

Tesis de Posgrado

Estudio de la relación entre el parásito *Leidya Distorta* (isopoda: bopyridae) y su hospedador *Uca Uruguayensis* (brachyura: ocypodidae), y descripción de los estadios larvales de *L. Distorta*

Torres Jordá, Martín

2003

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Torres Jordá, Martín. (2003). Estudio de la relación entre el parásito *Leidya Distorta* (isopoda: bopyridae) y su hospedador *Uca Uruguayensis* (brachyura: ocypodidae), y descripción de los estadios larvales de *L. Distorta*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3649_TorresJorda.pdf

Cita tipo Chicago:

Torres Jordá, Martín. "Estudio de la relación entre el parásito *Leidya Distorta* (isopoda: bopyridae) y su hospedador *Uca Uruguayensis* (brachyura: ocypodidae), y descripción de los estadios larvales de *L. Distorta*". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2003. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3649_TorresJorda.pdf

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESTUDIO DE LA RELACIÓN ENTRE EL PARÁSITO *LEIDYA DISTORTA* (ISOPODA: BOPYRIDAE) Y SU HOSPEDADOR *UCA URUGUAYENSIS* (BRACHYURA: OCYPODIDAE), Y DESCRIPCIÓN DE LOS ESTADIOS LARVALES DE *L. DISTORTA*

Tesista

Lic. Martín Torres Jordá

Director de Tesis

Dr. Daniel Roccatagliata

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

Laboratorio de Invertebrados II (Artrópodos)

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Universidad de Buenos Aires

1 3649 :'

2003

AGRADECIMIENTOS

Especialmente a mis padres por su afecto, enseñanzas, apoyo, paciencia y comprensión. A Cecilia, quien me alentó para comenzar a escribir la tesis y me acompañó con cariño y paciencia durante su escritura.

A Daniel Roccatagliata por dirigir mi trabajo de tesis con mucho esfuerzo, responsabilidad, generosidad y entusiasmo; también por resultar un muy buen compañero y amigo. A Tessi Kurokawa por la lectura cuidadosa del manuscrito y las sugerencias de redacción.

A Carlos Luquet por alertarnos sobre la presencia de *Leidya distorta* sobre *Uca uruguayensis*, y a John McDermott (Franklin & Marshall College, Pennsylvania, EE.UU.) por haberme enviado dos larvas criptonisquias de *Leidya bimini* recolectadas en las islas Bermudas.

A Pablo Penchaszadeh, por facilitarme el microscopio estereoscópico con cámara digital de su laboratorio. A Dante Giménez (CITEFA) por las fotografías tomadas con microscopio electrónico de barrido y a Juan Pablo Vittori por el revelado de las mismas. Al personal del Servicio de Hidrografía Naval de Faro San Antonio por su hospitalidad. A Luis Semin por ayudarnos a salir de una situación problemática.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	viii
ABSTRACT	xi
PRESENTACIÓN	xiv

PARTE I

INTERACCIÓN ENTRE *LEIDYA DISTORTA* Y *UCA URUGUAYENSIS*

I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Breve reseña sobre el área de estudio	1
1.2. Los cangrejos del género <i>Uca</i>	2
<i>1.2.1. Posición taxonómica</i>	2
<i>1.2.2. Zoogeografía</i>	5
<i>1.2.3. Cuevas</i>	6
<i>1.2.4. Alimentación</i>	8
<i>1.2.5. Adaptaciones al medio semiterrestre</i>	9
<i>1.2.6. Reproducción</i>	11
<i>1.2.7. Dinámica poblacional</i>	13
<i>1.2.8. Predadores de <i>U. uruguayensis</i> en la bahía Samborombón</i>	15
1.3. Los Isopoda Bopyridae (Suborden Epicaridea)	15
<i>1.3.1. Distribución geográfica</i>	18
<i>1.3.2. Especificidad parasitaria</i>	20
<i>1.3.3. Alimentación</i>	20
<i>1.3.4. Fijación de las larvas criptonisquias</i>	21
<i>1.3.5. Ubicación de los bopíridos adultos en los hospedadores</i>	21
<i>1.3.6. Reproducción</i>	24
<i>1.3.7. Relación entre el ciclo de vida de los bopíridos y el de sus hospedadores</i>	25
<i>1.3.8. Antecedentes en Argentina</i>	30
<i>1.3.9. Importancia económica</i>	30
1.4. Efectos de los Epicaridea y Rhizocephala sobre sus hospedadores	34

1.4.1. Efectos sobre los caracteres sexuales: castración parasitaria.....	35
1.4.1.1. Castración parasitaria por Epicaridea	37
1.4.1.2. Castración parasitaria por Rhizocephala	42
1.4.1.3. Teorías para explicar la castración parasitaria.....	47
1.4.2. Efectos sobre el crecimiento	50
1.4.2.1. Inducidos por Epicaridea.....	50
1.4.2.2. Inducidos por Rhizocephala	52
1.4.3. Efectos sobre el medio interno y el metabolismo.....	53
1.4.4. Efectos sobre el comportamiento.....	55
1.4.5. Efectos sobre el branquiostegito.....	56
2. MATERIALES Y MÉTODOS	59
2.1. Sitio de estudio	59
2.2. Muestreo	61
2.3. Estudio de los ejemplares en el laboratorio	63
2.4. Análisis de los datos.....	69
2.4.1. Aspectos morfológicos de la asociación	69
2.4.2. Prevalencia, carga parasitaria y distribución de las criptonisquias	70
2.4.3. Dinámicas poblacionales de los consortes	71
3. RESULTADOS	72
3.1. Ubicación de los parásitos.....	72
3.2. Alteraciones sobre las branquias y el branquiostegito	77
3.3. Alteraciones del quelípedo mayor de los cangrejos macho	84
3.4. Prevalencia, carga parasitaria y distribución de las criptonisquias	86
3.5. Dinámicas poblacionales de los consortes	92
4. DISCUSIÓN	98

PARTE II

DESCRIPCIÓN DE LOS ESTADIOS LARVALES DE *LEIDYA DISTORTA*

1. INTRODUCCIÓN	114
1.1. Descripción de los estadios larvales del suborden Epicaridea y de los adultos de la familia Bopyridae	119

1.2. Descripción de los estadios juveniles y adultos de <i>Leidyia distorta</i>	123
2. MATERIALES Y MÉTODOS	126
3. RESULTADOS	127
3.1. Descripción de la larva epicarídea	127
3.2. Descripción de la larva criptonisquia	130
4. DISCUSIÓN	135
—————	
TEMAS ABIERTOS	138
BIBLIOGRAFÍA	140

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Bopíridos citados para Argentina, Uruguay y Chile.....	32
Tabla 2. <i>Leidyia distorta</i> . Ubicación de las criptonisquias y machos sobre las hembras.....	74
Tabla 3. <i>Uca uruguayensis</i> . Presencia de áreas despigmentadas en los ejemplares parasitados por hembras adultas de <i>L. distorta</i>	77
Tabla 4. <i>L. distorta</i> . Número de individuos en las cámaras branquiales izquierda y derecha de <i>U. uruguayensis</i>	86
Tabla 5. <i>L. distorta</i> . Preferencia de los estadios criptonisquia (C) y hembra juvenil temprana (HJ ₁) por los hospedadores de uno u otro sexo.....	87
Tabla 6. <i>L. distorta</i> . Distribución de frecuencias del número de criptonisquias por cangrejo.....	89
Tabla 7. Bopíridos que parasitan cangrejos de la superfamilia Grapsoidea.....	116
Tabla 8. Bopíridos que parasitan cangrejos de la familia Ocypodidae.....	117

Figura 1. Los cangrejos del género <i>Uca</i>	4
Figura 2. Ciclo de vida de <i>Ione thoracica</i>	17
Figura 3. Distribución mundial de los Isopoda Bopyridae.....	19
Figura 4. Posición de los Bopyridae sobre sus hospedadores.....	23
Figura 5. <i>Pseudione</i> sp. Efectos sobre los hospedadores.....	41
Figura 6. <i>Sacculina</i> spp. Efectos sobre los hospedadores.....	46
Figura 7. Distensión del branquiostegito en decápodos parasitados por bopíridos.....	58
Figura 8. Mapa de ubicación del sitio de estudio.....	60
Figura 9. Fotografías del área de estudio.....	62
Figura 10. <i>Uca uruguayensis</i> . Esquema en vista ventral.....	65
Figura 11. <i>Leidyia distorta</i> . Fotografías de larvas criptonisquia.....	66
Figura 12. <i>L. distorta</i> . Fotografías de ejemplares inmaduros.....	67
Figura 13. <i>L. distorta</i> . Fotografías de hembras ovígeras.....	68
Figura 14. <i>L. distorta</i> . Hembra reproductiva en la cámara branquial de <i>Uca uruguayensis</i>	75
Figura 15. <i>L. distorta</i> . Porcentaje de hembras acompañadas por criptonisquias o machos.....	76
Figura 16. <i>U. uruguayensis</i> . Fotografías de áreas despigmentadas asociadas a hembras adultas de <i>L. distorta</i>	80
Figura 17. Correlación entre las tallas de <i>L. distorta</i> y de <i>U. uruguayensis</i>	81
Figura 18. <i>U. uruguayensis</i> . Relación ancho de caparazón-ancho ventral en ejemplares sanos y parasitados.....	82
Figura 19. <i>U. uruguayensis</i> . Ancho de caparazón observado vs. esperado, en ejemplares parasitados.....	83
Figura 20. <i>U. uruguayensis</i> . Efecto de <i>L. distorta</i> sobre el quelípodo mayor de los machos.....	85

Figura 21. <i>L. distorta</i> . Prevalencia en función de la talla de <i>U. uruguayensis</i> y fluctuación anual de la prevalencia de cada estadio	90
Figura 22. <i>L. distorta</i> . Carga parasitaria media en función de la talla de <i>U. uruguayensis</i>	91
Figura 23. <i>U. uruguayensis</i> . Variación de la densidad lo largo del año de muestreo	94
Figura 24. <i>U. uruguayensis</i> . Proporción de machos en función de la talla.....	95
Figura 25. Períodos reproductivos de <i>L. distorta</i> y <i>U. uruguayensis</i>	96
Figura 26. Estructuras poblacionales de <i>L. distorta</i> y <i>U. uruguayensis</i> a lo largo del año	97
Figura 27. Reversión sexual en machos de <i>Ione ovata</i>	105
Figura 28. Estadios larvales de Epicaridea	122
Figura 29. <i>L. distorta</i> . Ilustraciones de hembras jóvenes en vista dorsal.....	124
Figura 30. <i>L. distorta</i> . Ilustraciones de macho y hembra adultos	125
Figura 31. <i>L. distorta</i> , larva epicarídea. Imágenes de microscopio electrónico de barrido	128
Figura 32. <i>L. distorta</i> , larva epicarídea. Ilustraciones de los pleópodos III y V, y del urópodo	129
Figura 33. <i>L. distorta</i> , larva criptonisquia. Imágenes de microscopio electrónico de barrido	132
Figura 34. <i>L. distorta</i> , larva criptonisquia. Ilustraciones de la antena, la anténula y el pereiópodo I.....	133
Figura 35. <i>L. distorta</i> , larva criptonisquia. Ilustraciones del pleópodo III y del urópodo	134

RESUMEN

En 1994 se descubrió que algunos cangrejos *Uca uruguayensis* de Punta Rasa, bahía Samborombón, estaban infestados por el isópodo bopírido *Leidyia distorta*. Este parásito había sido previamente encontrado en otras especies del género *Uca* y en el cangrejo *Ucides cordatus*, sobre la costa atlántica entre New Jersey (EE.UU.) y Rio de Janeiro (Brasil).

Con el fin de estudiar la interacción entre *L. distorta* y su hospedador, se recolectaron mensualmente ejemplares de *Uca uruguayensis* en Punta Rasa, bahía Samborombón, desde febrero de 1995 hasta marzo de 1996. Se emplazaron 5 estaciones; en cada fecha de muestreo y en cada estación se trazaron dos transectas de 5 m de largo por 0,2 m de ancho, orientadas en la dirección de la pendiente de la playa. Las transectas fueron excavadas hasta una profundidad de 30 cm. Los cangrejos fueron separados a mano, fijados en formalina 5% y conservados en etanol 70%.

De un total de 12.033 cangrejos recolectados a lo largo de los 14 meses de muestreo, 1.115 (9,3%) estaban infestados por algún estadio de *L. distorta*. El estudio de estos estadios permitió seguir el desarrollo del parásito en su hospedador definitivo. Cuando una larva criptonisquia invade una cámara branquial desocupada, se asienta en el espacio limitado por dos laminillas branquiales contiguas. Un tiempo después la criptonisquia muda al estadio *bopyridium*, el que permanece entre las laminillas branquiales. Este último es sucedido por varios estadios juveniles hembra, que se fijan al techo de la cámara branquial. Al alcanzar un cierto grado de desarrollo la hembra juvenil atrae a otra criptonisquia, que a poco de asentarse sobre su cuerpo deviene macho. Los machos van cambiando de posición sobre las hembras a medida que éstas crecen. Las hembras adultas son asimétricas y ocupan la mayor parte de la cámara branquial; se orientan con la cabeza hacia atrás, el vientre hacia arriba y el dorso contra las branquias del cangrejo. Estas hembras obtienen hemolinfa de un gran vaso horizontal que corre por debajo del epitelio interno del branquiostegito del cangrejo.

El porcentaje de cangrejos infestados (prevalencia) por *L. distorta* varió entre 5,24% y 17,8% a lo largo de los 14 meses de muestreo. Todos los estadios del parásito fueron más abundantes en los cangrejos grandes. Siendo que los machos de *U. uruguayensis* alcanzan mayor talla que las hembras, la prevalencia fue mayor entre los

primeros. Los cangrejos macho infestados mayores que 10,5 mm, si bien representaron solo 5,92% de los cangrejos recolectados, hospedaron 68,8% del total de parásitos. Las larvas criptonisquias fueron mucho más frecuentes entre los cangrejos que estaban mudando (blandos) que entre los cangrejos en intermuda (duros). La distribución estadística de las criptonisquias en los cangrejos en intermuda fue “agrupada” o “contagiosa”, en conformidad con el modelo binomial negativo.

Los cangrejos infestados sufren varias alteraciones morfológicas. Aquellos que albergan un parásito hembra adulto a menudo presentan un área despigmentada sobre la pared lateral del caparazón. Un área despigmentada adicional se observa algunas veces en el fondo del surco ocular. Las hembras adultas del parásito producen un ligero abultamiento de la cámara branquial del hospedador, siendo esta deformación más marcada en los cangrejos pequeños. Las branquias de los cangrejos parasitados pueden estar deformadas: la hembra adulta de *L. distorta* tiene una robusta carena dorsal que encaja entre las branquias 4ta. y 5ta. del cangrejo, desplazándolas lateralmente. Por último, *L. distorta* inhibe el crecimiento alométrico del quelípedo mayor de los cangrejos macho: en los machos parasitados por hembras adultas el quelípedo mayor fue en promedio 6,5% más corto que en los no parasitados.

La densidad de *U. uruguayensis* varió entre 133 y 207 ind./m² a lo largo del año. Los machos representaron 61,6% del total de individuos recolectados. Entre los cangrejos pequeños la razón de sexos fue 1:1, entre los medianos predominaron las hembras y entre los grandes prevalecieron los machos. La población presenta un componente de individuos adultos de tamaño grande que permanece estable a lo largo de todo el año. Los cangrejos se reproducen desde noviembre hasta febrero, dando lugar cada año a una nueva cohorte.

Las hembras de *L. distorta* se reprodujeron activamente durante la primavera tardía y el verano. En otoño la actividad reproductiva fue decreciendo, de tal suerte que para el invierno todas las hembras adultas tenían sus marsupios vacíos. El crecimiento de los parásitos inmaduros se detuvo en invierno y recomenzó en primavera. En octubre-noviembre ya no quedaban criptonisquias en los cangrejos; aquellas larvas que sobrevivieron al invierno mudaron al estadio *bopyridium* al comienzo de la primavera y luego crecieron con rapidez, para reproducirse en diciembre o enero.

La taxonomía de la superfamilia Bopyroidea ha sido establecida sobre la base de la forma de los adultos, sin prestar mayor atención a los estadios larvales. Sin embargo,

la clasificación de los Bopyroidea está lejos de ser estable, dado que los individuos adultos muestran amplias variaciones aun dentro de una misma especie. En un esfuerzo por encontrar criterios más confiables para la clasificación de las especies del grupo, se describen en detalle las larvas epicarídea y criptonisquia de *Leidyia distorta*.

La larva criptonisquia de *L. distorta* tiene pleópodos unirramosos y urópodos con una larga seda caudal. En la literatura se encuentran descritas tres criptonisquias que comparten estas características. Una es *Cancricepon elegans* que, al igual que *L. distorta*, pertenece a la subfamilia *Ioninae*. Otra, no identificada, fue encontrada en la desembocadura del río Tocantins, Brasil. La tercera fue asignada a *Probopyrus bithynis*, aunque su identidad específica es dudosa.

El género *Leidyia* contiene 4 especies, siendo *Leidyia bimini* de las islas Bermudas la más próxima a *L. distorta*. Los adultos de estas dos especies se diferencian principalmente por la posición, más central o lateral, de los tubérculos que conforman la carena torácica dorsal. Las criptonisquias de *L. bimini* y *L. distorta* difieren en la longitud de las sedas caudales, hecho que refuerza la validez de estas especies.

ABSTRACT

In 1994, some specimens of the fiddler crab *Uca uruguayensis* from Punta Rasa, Samborombón Bay, Argentina, were found housing the bopyrid isopod *Leidyia distorta* in their branchial chambers. This parasite was previously reported from other species of *Uca* and *Ucides cordatus*, ranging from New Jersey (USA) to Rio de Janeiro (Brazil).

In order to study the relationship between *L. distorta* and *U. uruguayensis*, fiddler crabs were monthly collected in Punta Rasa, Samborombón Bay, from February 1995 to March 1996. The sampling program included five stations; on each sampling date, two transects 5 m long and 0.2 m wide were delimited in each station. Transects were dug with shovels to a depth of 30 cm, and the chunks of sediment were examined for crabs. These were picked by hand, fixed in 5% formaldehyde and preserved in 70% ethanol.

