inclinación fototrópica y, cuando está en receptáculos hondos, manifiesta un geotropismo negativo, pero no cuando la profundidad del agua es escasa. En estas condiciones, nada veloz y caprichosamente en línea recta, ascendiendo en ocasiones hasta la superficie, donde describe círculos interminables, para proseguir otra vez su marcha recta.

La forma del miracidio varía según sus movimientos. Los ejemplares vigorosos tienen una forma alargada, que empieza a disminuir de grueso súbitamente hacia la quinta parte de la longitud del cuerpo y termina en punta. Los ejemplares débiles presentan una forma redondeada o elíptica y, frecuentemente, el cuerpo aparece con contracciones permanentes.

La punta anterior del cuerpo presenta la superficie completamente desprovista de cilios, funciona como un órgano de perforación y por ella se vacían las *glándulas cefálicas de penetración*. Algunos autores llaman a esta región del parásito *papila anterior* y la describen como una simple prominencia pelada. Reissinger,⁸ en su comunicación sobre el miracidio del *Schistosoma haematobium*, la describe como un órgano de estructura más complicada: en forma de cúpula porosa algo achatada, sostenida por un grueso anillo cuticular. Para distinguirla de estructuras análogas, existentes en otras formas vivientes, la llama *terebratorium*. Nuestras observaciones en el *S. mansoni* concuerdan bastante con la descripción de Reissinger. Es un órgano de forma cónica que se destaca nítidamente del resto del cuerpo y puede moverse independientemente. Constituye este órgano una parte especializada de la membrana ciliar, puesto que desaparece al mismo tiempo que ésta, cuando el miracidio se aposenta en el caracol que le hospeda.

Bajo el objetivo microscópico el miracidio aparece completamente cubierto de cilios. Según las observaciones de Faust y Hoffman,⁹ los cilios están implantados en unas placas epidérmicas, de forma y disposición semejantes a las descritas por Price¹⁰ en el *Schistosomatium douthitti*. Hemos podido precisar el dibujo de estas placas epidérmicas, aunque con cierta dificultad, y gracias únicamente al

7. W. W. Cort, Notes on the eggs and miracidia of the human schistosomes. Univ. of Calif. Pub. in Zoology, 18:509-519, 1919.

E. C. Faust and H. E. Meleney, *op. cit.*

R. M. Gordon, T. H. Davey, and H. Peaston, *op. cit.*

8. E. Reissinger, Die Emunktorien des Mirazidium von *S. haematobium* Bilharz, nebst einigen Beiträgen zu dessen Anatomie und Histologie. Zoolog. Anzeig, 57:1-20, 1923.

9. E. C. Faust y W. A. Hoffman, *op. cit.*

10. H. F. Price, Life history of *Schistosomatium douthitti*. Am. J. Hygiene, 13:685-727, 1931.

colorante vital de Quensel que usamos en la tinción, realizamos nuestro empeño.

Puede verse claramente, sin embargo, que cada cilio arranca de un cuerpo basal de la membrana ciliar. Los cilios son de forma distinta y desigual tamaño; los impantados en la quinta parte anterior del cuerpo del miracidio van siendo cada vez más largos conforme van estando situados hacia la parte posterior. Implantado exactamente en frente y a cada lado de los "orificios" de los dos conductos anteriores (según algunos investigadores), hay un cilio casi rígido, en forma de hoz o guadaña. Más allá de este paraje los cilios son ya de longitud uniforme y de ellos se vale principalmente el parásito para su locomoción. Los pelillos de la región terminal son rectos y manifiestan relativamente escasa movilidad.

En la superficie del cuerpo del miracidio hay otras regiones con función especializada. Sostienen muchos investigadores¹¹ que a la altura de la quinta parte del cuerpo, contiguo al cilio en forma de hoz que hemos mencionado antes, están los orificios de los llamados *conductos anteriores*, en las tres especies de esquistosomas que atacan a los seres humanos. Reissinger¹² ha demostrado sin embargo, que en el *Schistosoma haematobium* no existen dichos orificios y que, en su lugar, lo que hay son dos grandes papilas, que juntas con otras ocho, forman a esa misma altura, un anillo que rodea el cuerpo del parásito. Nuestras observaciones en el esquistosoma mansónico coinciden con las de Reissinger. En esta especie, el miracidio presenta igualmente dos papilas prominentes, como pequeñas clavijas (v. gr. 1: *ant. p.*), en los parajes en que se creía que se abrían los *conductos anteriores*. Estas papilas pueden observarse mucho mejor cuando la animácula rota despaciosamente sobre su costado, después que ha quedado semiparalizada por la acción de los colorantes vitales. Alrededor del cuerpo de la larva y situadas a la misma altura, hemos observado unas pequeñas prominencias que parecían otras papilas dispuestas en anillo. Situado un poco hacia atrás de la mitad del cuerpo del parásito, existe otro par de papilas muy finas, como delicadas espículas, cuya presencia queda indicada por la interrupción, en ese mismo sitio, de los cilios. Reissinger observa algo semejante en el *Schistosoma haematobium*, y las describe como elementos de un segundo anillo de 12 papilas. Gordon y sus colaboradores parecen haber notado su existencia en el esquistosoma mansónico y

11. W. W. Cort, *op. cit.*

E. C. Faust and H. E. Meleney, *op. cit.*

E. C. Faust y W. A. Hoffman, *op. cit.*

R. M. Gordon, T. H. Davey, and H. Peaston, *op. cit.*

12. E. Reissinger, *op. cit.*

en el hematóbico, pues mencionan un grupo de cilios rígidos en ese lugar. Faust y Hoffman dibujan en el esquistosoma de Manson una interrupción de los cilios, pero en el texto no hacen ninguna referencia a su naturaleza. A nivel del tercio posterior del cuerpo, la vellosidad lateral se interrumpe una vez más para dejar sitio a los orificios del aparato excretor.

Entre la membrana ciliar y la pared corporal propiamente dicha, o subepitelio, existe un espacio relativamente ancho que contornea todo el cuerpo del miracidio. La naturaleza real de este espacio no se conoce muy bien, pues aunque algunos autores¹³ lo han dibujado, no han hecho de él ninguna referencia. El subepitelio es delgado, bordeado en su interior por células arqueadas. Los investigadores que nos han precedido¹⁴ hacen referencia a esta hilera de células, particularmente a las que ocupan el extremo posterior del cuerpo, y las clasifican como de epitelio germinal. Nosotros no hemos podido comprobar ninguna actividad proliferativa en estas células y las consideramos como parte de subepitelio. En los miracidios extraídos por disección al poco tiempo de haber penetrado en el cuerpo del caracol, estos elementos celulares arqueados no aparecen dibujados con igual claridad.

En el extremo anterior del miracidio, y unido por un ancho istmo al *terebratorium*, existe una estructura en forma de saco, a la que se conoce con la denominación de *intestino primitivo* (v. grab. 1:r. g.), que puede distinguirse fácilmente, sobre todo cuando se ha utilizado la tinción vital con sulfato azul de Nilo. Faust y Hoffman han descrito dicha estructura como un simple saco o bolsa en forma de redoma. Nosotros, sin embargo, hemos podido observar que posee una extensión o lóbulo ventral, que aparece claramente a la vista cuando el miracidio yace sobre uno de sus costados. La constitución histológica de este órgano no se conoce muy bien. Faust y Hoffman afirman que en el esquistosoma de Manson el órgano posee un solo núcleo, pero en el *S. haematobium*¹⁵ y el *japonicum*¹⁶ se han descrito varios. Nosotros no hemos podido determinar la disposición nuclear en el miracidio mansónico vivo, aunque sí dos núcleos de forma irregular y pared finísima en los cortes histológicos. En cuanto a la función que desempeña este *intestino primitivo*, la mayoría de los investigadores lo consideran conducto digestivo rudimentario, sin función alguna. Reissinger cree, sin embargo, que los gránulos

13. E. C. Faust y W. A. Hoffman, *op. cit.*

14. *Ibid.*; E. C. Faust and H. E. Meleney, *op. cit.*

15. E. Reissinger, *op. cit.*

16. E. C. Faust and H. E. Meleney, *op. cit.*

oxifílicos de que está repleto su interior actúan como fermento histolítico en el momento de la penetración del miracidio en el molusco. Pero en los miracidios extraídos por nosotros varias horas después de haber penetrado en el caracol (v. grab. 2), el órgano estaba aún intacto.

A ambos lados del *intestino primitivo*, levemente solapadas y extendiéndose hacia atrás después de este órgano, existen dos *glándulas cefálicas de penetración* que parecen por su forma dos retortas. Cada una de ellas se alarga en dirección anterior, en forma de cuello delicado que la une con el *terebratorium*. Cada glándula está formada por una sola célula, provista de un núcleo claro, y repleta de finos gránulos oxifílicos con movimiento brauniano. Esta secreción granular se agota en el acto de introducirse el miracidio en el caracol y, probablemente, tiene propiedades histolíticas.

Inmediatamente detrás de las *glándulas cefálicas de penetración* y del *intestino primitivo* está situada la *masa nerviosa*, de forma esférica. En los ejemplares de miracidios sin teñir, este órgano aparece como un cuerpo transparente que se destaca con claridad del medio que le rodea. Si se colorea con tintes vitales, aparecen entonces numerosos núcleos situados en la periferia de la masa y algunos otros un poco más alejados.

Faust y Meleney, y Faust y Hoffman afirman que, en dirección ventral hacia la masa, los miracidios de los esquistosomas parasitantes de la especie humana poseen dos ramilletes o racimos de pequeñas células, que son las *glándulas secretorias laterales*, las cuales se prolongan en los conductos anteriores descritos por Cort. Nosotros no hemos logrado ver estas "glándulas laterales" y, de acuerdo con Reissinger, creemos que los pequeños núcleos que contornean la masa nerviosa (considerados como glándulas por los investigadores antes mencionados) son, en realidad, células ganglionares del sistema nervioso y, los llamados conductos anteriores son, en verdad, *troncos nerviosos (nervios papilares)* que unen las papilas anterolaterales con el centro cerebral. Los otros elementos celulares que se extienden en la parte exterior de este órgano, pueden quizás indicar la existencia de las ramas nerviosas a que se ha referido Loöss (citado por Reissinger). Faust y Meleney observaron unos cuerpos mucoides que salían de los supuestos orificios de los conductos anteriores ("glóbulos oléicos," según Cort) y creyeron que eran secreciones de las *glándulas laterales*. Nosotros hemos podido observar que dichas secreciones o extrusiones aparecen únicamente cuando se pone el miracidio bajo un cubreobjetos, lo cual nos hizo pensar que se trata aquí no más de jugos tisulares que salen por expresión mecánica del cuerpo del

parásito. La región donde están implantadas las papilas anterolaterales es, sin duda alguna, un paraje muy delicado de la cubierta corporal del miracidio. Este se vacía fácilmente por ese mismo punto a poco que se ejerza la más ligera presión sobre su cuerpo.

La unidad del sistema excretorio la constituye la *célula flameante* o en penacho (el solenocito). Según Reissinger, que realizó un minucioso estudio de esta estructura histológica, el solenocito es una célula desprovista de núcleo, de unas seis micras de largo por 2.2 de ancho, sostenida por un anillo en torno a su parte media. Anteriormente, la célula termina en una caperuza redondeada, provista de una placa basal. Posteriormente, desagua dentro de un delicado conducto. El mecanismo vibratorio de las células flameantes consiste en un grupo de cilios que emergen de la placa basal y se mantienen unidos por una sustancia pegajosa. El miracidio posee cuatro solenocitos, dos situados en la parte anterior, a nivel del centro nervioso, y dos posteriores, por detrás de los poros excretores. Los conductos *colectores* de cada par lateral de solenocitos, o sea, los conductos primarios, se unen para formar un conducto secundario común, que se abre al exterior en su poro excretor correspondiente. Según Cort y Reissinger, en el *Schistosoma japonicum* y el *Schistosoma haematobium*, los cuatro conductos primarios son relativamente cortos en comparación con los conductos secundarios. Faust y Meleney, en cambio, dibujan los conductos colectores primarios en el *Schistosoma japonicum* muy retorcidos y mucho más largos que los conductos secundarios. Faust y Hoffman dan la misma descripción respecto al *Schistosoma mansoni*. Nuestras observaciones confirman la de estos últimos investigadores. Nosotros hemos notado que el conducto excretor correspondiente a cada solenocito es un tubo continuo arrollado en espiral, que viene a encontrarse con su gemelo lateral cerca del poro correspondiente. Los poros excretores aparecen descritos por Reissinger como ampollas contráctiles, cuyas pulsaciones se producen intermitentemente cada dos segundos, según sea la tonicidad del medio. Si bien el sistema excretor de los trematodes se cree generalmente que constituye el camino o ruta por donde pasan los productos de eliminación, este último autor opina que, por lo que se refiere al miracidio del *Schistosoma haematobium*, el sistema desempeña una función reguladora del equilibrio osmótico, y por eso las células flameantes de las larvas, aún encerradas en el huevo, rara vez se observan activas en el medio isotónico de la orina sin diluir, pero cobran movilidad tan pronto como se las pasa a un medio acuoso. Por otra parte, nosotros hemos podido observar que, en el *Schistosoma mansoni*, las células flameantes del miracidio no llegado

a la dehiscencia pueden oscilar cuando la larva está aún dentro de los tejidos del huésped mamífero (un medio evidentemente isotónico), al igual que cuando están en agua pura. Los penachos celulares funcionan individualmente y a veces dejan de vibrar para repetir su actividad después de intervalos variables de descanso.

El miracidio del *Schistosoma mansoni* tiene, aproximadamente, de 40 a 50 grandes células germinativas, en su mayoría situadas en la porción posterior de la cavidad corporal; pero pueden observarse algunas esparcidas por entre los órganos de la porción anterior. Aparecen apelotonadas y conglomeradas por un tejido eosinofílico y esponjoso, formando una masa que flota con movimiento de vaivén conforme se contrae el cuerpo del miracidio. Estas células germinativas se caracterizan por su escasez de sustancia citoplásmica—la cual se colorea en azul intenso con hematoxilina de Bullard y eosina—y por tener un núcleo grande, abierto, de pared fina, con un cariósoma central bien destacado. En el miracidio las células germinativas aparecen siempre individualizadas, sin que hayamos podido observar indicios de formación de esferas.

Repartidos entre los diferentes órganos y elementos germinales, pueden observarse pequeños conglomerados de unos gránulos muy refringentes. Un grupo más grande de éstos aparece generalmente localizado en el centro, detrás de la masa cerebral. La naturaleza y significación de estos gránulos no han podido ser determinadas. Véanse igualmente estos gránulos en los estados larvarios de evolución que se verifican dentro del cuerpo del molusco, aumentando su número hasta que pululan en el cuerpo del esporoquiste-hijo llenándolo por completo.

Los órganos internos están contorneados por un tejido eosinofílico esponjoso, considerado por Reissinger como verdadero mesénquima. Este tejido es mucho más notable en torno a las células germinativas, las cuales aprisiona, según dijimos antes, y posee algunos pocos núcleos esparcidos irregularmente.

Ataque y penetración del caracol. La presencia del huésped intermediario en la vecindad de los miracidios normales constituye en el acto un estímulo para que éstos desplieguen una mayor actividad. Comienzan entonces a nadar rápidamente hacia arriba y abajo, o describiendo círculos, hasta que se ponen en contacto con el caracol.

Ignórase en qué consiste el mecanismo de atracción. Faust¹⁷ cree que se trata de algo de naturaleza quimiotáctica y que, probablemente, reside en el moco que segrega el caracol. Esta teoría podría en

17. E. C. Faust, The reactions of the miracidia of *S. japonicum* and *S. haematobium* in the presence of their intermediate hosts. *J. Parasitol.*, 10:199-204, 1924.

parte explicarse por la observación de que los miracidios, a veces, atacan las vedijas de moco excretadas por el molusco y fenecen presos en ellas después que sus glándulas cefálicas quedan exhaustas de su secreción. Nosotros, sin embargo, no creemos que la secreción mucosa del molusco sea el único factor del que depende el mecanismo de atracción. El parásito por sí mismo debe desempeñar un papel más activo e importante. En muchas ocasiones, miracidios de aspecto aparentemente normal no reaccionan ante la presencia del molusco y continúan nadando libremente hasta quedar extenuados. Pudiera ser que la capacidad de reacción del miracidio frente al estímulo que representa el caracol, dependa del funcionamiento de su complejo aparato neuroglandular, y así parece indicarlo el hecho de que, cuando se extraen por disección los miracidios inmediatamente después de haber penetrado en el cuerpo del caracol, ya no son atraídos por la presencia de caracoles que no han sido expuestos antes a la presencia de otros miracidios. Por lo que hemos podido observar, estos miracidios se diferencian únicamente de los que nadan libremente en el medio líquido, en que sus glándulas cefálicas están completamente vacías. Los otros órganos, a lo que parece, permanecen normales, e intacto aún el poder de locomoción.