Throughout the study, 1,115 of 12,033 crabs (9.3%) were infested by different developmental stages of *L. distorta*. The inspection of these stages allowed me to follow the development of the parasite in the definitive host. When a *cryptoniscus* larva arrives in an unoccupied branchial chamber, it settles in the space between two contiguous gill lamellae. Then the *cryptoniscus* molts into *bopyridium*, which stays between the gill lamellae. The *bopyridium* is followed by several juvenile female instars that are attached to the roof of the branchial chamber. As a female grows, it becomes attractive to new arriving *cryptonisci*, which settle on the female's body and develop into males. These males change their position on the female as the latter develops. Adult females occupy the branchial chamber almost completely, with the head directed backwards and the dorsum in contact with the crab gills. They suck hemolymph from a large horizontal vessel that runs below the internal epithelium of the crab's branquiostegite.

Prevalence of *L. distorta* varied between 5.24% and 17.8% throughout the study. All parasite stages were more abundant among the larger crabs. Since the males of *U. uruguayensis* attain larger sizes than females, parasite prevalence was higher among the former. Infested male crabs larger than 10.5 mm carapace width, which represented only 5.92% of the crabs collected, housed 68.8% of all the parasites recovered. *Cryptoniscus* larvae were much more frequent among molting (soft) crabs than intermolt (hard) crabs. The frequency distribution of *cryptonisci* among hard crabs was contagious and could be fitted by a negative binomial model.

Infected crabs showed several morphological pathologies. Those that housed an adult female parasite frequently bore an unpigmented area on the lateral wall of the carapace. An additional faded area was sometimes observed on the bottom of the eye orbit. Adult female parasites usually produced a subtle lateral swelling on the carapace of the host, this deformation being more marked in smaller crabs than in larger ones. Alterations of the host's gills were noticed: the adult female parasite has a strong dorsal carina that fits between the fourth and fifth gills of the crab, displacing them laterally. Finally, *L. distorta* inhibits the allometric growth of the mayor cheliped of male crabs. In males that harbored adult female parasites, the chela was on average 6.5% shorter than in non-parasitized males.

Density of *U. uruguayensis* ranged from 133 to 207 ind./m² throughout the study period. Males represented 61.6% of the crabs collected. Sex ratio among the smaller crabs was 1:1, however females outnumbered males in the medium-size classes, whereas the opposite was true in the larger size classes. The crab population presented a component of large adults that remained stable throughout the year. Reproduction extended from November to February, yielding a new cohort each year.

Females of *L. distorta* bred actively during late spring and summer. In autumn reproductive activity decreased and by winter all the adult females had empty marsupia. The growth of immature parasites stopped in winter and resumed in spring. By October-November no *cryptonisci* remained in the crabs. Overwintered larvae molted to the *bopyridium* stage in early spring and then grew rapidly, attaining the ovigerous condition in December or January.

The taxonomy of the Superfamily Bopyroidea has been based mainly on adults, whereas the larval instars have been paid little attention. However, adult bopyroids show high intraspecific variability and thus their classification is rather unstable. In order to provide more rigorous criteria for the classification of the species of this group, the *epicaridium* and *cryptoniscus* larvae of *L. distorta* are herein described in detail.

The *cryptoniscus* larva of *L. distorta* has unirameous pleopods and uropods with long caudal setae. There are three other *cryptonisci* that share these features. One is *Cancricepon elegans* which, like *L. distorta*, belongs to the subfamily *Ioninae*. Another one, still unidentified, was collected in the plankton at the mouth of the Tocantins River, Brazil. The third was identified as *Probopyrus bithynis*; however, its taxonomical status remains questionable.

The genus *Leidya* contains four species, of which *L. bimini* is the most closely related to *L. distorta*. The adults of these two quite similar species differ mainly by the position of the dorsal carina, which can be more lateral or more medial. In contrast, an unambiguous criterion can be drawn from their *cryptoniscus* larvae, which markedly differ in the lengths of the caudal setae of their uropods.

PRESENTACIÓN

<<¡Qué momento, sentir que el suelo afloja! Irse sumiendo poco a poco. Y el barrial que debe apretar los costillares. ¡Morirse ahogado en tierra! Y saber que el bicherío le va a arrancar de a pellizcos la carne... Sentirlos llegar al hueso, al vientre, a las partes, convertidas en una albóndiga de sangre e inmundicias, con millares de cáscaras dentro, removiendo el dolor en un vértigo de voracidad...>>

R. Güiraldes, "Don Segundo Sombra"

A fines de 1994, estaba cursando el 4to. año de la Licenciatura en Ciencias Biológicas y solía frecuentar el laboratorio de Artrópodos, ensayando mis primeros pasos en la investigación científica. Un buen día, el Dr. Carlos Luquet trajo desde Punta Rasa un ejemplar del cangrejo violinista *Uca uruguayensis* que tenía un "extraño polizón" en una de sus cámaras branquiales. Junto con el Dr. Daniel Roccatagliata lo identificamos como *Leidyia distorta*, un isópodo bopírido que había sido encontrado parasitando otros cangrejos intermareales del Atlántico Occidental. Fue así que en "mi primer congreso", dimos a conocer a *U. uruguayensis* como nuevo hospedador de *L. distorta* y ampliamos la distribución de este bopírido hasta la desembocadura del río de la Plata.

El querer conocer más sobre *L. distorta* y su hospedador nos impulsó a realizar salidas de campo en noviembre y diciembre de 1994. El estudio de estas dos muestras despertó aún más nuestra curiosidad, y me motivó a planificar una serie de muestreos periódicos bajo la supervisión de quien sería mi director de tesis. Fue así como me embarqué en un proyecto un tanto faraónico... ; faraónico para dos (en el mejor de los casos) simples mortales que pretendían ir todos los meses al cangrejal durante más de un año, cavar 50 m de zanja cada vez para extraer cangrejos del lodazal en que viven (y en que vivimos en todas aquellas oportunidades), sin más recursos que un vehículo "Rastrojero Ranquel" muy venido a menos, un par de palas y algunos baldes. Luego de dos intentos fallidos dimos con un método de trabajo que nos permitió recolectar más de 800 cangrejos por mes.

Completado el muestreo me aboqué a la medición y disección de los cangrejos, y al estudio de sus parásitos. Parte de los resultados obtenidos fueron dados a conocer en varios congresos y publicados en el "Journal of Crustacean Biology". Esos resultados

forman parte de la presente memoria, junto con otros que se obtuvieron más recientemente y que serán enviados a publicar en los próximos meses.

Esta tesis está compuesta por dos partes. La primera contiene observaciones acerca del desarrollo de *L. distorta* dentro de la cámara branquial de *U. uruguayensis*, los efectos del parásito sobre el hospedador, y varios aspectos poblacionales de ambos consortes. En la segunda parte se describen los estadios larvales del parásito, en un esfuerzo por mejorar el conocimiento taxonómico del grupo. Por último, se discuten futuras líneas de investigación sobre el consorcio *Leidyia distorta* - *Uca uruguayensis*.



1. INTRODUCCIÓN

1.1. Breve reseña sobre el área de estudio

El estuario del río de la Plata y su frente marítimo forman un gran ecosistema que, junto con las corrientes de Brasil y de Malvinas, condicionan la producción biológica de la Provincia Biogeográfica Argentina (Ieno y Bastida, 1998).

Con una longitud de 300 km y un ancho de entre 40 y 200 km, el río de la Plata descarga en el mar un caudal de alrededor de 20.000 m³/s. La ausencia de barreras en la desembocadura y la gran amplitud del cauce determinan una ancha zona de mezcla entre aguas marinas y dulces. De acuerdo a la salinidad del agua se reconocen tres secciones en el curso del río: una zona interna de agua dulce, una intermedia de agua dulce con influencia marina, y una externa salobre. La zona externa, situada aguas abajo de la línea imaginaria que une Punta Piedras (Argentina) con Punta Brava (Uruguay), conforma un gran estuario de 18.000 km² cuyo tenor salino varía con las mareas, los vientos y el caudal del río. En esta zona se verifica la floculación y precipitación de los sedimentos fluviales en suspensión coloidal. El estuario del río de la Plata es un ambiente que exhibe grandes fluctuaciones de salinidad, turbidez, intensidad lumínica y concentración de oxígeno. En él habitan unas pocas especies de agua dulce, predominando las eurihalinas (Boschi, 1987).

La bahía Samborombón se sitúa sobre la margen sur del estuario. Su costa baja y anegadiza presenta sustratos fangosos formados por arcilla, limo y arena fina. En las zonas mediolitoral superior y supralitoral se desarrolla una comunidad herbácea halófila -el "espartillar"- integrada por las especies *Spartina alterniflora*, *Spartina densiflora*, *Scirpus maritimus*, *Salicornia ambigua* y *Salicornia virginica* (Ringuelet, 1938; Botto e Irigoyen, 1979; Cabrera, 1994). La abundante materia orgánica detrítica producida por el espartillar sostiene densas poblaciones de los cangrejos *Cyrtograpsus angulatus*, *Chasmagnathus granulatus* y *Uca uruguayensis*, de hábitos acuático, anfibio y semiterrestre, respectivamente (Boschi, 1964).

La comunidad macrobéntica del extremo sur de la bahía Samborombón presenta baja diversidad. Ieno y Bastida (1998) hallan 13 taxa en los sedimentos costeros, de los

cuales 7 especies representan 98% de los individuos recolectados. El poliqueto *Heteromastus similis* presentó la densidad más alta (hasta 12.000 ind./m²), seguido por el anfípodo *Corophium insidiosus* (hasta 5.300 ind./m²), los poliquetos *Laeonereis acuta* (hasta 4.500/ ind./m²) y *Polydora ligni* (hasta 700 ind./m²), la almeja amarilla *Mesoderma mactroides* (hasta 200 ind./m²), el cangrejo violinista *Uca uruguayensis* (hasta 140 ind./m²), y por último la almeja navaja *Tagelus gibbus* (hasta 60 ind./m²). *Laeonereis acuta* y *Heteromastus similis* abundan en sustratos de arena fina y fango del intermareal y submareal, en tanto que *Polydora ligni* y *Corophium insidiosus* son exclusivamente submareales y residen en resquicios de sustratos duros en el fondo de los canales de marea. Las dos especies de almejas muestran especificidad por el tipo de alimento y sustrato: *Tagelus gibbus*, consumidor de depósito, vive en sedimentos finos estables de la zona mixohalina, mientras que *Mesoderma mactroides*, de hábito filtrador, habita playas arenosas con marcado dominio marino (Ieno y Bastida, 1998).

La bahía Samborombón es un sitio protegido por la convención RAMSAR desde 1997 (Lingua y Benzaquén, 1998), principalmente por ser un área de alimentación de varias aves playeras migratorias Holárticas (Olrog, 1967; Ieno y Bastida, 1998; Botto *et al.*, 1998; Iribarne y Martínez, 1999). Además, es una importante zona de cría de numerosos peces marinos y estuariales (Boschi, 1987).

1.2. Los cangrejos del género *Uca*

1.2.1. Posición taxonómica

Uca uruguayensis pertenece a la familia Ocypodidae Ortmann, 1884. La mayoría de las especies de esta familia se distribuye en las zonas tropicales y subtropicales, ocupando varios tipos de hábitats costeros y estuariales (Crane, 1975). Entre las características morfológicas más destacables de los Ocypodidae pueden mencionarse: órbitas con márgenes externos a menudo incompletos que abarcan casi todo el borde anterior del caparazón, frente angosta y algo inclinada, y pedúnculos oculares largos y delgados. Tienen hábitos anfibios o semiterrestres y cavan cuevas en las que se refugian. La mayoría de las especies son gregarias y algunos géneros presentan patrones complejos de comportamiento social (Crane, 1975).

Los miembros de la subfamilia Ocypodinae Dana, 1851 poseen caparazón cuadrangular o casi pentagonal en el que apenas se distinguen regiones, maxilipedios III cubriendo completamente la cavidad bucal, abertura branquial aferente densamente bordeada por sedas y quelípedos de diferente tamaño en los machos. Esta subfamilia incluye dos géneros cosmopolitas, *Uca* y *Ocypode*. Los miembros del género *Uca* son conocidos como cangrejos “violinistas”, pues los machos poseen uno de los quelípedos muy desarrollado (violín) y el otro pequeño. Por el contrario, en las hembras los quelípedos son similares y pequeños (Crane, 1975).

Uca uruguayensis fue descrita por Nobili (1901) sobre la base de unos pocos especímenes recolectados en La Sierra, Uruguay. Esta especie se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: caparazón muy convexo, liso, con carena marginal en toda su extensión; márgenes ántero-laterales del caparazón rectos o ligeramente cóncavos; frente contenida cinco veces en el ancho del caparazón; margen suborbital almenado en toda su longitud; pedúnculos oculares largos, con algunas sedas sobre su superficie (Fig. 1, A-B); quelípedo mayor del macho, palma con una hilera oblicua de tubérculos que se extiende desde la cavidad carpal hasta la base del *pollex* y con 2 hileras paralelas, más o menos verticales, próximas a la base del dactilopodito (Fig. 1, C); *manus*, cara externa con gránulos que aumentan de tamaño desde abajo hacia arriba; quelípedos de la hembra de igual o menor tamaño que el quelípedo pequeño del macho; pleonitos IV-VI del macho fusionados, persistiendo un surco entre los pleonitos IV y V (Schmidt de Melo, 1996; 1999).

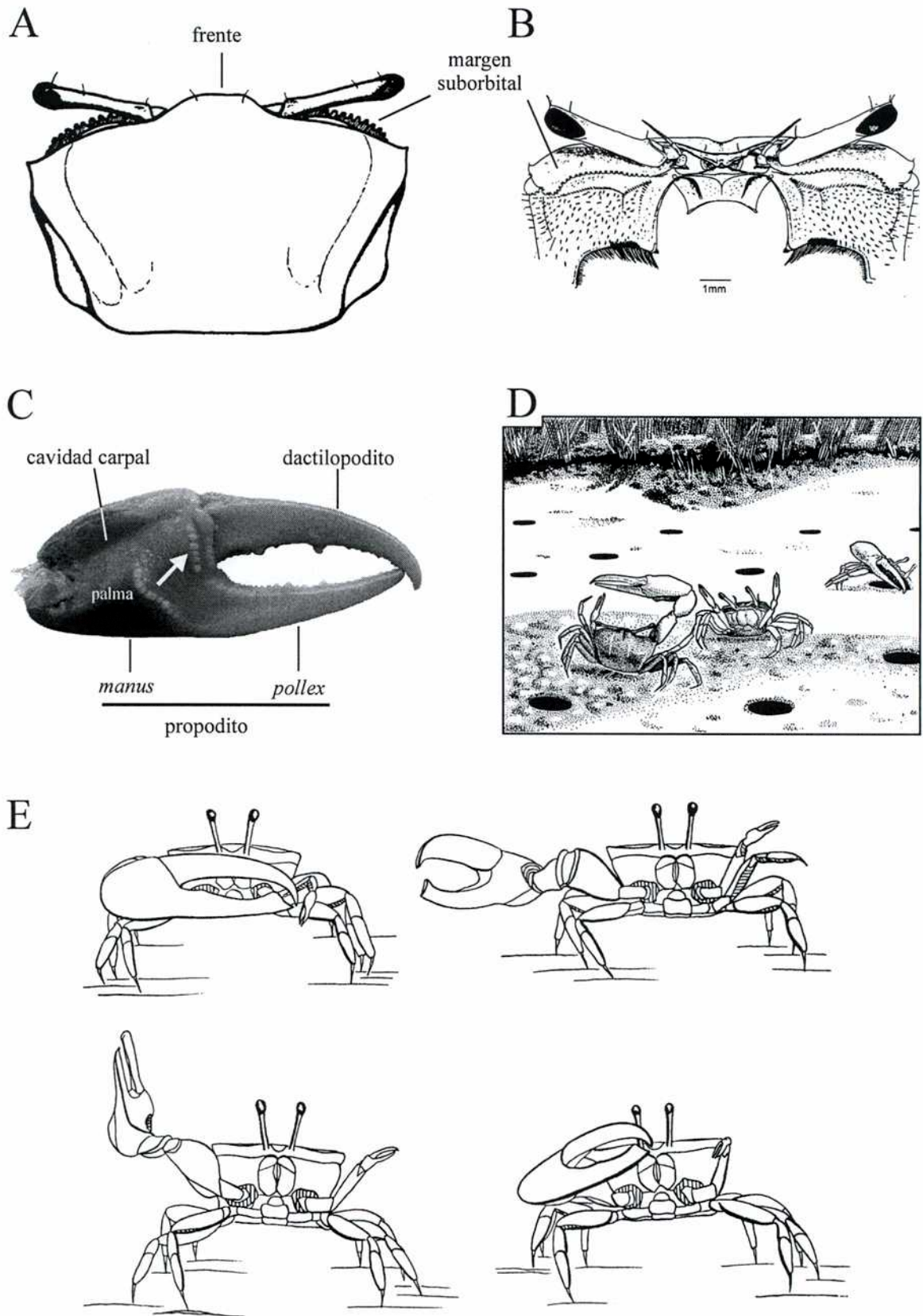


Figura 1. *Uca uruguayensis*. **A.** Caparazón en vista dorsal. **B.** Caparazón en vista anterior (modificado de González López, 1980). **C.** Superficie interna del quelípodo mayor de un ejemplar macho colectado en bahía Samborombón (largo del propodito: 23,6 mm; la flecha indica las hileras paralelas de tubérculos referidas en el texto). **D.** Hábitat en la desembocadura del río Salado, mostrando en primer plano un macho cortejando a una hembra, en segundo plano un macho saliendo de su cueva, y el espartillar al fondo (tomado de Boschi, 1964). **E.** *Uca lactea perplexa*. Secuencia de posiciones del quelípodo mayor del macho durante el “display” de cortejo (tomado de Crane, 1975).

1.2.2. Zoogeografía

El género *Uca* se distribuye en todos los continentes excepto la Antártida, entre los 42°N y los 38°S. Crane (1975) reconoce un total de 62 especies agrupadas en nueve subgéneros. Los subgéneros *Deltuca* (8 especies), *Australuca* (3 especies), *Thalassuca* (3 especies) y *Amphiuca* (2 especies) están confinados a la región Indo-Pacífica, y los subgéneros *Uca* (6 especies), *Minuca* (12 especies) y *Boboruca* (1 especie) a la región Americana. El subgénero *Celuca* incluye 24 especies americanas y 2 indo-pacíficas. Por último, *Afruca* incluye una única especie del oeste de Africa.

En América se conocen 43 especies del género *Uca*, de las cuales 15 se distribuyen sobre el océano Atlántico y 31 sobre el Pacífico (3 especies están en ambas costas). La mayor riqueza específica se encuentra en una pequeña región tropical sobre la costa este del océano Pacífico, con centro en el golfo de Panamá, que cuenta con 30 especies de las cuales 22 son endémicas. Sobre el Atlántico hay 3 especies en las costas templadas de los EE.UU., 5 ó 6 en Florida subtropical, 6 en la costa estadounidense del golfo de México, 12 desde México y el Caribe hasta Rio de Janeiro, 5 ó 6 en el sur del Brasil y una única especie, *Uca uruguayensis*, en Uruguay y Argentina (Crane, 1975). Boschi (2000), en una recopilación zoogeográfica, menciona 12 especies del género *Uca* de la Provincia Caribeña, 8 de la Brasileña, 8 de la Argentina y ninguna de la Provincia Magallánica.

Crane (1975) explica la evolución y biogeografía del género *Uca* sobre la base del comportamiento y morfología de sus especies. Las especies indo-pacíficas, excepto las del subgénero *Celuca*, serían las más primitivas; éstas habitan el intermareal inferior, presentan comportamientos reproductivos poco elaborados y morfología simple. Por el contrario, las especies americanas habitan el intermareal superior, presentan un comportamiento reproductivo elaborado y características morfológicas más complejas. Basándose en esta dicotomía, Crane (1975) considera que el género se originó en la región Indo-Pacífica y especula que las especies americanas podrían descender de poblaciones que migraron a lo largo del estrecho de Bering durante el Terciario temprano. Migraciones posteriores en sentido opuesto podrían explicar la presencia de dos especies de *Celuca*, subgénero de origen americano, en la región Indo-Pacífica (Crane, 1975). Más recientemente, Levinton *et al.* (1996) presentaron una nueva

hipótesis filogenética basada en el análisis del ADN ribosomal 16S. Los cladogramas obtenidos por estos autores sugieren, en oposición a la hipótesis clásica, que el grupo ancestral es americano y que la complejidad comportamental evolucionó independientemente en América y en el Indo-Pacífico. El subgénero *Celuca*, presente en ambas regiones, sería polifilético y la similitud de sus especies se habría alcanzado por evolución convergente. Una hipótesis similar es propuesta por Rosenberg (2001) sobre la base de cladogramas obtenidos por técnicas numéricas. Este autor plantea que varios de los caracteres considerados hasta el momento como avanzados ya estaban presentes en los cangrejos ancestrales.

Entre las especies americanas del género, *U. uruguayensis* es la que alcanza latitudes más australes (Crane, 1975). Esta especie habita las costas del Atlántico occidental, desde Rio de Janeiro, Brasil, hasta la laguna costera de Mar Chiquita, Argentina (Boschi, 1964). La población permanente más austral de *U. uruguayensis* se encuentra en Punta Rasa (36°19'S, 56°47'W), en el extremo sur de la bahía Samborombón, estuario del río de la Plata. La población de la laguna Mar Chiquita (37° 46'S, 57° 27'W) es inestable, con abundancias que varían en el tiempo (Boschi, 1964; Spivak *et al.*, 1991). Además se han encontrado algunos especímenes aislados aún más al sur, en Puerto Quequén (38° 35'S, 58° 42'W) (Boschi, 1964; Daniel Roccatagliata, com. pers.).

1.2.3. Cuevas

Casi todos los cangrejos violinistas se distribuyen en zonas cálidas, habitan la franja intermareal de bahías y estuarios, y requieren de sustratos fango-arenosos para cavar sus cuevas y alimentarse (Fig. 1, D). En zonas tropicales las poblaciones de *Uca* están por lo común asociadas a las costas de manglares, en tanto que en zonas templadas se las encuentra relacionadas con pastizales halófilos de *Spartina* sp. Las mareas son un factor abiótico clave para la vida de *Uca*. Usualmente los animales pasan el período de marea alta dentro de sus cuevas, emergiendo solamente cuando éstas quedan expuestas durante la bajante (Crane, 1975). La mayoría de los cangrejos del género *Uca* cavan cuevas simples más o menos verticales, o bien en forma de "J" o "L" (Crane, 1975; Montague, 1980). Las cuevas ubicadas cerca del nivel de marea alta suelen ser más profundas que

aquellas situadas en la zona baja de la playa. Los túneles pueden tener ensanchamientos o una cámara terminal, pero rara vez bifurcaciones o más de una entrada.

Un cangrejo que por cualquier circunstancia pierde su cueva tiene pocas dificultades en encontrar otra. Los biotopos tienen normalmente más cuevas que cangrejos, ya que algunos individuos se desplazan a otros territorios. En caso de no encontrar cuevas disponibles, un cangrejo puede excavar una nueva en unos pocos minutos (Crane, 1975). Los cangrejos excavan con los pereiópodos y depositan el material removido sobre la playa en forma de bolitas compactas (Crane, 1975). Los individuos muy jóvenes no construyen sus propias cuevas, sino que se resguardan dentro de las de los adultos en caso de peligro, o bien se hunden en el barro blando de la orilla. La construcción de cuevas comienza cuando los cangrejos están entre el 3ro. y el 5to. estadio (Herrnkind, 1968; Montague, 1980). Las primeras cuevas son superficiales y están ubicadas cerca de la línea de bajamar (Crane, 1975).

Muchas especies del género *Uca* obturan la boca de la cueva con un tapón formado del mismo sustrato, momentos antes de que las cubra la marea (Crane, 1975). Esto permite, al menos en ciertos casos, mantener una columna de aire dentro de las cuevas cuando éstas quedan bajo el agua (ver Wolfrath, 1992a; de la Iglesia *et al.*, 1994).

La capacidad de construir cuevas permitió a los cangrejos violinistas conquistar el ambiente semiterrestre. Éstas les proveen de protección contra temperaturas extremas y refugio frente a los depredadores aéreos y acuáticos. El fondo de la cueva conserva agua o humedad durante la marea baja. Los cangrejos regresan a la cueva cada 10 a 30 minutos durante los períodos de alimentación en la superficie, posiblemente para renovar el agua de la cámara branquial perdida por transpiración y por las actividades de alimentación (Montague, 1980). La muda de los cangrejos violinistas tiene lugar dentro de las cuevas, las que proveen un ambiente húmedo y libre de disturbios (Montague, 1980).

Las cuevas son el centro de un territorio que provee alimento, protección y oportunidades de apareamiento (Crane, 1975). Los machos de algunas especies erigen, cerca de la entrada de sus cuevas, ciertas estructuras accesorias que tendrían la función de llamar la atención de las hembras receptivas que deambulan sobre la playa. Por ejemplo, *U. musica* construye pantallas de arena en forma de escudo (Christy *et al.*, 2001), mientras que *U. beebei* erige pilares de lodo (Backwell *et al.*, 1995). Estas

estructuras funcionarían como “trampas sensoriales”, dado que las hembras deambulantes tienden por naturaleza a refugiarse detrás de cualquier objeto que sobresale de la superficie de la playa (Christy, 1995).

La actividad excavatoria de los cangrejos que habitan la zona intermareal puede modificar la composición de los sedimentos y de esta manera influir sobre la abundancia y distribución de otros organismos (Botto e Iribarne, 1999, 2000). Al excavar, los cangrejos del género *Uca* exponen en la superficie material orgánico enterrado, permitiendo su descomposición en medio aerobio y la reentrada de los nutrientes al ecosistema estuarial (Montague, 1982). Las cuevas de *Uca* aumentan el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre el sedimento y el aire (Wolfrath, 1992a) y a la vez ventilan sustancias tóxicas tales como el sulfuro de hidrógeno (Katz, 1980), favoreciendo el crecimiento del espartillar (Montague, 1982). En la bahía Samborombón, *Uca uruguayensis* remueve 678,9 g de sedimento por metro cuadrado y por día. La actividad excavatoria de este cangrejo disminuye la estabilidad del sustrato, en tanto que aumenta su penetrabilidad, su contenido de agua y su tenor de materia orgánica (Botto e Iribarne, 2000).

1.2.4. Alimentación

La mayor parte de las especies de *Uca* se alimentan de las partículas orgánicas contenidas en el fango. Para ello raspan repetidamente la superficie del sustrato, los machos con el quelípodo menor y las hembras con ambos quelípedos alternativamente. El material recolectado es llevado al área oral y atrapado por las largas sedas del maxilipodio I. Inmediatamente las sedas del maxilipodio II presionan sobre las del primero y la región es inundada por agua proveniente de las cámaras branquiales. El maxilipodio II ejerce luego un movimiento vibratorio lateral de barrido que libera las partículas más gruesas retenidas por el maxilipodio I, atrapándolas mediante unas sedas en forma de cuchara. De esta manera, solo quedan entre las sedas del maxilipodio I las partículas alimenticias y las partículas minerales más finas. Desde allí, las sedas en forma de peine de las maxilas conducen el material a las mandíbulas. Mientras tanto los maxilipodios II, cada vez que alcanzan los extremos laterales de sus trayectorias de barrido, se apartan de los maxilipodios I y en este instante las partículas inorgánicas pesadas son lavadas hacia abajo y hacia atrás, para ser depositadas en la base de la

cavidad bucal. En este sitio se va formando un cúmulo de material que va aumentando a medida que el animal se alimenta, y que es retirado periódicamente por el quelípodo menor y depositado en el sustrato como un pequeño “pellet de alimentación” (Miller, 1961; Crane, 1975).

Además de ingerir detritos y microbios contenidos en el fango, los cangrejos violinistas pueden complementar su dieta con algas macroscópicas, plantas vasculares en descomposición, heces de mamíferos, y restos de peces y artrópodos (Crane, 1975; Montague, 1980; Wolfrath, 1992b).

1.2.5. Adaptaciones al medio semiterrestre

El medio semiterrestre expone a los cangrejos violinistas a temperaturas letales y a la pérdida de agua por transpiración. La capacidad de las diferentes especies para enfrentar estos factores está correlacionada con la preferencia de hábitat: aquellas que viven en zonas más alejadas de la orilla soportan temperaturas más altas y presentan menores tasas de desecación que las que habitan más próximas al agua (Edney, 1961). Las especies de *Uca* de las zonas tropicales no toleran temperaturas inferiores a 5°C o superiores a 45°C. Si bien en condiciones naturales los cangrejos están expuestos con frecuencia a temperaturas cercanas al nivel letal superior, ellos logran mantener su cuerpo más frío que el entorno por transpiración. Sin embargo, la transpiración puede proteger a los cangrejos solo por cortos períodos, debido a que sufren deshidratación. Según Edney (1961), sería adaptativo para un cangrejo expuesto a altas temperaturas transpirar intensamente al comienzo y luego reducir al mínimo la pérdida de agua. Este tipo de respuesta se ha observado en *U. inversa* de Mozambique, donde se la encuentra en las zonas más arenosas y relativamente secas de las costas de manglares (Edney, 1961).

Los cangrejos violinistas toleran amplias variaciones de salinidad, manteniendo estables los niveles osmóticos e iónicos de la hemolinfa. Algunas especies de *Uca* prefieren hábitats cercanos al mar abierto, mientras que otras toleran salinidades tan bajas como de 1‰ (Crane, 1975). Un caso extremo es el de *U. subcylindrica*, especie restringida a hábitats semiáridos de Texas y el noreste de México, en los que soporta salinidades de hasta 90 ó 100‰ (Rabalais y Cameron, 1985; Thurman II, 1985).

Las especies del género *Uca*, al igual que otros Ocypodidae, exhiben adaptaciones anatómicas y comportamentales para la respiración aérea. Poseen cámaras branquiales amplias, parcialmente divididas por un repliegue horizontal que delimita dos espacios, el branquial (inferior) y el pulmonar (superior) (Taylor y Taylor, 1992). La cámara branquial retiene algo de agua, elemento indispensable para el funcionamiento de las branquias y la selección de partículas alimenticias. Las branquias de *Uca* tienen una estructura similar a las de otros cangrejos terrestres. Los espacios interlamelares son amplios, y el canal marginal de las laminillas es rígido para proveer soporte mecánico. Alrededor de 80% del epitelio branquial es grueso, rico en mitocondrias y capaz de realizar transporte activo de iones (Rabalais y Cameron, 1985).

Las branquias de *U. uruguayensis* son pequeñas. El canal marginal de las laminillas no participa del intercambio gaseoso, al contrario de lo que ocurre en el cangrejo simpátrido *Chasmagnathus granulatus*, de hábito anfibio (Luquet *et al.*, 1995; 2000). *U. uruguayensis* puede hiperregular o hiporregular el sodio, dependiendo de la salinidad del medio (Luquet *et al.*, 1992); conforme a ello presenta 65% de la quinta branquia y 80% de la sexta y séptima branquias cubiertos por epitelio especializado para el bombeo de iones (Luquet *et al.*, 1995). La cara interna del branquiostegito de *U. uruguayensis* posee, alrededor de su perímetro y sobre el nivel de las branquias, una cresta horizontal incipiente, dentro de la cual corre un importante vaso sanguíneo que conduce la hemolinfa desde la región pulmonar al seno pericárdico (obs. pers.). Antes de que suba la marea *Uca uruguayensis* obtura la boca de la cueva, que entonces mantiene una cámara de aire en su interior. Los cangrejos siguen activos durante la pleamar, acarreado "pellets" de sustrato de un lado hacia otro de la cueva. Por el contrario, despliegan poca o nula actividad en caso de inundarse la cueva por accidente. Esto sugiere que *U. uruguayensis* necesita estar fuera del agua para realizar un intercambio gaseoso eficiente (de la Iglesia *et al.*, 1994). Asimismo, hay pruebas indirectas de que también *Uca tangeri* respira en medio aéreo (Wolfrath, 1993). Se ha observado que el agua del fondo de las cuevas de esta especie tiene alto contenido de nitratos y bajo de oxígeno. Por lo tanto, cuando las cuevas están cerradas, los cangrejos deben hacer uso del oxígeno del aire que queda atrapado. Durante el invierno las cuevas permanecen obturadas, pero aproximadamente una vez por semana son abiertas para reponer el oxígeno consumido. El agua estancada en el fondo de las cuevas es utilizada solo para mantener húmeda la cámara branquial (Wolfrath, 1993).

1.2.6. Reproducción

Bliss (1968) sugiere que la evolución de los cangrejos hacia la vida semiterrestre fue acompañada de una dependencia creciente de los estímulos visuales y acústicos para la atracción de los sexos. La cópula de los cangrejos del género *Uca* tiene lugar luego de un intrincado cortejo en el que los machos agitan el quelípodo mayor (“waving” en inglés, Fig. 1, E) y producen varias señales acústicas (Crane, 1975; Montague, 1980; Salmon, 1983). Los despliegues del cortejo son característicos de cada especie.

Las especies del género *Uca* pueden agruparse en dos categorías: aquellas de frente ancha, distribuidas principalmente en América, y las de frente angosta, distribuidas en su mayoría en la región Indo-Pacífica (Crane, 1957). En las especies de frente ancha, los machos atraen a las hembras hacia sus cuevas ejecutando un repertorio de complejas señales visuales y acústicas. La hembra receptiva selecciona un macho, en cuya cueva tiene lugar la cópula. El macho abandona la cueva luego del desove, en tanto que la hembra permanece en ella incubando los huevos (Salmon, 1987). Christy (1983) concluye que las hembras de *U. pugilator* eligen a aquellos machos que poseen cuevas ubicadas en el sector más alto de la playa. En las especies de frente angosta, son las hembras las que defienden sus cuevas, sitio en que también se aparean e incuban la puesta. Los machos realizan un despliegue (“waving”) muy sencillo que está más asociado a contextos agonísticos que al cortejo. Los machos deambulan visitando a las hembras para solicitarles la cópula. Ésta es breve y ocurre sobre la playa, cerca de la cueva de la hembra (Salmon, 1987). Otras especies, sin embargo, exhiben un comportamiento intermedio entre los ya mencionados para cada grupo (Crane, 1957). Por ejemplo, las hembras de *U. beebei* y de *U. lactea* pueden copular en la superficie y luego incubar en sus cuevas, o bien copular e incubar dentro de las cuevas de los machos. La última modalidad es adoptada por las hembras que fueron desalojadas de sus cuevas por un macho ambulante durante un encuentro agonístico (Murai *et al.*, 1987; Christy y Schober, 1994). Asimismo, la especie *U. thayeri* de Florida, si bien más emparentada con el grupo de frente ancha, presenta algunas similitudes comportamentales y ecológicas con el grupo de frente angosta; sería éste un caso de convergencia evolutiva (Salmon, 1987).

Las hembras de muchos cangrejos marinos se aparean poco tiempo después de la muda, antes de que se les endurezca la cutícula. Por el contrario, los cangrejos semiterrestres tales como los del género *Uca* se aparean durante la intermuda, lo que disminuye el riesgo de deshidratación y de daño mecánico (Montague, 1980). Las hembras de los Ocypodidae no pueden recibir espermátóforos a menos que sus opérculos genitales estén descalcificados (Hartnoll, 1969). En los cangrejos *Uca* de frente ancha, la descalcificación de los opérculos ocurre momentos antes de la ovulación y está sincronizada con los ciclos de mareas. Por el contrario, las especies de frente angosta tienen siempre los opérculos descalcificados y pueden ser fecundadas en cualquier momento (Salmon, 1987). Durante el acoplamiento la hembra de *Uca* se coloca parcialmente debajo del macho y cada consorte sujeta al otro con sus patas anteriores en una especie de abrazo. La hembra sostiene casi todo el peso de la pareja sobre los tres últimos pares de pereiópodos (Bliss, 1968). Si bien la mayoría de las actividades de los cangrejos violinistas, por ej., alimentación, excavación, lucha, exhibición y apareamiento, ocurren por lo común durante el día, en algunas poblaciones de zonas templadas la cópula ocurre también durante la noche, quizás como adaptación a una estación reproductiva más corta que en regiones cálidas (Montague, 1980).