Una vez que el miracidio se pone en contacto con las partes descubiertas del cuerpo del caracol, se agarra en seguida con su *terebatorium* a la epidermis. Algunos, al comienzo, avanzan rastrando sobre el molusco, como si buscasen un paraje conveniente donde atacar; otros asaltan la concha en el acto, pero al momento empiezan a buscar otro sitio más apropiado. No hemos podido comprobar la afirmación de Faust y Hoffman de que "los miracidios prefieren atacar los tentáculos y, secundariamente, el órgano de locomoción cefálico," ni tampoco la de Lutz,¹⁸ cuando dice que "los miracidios que tratan de introducirse en otros sitios apartes de los tentáculos, o cerca del ojo, fracasan en su intento de penetrar la piel, o fenecen prontamente." En nuestras numerosas observaciones, la cabeza y las porciones proximales del pie fueron siempre las atacadas con más frecuencia. También elegían a menudo para atacar, los tentáculos y el borde del manto que recubre la abertura del caparazón. No pudimos observar la invasión directa de la cámara respiratoria, descrita por Faust y Meleney en el *Schistosoma japonicum*. En realidad, la única ruta de penetración que pudimos comprobar fué a través de la epidermis.

El acto de penetración propiamente dicho podemos dividirlo en tres etapas distintas.

18. A. Lutz, *op. cit.*

La primera etapa es la que representa el momento crítico en la vida del parásito, en el cual emplea más tiempo. El miracidio queda fuertemente adherido con su *terebratorium* al caracol; su cuerpo se contrae y se extiende a todo lo largo intermitentemente; los cilios vibran con vigor. Después del esfuerzo muscular continuo, descarga finalmente la secreción de sus glándulas de penetración y produce una pequeña perforación sobre la epidermis del caracol. Por razones que no conocemos, algunas larvas se desprenden espontáneamente del molusco durante esta etapa y buscan otro paraje más conveniente para recomenzar el ataque. Otras caen súbitamente, desfallecen, se contraen y mueren al poco tiempo. Si se examinan al microscopio, se puede comprobar que las glándulas cefálicas de estas larvas están entonces vacías. Tal parece que, en estos casos, la energía muscular les falló en el momento más necesario, o sea, cuando las secreciones glandulares iban a entrar en juego haciendo la epidermis del molusco vulnerable a la larva invasora.

La 2ª etapa comienza cuando el *terebratorium* se introduce en la abertura. Se relaja el cuerpo del miracidio, las contracciones se tornan regulares y su cuerpecillo se abre camino lentamente hacia el interior.

La 3ª etapa puede decirse que acaece cuando la mitad de la larva ha penetrado ya dentro del cuerpo del caracol. Su extremo posterior libre se aquieta y los cilios dejan de oscilar. Al cabo de unos segundos completa su introducción suavemente, atraída su parte posterior por los movimientos vermiculares de la parte anterior, ya introducida en el caracol.

La penetración completa tarda más o menos tiempo de acuerdo con el tamaño del molusco, la parte del cuerpo atacada y las reservas de energía del parásito. Los caracoles pequeños tardan en ser invadidos dos o tres minutos, sea cualquiera la región del cuerpo atacado. En los moluscos más viejos la penetración puede durar hasta 15 minutos. A través de los tentáculos y del manto alrededor del cuello las larvas penetran con gran suavidad. Los miracidios salidos recientemente del huevo tienen más facilidad para penetrar en menos tiempo que los otros. En los que han estado nadando libremente en un medio líquido durante algunas horas, la perforación de la epidermis es un proceso lento y con frecuencia baldío.

Las reacciones del caracol a la entrada del miracidio son de varia naturaleza. El parásito, sin duda alguna, le produce gran irritación. Aumenta el número de sus contracciones cardíacas y, localmente, bien sea en los tentáculos, en la cabeza o en el pie por donde entre la larva, se produce una irritación tisular: el punto de ataque se pone

rojizo e inflamado, el tentáculo puede, incluso, deformarse y claudicar. Al cabo de algunas horas, sin embargo, la hinchazón desaparece y ya no es perceptible el punto de entrada.

Migración del miracidio dentro del cuerpo del caracol. Una vez que se ha introducido dentro de su huésped, el miracidio puede migrar a través de sus tejidos durante algún tiempo, antes de quedar asentado en un sitio para iniciar su evolución. La extensión de su ruta migratoria parece depender directamente de la energía que le quede a la larva después de haber penetrado. Por lo general, la larva está exhausta y no se mueve más allá del punto de entrada. Algunas, no obstante, son todavía capaces de realizar un gran viaje, sobre todo las que se introdujeron por los tentáculos. En estos órganos, si los observamos con la ayuda del microscopio de disección, podemos ver los miracidios moverse con rapidez, empujados a veces por la corriente linfática, y dirigirse hacia el órgano cefalopédico. Ya dentro de éste, merodean sin orientación alguna y sin preferencia en cuanto al sitio en que habrán de asentarse. En su ruta migratoria, algunas larvas pueden llegar a parajes bastante alejados del punto de entrada (a los riñones p. ej.), abriéndose paso desgarrando por entremedio de los tejidos, o más fácilmente, utilizando los grandes espacios linfáticos que abundan por todo el cuerpo del molusco. En los caracoles chicos, cuando se les despoja del caparazón, pueden recobrase algunos miracidios que han alcanzado la región de la glándula digestiva. Una vez logramos aislar un esporoquiste-madre que se había desarrollado en la parte exterior de la *tunica propria* de la glándula digestiva. No es fácil de explicar cómo esta larva pudo llegar a este sitio; a nuestro juicio, el miracidio, ocasionalmente, puede insinuarse por entre el caparazón y el cuerpo del molusco y llegar entonces fácilmente a cualquier región lejana.

Implantación del miracidio en los tejidos del caracol. El miracidio que acaba de entrar en los tejidos del caracol (v. grab. 2, 3) se diferencia únicamente del miracidio en estado de libertad, en que sus glándulas de penetración están completamente vacías y presentan entonces el aspecto de espacios abiertos a ambos lados del intestino primitivo. Si de los 15 a los 30 minutos después de la penetración, separamos estos miracidios haciendo la disección del caracol, veremos que muchos de ellos recobran prontamente sus movimientos y comienzan a nadar con rapidez. Pero ya no les atrae la presencia de otros caracoles y mueren al cabo de pocos minutos. Otros miracidios tendrán ya una forma redondeada y sus movimientos serán mas lentos en el momento de ser extraídos del cuerpo de su huésped.

Sea cualquiera el sitio en que se asiente el parásito, enseguida

comienzan a verificarse cambios profundos en su morfología. A la hora de haberse implantado, hemos visto miracidios ya desprovistos de membrana ciliar y de terebratorium. El proceso de desprendimiento de la membrana ciliar pudimos observarlo en algunos miracidios separados del caracol y puestos en una gota de agua de lluvia después de una a tres horas de haber penetrado. En estas circunstancias, la larva se desprende de toda la membrana que cubre su cuerpo, como si se deshollajase. Esto nunca se observa en los miracidios en libertad. Parece lógico pensar que un proceso semejante debe ocurrir dentro del caracol, donde el miracidio verifica su muda y, la membrana vibrátil, una vez desprendida, se desintegra y desaparece rápidamente en los tejidos molusculares.

Después de tres horas de su penetración, todos los miracidios habían perdido su movilidad, pero algunos conservaban aún cilios, aunque de aspecto flácido y mortecino (v. grab. 2). Una o dos horas más tarde, todos los parásitos que logramos recobrar carecían de cilios y sus movimientos eran muy débiles. Distinguíanse nítidamente algunas de sus vísceras internas: los cuatro solenocitos y los elementos germinativos; pero el intestino rudimentario y la masa neural aparecían degenerados y desdibujados.