Las hembras grávidas del género *Uca* llevan masas de varios miles de huevos adheridos a sus pleópodos (hasta 300.000 en *U. pugnax*; Montague, 1980). Los cangrejos de frente ancha y de frente angosta presentan estrategias reproductivas diferentes. Las hembras de frente ancha se alimentan por largos períodos entre puesta y puesta, durante los cuales acumulan grandes reservas de energía que son utilizadas para producir desoves voluminosos. Las masas de huevos sobresalen del abdomen, y por lo tanto quedarían expuestas a la desecación y al daño mecánico, si no fuera porque las hembras interrumpen su alimentación para incubar dentro de las cuevas. Por el contrario, las hembras de frente angosta se alimentan sin interrupción sobre la playa al tiempo que incuban. La energía obtenida, en lugar de acumularse, se destina a la producción de desoves frecuentes que contienen comparativamente pocos huevos. Estas puestas de pequeño volumen quedan cubiertas por el abdomen, protegidas de la desecación y el daño mecánico (Henmi, 2003).

Luego de dos o tres semanas de incubación las hembras ovígeras liberan las zoeas, usualmente durante la noche (Montague, 1980). En al menos 17 especies de *Uca* la cópula, el desove y la incubación aparentan estar coordinados con el ciclo de mareas

(Christy, 1982). Las hembras de *U. pugilator* copulan una vez por mes, 4 ó 5 días antes de las mareas vivas (o de sicigia) semimensuales. En la población existen dos grupos de hembras que se aparean durante mareas de sicigia alternativas. Las hembras fertilizadas permanecen en las cuevas incubando sus desoves durante aproximadamente 13 días. Al momento de la eclosión de los huevos, las hembras salen de las cuevas y liberan las zoeas en la orilla, 7 días antes de la siguiente marea de sicigia.

Christy (1978) postuló que la sincronización de la reproducción con el ciclo de mareas permite que las larvas megalopas (último estadio larval) de *U. pugilator* sean devueltas al estuario por corrientes de máxima intensidad, durante las sicigias. Más tarde Christy (1982) descartó esta hipótesis, al verificar que las megalopas de *U. pugnax* y *U. pugilator* retornaban al estuario durante las mareas altas nocturnas, fueran o no de sicigia. En cambio, destacó que las zoeas son liberadas antes de la ocurrencia de las mareas más altas, seguidas de bajantes nocturnas muy pronunciadas. Esto último permitiría que las zoeas sean transportadas rápidamente hacia el océano evitando factores de mortalidad, tales como alta temperatura, baja salinidad o predación. Los resultados obtenidos en trabajos posteriores sustentan esta segunda hipótesis (ver Christy y Stancyk, 1982; Christy, 1986; Morgan y Christy, 1994).

Los ritmos de eclosión de los cangrejos intermareales varían entre puntos geográficos con distintos regímenes de mareas. Si se transfieren hembras de *Uca thayeri* a una playa con distinta periodicidad de mareas, ellas adoptan el ritmo de eclosión de la población local de la especie (Weaver y Salmon, 2002). Resultados similares fueron descritos para *U. pugilator* y otros cangrejos intermareales (Morgan, 1996; Weaver y Salmon, 2002). Tal plasticidad fenotípica permite a los cangrejos liberar sus zoeas en el momento que resulta más ventajoso en cada localidad de su área de distribución.

Rieger (1996) estudió el desarrollo larval de *U. uruguayensis* en condiciones de laboratorio a 25°C. Al igual que en otras especies de la familia Ocypodidae (Salmon, 1987; Rieger, 1996), se sucedieron 4-6 estadios zoea y un estadio megalopa. La muda a megalopa ocurrió entre los 18 y 24 días posteriores a la eclosión de los huevos.

1.2.7. Dinámica poblacional

Existen solo algunos estudios detallados sobre la estructura y dinámica de las poblaciones de cangrejos violinistas. *U. pugilator* presenta dos cohortes superpuestas a

lo largo del año y tres cohortes inmediatamente después de la estación de reproducción (Colby y Fonseca, 1984). *U. subcylindrica* muestra un reclutamiento estacional muy marcado y estructura poblacional bimodal (Thurman II, 1985). *U. arcuata* vive por lo menos tres años y medio, y su estructura poblacional es polimodal (Otani *et al.*, 1997).

Las proporciones de machos halladas en diferentes poblaciones de *Uca* son muy heterogéneas: 63% para *U. panacea* y 52% para *U. rapax* en Texas (según Spivak *et al.*, 1991), 39% para *U. pugilator* en Carolina del Norte (Colby y Fonseca, 1984), 53% y 59% para *U. pugnax* en Georgia y Massachussets, respectivamente (Wolf *et al.*, 1975; Valiela *et al.*, 1974), entre otros ejemplos. Montague (1980) advierte que las desviaciones de la razón de sexos 1:1 pueden ser un artificio de las técnicas de muestreo, de la heterogeneidad del hábitat y del diferente comportamiento de machos y hembras. Sin embargo, Colby y Fonseca (1984) afirmaron haber empleado un método de muestreo que les permitió capturar ambos sexos por igual. Indicaron además que la proporción de machos es más baja en las clases de tamaño cercanas a la talla a las que las hembras alcanzan la madurez, debido a que éstas retrasan el crecimiento durante la época reproductiva.

La dinámica poblacional de *U. uruguayensis* fue estudiada por Spivak *et al.* (1991) en la albufera Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires. Los cangrejos están activos durante todo el año excepto en el invierno, estación en que las cuevas permanecen cerradas. Estos autores observaron una correlación positiva entre el tamaño de los individuos y la proporción de machos, variando esta última entre 50 y 90%. La estructura de la población se caracteriza por la coexistencia de 2 ó 3 cohortes. El período de reproducción se extiende desde diciembre a marzo. Los cangrejos son reclutados principalmente en abril, y crecen lentamente durante el otoño e invierno. En primavera el crecimiento se acelera, de modo que para enero los cangrejos alcanzan un tamaño promedio de 6 mm. Las hembras del año son ovígeras por primera vez en febrero, luego de un cese temporario del crecimiento. Los cangrejos viven hasta el final del segundo verano, sobreviviendo dos estaciones reproductivas. La longevidad, incluidos los estadios larvales, fue estimada en 2 años. Este valor coincide con la longevidad media sugerida por Montague (1980) para *U. pugnax*, *U. minax* y *U. pugilator* de las costas templadas del Atlántico en EE.UU.

1.2.8. Predadores de *U. uruguayensis* en la bahía Samborombón

La bahía Samborombón alberga varias especies de aves residentes y además es visitada por un número importante de aves migratorias. Iribarne y Martínez (1999) destacan que las especies migratorias *Pluvialis dominica*, *P. squatarola*, *Arenaria interpres* y *Numenius phaeopus* predan intensamente sobre *U. uruguayensis*, a orillas del arroyo San Clemente. Otras aves que también predan sobre *Uca uruguayensis* en la bahía Samborombón son *Sterna nilotica*, *Larus maculipennis*, *Hilatopus melanurus*, *Pitangus sulphuratus* y *Charadrius falklandicus*.

Daleo *et al.* (2003) observaron que *U. uruguayensis* puede ser predado por el cangrejo simpátrido *Chasmagnathus granulatus*, en ciertas partes de la playa habitadas por ambas especies. Además afirman que, a través de la predación, la presencia de *Chasmagnathus granulatus* modifica el uso de los hábitats por parte de *U. uruguayensis*.

1.3. Los Isopoda Bopyridae (Suborden Epicaridea)

Los Isopoda del suborden Epicaridea son parásitos de otros crustáceos. Las hembras adultas sufren transformaciones morfológicas muy diversas; en casos extremos llegan a ser un mero saco repleto de huevos o larvas, desprovisto de segmentación y apéndices. Por el contrario, los machos retienen el aspecto típico de un isópodo de vida libre. El ciclo de vida de los Epicaridea comprende dos hospedadores (Fig. 2). El primer estadio, la larva epicarídea, abandona el marsupio materno y nada hasta fijarse a un copépodo de vida libre del orden Calanoida. Esta larva se alimenta de hemolinfa, muda al estadio micronisquia y permanece sobre el copépodo hasta que alcanza el estadio criptonisquia. Esta última larva abandona el copépodo en busca del hospedador definitivo, un crustáceo decápodo. Una vez establecida, la criptonisquia muda a un estadio neutro (*bopyridium*) y luego se diferencia en hembra, o bien en macho en caso de existir ya una hembra sobre el hospedador. Por lo general, el hospedador final alberga una hembra acompañada por uno o más machos diminutos (O'Brien y van Wyk, 1985).

Los Epicaridea incluyen cuatro familias: Bopyridae Rafinesque, 1815; Dajidae Sars, 1882; Entoniscidae Müller, 1871 y Liriopsidae Bonnier, 1900. Este capítulo considerará solamente la familia Bopyridae, pues a ella pertenece *Leidyia distorta*.

Los Bopyridae y los isópodos Cymothoidea (parásitos de peces) tendrían un mismo ancestro en común. A partir de esta especie ancestral habría surgido una línea de descendientes que se especializó cada vez más en succionar la hemolinfa de los crustáceos, dando lugar a los bopíridos actuales (Dreyer y Wägele, 2001).

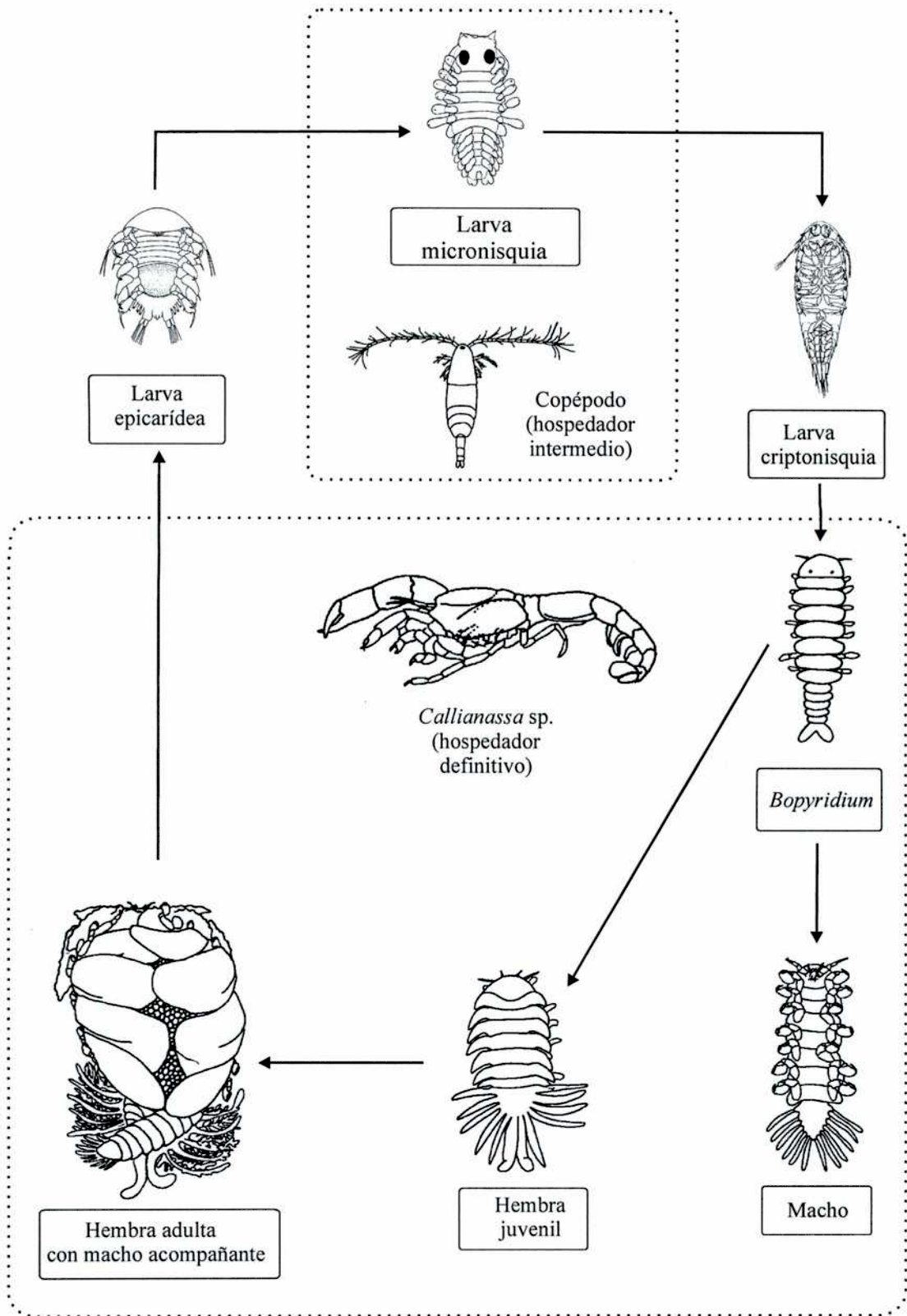


Figura 2. Ciclo de vida de *Ione thoracica*, bopírido que infesta la cámara branquial de *Callianassa* sp. (modificado de Janssen y Brandt, 1994).

1.3.1. Distribución geográfica

La distribución geográfica de los bopíridos fue recopilada por Markham (1986) (Fig. 3). La mayor cantidad de especies se encuentra en la región Indo-Pacífica tropical y subtropical. La segunda región con mayor riqueza específica corresponde a la costa atlántica de los EE.UU. y del Caribe. Una tercera concentración tiene lugar en aguas templadas de Europa. El Pacífico oriental alberga un bajo número de especies en todas las latitudes. Se conocen muy pocas especies en el Atlántico Sur, sobre las costas de América y África. Los bopíridos reflejan la distribución de sus hospedadores decápodos, que presentan mayor diversidad en los trópicos, especialmente en la región Indo-Pacífica. Esta distribución contrasta con la distribución general de los isópodos, que son más numerosos en aguas templadas y frías (Abele, 1982).

A pesar del amplio intervalo batimétrico en que habitan los decápodos, los bopíridos están restringidos a aguas poco profundas. Solo una especie ha sido descrita de profundidades mayores a los 4.000 m y otras dos fueron halladas a más de 2.000 m (Markham, 1986).

El bopírido que se estudia en esta tesis, *Leidyia distorta*, se distribuye desde New Jersey, EE.UU. hasta bahía Samborombón, Argentina, infestando cinco especies del género *Uca* (familia Ocypodidae) y a *Ucides cordatus* (familia Grapsidae), todos habitantes de la franja intermareal de ambientes mixohalinos.

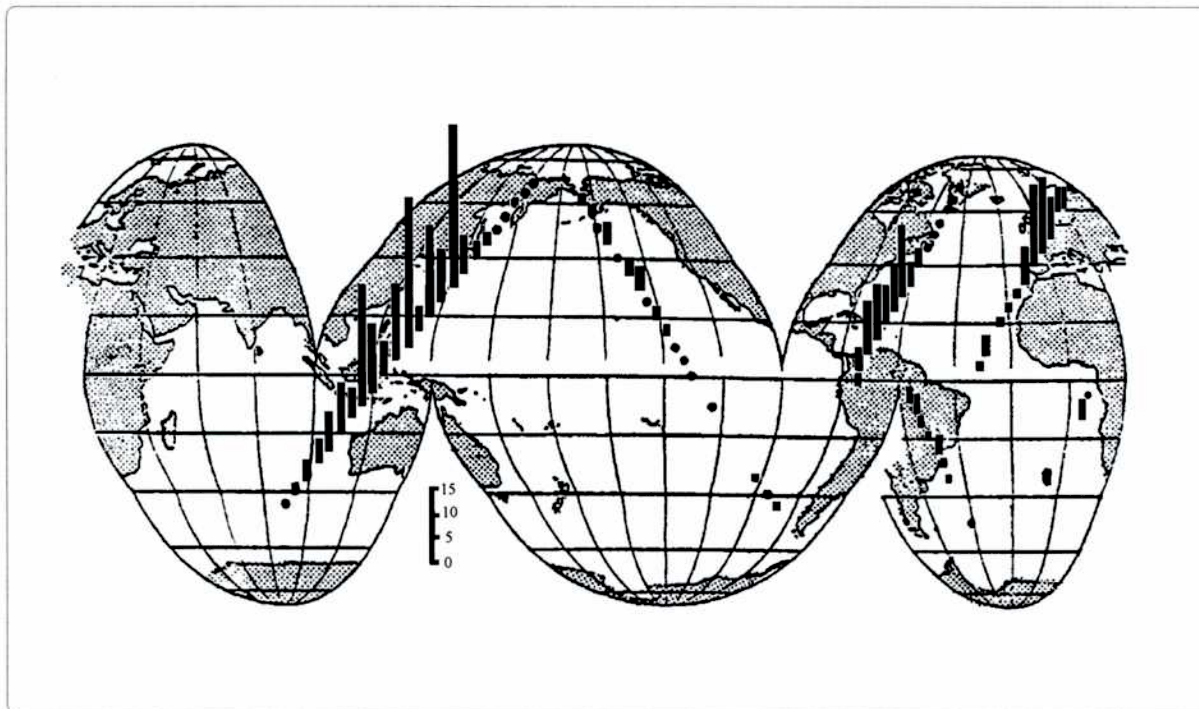


Figura 3. Distribución mundial de las 469 especies de Isopoda Bopyridae conocidas. La altura de cada barra representa el número de especies en un intervalo de 5° de latitud (tomado de Markham, 1986).

1.3.2. Especificidad parasitaria

Los Bopyridae presentan una especificidad marcada, aunque no absoluta, por sus hospedadores. Distintos bopíridos pueden infestar al mismo hospedador. Por ejemplo, el cangrejo ermitaño *Pagurus bernhardus* es infestado por *Pseudione hyndmanni* en las costas de Francia y por *Pseudione proxima* en las de Escandinavia y Dinamarca, en tanto que la langosta excavadora *Callinassa subterranea* es infestada por *Ione thoracica* y *Pseudione callianassae* en el golfo de Nápoles (Bourdon, 1968). Asimismo, las langostas excavadoras *Notiax brachyophthalma* y *Neotrypaea uncinata* hospedan respectivamente dos y tres especies de Bopyridae en las costas de Chile (Stuardo *et al.*, 1986a,b; Muñoz, 1997). Algunos bopíridos infestan distintos hospedadores, lo que les permite alcanzar una amplia distribución geográfica. Por ejemplo, *Gyge branchialis* parasita a *Upogebia stellata*, *U. deltaura*, *U. pusilla* y *Callinassa thyrrena* en los mares europeos (Bourdon, 1968). *Leidyia distorta* infesta a *Ucides cordatus* y varias especies de *Uca* a lo largo de la costa atlántica, desde los EE.UU. hasta la desembocadura del río de la Plata (Bourdon y Bowman, 1970; Roccatagliata y Torres Jordá, 2002).

1.3.3. Alimentación

Los bopíridos hembra son hematófagos; con sus mandíbulas estiliformes perforan la pared del branquiostegito de sus hospedadores, más raramente la pared del abdomen. La hemolinfa es aspirada por un mecanismo de succión faríngea (Cals, 1966). Bursey (1978) observó que las hembras adultas de *Munidion irritans* tienen el labro y el labio modificados para formar un cono que rodea las mandíbulas, largas y en forma de lanza. Éstas perforan la cutícula interna del branquiostegito del hospedador, la langostilla *Munida iris*, produciendo dos heridas puntiformes. Walker (1977) notó que *Probopyrus pandalicola* se alimenta en forma discontinua, perforando nuevamente la cutícula interna del branquiostegito del camarón *Palaemonetes pugio* en cada episodio de alimentación. Las piezas bucales de *Stegias clibanarii*, un bopírido abdominal,

penetran la pared latero-dorsal del pleon del hospedador, el cangrejo ermitaño *Clibanarius tricolor* (McDermott, 2002).

Si bien se acepta que los bopíridos macho se nutren de la hemolinfa de las hembras que acompañan, no existen aún evidencias que demuestren tal modo de alimentación. Los experimentos con aminoácidos radiactivos realizados por Walker (1977) sugieren que el macho de *Probopyrus pandalicola* no se alimenta, o que lo hace en forma esporádica. Luego de 24 horas de inyectado el radioisótopo en el hospedador, los parásitos hembra habían incorporado gran cantidad de radiactividad mientras que los machos acompañantes no mostraban radiactividad alguna.

1.3.4. Fijación de las larvas criptonisquias

Las larvas criptonisquia pueden desplazarse grandes distancias, ya sea en forma activa o pasiva, antes de encontrar al hospedador definitivo (Beck, 1979, 1980b; Anderson y Dale, 1989; Owens y Rothlisberg, 1991). Una vez sobre el hospedador, la criptonisquia se fija en el lugar en el que se desarrollará hasta adulto, o bien sobre un lugar transitorio. Por ejemplo, la criptonisquia de *Ione thoracica* se establece sobre el abdomen de *Callinassa laticauda*, para luego mudar y migrar hacia la cámara branquial, donde crece hasta hembra adulta (Bourdon, 1968). Se han observado criptonisquias intratisulares en camarones de la familia Palaemonidae, aunque no se conoce a ciencia cierta si son viables (Beck, 1980a; Schuldt y Damborenea, 1988; Anderson, 1990; Masunari *et al.*, 2000).

Por lo general, las criptonisquias invaden a los hospedadores en sus primeros estadios de vida (Caroli, 1928; Bourdon, 1968; Owens y Glazebrook, 1985; Schuldt *et al.*, 1988; Leija-Tristán y Salazar-Vallejo, 1991). En algunos casos menos frecuentes también invaden a individuos adultos (Pérez, 1934; Reverberi y Pitotti, 1942; Bourdon, 1968; McDermott, 1991).

1.3.5. Ubicación de los bopíridos adultos en los hospedadores

Los bopíridos adultos pueden situarse sobre distintas áreas de sus hospedadores. Aquéllos de las subfamilias Pseudioninae, Orbioninae, Ioninae y Bopyrinae viven en la

cámara branquial de cangrejos y camarones excavadores (“mud shrimps”) (Fig. 4, A) Los Hemiarthrinae, que infestan camarones, se alojan primero dentro de la cámara branquial y luego migran para establecerse sobre la superficie ventral o dorsal del abdomen (Fig. 4, B-D). Los Athelginae y los Phyllodurinae son parásitos abdominales de cangrejos ermitaños y camarones excavadores del género *Upogebia*. Las hembras adultas de *Athelges* se fijan de espaldas sobre el hospedador, quedando el marsupio hacia arriba, lo que le permite expandirse sin impedimentos. Los Entophilinae se alojan en la cavidad visceral de *Munida* spp. envueltos por una membrana con un orificio que comunica con el exterior. Esta envoltura recuerda a la de los Entoniscidae, endoparásitos de Brachyura y Anomura (Adkison y Collard, 1990).

La mayoría de los bopíridos branquiales se alojan indistintamente en la cámara derecha o izquierda del hospedador. Salvo excepciones, sólo una hembra adulta puede desarrollarse en cada cámara branquial, y es raro encontrar dobles infestaciones (una hembra adulta en cada cámara; Fig. 4, A) (Trilles, 1999). Las especies de los géneros *Asymmetrione* y *Bopyrissa* parasitan cangrejos ermitaños y se ubican casi siempre en la misma cámara, ya sea la derecha o la izquierda. También se observan infestaciones asimétricas en las langostillas *Munida subrugosa* y *M. gregaria* (Rayner, 1935) y en el centollón *Paralomis granulosa* (Roccatagliata y Lovrich, 1999).

Cash y Bauer (1993) demostraron mediante filmaciones que la hembra de *Probopyrus pandalicola* mantiene su posición en la cámara branquial de *Palaemonetes pugio* durante la ecdisis del camarón. La cutícula de la cara interna del branquiostegito de *P. pugio* es delgada y se rasga fácilmente, por lo que es expulsada sin arrastrar al parásito. Un comportamiento diferente se observa en *Phyllodurus* sp., parásito abdominal de *Upogebia carinicauda*. Este bopírido se desplaza hacia las adyacencias de la línea ecdisial del hospedador para fijarse a la cutícula nueva, y así evitar ser expulsado con la exuvia (Itani *et al.*, 2002).

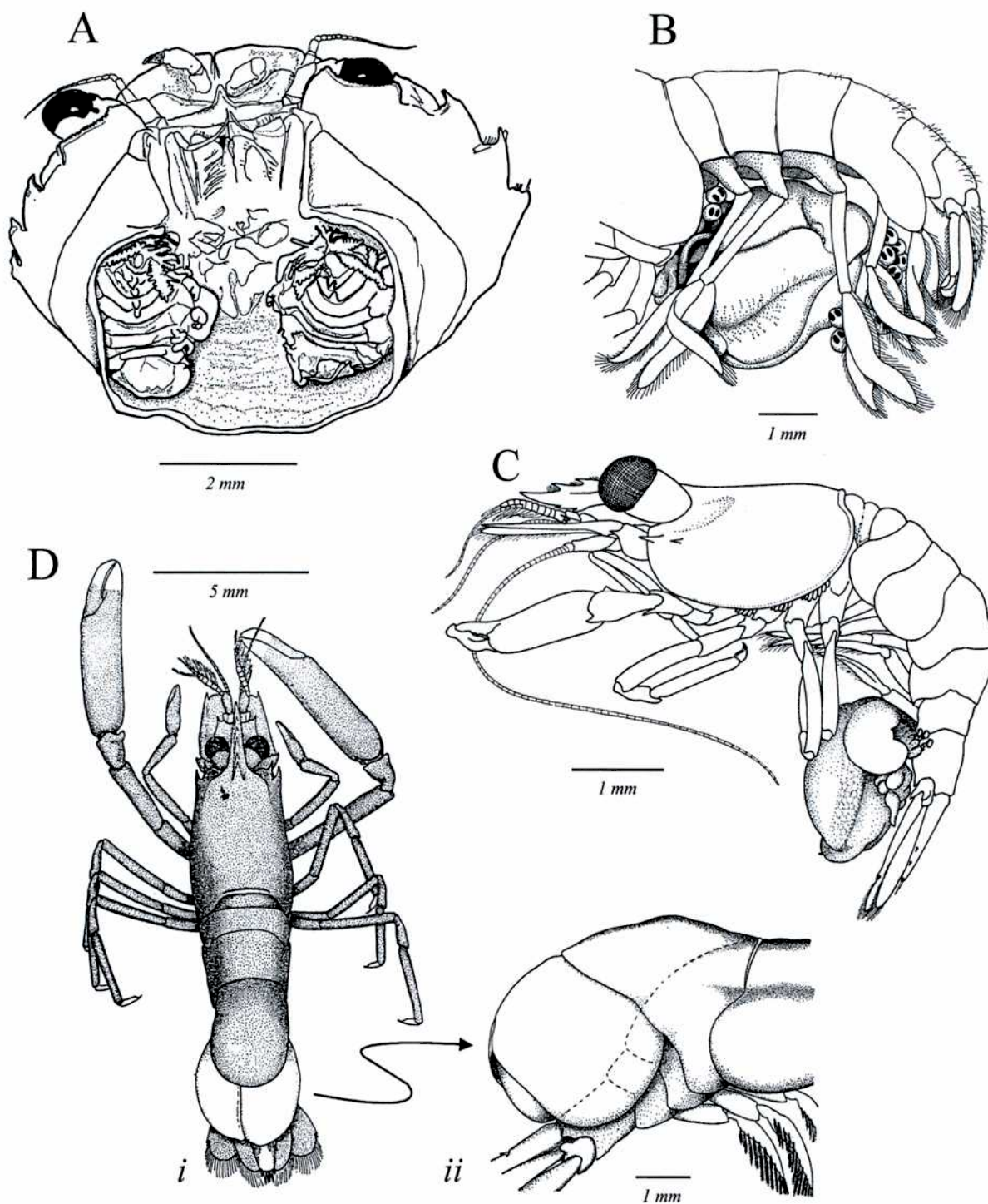


Figura 4. Bopyridae, posición de las hembras adultas sobre sus hospedadores. **A.** *Cancricepon choprae* ocupando ambas cámaras branquiales del cangrejo *Neopanope packardii* (Xanthidae) (tomado de Markham, 1975). **B.** *Hypophryxus pikei* bajo el abdomen de *Ischnopontonia lophos* (Palaemonidae). Pleuras de los segmentos abdominales I-III no dibujadas (tomado de Bruce, 1968). **C.** *Mesophryxus ventralis* bajo el abdomen de *Harpiliopsis baupresi* (Palaemonidae) (tomado de Bruce, 1973). **D.** *Filophryxus dorsalis* sobre el abdomen de *Periclimenes hertwigi* (Palaemonidae): *i*, vista dorsal; *ii*, vista lateral (tomado de Bruce, 1972).

1.3.6. Reproducción

Los bopíridos macho son pequeños y viven sobre las hembras. Por lo general hay un solo macho por hembra, raramente dos o más. Un caso extremo es el de una hembra de *Portunion maenadis* con 30 machos y 10 larvas criptonisquias (Veillet, 1945). En la mayoría de los casos los machos supernumerarios son sexualmente inmaduros, aunque pueden madurar y sustituir al macho dominante si este muere (Beck, 1980a).

Los bopíridos incuban sus huevos dentro del marsupio y producen, en su mayoría, varias puestas (Bourdon, 1968; Beck, 1980b; Schuldt, 1993; McDermott, 1991, 2002). Éstas pueden incluir entre 24 y 371.000 huevos, según la especie (Trilles, 1999). Un caso especial es el de *Epipenaeon japonica*, que produce una sola puesta por tener un período de incubación muy largo (Hiraiwa, 1936). La reproducción se extiende a lo largo de todo el año en las zonas cálidas. No obstante, algunas especies de latitudes templadas, tales como *Ione thoracica*, *Probopyrus pandalicola* y *P. ringueleti*, interrumpen su actividad reproductiva durante el invierno (Reverberi y Pitotti, 1942; Beck, 1980b; Schuldt y Damborenea, 1989).

En *Probopyrus pandalicola* la muda y la puesta ocurren inmediatamente después de la ecdisis de su hospedador, el camarón *Palaemonetes pugio*. Luego de la puesta, el macho se introduce en el marsupio, fertiliza los huevos y vuelve a su lugar habitual, entre los pleópodos de la hembra (Cash y Bauer, 1993). En forma similar, *Bopyrus squillarum* muda 2 ó 3 horas después de que lo hace su hospedador, *Palaemon serratus*. La puesta se produce dentro de las 24 horas que siguen a la muda del camarón y dura unos 20 minutos. El macho, usualmente ubicado entre los pleópodos de la hembra, se desplaza a la faz ventral del tórax para fertilizar los huevos. La incubación dura lo mismo que el período de intermuda del hospedador, que es de 15 a 20 días para un animal de talla mediana. Pasado el período de incubación, las larvas epicarídeas son expulsadas entre 12 y 14 horas antes de la muda del hospedador (Tchernigovtzeff, 1960). Cabe destacar que, a diferencia de los dos bopíridos recién mencionados, muchos otros producen varias puestas dentro del período de intermuda de su hospedador (ver Bourdon, 1968).

McDermott (2002) observó que el bopírido abdominal *Stegias clibanarii* ventila los embriones por medio de una corriente de agua, que entra al marsupio por debajo de los oostegitos posteriores y sale por la parte anterior. Las epicarídeas son expulsadas del marsupio por medio de una onda de contracción de los oostegitos, que avanza en sentido ántero-posterior.

1.3.7. Relación entre el ciclo de vida de los bopíridos y el de sus hospedadores

El desarrollo de los bopíridos sobre sus hospedadores intermedios ha sido escasamente estudiado. Beck (1980b) estima que transcurren 4-6 meses desde que la epicarídea de *Probopyrus pandalicola* abandona el marsupio hasta que la criptonisquia se fija sobre *Palaemonetes paludosus*. En el laboratorio, las larvas epicarídeas de *Probopyrus pandalicola* tardan de 7 a 10 días en transformarse en criptonisquias (Anderson y Dale, 1981). Las primeras criptonisquias de *Probopyrus ringueleti* comienzan a fijarse sobre *Palaemonetes argentinus* en enero, 3 ó 4 meses después de que las hembras del parásito reinician las puestas luego del invierno (Schuldt y Damborenea, 1989). Pike (1961) observó que *Athelges paguri* permanece 20 días sobre el hospedador intermedio, un copépodo del género *Pseudocalanus*, y que la larva epicarídea muda a micronisquia a los 8 días de haberse fijado al copépodo. Las larvas epicarídeas de *Ione thoracica* se fijan al copépodo *Acartia clausi* y tardan 10 días en alcanzar el estadio criptonisquia (Bourdon, 1968).

El desarrollo de los bopíridos sobre sus hospedadores definitivos se conoce con más detalle. Beck (1980b) describió la dinámica del consorcio *Probopyrus pandalicola* -*Palaemonetes paludosus*. La estación reproductiva de *P. pandalicola* se extiende de enero a octubre y es 1 mes más larga que la del hospedador, que se reproduce de enero a septiembre. Las criptonisquias del parásito se establecen sobre las postlarvas del camarón desde abril a noviembre, y a partir de entonces los consortes crecen en forma simultánea. Las criptonisquias se desarrollan con rapidez y devienen hembras maduras en pocos meses. *P. paludosus* tiene una longevidad aproximada de 1 año y raras veces la muerte del parásito precede a la del hospedador.

Schuldt y Damborenea (1989) estudiaron la dinámica poblacional del consorcio conformado por el bopírido *Probopyrus* cf. *oviformis* (= *P. ringueleti*) y el camarón *Palaemonetes argentinus*, en Punta Lara, Prov. de Buenos Aires. El hospedador se

reproduce desde septiembre hasta enero y los juveniles reclutan desde diciembre hasta marzo. Estos juveniles maduran durante el otoño e invierno, para reproducirse en la primavera siguiente. Los camarones mueren poco tiempo después de la reproducción, a la edad de 13 ó 16 meses según se trate de hembras o machos. La estación reproductiva de *P. oviformis* es de mayor duración que la del hospedador, observándose hembras ovígeras durante todo el año excepto en junio y julio. Las criptonisquias invaden a los camarones juveniles de enero a marzo. Estos parásitos alcanzan el estadio de hembra subadulta antes del invierno. Para la primavera todos los parásitos ya son adultos y muchas de las hembras son ovígeras. Los autores estiman que entre puesta y puesta transcurren 20 días, teniendo lugar hasta seis puestas por hembra. El ciclo anual de este consorcio determina marcadas fluctuaciones en la prevalencia. Ésta alcanza su máximo nivel (ca. 70%) en enero, cae a 30% en febrero, se mantiene alrededor de dicho valor hasta septiembre, para finalmente descender hasta 1% en diciembre. El pico de enero se debe a la invasión de los camarones por las criptonisquias, en tanto que la mínima prevalencia se observa luego de la muerte de los camarones adultos parasitados.

Probopyrus floridensis parasita al camarón *Macrobrachium potiuna* en el río Perequê, Brasil. Los camarones juveniles presentan picos de reclutamiento en enero y en mayo-junio. La mayoría de las criptonisquias invaden a los camarones en junio, aunque también pueden observarse sobre el hospedador durante los tres meses siguientes. Las criptonisquias infestan a camarones juveniles y adultos de ambos sexos en forma indistinta. En julio la población de parásitos todavía se compone de juveniles e inmaduros, pero desde agosto a octubre predominan los adultos. Las primeras hembras ovígeras aparecen en octubre, lo que permite estimar que las criptonisquias tardan 4-5 meses en alcanzar la condición reproductiva. La prevalencia muestra una amplia fluctuación anual; en otoño es cercana a 1%, pero se eleva bruscamente a más de 90% en invierno-primavera, poco después de que los camarones son invadidos por las criptonisquias. Durante el verano la prevalencia retorna al nivel mínimo debido a la ausencia de criptonisquias, el intenso reclutamiento de los camarones juveniles y la muerte de los camarones más viejos (Masunari *et al.*, 2000).