Al final del primer día, la estructura del miracidio es ya extremadamente frágil, y el parásito sólo puede ejecutar leves contracciones. Se le puede distinguir por las vibraciones de los solenocitos y por los característicos gránulos refringentes, que han aumentado en número considerable y que se mueven de un lado a otro, a compás de las contracciones del cuerpo del parásito. En este momento algunos miracidios están ya suficientemente metamorfoseados en esporoquistes-madres. Presentan un sencillo aspecto de saco, ligeramente aumentado de tamaño debido al crecimiento de todo el cuerpo más que a la multiplicación de los elementos germinales que están ahora en franca proliferación.

Al terminar el segundo día (v. grab. 4) la evolución de los miracidios y su transformación en esporoquistes-madres ha progresado mucho, aunque algunos quedan retrasados y conservan aún su forma y tamaño primitivos.

El período de implantación en los tejidos del caracol es un momento crítico en la vida del miracidio, en que se establecen relaciones de parásito a huésped, que realmente son necesarias para su crecimiento y evolución ulterior. Si fracasa entonces, lo cual no es infrecuente, tras ello sigue la muerte y la desintegración, cuyos signos pueden ya notarse a las 24 horas del ingreso del parásito, y se caracterizan—en los cortes teñidos—por falta de crecimiento, ausencia

de mitosis, piconosis y disolución de las células germinativas. La muerte y desaparición de los miracidios al iniciarse su implantación, puede ser la razón de que en los cortes histológicos encontráramos siempre menor número de los que en realidad sabíamos que habían penetrado.

ESPOROQUISTE-MADRE

Proceso evolutivo. La transformación del miracidio en esporoquiste-madre es un proceso ininterrumpido, sin solución de continuidad. No obstante, al iniciarse la proliferación de los elementos germinales, la misión esencial del miracidio—ingreso e implantación en el huésped intermediario—puede considerarse terminada. Esto sucede, según observamos antes, en el término de 24 horas después de la penetración. De ahí en adelante, lo único que necesita el parásito, que ahora podemos denominar “esporoquiste-madre,” es crecer y producir la próxima generación de larvas.

El esporoquiste-madre en sus comienzos es un simple saquillo o bolsa de paredes delgadas, del mismo tamaño, poco más o menos, que el miracidio, y contiene en su interior los restos de los sistemas de órganos de aquél. Durante el segundo día de vida parasitaria, la proliferación del tejido germinativo es tan abundante que éste ocupa virtualmente toda la cavidad del saco. No hay indicios de epitelio germinal, pero pueden verse varias células planas a lo largo de la cubierta (v. grab. 4). Al principio el crecimiento es lento, predominando la elongación e iniciándose la formación de estrechamientos o surcos en sentido transverso.

Transcurridas 72 horas de haber penetrado, pueden verse aún vestigios del primitivo órgano digestivo y de la masa neural; en realidad, todavía pueden distinguirse estos elementos al cabo de seis días de iniciada la parasitización. La cubierta del esporoquiste es muy frágil y su estructura puede apreciarse mejor en ciertos parajes del parásito que quedan expuestos libremente en los espacios linfáticos del caracol. Puede verse entonces que consiste en una sencilla capa de células epiteliales planas, cuyos núcleos parecen bastoncillos gruesos localizados irregularmente. Los estrechamientos transversales del cuerpo esporoquístico son más profundos y numerosos, y dan al parásito el aspecto de un tubo contorsionado, formando cámaras o sacos, unidos por cuellos muy estrechos. Este proceso evolutivo se va acentuando con el tiempo, hasta que el organismo presenta ya una estructura bastante complicada. En algún que otro corte el esporoquiste puede aparecer como una serie de cámaras independientes unas de otras (v. grab. 5), y a esto probablemente se

debe la observación de Gordon y sus colaboradores, quienes creyeron que el miracidio se fragmenta produciendo numerosos esporoquistes. En los cortes en serie, sin embargo, las intercomunicaciones de las cámaras se ven con entera claridad. En lo que hasta ahora hemos observado, el esporoquiste-madre tiende a limitar su forma dentro de un área circular más o menos definida, para alcanzar la cual ha tenido que ejecutar un número interminable de contorsiones. A pesar de todo, en los tejidos menos consistentes y en los espacios abiertos el parásito crece con mayor libertad, hasta convertirse en un saco de forma más sencilla, con estrechamientos más dispersos.

Hacia el cuarto día de la penetración comienzan a formarse las esferas germinativas, formas primordiales de donde ha de derivarse la segunda generación de esporoquistes (v. grab. 7). El proceso se desarrolla en la misma forma que se ha observado en muchas otras especies de trematodes; o sea: la célula germinativa es incapaz de separarse y repite su mitosis hasta que las células resultantes forman una masa.

La elongación y estrechamiento continúan hasta que el esporoquiste-madre llega a su pleno desarrollo, hacia el vigésimo día, aproximadamente. Conforme pasa el tiempo, las esferas germinativas van siendo más numerosas y a eso de los ocho días pueden contarse por centenas (v. grab. 8), en todas las fases de su evolución, algunas alargadas y hasta dotadas de movimientos. Distribuidas irregularmente por todo el cuerpo del parásito, pueden verse numerosas células germinativas solitarias, muy cercanas, la mayoría de ellas, a la cubierta corporal.

Una vez que el esporoquiste ha llegado a su pleno desarrollo, su imagen es siempre la misma: esferas germinativas en etapas progresivas de evolución. La configuración general del parásito es difícil de trazar, ya sea *in vivo* o en los cortes microscópicos. La cubierta se confunde con los tejidos circundantes y es casi imposible extraer por disección el parásito *in toto*. Formas viejas del esporoquiste-madre, después del trigésimo día de la penetración, pueden aún dar de sí otras formas filiales esporoquísticas, aunque, llegado ese momento, su reproducción es muy limitada. A los treinticinco días después de parasitados, algunos caracoles pueden presentar en su interior únicamente vestigios de los esporoquistes-madres antes activos. En otros caracoles se pueden observar claramente procesos de reparación histológica en los parajes en que estuvieron los parásitos. Es indudable, que si el molusco hubiese podido resistir indefinidamente todo el agobio del parasitismo, el esporoquiste-madre hubiera terminado por desaparecer más o menos tarde.

Durante la vida del esporoquiste primario los procesos de desintegración mortal pueden verificarse al mismo tiempo que los procesos normales de evolución (v. grab. 9). El parásito puede fenecer en cualquier etapa de ésta, pero lo más frecuente es que la muerte sobrevenga nada más en células germinativas aisladas o en grupos de ellas. En las células moribundas el núcleo se torna picnótico, desaparece el cariosoma y el teñido de contraste ya no es posible. Al principio toda la célula adquiere un color rosa sucio y opaco, cuando se la tiñe con hematoxilina de Bullard y eosina, lo cual parece indicar que los elementos citoplásmicos y nucleares están alterados; después va disminuyendo gradualmente de tamaño, hasta que sólo queda un pequeño glóbulo oscuro. En las esferas germinativas, cuando van degenerando, obsérvase una desintegración simultánea de todas las células y, en las preparaciones teñidas con Bullard, aparecen sus vestigios como masas de aspecto morular de color rosa.

Efectos producidos por la evolución del esporoquiste-madre en el huésped. La migración del miracidio y las primeras etapas de su evolución producen muy pocas alteraciones en el caracol que le hospeda, aún cuando éste haya sido parasitado masivamente. Hasta el cuarto día no hay daños de consideración en los tejidos, y entonces es que pueden notarse las reacciones que el parásito provoca en el huésped. En los tentáculos, o cerca de la epidermis del órgano cefálico de locomoción, se forma un tumorcillo que va agrandándose conforme el esporoquiste aumenta de tamaño (v. grabs. 10, 11, 13). Enfocado bajo el lente de pequeño aumento del microscopio de disección, el esporoquiste se destaca como un racimo de glóbulos blanquecinos contra el fondo más oscuro de los tejidos del molusco. Cuando el parásito está localizado en tejidos más profundos del pie no hay manifestaciones externas, pero las lesiones que produce son, a pesar de todo, extensas.