Bopyrina ocellata parasita a *Hyppolites varians* y a otras especies del género en los mares de Francia y Gran Bretaña. Las criptonisquias del parásito colonizan al hospedador definitivo principalmente en julio y agosto (verano), época en que los camarones jóvenes son muy abundantes. La mayoría de los parásitos son subadultos

para noviembre-enero y alcanzan la madurez en febrero, sobre hospedadores de 2,6-3,0 mm de largo del caparazón. Las hembras de *B. ocellata* desovan a las 24 horas de la muda del hospedador, y el período de incubación es de 9-12 días (Bourdon, 1968).

Urobopyrus processae parasita a varios camarones del género *Processa*. En Roscoff, Francia, el bopírido se reproduce durante todo el año, con un período de incubación de 21-28 días. Los juveniles de *Processa* aparecen sobre la costa en julio y son invadidos por las criptonisquias de *U. processae* en agosto. En octubre-noviembre los parásitos son en su mayoría subadultos, sobre hospedadores de 6 mm de largo de caparazón. Las primeras puestas del parásito se efectúan al comienzo del invierno. En mayo y junio la población de *U. processae* se compone exclusivamente de hembras ovíferas (Bourdon, 1968).

Bopyrus squillarum es parásito del camarón *Palaemon serratus* en Francia. Aparentemente el parásito se reproduce durante todo el año. La colonización más intensa se da en julio, mes en que los camarones juveniles son más abundantes. Si bien las criptonisquias de *B. squillarum* pueden fijarse sobre hospedadores de hasta 12 mm de longitud de caparazón, solo alcanzan la adultez aquellas que se establecen sobre los camarones jóvenes de menos de 3 mm. Los parásitos que se fijan en julio son preadultos en septiembre, pero recién ponen huevos por primera vez en la primavera siguiente, a los 10-11 meses de edad. Los parásitos alcanzan una longevidad similar a la del hospedador, de 3 a 5 años (Bourdon, 1968).

Pseudione hyndmanni es parásito de 7 especies de cangrejos ermitaños. Bourdon (1968) resume la biología del parásito sobre su hospedador más común en Francia, *Pagurus bernhardus*. Los cangrejos provenientes de las puestas de diciembre-marzo (invierno-primavera) reclutan en la zona intermareal en mayo. El parásito se reproduce durante todo el año y cada hembra efectúa numerosas puestas sucesivas, separadas por períodos de 25-30 días. Las criptonisquias de *P. hyndmanni* se establecen sobre *P. bernhardus* de 2,5-6,3 mm, es decir al comienzo de la vida juvenil del cangrejo. A partir de la fijación, el parásito y el hospedador crecen en forma concurrente. Los parásitos alcanzan la madurez sexual después de 3-4 meses de fijadas las criptonisquias, sobre hospedadores de 4-5 mm. La longevidad de *P. hyndmanni* no se conoce con precisión, aunque se han observado ejemplares que vivieron 17 meses.

Roccatagliata y Lovrich (1999) muestran que el bopírido *Pseudione tuberculata* se establece tempranamente sobre el centollón *Paralomis granulosa* del Canal Beagle.

En hospedadores con un ancho de caparazón comprendido en el rango de 10-20 mm, la prevalencia del parásito es de alrededor de 45%. A medida que los centollones crecen se van desembarazando de sus parásitos, de modo que la prevalencia cae a cero cuando alcanzan una talla de 80-90 mm. Los autores estiman la longevidad de *P. tuberculata* en alrededor de 8 años.

Pleurocrypta galathea y *P. longibranchiata* parasitan al mismo hospedador, *Galathea squamifera*, en la bahía de Quiberon, Francia. Las criptonisquias de *P. longibranchiata* se fijan en julio y agosto (verano) sobre hospedadores jóvenes menores de 10 mm. Luego el parásito crece junto con el hospedador, alcanzando la madurez sexual en 3-4 meses. Por el contrario, las criptonisquias de *P. galathea* no muestran un patrón de fijación estacional, pudiendo establecerse sobre hospedadores de cualquier edad, exceptuando los más pequeños. Ambas especies de *Pleurocrypta* se reproducen todo el año, produciendo numerosas puestas a intervalos de 25-26 días (Bourdon, 1968).

Pleurocrypta microbranchiata infesta los *Galathea intermedia* de Roscoff, Francia. El bopírido se reproduce durante todo el año. Las criptonisquias invaden al hospedador principalmente en julio (verano), aunque se observa una invasión de menor importancia en diciembre y enero (invierno). La fijación se efectúa sobre cangrejos pequeños, de alrededor de 2,2 mm de largo de caparazón. Los parásitos que se establecen en julio son juveniles avanzados en diciembre, alcanzando la madurez a principios de enero. La prevalencia del parásito disminuye hacia las tallas mayores del hospedador (Bourdon, 1968).

Oliveira y Masunari (1995, 1998) estudiaron la dinámica poblacional de *Aporobopyrus curtatus* junto con la de su hospedador, el cangrejo porcelánido *Petrolisthes armatus*, del sur de Brasil. El hospedador se reproduce durante todo el año, aunque la mayor parte del reclutamiento se da en verano. En esta estación las criptonisquias invaden a los *Petrolisthes* recién reclutados, de 2 mm de ancho de caparazón. Seguidamente, el hospedador y el parásito crecen en forma concurrente. Los bopíridos maduran con rapidez, encontrándose bopíridos ovígeros en cangrejos de apenas 3-4 mm. Se observa un pico en la prevalencia de 17% cuando los cangrejos alcanzan entre 4 y 5 mm. A medida que los porcelánidos crecen, los parásitos van muriendo y la prevalencia disminuye a 11,1%. En el segundo verano, cuando los cangrejos alcanzan los 9-10 mm, la prevalencia vuelve a aumentar debido a que algunos

individuos se vuelven a infestar. Por último, el porcentaje de infestación cae gradualmente a cero a medida que los cangrejos se acercan a su tamaño máximo.

La langosta excavadora *Callinassa thyrrena* del golfo de Nápoles hospeda al bopírido *Ione thoracica*. Las hembras de *I. thoracica* se reproducen desde marzo a diciembre (primavera-otoño), produciendo al menos tres puestas en el transcurso de la estación reproductiva. Las larvas epicarídeas se fijan sobre el copépodo *Acartia clausi* y luego de una serie de mudas se transforman rápidamente en criptonisquias. Las larvas que se fijan sobre el abdomen de las langostas indemnes mudan al estadio *bopyridium*, y luego migran hacia la cámara branquial donde se desarrollan en hembras. En verano y en otoño se observan numerosos parásitos juveniles sobre los abdómenes de las langostas. En el invierno la mayoría de los parásitos ya se encuentran dentro de la cámara braquial del hospedador. A los 5-6 meses de edad, las hembras de *I. thoracica* comienzan a atraer a otras criptonisquias, que se fijan a ellas y se desarrollan en machos. Las hembras alcanzan la madurez sexual antes del primer año de vida (Bourdon, 1968).

Bourdon (1968) describe los aspectos poblacionales de *Cancricepon elegans*, parásito del cangrejo *Pilumnus hirtellus* en las costas de Francia. El reclutamiento de los cangrejos juveniles ocurre en agosto (verano), cuando los animales tienen alrededor de 3 meses de edad y 4-5 mm de ancho de caparazón. Además, se observa un pico secundario de reclutamiento en diciembre (invierno), integrado por los individuos que eclosionaron en septiembre (otoño), al final de la estación reproductiva del cangrejo. *Cancricepon elegans* se reproduce durante todo el año. Las larvas criptonisquias colonizan a los cangrejos más pequeños, de entre 4 y 7 mm de ancho de caparazón, y por lo tanto los picos de colonización más intensos coinciden con los períodos de reclutamiento del hospedador. Las criptonisquias que se fijan en verano devienen hembras ovígeras para la primavera siguiente (marzo), cuando los cangrejos ya tienen un tamaño de 10 mm. A medida que los cangrejos siguen creciendo comienzan a desembarazarse del parásito, de modo que no se encuentran hospedadores parasitados de más de 15 mm. Las hembras de *C. elegans* viven aproximadamente 18 meses y producen numerosas puestas a intervalos de aproximadamente 27 días.

El porcelánido *Pisidia longicornis* es infestado por *Pleurocrypta porcellanae* en Irlanda, Gran Bretaña y Francia. El parásito se reproduce en forma continua y las criptonisquias se fijan sobre el hospedador definitivo durante todo el año, aunque con

mayor intensidad durante el verano. La mayoría de las criptonisquias se establecen sobre los primeros juveniles del hospedador en julio y agosto, alcanzando la madurez en septiembre. No obstante, muchas criptonisquias se establecen sobre hospedadores más grandes. En consecuencia, la prevalencia aumenta progresivamente con la talla del hospedador hasta los 4 mm de longitud de caparazón y cae en tallas mayores (Bourdon, 1968).

1.3.8. Antecedentes en Argentina

Se cuenta con pocos antecedentes sobre bopíridos de la Argentina. Richardson (1904) redescubre a *Pseudione galacanthae* sobre *Munida subrugosa* de la costa este de Patagonia, sin especificar la localidad. Rayner (1935) encuentra este parásito en el área de las islas Malvinas sobre *Munida subrugosa* y *M. gregaria*. Szidat (1968, 1977) cita para el área del río de la Plata a un *Probopyrus* sp. parásito de la cámara branquial de los camarones dulceacuícolas *Palaemonetes argentinus* y *Macrobrachium borelli*. Más recientemente, Verdi y Schuldt (1988) describen a este bopírido bajo el nombre de *Probopyrus ringueleti*. Vinuesa (1989) informa sobre la presencia de un bopírido en la cámara branquial de centollas y centollones del Canal Beagle, identificado por Roccatagliata y Lovrich (1999) como *Pseudione tuberculata*. Roccatagliata y Torres Jordá (2001) hallan ejemplares de *Uca uruguayensis* de la bahía Samborombón infestados por *Leidyia distorta*. En el Mar Argentino existen otras asociaciones que todavía no se han estudiado. Scelzo *et al.* (1996) citan un bopírido no identificado en la comunidad del mejillín de Mar del Plata. Además, se han hallado bopíridos sobre *Pachycheles* sp. en las provincias de Río Negro y sobre *Callinassa* sp. en el Canal Beagle (Daniel Roccatagliata y Sven Thatje, coms. pers.). En la Tabla 1 se listan las especies de bopíridos de Argentina, Uruguay y Chile.

1.3.9. Importancia económica

Los bopíridos de la subfamilia Orbioninae parasitan camarones Penaeidae exclusivamente. Dado que estos bopíridos reducen la fecundidad de sus hospedadores (Courtney, 1991), la recomposición de los “stocks” de camarones bajo explotación

pesquera puede verse mermada (Owens y Glazebrook, 1985). Además, los ejemplares parasitados deben ser procesados en forma diferencial, lo que acarrea costos adicionales a la industria camaronera.

La distribución de Orbioninae está circunscripta a la región Indo-Pacífica, desde el Mar Rojo hasta Japón (Markham, 1986). Si bien en el Mar Argentino los Penaeidae están libres de tales parásitos, existen varias especies con valor comercial actual o potencial que hospedan bopíridos: el centollón *Paralomis granulosa*, la centolla *Lithodes santolla*, y las langostillas *Munida subrugosa* y *M. gregaria* (Rayner, 1935; Vinuesa, 1989; Roccatagliata y Lovrich, 1999).

Tabla 1. Boptridos citados de Argentina, Uruguay y Chile.

Parásito	Hospedador	Localidad	Fuente
Subfamilia Athelginae <i>Stegophryxus thompsoni</i> Nierstrasz y Brender à Brandis, 1931	<i>Pagurus</i> sp. (Anomura)	Valparaíso, Chile	Nierstrasz y Brender à Brandis, 1931
Subfamilia Bopyrinae <i>Probopyrus ringueleti</i> Verdi y Schuldt, 1988	<i>Palaemonetes argentinus</i> , <i>Macrobrachium borellii</i> (Caridea)	Río de la Plata (desde San Isidro hasta Punta Lara, Laguna Casali), Argentina	Szidat, 1977; Verdi y Schuldt, 1988
<i>Probopyrus bilhynis</i> Richardson, 1904	<i>Macrobrachium borellii</i>	Río Luján, Delta, Argentina "Playa Astilleros", Colonia, Uruguay Río Luján, Delta, Argentina	Lemos de Castro y Brasil Lima, 1974 Verdi, 1991 Lemos de Castro y Brasil Lima, 1974
Subfamilia Ioninae <i>Ione ovata</i> Shiino, 1964	<i>Neotrypaea uncinata</i> (Thalassinidae)	Puerto Montt, Chile Dichato, Chile	Shiino, 1964. Stuardo <i>et al.</i> , 1986b
<i>Leidyia distorta</i> Comalia y Panceri, 1861	<i>Uca uruguayensis</i> (Brachyura)	Bahía Samborombón, Argentina	Roccatagliata y Torres Jordá, 2002, nuevo hospedador
Subfamilia Pseudioninae <i>Ionella agassizi</i> Bonnier, 1900	<i>Neotrypaea uncinata</i> (Thalassinidae)	Talcahuano, Chile Puerto Montt, Chile Bahía Coliumo, Dichato, Chile	Bonnier, 1900 Shiino, 1964 Stuardo <i>et al.</i> , 1986b
<i>Pseudionella akuaku</i> Boyko y Williams, 2001	<i>Calcinus imperialis</i> (Paguridae)	Isla de Pascua, Chile	Boyko y Williams, 2001

Tabla 1. Continuación.

Parásito	Hospedador	Localidad	Fuente
<i>Pseudione galacanthae</i> Hansen, 1897	<i>Munida subrugosa</i> <i>Munida gregaria</i> (Anomura)	Patagonia, Is. Malvinas, Argentina Seno Orway (Magallanes), Chile Patagonia, Is. Malvinas, Argentina Golfo de Penas (Magallanes), Chile	Richardson, 1904; Rayner, 1935 Stuardo <i>et al.</i> , 1986a Rayner, 1935 Stuardo <i>et al.</i> , 1986a
<i>Pseudione brattstroemi</i> Stuardo <i>et al.</i> , 1986a	<i>Neotrypaea uncinata</i> (Thalassinidae)	Bahía Coliumo, Dichato, Chile	Stuardo <i>et al.</i> , 1986a, b
<i>Pseudione chiloensis</i> Román-Contreras y Wehrmann, 1997	<i>Nauticaris magellanica</i> (Caridea)	Chiloé, Chile	Román-Contreras y Wehrmann, 1997
<i>Pseudione humboldtensis</i> Pardo <i>et al.</i> , 1998	<i>Cervimunida johni</i> , <i>Pleuroconodes monodon</i> (Anomura)	Coquimbo, Caldera, Chile	Pardo <i>et al.</i> , 1998
<i>Pseudione tuberculata</i> Richardson, 1904	<i>Neolithodes diomedaeae</i> <i>Paralomis granulosa</i> <i>Lithodes santolla</i> (Anomura)	Arch. de los Chonos, Chile (1945 m) Canal Beagle, Argentina (10-50 m) Canal Beagle, Argentina (10-50 m)	Richardson, 1904; Miranda Vargas y Roccatagliata, en prensa Roccatagliata y Lovrich, 1999, nuevo hospedador Miranda Vargas y Roccatagliata, (en prensa), nuevo hospedador
<i>Pseudione biacuta</i> Bourdon, 1979	<i>Paguristes robustus</i> (Anomura)	Uruguay (34°31'S, 53°43'W)	Bourdon, 1979
<i>Parione paucisecta</i> Richardson, 1904	<i>Munida curvipes</i> (Anomura)	Arch. de los Chonos, Chile	Richardson, 1904
Subfamilia no establecida <i>Cryptobopyrus elongatus</i> , Schultz, 1977*	desconocido	Chile (38°00'S 74°48'W, 2471-4575 m)	Schultz, 1977

*Sólo se conoce la larva criptonisquia.

1.4. Efectos de los Epicaridea y Rhizocephala sobre sus hospedadores

Los isópodos Epicaridea (familias Entoniscidae y Bopyridae) y los cirripedios Rhizocephala producen alteraciones comparables sobre el crecimiento, el metabolismo, los caracteres sexuales y el comportamiento de los decápodos en que se hospedan. En lo que sigue se tratan los efectos que producen los parásitos de cada uno de estos grupos.

Los Entoniscidae son parásitos internos de Brachyura y Anomura, en tanto que los Bopyridae son ectoparásitos branquiales o abdominales de diversos Decapoda. Los entoniscidos hembra están profundamente modificados y son casi irreconocibles como isópodos. Por el contrario, los bopíridos hembra, si bien asimétricos, no presentan alteraciones tan marcadas. Ambas familias tienen ciclos de vida similares.

Los Rhizocephala son cirripedios extremadamente modificados en función de su vida parasitaria: los adultos carecen de segmentación, apéndices y sistema digestivo. La larva cipris se establece sobre áreas del hospedador con cutícula delgada no calcificada, por ejemplo, las laminillas branquiales o las bases de las sedas. Posteriormente, la cipris pasa por una serie de eventos complejos que culminan con la inoculación de unas pocas células dentro del hospedador. Estas células dan origen a un sistema radicular que invade los órganos del individuo parasitado. La madurez sexual del parásito entraña la formación de un cuerpo reproductivo o “externa”, que hace erupción a través de la pared del cuerpo del hospedador. La externa virgen atrae a la cipris macho, la que provee unas pocas células que terminan diferenciándose en tejido seminífero. La externa de la hembra madura contiene miles de huevos o embriones en su cavidad del manto. Éstos son ventilados por medio de movimientos peristálticos que, a través del orificio del manto, fuerzan la entrada y salida del agua. En hospedadores Brachyura, las externas se hallan por lo general bajo el abdomen, en el lugar que normalmente ocupa la puesta de las hembras ovígeras. Así, los cangrejos parasitados cuidan a la externa como si fuese su propia masa de huevos (Phillips y Cannon, 1978; Bishop y Cannon, 1979). Más aún, cuando llega el momento de la expulsión de las larvas del parásito, el hospedador efectúa movimientos abdominales como si estuviera liberando sus larvas zoeas (Bishop y Cannon, 1979; Høeg, 1995).

1.4.1. Efectos sobre los caracteres sexuales: castración parasitaria

Baudoin (1975) define a la castración parasitaria como “la destrucción o alteración del tejido gonadal, del comportamiento reproductivo, del balance hormonal, u otra modificación que provoque la reducción del esfuerzo reproductivo del hospedador, más allá del que resultaría del uso no selectivo de las reservas del hospedador por el parásito”.

En un hospedador castrado, al menos parte de la energía normalmente destinada a reproducción quedaría disponible para el crecimiento y reproducción del parásito. Por otra parte, la disminución de la actividad reproductiva del hospedador aumentaría su supervivencia, al disminuir los riesgos y gastos energéticos asociados a la maduración sexual, mantenimiento del territorio, competencia por parejas y cuidado de las crías. Si el hospedador es longevo, el parásito tiene más probabilidad de alcanzar el tamaño mínimo reproductivo y producir un mayor número de camadas. La supresión de la reproducción podría producir que la tasa de crecimiento del hospedador se acelere, y entonces el parásito dispondría de una fuente de energía mayor. Cualquiera de estos efectos por sí mismo conferiría ventaja adaptativa a un parásito castrador, en comparación con otro parásito no castrador de similares características (Baudoin, 1975).

La castración parasitaria es directa cuando los parásitos viven en los órganos sexuales del hospedador o se alimentan de éstos. Este es el caso, por ejemplo, de ciertos trematodes que invaden los órganos internos de algunos moluscos. Un tipo de castración más compleja resulta de una acción a distancia del parásito sobre las gonadas del hospedador. Este tipo de castración se observa en crustáceos parasitados por *Epicaridea* y *Rhizocephala*. El daño sobre las gonadas va acompañado con frecuencia de cambios en los caracteres sexuales secundarios (Reinhard, 1956).

Los primeros estudios extensivos sobre castración parasitaria producida por *Rhizocephala* y *Epicaridea* se deben respectivamente a Giard (1886-1888) y Giard y Bonnier (1887). Giard encontró que los cangrejos macho infestados por *Sacculina* sp. a menudo poseían los testículos atrofiados y presentaban feminización del abdomen, los pleópodos y los quelípedos. Para referirse a este fenómeno, acuñó el término “castration parasitaire”.

En líneas generales, la infección por un *Epicaridea* o un *Rhizocephala* provoca dos efectos sobre sus hospedadores: (i) las gonadas no maduran y por lo tanto las hembras no

ponen huevos, y (ii) los machos son feminizados, es decir, los quelípedos, los pleópodos y el abdomen se tornan parecidos a los de las hembras. Aún así, el grado de inhibición de la reproducción y de la feminización es variado. Algunos hospedadores hembra parasitados por bopíridos no dejan de reproducirse, aunque el tamaño de sus puestas es reducido (van Wyk, 1982; O'Brien y van Wyk, 1985). Se conocen casos de hospedadores que albergan bopíridos (Reverberi, 1941; Beck, 1980c) o rizocéfalos (Reinhard, 1956) en que los caracteres secundarios del macho están feminizados sin que haya atrofia testicular. También se ha observado la situación inversa, es decir, atrofia testicular sin alteración de los caracteres sexuales secundarios (Bopyridae: Callan, 1940; Délye, 1955. Entoniscidae: Kuris, 1971). La reducción total de los testículos ocurre raramente (ver Délye, 1955).

Por lo general, la supresión del desarrollo ovárico inducida por Rhizocephala y Epicaridea no es permanente. En muchos casos cuando el parásito muere o es extirpado, el ovario del hospedador se regenera (Hiraiwa y Sato, 1939; Délye, 1955; Pike, 1960; Kuris, 1971; Wenner, 1978) y la hembra puede procrear (Pike, 1960; Kuris, 1971, 1974; Orecchia *et al.*, 1999; Roccatagliata y Lovrich, 1999), aunque la puesta puede resultar más pequeña. Sin embargo, Schuldt e Ituarte (1981) opinan que las hembras de *Palaemonetes argentinus* infestadas por *Probopyrus cf. oviformis* (= *P. ringueleti*) difícilmente lleguen a reproducirse luego de perder el parásito.

Usualmente, los testículos son menos afectados que los ovarios (Reinhard, 1942). Si bien la remoción del parásito permite que la función testicular se restablezca (Hiraiwa y Sato, 1939; Délye, 1955; Callan, 1940; Pike, 1960), los caracteres sexuales secundarios masculinos que sufrieron feminización no suelen recuperar el tamaño y forma normales (Tucker, 1930; Veillet y Graf, 1958).

Los caracteres sexuales externos de los machos son modificados en mayor grado que los de las hembras, aunque la intensidad de tales modificaciones depende de la especie del parásito (Reinhard, 1956; Nilsson-Cantell, 1926). Giard (1886-1888) creyó que la castración parasitaria podía provocar en las hembras la adquisición de algunos caracteres sexuales secundarios propios de los machos. Sin embargo, actualmente se considera que las hembras no sufren masculinización; si bien es frecuente observar diversos grados de degeneración de sus apéndices abdominales, ésta nunca está acompañada de un angostamiento del abdomen. Más aún, las hembras jóvenes parasitadas, en especial las de los cangrejos de los gros. *Inachus*, *Pachygrapsus* y

Callinectes, adquieren prematuramente el abdomen ensanchado característico de las hembras adultas normales (Reinhard, 1956).

1.4.1.1. Castración parasitaria por Epicaridea

La infestación por Epicaridea produce por regla general la supresión o involución de los ovarios y, en menor grado, la reducción de los testículos del hospedador. Para Entoniscidae podemos citar los siguientes ejemplos: *Pinnotheres pisum* parasitado por *Pinnotherion vermiforme* (Giard y Bonnier, 1887; Atkins, 1933), *Eriocheir japonicus* por *Entionella fluviatilis* (Miyashita, 1941) y *Pagurus longicarpus* por *Paguritherium alatum* (Reinhard y Buckeridge, 1950). Para los Bopyridae: *Upogebia littoralis* parasitado por *Gyge branchialis* (Tucker, 1930), *Callianassa laticauda* por *Ione thoracica* (Reverberi, 1943; Baffoni, 1948), *Eupagurus prideauxii* por *Athelges prideauxii* (Baffoni, 1947), *Leander xiphias* y *L. squilla* parasitados por *Bopyrus xiphias* y *B. helleri*, respectivamente (Callan, 1940), *Palaemonetes pugio*¹ por *Probopyrus pandalicola* (Morris, 1948), *Palaemonetes argentinus* por *Probopyrus ringueleti* (Schuldt y Rodríguez-Capítulo, 1985), *Petrolisthes armatus* por *Aporobopyrus curtatus* (Oliveira y Masunari, 1998), *Plesionika martia* por *Pseudione affinis* (Orecchia et al., 1999) y *Clibanarius tricolor* por *Stegias clibanarii* (McDermott, 2002). Sin embargo, existen casos que no se ajustan al patrón general. El bopírido *Epipenaeon japonicus* reduce o atrofia completamente los testículos del camarón *Penaeopsis akayebi* pero no afecta severamente los ovarios (Hiraiwa y Sato, 1939). La infestación de *Penaeus semisulcatus* por *Epipenaeon elegans* induce la atrofia tanto del ovario como del testículo (Abu-Hakima, 1984). Varios investigadores han observado que la infestación por ciertos bopíridos no tiene efecto sobre los testículos (Reverberi, 1941; Danforth, 1963; Codreanu et al., 1965; Pérez, 1923b; Wenner, 1978; Reinhard et al., 1947) o sobre los ovarios (Pérez, 1923b; Reinhard et al., 1947; Danforth, 1963; Codreanu et al., 1965; Bourdon, 1968) de sus hospedadores.

El grado de modificación de las gonadas puede variar de un individuo a otro. Algunos machos de *Upogebia littoralis* parasitados por *Gyge branchialis* presentan

¹ Morris (1948) identificó al camarón hospedador de *Probopyrus pandalicola* como *Palaemonetes vulgaris*. Holthuis (1952) distinguió entre el material asignado a *Palaemonetes vulgaris* otras dos especies: *P. pugio* y *P. intermedius*. Anderson (1990) advierte que el material ilustrado por Morris corresponde a *P. pugio*.

testículos apenas reducidos y con espermatogénesis vigorosa, mientras que en otros individuos de igual talla no se observan ni siquiera trazas de tejido testicular. En forma similar, aunque en la mayoría de las hembras parasitadas los ovarios degeneran por completo; en algunos casos están reducidos y contienen oocitos inmaduros (Tucker, 1930).

En los testículos de *U. littoralis* no parasitados suelen formarse oocitos en bajo número. La formación de oocitos es mucho más acentuada en los machos parasitados, tanto en frecuencia como en intensidad. Hay casos en que estos oocitos contienen vitelo, e incluso se observan testículos completamente convertidos en ovarios (Tucker, 1930). Por el contrario, Baffoni (1948) menciona que *Ione thoracica* no altera la proporción de machos de *Callinassa laticauda* que producen oocitos en sus testículos.

En lo que respecta a los caracteres sexuales secundarios, los Epicaridea afectan con mayor frecuencia a los hospedadores machos que a las hembras (Beck, 1980c). No obstante, se han citado casos en que los caracteres sexuales externos de ambos sexos permanecen inalterados (Pérez, 1923b; Callan, 1940; Reinhard *et al.*, 1947; Délye, 1955; Codreanu *et al.*, 1965; Bourdon, 1968; Noël, 1976; Orecchia *et al.*, 1999).

Los camarones macho que alojan bopíridos pueden presentar el *appendix masculina* reducido, como por ejemplo en *Penaeopsis akayebi* parasitado por *Epipenaeon japonicus* (Hiraiwa y Sato, 1939), en *Palaemon ornatus* por *Probopyrus ascendens* (Giard, 1888) y en *Macrobrachium amazonicum* por *Probopyrus bithynis* (Odinetz-Collart, 1990). El petasma también puede sufrir modificaciones, como en el caso de *Penaeus semisulcatus* (Abu-Hakima, 1984). En las hembras parasitadas los caracteres relacionados con la incubación, a saber: pleuras abdominales ensanchadas, pleópodos con sedas ovígeras, etc. (referidas en conjunto como “traje nupcial”), pueden no desarrollarse (Callan, 1940; Yoshida, 1952; Allen, 1966; Noël, 1976). Las especies *Palaemon serrifer* y *Processa edulis* albergan dos bopíridos, uno abdominal (*Pliophryxus philonika*) y otro branquial (*Urobopyrus processae*) (Yoshida, 1952; Noël, 1976). El traje nupcial está presente de forma ininterrumpida en las hembras infestadas por el bopírido abdominal, pero falta o está poco desarrollado en las hembras infestadas por el bopírido branquial. El bopírido abdominal ocupa el lugar donde las hembras incuban los huevos durante la estación reproductiva (Bruce, 1973). Por lo tanto, el traje nupcial provee espacio y protección al parásito (Allen, 1966). Se ha observado que los Brachyura y Porcellanidae asean y ventilan las externas de Rhizocephala de la misma manera en que las hembras

atienden sus puestas (Bishop y Cannon, 1979; Høeg y Lützen, 1995). Parece factible que los bopíridos abdominales también reciban tales cuidados de sus camarones hospedadores (Beck, 1980c).

Los machos de Anomura infestados por bopíridos sufren modificaciones en los pleópodos y quelípedos. Varias especies de *Upogebia* infestados por *Gyge branchialis* desarrollan *ex novo* el primer par de apéndices abdominales que es exclusivo de las hembras (Giard, 1887b; Tucker, 1930). Este primer par de pleópodos puede además desarrollar sedas ovígeras. Bonnier (1900) observa una mezcla de características femeninas y masculinas en los pleópodos de dos machos juveniles de *Galathea intermedia* parasitados por *Pleurocrypta galathea*. Los machos de *Eupagurus bernhardus* parasitados por *Phryxus* (= *Athelges*) *paguri* desarrollan pleópodos similares a los de las hembras, aunque un poco más pequeños (Giard, 1887b). Por el contrario, los pleópodos de los machos de *Pagurus longicarpus* infestados por *Stegophryxus* sp. no sufren modificaciones (Thompson, 1902). En los machos de *Munida rugosa* parasitados por un *Pseudione* sp., los pleópodos III-V presentan el basipodito reducido en tanto que el endopodito, normalmente formado por un artejo, consta de dos, de los cuales el distal es bastante largo (Fig. 5, A; Zariquiey Álvarez, 1958). Por último, tanto los machos de *Callinassa laticauda* y *C. truncata* infestados respectivamente por *Ione thoracica* y *I. vicina*, como los machos de *Neotrypaea uncinata* parasitados por *Ionella agassizi* o *Ione ovata* presentan los quelípedos feminizados (Reverberi, 1943; Muñoz y George-Nascimento, 1999).

En las hembras de Anomura las modificaciones de los caracteres sexuales secundarios están generalmente restringidas a los pleópodos. Tucker (1930) menciona la reducción de estos apéndices en *Upogebia littoralis* parasitada por *Gyge branchialis*. Reinhard y Buckeridge (1950) documentan que las hembras de *Pagurus longicarpus* parasitadas por *Paguritherium alatum* tienen pleópodos con endopoditos atrofiados y sin sedas ovígeras. Muñoz y George-Nascimento (1999) hallaron que las hembras de *Neotrypaea uncinata* (Thalassinidae) parasitadas por *Ionella agassizi* o *Ione ovata* tienen los pleópodos más pequeños que las hembras no parasitadas. Zariquiey Álvarez (1958) expone que en *Munida* sp. de Cataluña parasitados por un *Pseudione* sp. los pleópodos III-V son mucho más cortos y tienen el último artejo menos arqueado (Fig. 5, B).

Entre los Brachyura se conocen unos pocos ejemplos en que los caracteres secundarios masculinos son modificados. El abdomen de los machos normales de

Carcinus maenas es más angosto que el de las hembras y tiene los segmentos III-V fusionados. Giard y Bonnier (1887) observaron que los machos de *C. maenas* infestados por *Portunion maenadis* tenían abdómenes anchos, con los segmentos III-V libres. Bonnier (1900) afirmó que los machos de *Galathea intermedia* parasitados por *Pleurocrypta* sp. pierden los pleópodos I (apéndices copulatorios), al tiempo que los restantes son feminizados en diferentes grados. Los machos del cangrejo *Pinnotheres pisum* parasitados por *Pinnotherion vermiforme* se asemejan a hembras inmaduras, es decir, presentan mayor tamaño, caparazón más blando y patas más delgadas (Mercier y Poisson, 1929). Los machos de *Philyra pisum* infestados por un bopírido no identificado presentan quelípedos reducidos y abdómenes que varían desde la forma normal del macho hasta la forma normal de la hembra. El apéndice copulatorio degenera y en casos extremos llega a ser vestigial; además, algunos machos presentan los cuatro pares de apéndices ovígeros característicos de las hembras (Ohshima, 1930 y Shôji, 1930; *vide* Hiraiwa y Sato, 1939). Una condición similar de intersexualidad es inducida por *Entionella fluviatilis* sobre el cangrejo *Eriocheir japonicus* (Matsumoto, 1953; *vide* Reinhard, 1956).

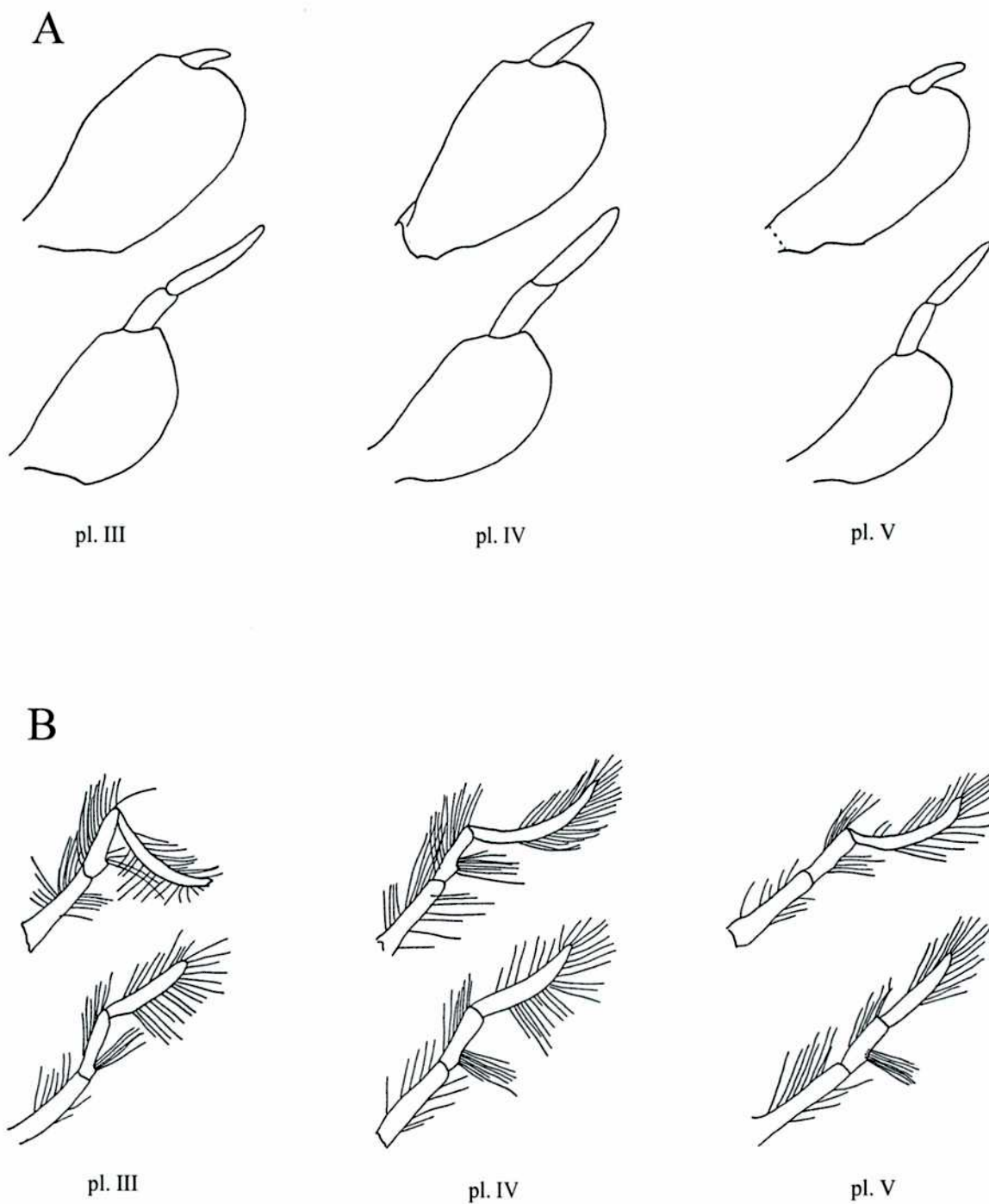


Figura 5. A. *Munida rugosa* macho: fila superior, pleópodos III-V de un ejemplar sano; fila inferior, pleópodos III-V de un ejemplar parasitado por *Pseudione* sp. B. *Munida perarmata* hembra: fila superior, pleópodos III-V de un ejemplar sano; fila inferior, pleópodos III-V de un ejemplar parasitado por *Pseudione* sp. (Modificado de Zariquiey Álvarez, 1958).