Las alteraciones producidas por el crecimiento del esporoquiste son más serias y donde mejor se demuestran es en los tentáculos (v. grabs. 11, 12), pues a simple vista puede verse en estos órganos la formación de una especie de nudo o botón inflamatorio, en el mismo sitio en que está alojado el parásito, produciendo a menudo una deformación del resto del tentáculo. En los parasitismos masivos del caracol, varios parásitos pueden quedar instalados en el mismo tentáculo, desarrollarse en él y formar una serie de puntos inflamados. En los cortes histológicos (v. grab. 11), estos puntos aparecen como cavidades en las que los parásitos cuelgan de las escasas bandas de tejidos que han quedado indemnes. Ni en los tentáculos

ni en ningún otro sitio hay el más leve indicio de encapsulación, ni de reacción celular.

La cavidad dentro de la cual crece el esporoquiste-madre parece haberse producido por la presión ejercida contra los tejidos que le rodean, aunque también—pudiera ocurrir—por la acción de una secreción histolítica. Cuando se aloja en tejidos compactos, el parásito crece en contacto íntimo con ellos. La irritación y la destrucción histológica que el parásito acarrea al huésped durante esta etapa no deben ser muy considerables, puesto que por grande que sea la intensidad del parasitismo, la mortalidad de los caracoles durante las primeras tres semanas es muy baja.

EL ESPOROQUISTE-HIJO

El desarrollo embrionario de la progenie de la primera generación de esporoquistes del *S. mansoni*, es muy semejante al de otros trematodes muy distintos, tales como los de las familias *Dicrocoeliidae* y *Eucotylidae*, que nosotros (J. F. M.) hemos estudiado. Las células germinativas, de las que sale la segunda generación de esporoquistes, parecen descender directamente de las células germinativas primitivas existentes en el miracidio, y se multiplican dentro del esporoquiste-madre por un proceso de verdadera mitosis. Nosotros hemos podido contar por lo menos 8 cromosomas en éstas células, número bastante parecido al que hallaron Faust y Meleney en el espermatozoido primario del ejemplar adulto de *S. japonicum*.

Al cuarto día, poco más o menos, del ingreso del miracidio en el caracol, nótanse ya señales de diferenciación en las células germinativas. Algunas parecen haber perdido la facultad de separarse después de dividirse y forman entonces una masa de células estrechamente unidas, en proceso de mitosis progresiva. Otras conservan la facultad de proliferar, formando elementos germinales aislados, si bien, con el envejecimiento del parásito, redúcese el número de células solitarias conforme son más numerosas las células que se transforman en esferas celulares.

La diferenciación celular de las esferas se inicia cuando éstas constan aún de ocho células. Una de éstas se aplasta y alarga (v. grab. 14), rodeando las otras, y forma así una cubierta embrionaria primitiva. Las células englobadas dentro de la cubierta habrán de diferenciarse eventualmente, constituyendo los elementos somáticos y germinales. De los primeros surgirá la pared propiamente dicha del esporoquiste; de los segundos, los elementos primordiales de la última generación larvaria, o sea, las cercarias.

El esporoquiste-hijo juvenil es una masa esférica compacta,

protegida por una cubierta fina. La esfera aumenta de volumen hasta 40 micras, aproximadamente, de diámetro, antes de comenzar a crecer en longitud. Cuando ha alcanzado 60 micras de diámetro, su cuerpo es todavía compacto, aún cuando su alargamiento haya progresado bastante; su cubierta es más gruesa entonces y ya se distinguen dos células flameantes hacia la parte media del cuerpo. Poco después el esporoquiste inicia su movilidad; al principio sólo puede ejecutar débiles contracciones irregulares, pero cuando está completamente formado, sus movimientos son vigorosos y de aspecto vermiforme. Hacia el octavo día de la penetración, el esporoquiste-madre puede ya contener numerosas formas filiales que exhiben movimientos. Después de alcanzar su pleno desarrollo, el esporoquiste-hijo permanece dentro de la forma materna hasta completar lo que suponemos sea su período de madurez fisiológica, durante el cual el organismo queda preparado para emigrar a través de los tejidos del huésped.

El esporoquiste-hijo puede ser fácilmente recobrado disecando un tumorcillo tentacular. Presenta entonces el aspecto de un saquillo alargado, ciego, vermiforme, bastante móvil, que mide en descanso unas 130 micras de largo por 20 de ancho (v. grab. 15). Al moverse puede estirarse hasta el doble de su longitud y, cuando se contrae, adoptar una configuración casi esférica. Posee evidentemente un extremo anterior más vigoroso. La pared corporal es gruesa, muscular, toda cubierta con espinillas diminutas y estrías transversales, unas y otras más abundantes en el extremo anterior. Cuando se le prepara en tinte vital de sulfato azul de Nilo, en solución salina al 0.2 por ciento, puede verse la estructura de la pared, formada por un pavimento de pequeñas células poligonales, perfectamente juntas y provistas de un núcleo puntiforme, revestido por una capa gruesa amorfa (no celular) que parece indicar la existencia de una cutícula. Sumergido en una solución salina al 0.2 por ciento, el esporoquiste puede continuar moviéndose activamente durante varias horas después de haberlo extraído del caracol.

La larva está provista de un sistema excretorio bien definido (v. grab. 15), el cual consiste en cuatro solenocitos, dos situados anteriormente o cerca del medio y a cada uno de los lados del cuerpo, y dos en la parte posterior, en ángulo recto en relación con el eje longitudinal. Sus posiciones respectivas, no obstante, pueden variar algo. Cada solenocito descarga en un delicado tubo colector que se extiende hacia la parte posterior, siguiendo un trayecto casi recto. Cada par de tubos colectores laterales se abre al exterior por inter-

medio de una vesícula redonda, no contráctil, situada poco antes del extremo terminal del cuerpo del parásito.

La cavidad del cuerpo está repleta de numerosas células germinativas con la ubicua granulación refringente que hemos descrito en las etapas anteriores de la evolución parasitaria. Las células germinativas están siempre solitarias, distribuidas uniformemente, pero unidas entre sí por una sustancia amorfa. Nada demuestra la existencia de un epitelio germinal organizado a lo largo de la pared corporal del parásito, sin que hayamos observado procesos proliferativos mientras la larva está dentro de la forma materna.

Migración e implantación del esporoquiste-hijo en su habitat final. Al décimoctavo día de la penetración, poco más o menos, los esporoquistes secundarios (hijos) comienzan a abandonar el esporoquiste primario (materno). Se liberan de su encierro hurgando sencillamente la cubierta materna hasta que logran perforarla saliendo al exterior (v. grab. 16, 17), o sea, a los tejidos circundantes del huésped. Muchas de las larvas se abren camino rápidamente en dirección a su *habitat* definitivo en el cuerpo del caracol: la glándula digestiva. Pero hay otras que merodean caprichosamente durante cierto tiempo, marchando a veces en dirección contraria. Tampoco siguen siempre una ruta determinada cuando emigran hacia las regiones distales del caracol. Las observaciones que hemos realizado nos inclinan a pensar que quizás el parásito no va guiado por un verdadero sentido de orientación cuando se dirige a la glándula digestiva. En las preparaciones que hemos examinado, hemos hallado esporoquistes secundarios repartidos en todas las vísceras del huésped: en el riñón (v. grab. 18), en la membrana respiratoria (v. grab. 19) en los espacios perintestinales (v. grab. 20) y en el aparato circulatorio (v. grab. 21).

Morfológicamente, los esporoquistes-hijos en migración no se diferencian de la formas existentes dentro del esporoquiste-madre, excepto que, en muchos de ellos, ya han empezado a formarse esferas germinales, o sea, las cercarias primordiales (v. grab. 19).

El viaje de ida a la glándula digestiva tarda relativamente poco tiempo. Hacia el vigésimo día de la penetración, o dos días aproximadamente después de iniciado el viaje, hay ya numerosos parásitos establecidos y creciendo en la glándula digestiva. Se aposentan en el tejido conjuntivo interfolicular (v. grab. 22), sin interferir directamente con los folículos secretorios. Muchos caminan algo más en dirección distal dentro del ovotestis, donde se desarrollan tan bien como en otros sitios (v. grab. 23).

El esporoquiste-hijo, llegado a su *habitat* definitivo, se desarrolla y crece como una sencilla bolsa o saquillo, sin emitir ramificaciones

ni brotes. Su pared corporal va adelgazándose paulatinamente conforme la larva crece, hasta que se convierte en una película indiferenciada, incrustada en su interior de gránulos toscos y refringentes. Al progresar el proceso de implantación el parásito va perdiendo poco a poco sus movimientos. Cuando los esporoquistes están a medio desarrollo, o lo que es lo mismo, cuando contienen ya grandes esferas germinales y han alcanzado una longitud tres o cuatro veces mayor que en su forma migratoria, hay algunos que ejecutan todavía débiles movimientos; pero los que albergan cercarias en plena madurez están completamente inertes. Las células y las esferas germinativas aumentan en número considerablemente y los gránulos refringentes se vuelven más densos cada vez, hasta que la estructura del parásito queda totalmente oscurecida. Al aumentar de volumen, los parásitos quedan en tan íntimo contacto con los tejidos del huésped que es casi imposible desprenderlos intactos.

La glándula digestiva y el ovotestis no son los únicos órganos donde los esporoquistes secundarios se aposentan y desarrollan. Nosotros, en algunos cortes, los hemos observado (ya provistos de esferas germinativas y con cercarias bien desarrolladas en su interior) instalados alrededor de la cavidad respiratoria (v. grab. 24) y hasta en el pie. Disectando caracoles vivos hemos recobrado en los tentáculos cercarias inmaduras e inmóviles. Estas localizaciones tan extrañas de los esporoquistes pudieran ser el resultado de una multiplicación excesiva o pululación extrema dentro del caracol, fenómeno éste bastante frecuente en los parasitismos masivos, tal como puede ocurrir en el caracol *A. glabratus* parasitado por *S. mansoni*.

La cifra de esporoquistes secundarios que puede producir un solo esporoquiste primario, alcanza varios centenares. Cuando acäecen invasiones múltiples por formas maternas, la emigración de esporoquistes secundarios (hijos) a los órganos distales del huésped es, por consiguiente, mucho más considerable, o sea, masiva. Ocurre a veces que apenas se encuentra un lugar libre de parásitos en estos órganos. Las lesiones que ocasionan en el caracol han sido bien descritas por Faust.¹⁹ En los parasitismos muy intensos, de larga fecha, los tejidos del molusco parasitado están casi totalmente obstruidos, la glándula digestiva convertida virtualmente en una masa de parásitos, entre los cuales aparecen los lóbulos del que antes fué exuberante tejido secretorio, esparcidos a gran distancia (v. grab. 25).

19. E. C. Faust, Pathological aspects in the gastropod liver produced by fluke infection. Johns Hopkins Hosp. Bull., 31:79-84, 1920.

medio de una vesícula redonda, no contráctil, situada poco antes del extremo terminal del cuerpo del parásito.

La cavidad del cuerpo está repleta de numerosas células germinativas con la ubicua granulación refringente que hemos descrito en las etapas anteriores de la evolución parasitaria. Las células germinativas están siempre solitarias, distribuidas uniformemente, pero unidas entre sí por una sustancia amorfa. Nada demuestra la existencia de un epitelio germinal organizado a lo largo de la pared corporal del parásito, sin que hayamos observado procesos proliferativos mientras la larva está dentro de la forma materna.

Migración e implantación del esporoquiste-hijo en su habitat final. Al décimoctavo día de la penetración, poco más o menos, los esporoquistes secundarios (hijos) comienzan a abandonar el esporoquiste primario (materno). Se liberan de su encierro hurgando sencillamente la cubierta materna hasta que logran perforarla saliendo al exterior (v. grab. 16, 17), o sea, a los tejidos circundantes del huésped. Muchas de las larvas se abren camino rápidamente en dirección a su *habitat* definitivo en el cuerpo del caracol: la glándula digestiva. Pero hay otras que merodean caprichosamente durante cierto tiempo, marchando a veces en dirección contraria. Tampoco siguen siempre una ruta determinada cuando emigran hacia las regiones distales del caracol. Las observaciones que hemos realizado nos inclinan a pensar que quizás el parásito no va guiado por un verdadero sentido de orientación cuando se dirige a la glándula digestiva. En las preparaciones que hemos examinado, hemos hallado esporoquistes secundarios repartidos en todas las vísceras del huésped: en el riñón (v. grab. 18), en la membrana respiratoria (v. grab. 19) en los espacios perintestinales (v. grab. 20) y en el aparato circulatorio (v. grab. 21).

Morfológicamente, los esporoquistes-hijos en migración no se diferencian de la formas existentes dentro del esporoquiste-madre, excepto que, en muchos de ellos, ya han empezado a formarse esferas germinales, o sea, las cercarias primordiales (v. grab. 19).

El viaje de ida a la glándula digestiva tarda relativamente poco tiempo. Hacia el vigésimo día de la penetración, o dos días aproximadamente después de iniciado el viaje, hay ya numerosos parásitos establecidos y creciendo en la glándula digestiva. Se aposentan en el tejido conjuntivo interfolicular (v. grab. 22), sin interferir directamente con los folículos secretorios. Muchos caminan algo más en dirección distal dentro del ovotestis, donde se desarrollan tan bien como en otros sitios (v. grab. 23).

El esporoquiste-hijo, llegado a su *habitat* definitivo, se desarrolla y crece como una sencilla bolsa o saquillo, sin emitir ramificaciones

ni brotes. Su pared corporal va adelgazándose paulatinamente conforme la larva crece, hasta que se convierte en una película indiferenciada, incrustada en su interior de gránulos toscos y refringentes. Al progresar el proceso de implantación el parásito va perdiendo poco a poco sus movimientos. Cuando los esporoquistes están a medio desarrollo, o lo que es lo mismo, cuando contienen ya grandes esferas germinales y han alcanzado una longitud tres o cuatro veces mayor que en su forma migratoria, hay algunos que ejecutan todavía débiles movimientos; pero los que albergan cercarias en plena madurez están completamente inertes. Las células y las esferas germinativas aumentan en número considerablemente y los gránulos refringentes se vuelven más densos cada vez, hasta que la estructura del parásito queda totalmente oscurecida. Al aumentar de volumen, los parásitos quedan en tan íntimo contacto con los tejidos del huésped que es casi imposible desprenderlos intactos.

La glándula digestiva y el ovotestis no son los únicos órganos donde los esporoquistes secundarios se aposentan y desarrollan. Nosotros, en algunos cortes, los hemos observado (ya provistos de esferas germinativas y con cercarias bien desarrolladas en su interior) instalados alrededor de la cavidad respiratoria (v. grab. 24) y hasta en el pie. Disectando caracoles vivos hemos recobrado en los tentáculos cercarias inmaduras e inmóviles. Estas localizaciones tan extrañas de los esporoquistes pudieran ser el resultado de una multiplicación excesiva o pululación extrema dentro del caracol, fenómeno éste bastante frecuente en los parasitismos masivos, tal como puede ocurrir en el caracol *A. glabratus* parasitado por *S. mansoni*.

La cifra de esporoquistes secundarios que puede producir un solo esporoquiste primario, alcanza varios centenares. Cuando acaecen invasiones múltiples por formas maternas, la emigración de esporoquistes secundarios (hijos) a los órganos distales del huésped es, por consiguiente, mucho más considerable, o sea, masiva. Ocurre a veces que apenas se encuentra un lugar libre de parásitos en estos órganos. Las lesiones que ocasionan en el caracol han sido bien descritas por Faust.¹⁹ En los parasitismos muy intensos, de larga fecha, los tejidos del molusco parasitado están casi totalmente obstruidos, la glándula digestiva convertida virtualmente en una masa de parásitos, entre los cuales aparecen los lóbulos del que antes fué exuberante tejido secretorio, esparcidos a gran distancia (v. grab. 25).

19. E. C. Faust, Pathological aspects in the gastropod liver produced by fluke infection. Johns Hopkins Hosp. Bull., 31:79-84, 1920.

EVOLUCIÓN DE LA CERCARIA

Como hemos dicho, durante su migración, el esporoquiste-hijo puede contener en su interior esferas germinativas cercáricas al llegar a su habitat final. Pero, por lo general, éstas no comienzan a desarrollarse hasta que el esporoquiste está ya instalado definitivamente. Las primeras fases evolutivas de la cercarias son tan semejantes a las del esporoquiste-hijo que sería imposible distinguirlas, si no fuera por la gran diferencia existente entre las formas de donde ambos se originan. Las características citológicas de la célula germinal en ambos organismos—esporoquistes primario y secundario—son absolutamente idénticas, y ambas poseen igual e ilimitada capacidad proliferativa que les permite dar de sí una numerosa progenie. Cada célula germinal terminará eventualmente formando una esfera germinativa, que al comienzo constituye una masa celular indiferenciada con una cubierta embrionaria compuesta de unos pocos elementos celulares planos.

Cuando la esfera germinativa de la cercaria alcanza una dimensión de 50 a 75 micras, comienza a alargarse (v. grab. 26), pero desigualmente; casi no crece más que por un extremo, el que después será el extremo posterior de la larva, cuando ésta haya terminado su desarrollo. Para entonces aparecen dos pequeñas células flameantes cerca del medio del cuerpo. Si se las examina detenidamente, se podrá ver que están unidas a unos túbulos ligeramente ondulados que terminan en dos minúsculas vesículas globulares, situadas hacia el extremo terminal de la cubierta corporal. En el extremo opuesto aparece poco después una indentación de forma de embudo, que representa el comienzo de la formación de la cavidad y ventosa bucales. En esta fase inicial puede ya notarse la diferenciación de los dos extremos, anterior y posterior, de la cercaria. Observando la esfera detenidamente, veremos un grupo formado por cuatro o más células, situadas más bien hacia la parte anterior, que se distinguen de los otros elementos celulares por ser de mayor tamaño y poseer un núcleo grande con un cariosoma central bien destacado. Estas células constituyen las glándulas secretoras primordiales. La granulación de elementos refringentes que vimos en todas las generaciones larvarias anteriores, no existe ya en la esfera germinativa de la cercaria, y solamente pueden verse algunos gránulos procedentes del esporoquiste secundario, que se han quedado adheridos a la superficie externa del parásito. Durante estos primeros momentos de crecimiento y diferenciación de sus aparatos orgánicos, la larva ha ido adquiriendo movimientos, aunque todavía débiles y limitados a contracciones intermitentes.

Con la elongación subsiguiente de la esfera germinativa prodúcese al mismo tiempo el estrechamiento del cuerpo en su parte media. El cuerpo larvario va diferenciándose paulatinamente en dos porciones: una anterior, redonda—que constituirá el verdadero cuerpo de la cercaria—y otra posterior, cilíndrica, que será la cola (v. grab. 27). Esta crece muy pronto, hasta constituirse en una estructura voluminosa que pende del cuerpo principal y, casi al mismo tiempo, se le forma en la punta una indentación, de donde surgirá el horcajo caudal. En algunos parajes, la fina membrana que constituye la cubierta embrionaria está todavía desempeñando su función y puede reconocerse por la presencia, aquí y allá, de elementos celulares arqueados. En otros sitios, sobre todo hacia la cola, la cubierta ha comenzado y a desprenderse, dejando al descubierto la gruesa cutícula que hay debajo de ella, donde ya se ven unas ténues estrías transversales. La ventosa oral se destaca prominentemente y las células de las glándulas alcanzan a doce, que es su número definitivo. Los cuerpos de estas células se proyectan hacia la parte anterior, en dirección a la ventosa, formando dos haces separados que habrán de constituir después los conductos secretores. Todavía estas células no han iniciado su actividad secretoria, pues aparecen como nítidos espacios poligonales, cada una con su núcleo correspondiente bien señalado. Los conductos colectores del aparato excretor se extienden desde el cuerpo hasta la cola, acercándose en el punto de disyunción de estas dos porciones del cuerpo de la cercaria. Cada conducto termina en la pequeña vesícula que ya hemos mencionado, pero ahora cada una está situada en la misma punta de las ramas del horcajo caudal.

Después de la evolución que hemos descrito, el crecimiento de la cercaria se limita casi completamente al cuerpo, que adquiere su forma final alargada (v. grab. 28). Los últimos vestigios de la pared embrionaria desaparecen. En la pared, ya definitiva, de la cercaria las estrías son más marcadas y empiezan a aparecer los primeros indicios de las espinillas. La ventosa oral es muscular y perfectamente dibujada; el acetábulo se destaca como una masa celular, redonda y protrusa. Las glándulas secretoras adquieren su forma típica de redoma y vienen a ocupar casi toda la mitad posterior del cuerpo. Cada célula o glándula se proyecta hacia la parte anterior, al dorso de la ventosa oral, en forma de cuello delgado, que la une al exterior. En cuatro de las glándulas que están situadas más anteriormente en el grupo, se forma una granulación verdosa, de gránulos ásperos. A éstas se las denomina glándulas acidófilas. Las ocho restantes permanecen limpias y no dan señales de actividad secretoria hasta que el parásito se acerca a la madurez. Nuestras observaciones

sobre el número y tipo de las glándulas secretorias de las cercarias mansónicas están en todo conformes con las de Mohammed,²⁰ Faust y Hoffman.

El aparato excretor adopta también una estructura bastante complicada. Cada una de las dos células flameantes primitivas se divide para formar un par, localizado al lado en la parte media del cuerpo. De cada célula parte un fino conducto colector que se dirige hacia atrás; los de cada par lateral se unen a corta distancia para desembocar al conducto lateral original. Con el alargamiento de la cola del parásito y el estrechamiento progresivo del punto que la une al cuerpo, el par original de conductos excretores vienen a quedar juntos en ese sitio y se funden en un solo tubo que se extiende hacia la parte posterior a lo largo y por en medio de la cola, bifurcándose y dirigiendo cada una de las ramas por las dos ramas correspondientes del horcajo caudal, terminando en las vesículas de las puntas, como hemos descrito antes.

La cercaria llega a la madurez (v. grab. 29) poco después que su cuerpo ha adquirido su tamaño y forma definitivos. La cola crece rápidamente, alargándose hasta adquirir casi el doble de la longitud del cuerpo, toda la pared está recubierta por una cutícula gruesa erizada de espinillas y todo el organismo es ahora musculoso, poseyendo su movilidad característica. Los cuatro pares posteriores de glándulas secretorias están repletos de una granulación de aspecto pulverulento, de gránulos incolores basófilos. En ningún momento de la evolución de la cercaria hemos podido observar la "glándula cefálica" piriforme que otros investigadores²¹ aseguran haber visto localizada en la parte dorsal de la ventosa oral. En este punto estamos de acuerdo con la opinión de Faust y Hoffman de que dicha glándula no siempre existe, o por lo menos, no se puede determinar su existencia con toda seguridad. La prolongación interna de la cavidad bucal dá lugar a la formación de un intestino primordial, constituido por una hilera sólida de células que se bifurca hacia el extremo distal. Las ventosas son ahora musculares y sirven al parásito para adherirse fuertemente a las superficies. Los órganos genitales primordiales aparecen como una masa indiferenciada de células pequeñas, situada detrás del acetábulo. El aparato excretorio adquiere dos pares más de solenocitos laterales, apareciendo

20. A. S. Mohammed, The secretory glands of the cercaria of *S. haematobium* and *S. mansoni* from Egypt. *Ann. Trop. Med. and Parasit.*, 26:7-22, 1932.

21. M. Khalil, The morphology of the cercaria of *S. mansoni* from *P. boissyi* of Egypt. *Proc. Roy. Soc. Med., Sect. on Trop. Dis. & Parasitol.*, 15:27-34, 1922.

R. C. Archibald and A. Marshall, A descriptive study of the cercaria of *S. haematobium* in the Sudan. *J. Trop. Med. and Hyg.*, 35:225-228, 1932.

una célula de cada uno de estos nuevos pares, en la porción basal, próxima al arranque de la cola. Obsérvanse ahora tres diferentes tipos de conductos excretores: el primario, por el que directamente desagua la célula flameante; el secundario, formado por la unión de cada par de conductos primarios, y el terciario, más grueso que los anteriores, que recibe la secreción de los conductos secundarios de cada lado del cuerpo. En total, existen: ocho conductos primarios, cuatro secundarios y dos terciarios. Estos últimos, que representan las estructuras embrionarias originales, desembocan en una vejiga común, de forma acorazonada, situada cerca del extremo posterior del cuerpo principal de la larva. La vejiga a su vez, vacía su contenido en un conducto largo y pulsátil que corre a todo lo largo de la cola y se bifurca en el horcajo caudal. Este conducto principal viene a ser la fusión de los tubos excretores descritos antes. Las vesículas primitivas, por las cuales desembocan al exterior los conductos bifurcados de la cola, son ahora dos aparatos en forma de garra que se proyectan en las dos puntas de las ramas del horcajo.

Todo el proceso evolutivo de la cercaria puede realizarse en una semana por lo menos. Al mes del ingreso en el caracol, muchas están ya capacitadas para abandonar el huésped intermediario.

COMENTARIOS

En la detallada descripción que hemos intentado hacer, del proceso evolutivo del *S. mansoni* en su huésped intermediario el *Australorbis glabratus*, nos hemos limitado a observar una fase de su ciclo vital, para lo cual peséamos una gran cantidad de material de examen, lo cual nos ha permitido realizar nuestro estudio de manera rigurosa, con una extensión y minuciosidad que en otra forma hubiera sido imposible.

Ya que hemos considerado oportuno traer a discusión las opiniones de otros autores y compararlas con las nuestras al presentar los datos en el curso de nuestro estudio, estos comentarios no tienen otro objeto que destacar los puntos importantes de concordancia o desacuerdo.

Al comparar nuestra descripción del miracidio de *S. mansoni* con las de las otras especies esquistosómicas que atacan al hombre, se saca la impresión de que existe una gran similitud entre todas estas especies. Merece señalarse el estrecho parecido que tiene el miracidio del *S. mansoni* con el del *S. haematobium*, según la descripción que de éste hizo Reissinger, a nuestro juicio el estudio más riguroso, hasta la fecha, de la anatomía de los miracidios esquistosómicos. Nosotros no hemos podido observar las glándulas de secre-

ción laterales, acompañadas de sus conductos anteriores y poros laterales (en cuyo sitio en realidad están las papilas anterolaterales) conforme a la descripción que de estos órganos dan Faust, Meleney, Hoffman, y Gordon y sus colaboradores. Tampoco hemos observado indicios de la existencia de un epitelio germinal organizado, pues el tejido germinativo en el miracidio aparece perfectamente limitado al grupo de células situadas en la cavidad del cuerpo.

En cuanto a la evolución y desarrollo del parásito, una vez que se ha aposentado en los tejidos del huésped intermediario, nuestras observaciones confirman en gran parte las de Lutz y Brumpt.²² El miracidio verifica su entrada abriéndose paso y penetrando el tegumento de las regiones del caracol expuestas a su ataque. Esa es siempre su puerta de entrada, con la excepción de algún que otro miracidio que logra insinuarse por entre el caparazón y el cuerpo verdadero del molusco, llegando a sitios lejanos y penetrando en las regiones viscerales. La penetración por el orificio respiratorio, observada por Faust y Meleney en el miracidio del *S. japonicum*, no tiene posibilidad de ocurrir con el *S. mansoni* en el *A. glabratus*, pues en este molusco el orificio respiratorio se abre directamente al aire, a intervalos relativamente largos, cuando el animal se eleva a la superficie del agua para respirar. Faust y Hoffman, aunque no niegan esa posibilidad de penetración con respecto al miracidio del *S. mansoni* en el *A. glabratus*, según parece, no la han podido observar.

Una vez que ha penetrado, el miracidio se sitúa cerca de la puerta de entrada, sin que demuestre preferencia alguna por una víscera o región determinada del animal que le hospeda. Como la larva pierde su movilidad relativamente pronto, y como el esporoquiste-madre resultante es un organismo absolutamente quiescente, que vive en íntimo contacto con los tejidos en que se alberga, no creemos posible que pueda emigrar a regiones más distales del cuerpo moluscular, tal como opinan Faust y Hoffman. Estos autores pueden haber confundido algunos esporoquistes-hijos emigrantes con organismos maternos, y por eso describen la llegada de éstos a la glándula digestiva, en cantidades cada vez mayores, conforme progresa el parasitismo. Tampoco podemos aceptar la teoría de Gordon *et al*, sobre la fragmentación del miracido en innumerables esporoquistes. Hemos expuesto anteriormente nuestros puntos de vista sobre la razón que quizás indujo a estos autores a sustentar dicha opinión. Se comprende fácilmente que si las observaciones se basan en cortes aislados de moluscos parasitados y no en cortes en serie se puede

²² E. Brumpt, *op. cit.*

obtener la impresión de que el miracidio se fragmenta. Las propias afirmaciones de Faust y Hoffman así como las de Gordon y sus colaboradores, nos dicen que estos investigadores no estudiaron la evolución del parásito durante los primeros días de su alojamiento en el molusco hospedador. La clave para una interpretación correcta de sus observaciones estaba precisamente en haber podido observar las alteraciones morfológicas que se producen ese momento.

RESUMEN

1. El miracidio de *S. mansoni* es muy parecido al del *S. haematobium*. Posee, además de los caracteres orgánicos descritos por otros autores, un *terebratorium* anterior y un par de papilas anterolateral y otro posterolateral. Los órganos que otros autores han descrito como racimos de glándulas secretorias laterales provistas de sus correspondientes conductos excretores, nosotros creemos que son células nerviosas ganglionares y filamentos nerviosos, que se dirigen en dirección a las papilas anterolaterales. No hemos podido determinar la existencia de un epitelio germinal.

2. El miracidio penetra en el molusco perforando la epidermis del órgano de locomoción cefálico del caracol, sus tentáculos o el cuello del manto. En contadas ocasiones, una larva puede introducirse debajo del caparazón y llegar así a localizarse en regiones distantes.

3. El molusco es a veces parasitado por numerosos miracidios, pero durante los primeros días de su penetración muchos fenecen, y así el número de esporoquistes primarios o maternos existentes en las invasiones parasitarias múltiples es menor que el número efectivo de miracidios que realmente penetró en el molusco.

4. La implantación y evolución subsiguiente se verifica muy cerca del punto de entrada. En el transcurso de cinco horas el miracidio pierde su movilidad y se desprende de su membrana ciliar. Hacia las 24 horas comienza la división de las células germinales larvarias. Entonces el parásito queda convertido en esporoquiste-madre.

5. Pasadas 48 horas aproximadamente, el esporoquiste-madre o primario puede aparecer como un cuerpo en forma de una sencilla bolsa o saco algo alargado, de fina envoltura, repleto de células germinales. En su cuerpo comienzan unos estrechamientos en sentido transversal que le hacen aparecer como dividido en compartimientos o cámaras separadas. Pasado el segundo, y hasta el vigésimo día, su longitud aumenta notablemente, transformándose en un organismo complicado, con numerosos estrechamientos y contorsiones. Su forma es siempre, sin embargo, la de un tubo largo de fina envoltura. En el esporoquiste-madre no se observan signos

de movimiento. En esta etapa, la migración a través de los tejidos del molusco es, por consiguiente, muy poco verosímil.

6. Dondequiera que se fije y desarrolle un esporoquiste-madre, bien sea en la superficie del órgano cefalopédico, el manto o los tentáculos del caracol, aparece un tumorcillo prominente y duradero, cuya inflamación es perceptible al cuarto día de la penetración, acentuándose su volumen conforme pasa el tiempo.

7. Los esporoquistes-hijos (secundarios) pueden comenzar a observarse dentro de las formas primarias maternas al cuarto día de la invasión, y tienen entonces el aspecto de masas de células indiferenciadas. Hacia el octavo día muchos están ya alargados y móviles; y a los 18 días aproximadamente comienzan a emigrar hacia los tejidos glandulares distales del molusco, donde terminan por establecerse y crecer. En las invasiones parasitarias múltiples del caracol, algunos esporoquistes-hijos no llegan a estos parajes lejanos, y evolucionan entonces en otros órganos del huésped. Un esporoquiste-madre puede dar de sí centenares de organismos filiales.

8. Las cercarias se forman dentro del esporoquiste-hijo por evolución de las esferas germinativas. Las primeras esferas germinativas cercáricas pueden comenzar a formarse cuando todavía el esporoquiste está en su viaje migratorio. Llegado éste a su habitat definitivo, producen otras muchas esferas germinativas en su interior. Cada una de ellas aumenta en longitud hasta cierto punto y sufre un estrechamiento hacia el medio del cuerpo, de donde surge la cola. Algo más tarde, se forman en su interior los otros aparatos orgánicos y a los pocos días—una semana, aproximadamente—la cercaria ha llegado a su madurez y está ya en condiciones de salir del caracol.

R. L. trad.