1.4.1.2. Castración parasitaria por Rhizocephala

Los rizocéfalos afectan las gonadas de los hospedadores de ambos sexos. En algunos casos se produce un retraso en la maduración gonadal: la multiplicación y el desarrollo de los gametocitos es inhibida y no se deposita vitelo en los oocitos. En otros se verifica una merma de células sexuales, que puede resultar en una atrofia completa de las gonadas. De ordinario el sistema radicular de los Rhizocephala envuelve las gonadas sin penetrar en ellas, aunque existen excepciones. En el caso de *Eriocheir japonicus* los testículos son invadidos por las raíces del parásito, pero aun así el daño de la gonada ocurriría de una manera indirecta (Okada y Miyashita, 1935). Si bien las raíces de *Drepanorchis neglecta* pueden invadir el ovario, Smith (1906) establece que esto sólo ocurre luego de la reducción del mismo. La atrofia de los ovarios no necesariamente impide que las hembras copulen (Shields y Wood, 1993). Luego de la muerte del parásito, las hembras regeneran ovarios completamente funcionales. Sin embargo, sólo los machos afectados en forma incipiente son capaces de regenerar los testículos. Aquellos machos severamente afectados y que ya desarrollaron caracteres sexuales secundarios femeninos pueden regenerar una gonada hermafrodita (Smith, 1906).

Los testículos de los cangrejos parasitados a veces presentan una condición intersexual. Potts (1906) afirma que los cangrejos ermitaños *Eupagurus meticulosus* con externas de *Peltogaster* sp. producen en sus testículos pequeñas células similares a oocitos, al mismo tiempo que ocurre la espermatogénesis, aunque de manera atenuada. Okada y Miyashita (1935) notaron que algunos individuos de *Eriocheir japonicus* saculinizados presentaban una reversión sexual completa y que otros tenían gonadas hermafroditas. Semitu (1944) encontró “pseudohuevos” y células foliculares carentes de vitelo en los testículos de cangrejos parasitados del género *Pinnotheres*. Cornubert (1952) observó algunos machos de *Pachygrapsus marmoratus* parasitados por *Sacculina carcini* con gonadas casi enteramente transformadas en ovarios, aunque muchos de los oocitos presentaban condiciones degenerativas, al igual que en las hembras parasitadas. En otros casos los testículos son poco afectados; por ejemplo, *Galathea intermedia* sufre supresión de la oogénesis pero no de la espermatogénesis cuando está parasitado por *Triangulus galathea* (Veillet, 1945). Reinhard (1956) pone en duda las evidencias de que los

rizocéfalos puedan producir reversión sexual en los Decapoda, argumentando que es relativamente frecuente encontrar tejido ovárico en los testículos de ejemplares sanos.

Los rizocéfalos del género *Sacculina*, una vez emergida la externa, impiden la muda de sus hospedadores. Por lo tanto, el grado de modificación de los caracteres sexuales secundarios del hospedador depende del número de mudas que ocurren desde el establecimiento del parásito hasta la emergencia de la externa. El abdomen de los cangrejos macho se ensancha, pudiendo llegar a asemejarse al de la hembra adulta normal (Fig. 6, A). Esto último fue observado en varios hospedadores: *Carcinus maenas* (Giard 1887a; Potts, 1910; Veillet, 1945), *Portunus holsatus* (Giard, 1887a; Day, 1935), *Inachus mauritanicus* (Smith, 1906), *Pachygrapsus marmoratus* (Smith, 1906; Pérez, 1933; Bulgurkov, 1938), *Eriocheir japonicus* (Okada y Miyashita, 1935), *Pinnotheres pisum* (Semitu, 1944), *Callinectes sapidus* (Reinhard, 1950), *Microphrys lividus* y *Geograpsus lividus* (Hartnoll, 1967), *Portunus pelagicus* (Phillips y Cannon, 1978) y *Scylla serrata* (Knuckey *et al.*, 1995). El ensanchamiento del abdomen es frecuentemente acompañado por la aparición de sedas marginales (Pérez, 1933; Reinhard, 1950; Matsumoto, 1952; Phillips y Cannon, 1978). También se ha observado segmentación completa del abdomen en los machos de algunas especies en que los pleonitos III-IV están normalmente fusionados (Fig. 6, A; Giard, 1887a; Potts, 1910; Day, 1935; Foxon, 1940; Veillet, 1945; Reinhard, 1950; Matsumoto, 1952; Phillips y Cannon, 1978). Más aún, en machos de *Callinectes sapidus* parasitados la segmentación del abdomen está asociada con la aparición de los músculos intersegmentales (Reinhard, 1950). En relación a los apéndices abdominales, puede ocurrir desde una simple modificación de los pleópodos I y II, hasta la degeneración del pleópodo I y la transformación del pleópodo II en un apéndice birramoso. Una modificación más severa comprende el desarrollo de apéndices adicionales, que pueden tomar la forma de pequeñas papilas, como en *Charybdis japonica* (Matsumoto, 1952), o de apéndices totalmente desarrollados de aspecto femenino, como en *Inachus mauritanicus*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Carcinus maenas* y *Callinectes sapidus* (Smith, 1906; Bulgurkov, 1938; Veillet, 1945; Reinhard, 1950). Algunos machos de *Microphrys bicornutus* parasitados por *Sacculina bicuspidata* desarrollan pleópodos adicionales en los segmentos abdominales III-V (Fig. 6, B). Los exopoditos de estos pleópodos llevan sétulas, al igual que en la hembra. Los endopoditos, por su parte, presentan un gradiente de feminización creciente del 3ro. al 5to. par (Fig. 6, B; Hartnoll, 1967). Los decápodos macho saculinizados pueden también mostrar

feminización de los quelípedos y del patrón de pigmentación del cuerpo (Yamaguchi y Aratake, 1977; Phillips y Cannon, 1978; Shields y Wood, 1993).

Los rizocéfalos de la familia Peltogastridae parasitan con preferencia a cangrejos ermitaños. Giard (1887b) interpretó que los individuos de *Eupagurus bernhardus* parasitados por *Peltogaster* sp. mostraban una tendencia a desarrollar caracteres secundarios del sexo opuesto. Potts (1906) observó que cuando *Eupagurus meticulousus* es parasitado por *Peltogaster curvatus* ambos sexos tienen gonadas atrofiadas, las hembras conservan pleópodos con características juveniles y los machos son feminizados. Nilsson-Cantell (1926) advierte que distintas especies de Peltogastridae pueden tener efectos diferentes sobre una misma especie hospedadora. En tal sentido, *Peltogaster paguri* induce la atrofia de los apéndices copulatorios del cangrejo ermitaño *Anapagurus chiroacanthus* sin afectar el resto de los pleópodos, en tanto que *Gemmosaccus sulcatus* feminiza los pleópodos de dicho cangrejo pero no modifica los órganos copulatorios. Llamativamente, estos parásitos tienen idénticos efectos sobre el cangrejo ermitaño *Eupagurus cuanensis*: ambos inducen la feminización de los pleópodos posteriores de los machos.

Shiino (1931) sostuvo que en *Eupagurus samuelis* parasitado por *Peltogaster* sp. podría ocurrir, además de la feminización habitual de los pleópodos de los machos, la masculinización de los pleópodos de las hembras. Sin embargo, Reinhard (1956) interpretó que las hembras estudiadas por Shiino sufrían retención de los caracteres juveniles en lugar de masculinización. Codreanu (1941) dio una explicación similar acerca de las hembras de *Diogenes pugilator* parasitadas por *Septosaccus*, las que tenían pleópodos unirramosos semejantes a los de los machos normales. Finalmente, se han informado casos de castración parasitaria por Peltogastridae en los que no se observan modificaciones de los caracteres sexuales secundarios. Por ejemplo, si bien las hembras de *Pagurus pubescens* son completamente esterilizadas por *Peltogaster paguri*, este parásito no induce modificaciones externas en ninguno de los dos sexos (Reinhard, 1942).

Las especies de Anomura, especialmente las de la familia Galatheidae, son parasitadas por rizocéfalos de la familia Lernaediscidae y del género *Thompsonia*. El rizocéfalo *Parthenopea subterranea* induce en los machos de *Callinassa laticauda* el desarrollo de pleópodos de aspecto femenino y la reducción del quelípodo mayor, pero no afecta en forma apreciable a los pleópodos de las hembras. Los ovarios no son afectados

y los testículos lo son en forma variable (Caroli, 1931; Reverberi, 1943; Baffoni, 1948). Brinkmann (1936) estudió los efectos de tres especies de Lernaediscidae sobre las langostillas del género *Munida*. *Triangulus munidae* causa total atrofia de las gonadas y una marcada modificación de los caracteres sexuales secundarios: los machos infestados presentan apéndices copulatorios reducidos y el resto de los pleópodos feminizados, en tanto que las hembras sufren la reducción de sus pleópodos. *Lernaediscus ingolfi* produce una atrofia parcial de las gonadas y la feminización de los últimos tres pares de pleópodos en los machos. *Triangulus boschmai* tiene escaso efecto sobre las gonadas y no produce cambios apreciables en los caracteres sexuales secundarios. Los machos del porcelánido *Petrolisthes japonicus* parasitados por *Lernaediscus cornutus* presentan el abdomen ensanchado y pleópodos modificados; las hembras no muestran modificaciones externas a pesar de que en ambos sexos las gonadas sufren reducción (Okada y Okasaka, 1939). Reverberi (1943) observó ejemplares de *Callinassa truncata* con múltiples externas de *Thompsonia* sp. Los machos presentaban el quelípodo mayor y el primer par de pleópodos feminizados, aunque tenían testículos funcionales. De modo inverso, las hembras no mostraban modificaciones externas pese a estar esterilizadas.

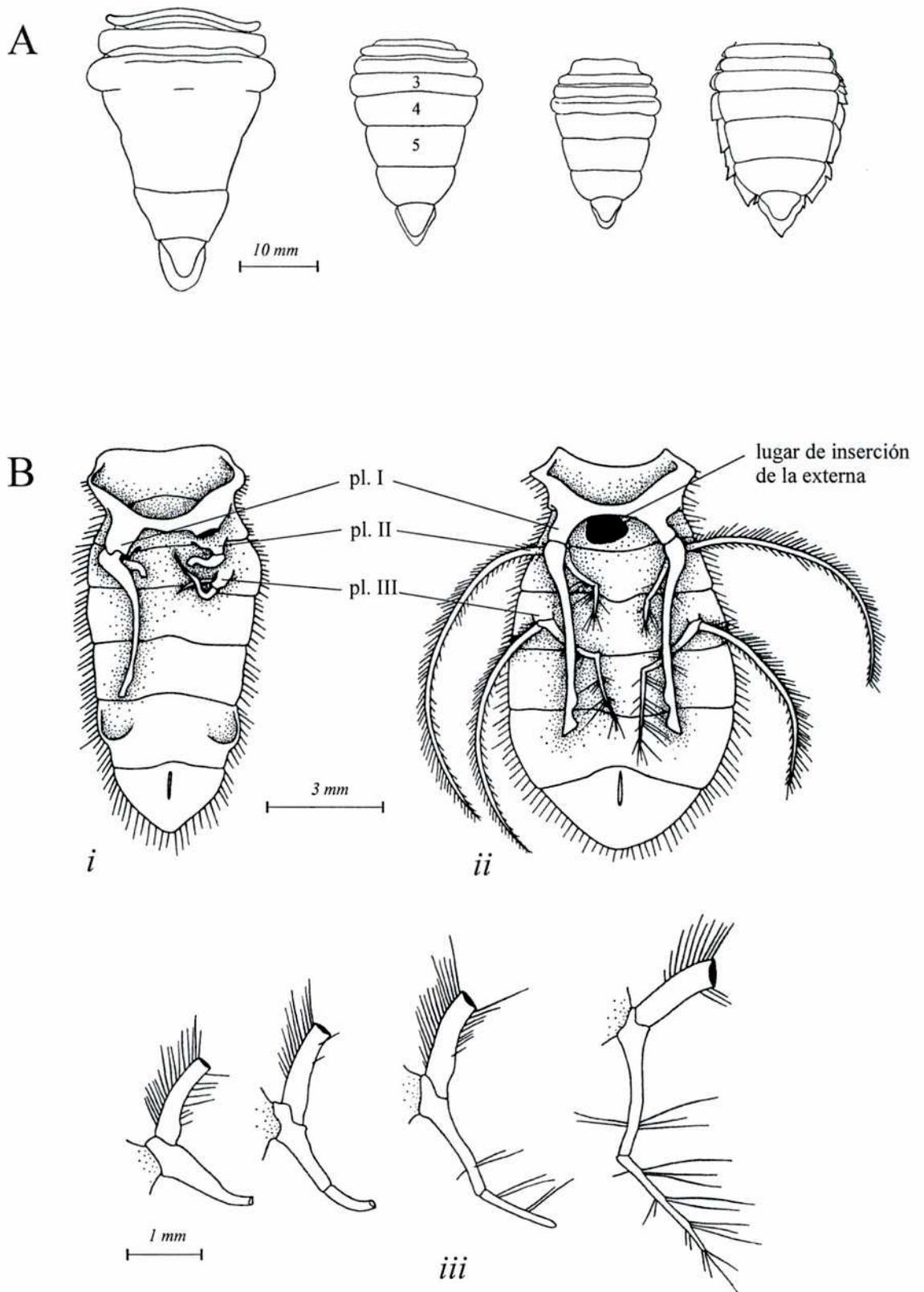


Figura 6. A. *Carcinus maenas*: *i*, abdomen de macho normal; *ii-iv*, abdómenes de machos parasitados por *Sacculina carcini*, mostrando grados crecientes de feminización (modificado de Veillet, 1945). **B.** *Microphrys bicornutus* parasitado por *Sacculina bicuspidata*: *i*, abdomen de un macho llevando un parásito interno, con pleópodos I y II normales y pleópodos III birramos rudimentarios; *ii*, abdomen de un macho llevando un parásito maduro (externa omitida), con pleópodos I normales y pleópodos II - III birramos; *iii*, pleópodos izquierdos II-V de un macho parasitado, con los endópodos conformando un gradiente de feminización (modificado de Hartnoll, 1967).

1.4.1.3. Teorías para explicar la castración parasitaria

El mecanismo por el cual los parásitos modifican los caracteres sexuales de sus hospedadores es aún poco conocido. Se ha postulado que estas modificaciones resultan del efecto del parásito sobre el balance hormonal del hospedador, o del drenaje nutricional ejercido por el parásito (Reinhard, 1956).

Giard (1886-1888) sostenía que los parásitos producían un retraso en el desarrollo de sus hospedadores a través del drenaje de nutrientes. Pensaba además que las hembras de los decápodos, a diferencia de los machos, no sufrían modificaciones externas importantes al momento de alcanzar la madurez. Basándose en estos conceptos, Giard interpretó que el aspecto femenino de los machos parasitados se debía a la retención de los caracteres juveniles.

Smith (1910-1913) creyó que el sexo está determinado por el metabolismo lipídico. Este autor destacó que un ovario normal requiere de grandes cantidades de lípidos para la producción de vitelo, y deduce que el metabolismo de las hembras está ajustado para satisfacer dicha demanda. Cuando un cangrejo macho es infestado por *Sacculina* sp., el parásito consumiría los lípidos del hospedador, estimulando su producción. Esto provocaría que el metabolismo del macho parasitado se torne parecido al de las hembras normales, determinando la aparición de caracteres sexuales femeninos. En otras palabras, el parásito jugaría el papel de un ovario en lo que respecta a las demandas de lípidos, induciendo un cambio en el metabolismo del hospedador macho, que promueve su feminización.

Veillet (1945) también apoyaba la hipótesis de que las diferencias sexuales en los crustáceos se deben a la existencia de un metabolismo femenino y otro masculino, pero no creía que la clave radicase en el metabolismo de los lípidos. En cambio, opinaba que los parásitos modificaban de distintas maneras el medio interno de los hospedadores y que dichos cambios tendrían el mismo efecto que una alteración en la composición cromosómica.

En oposición a las teorías metabólicas están aquellas que sostienen que las modificaciones externas se deben a cambios en las hormonas sexuales producidas por el hospedador. Biedl (1913) postuló que los Rhizocephala actúan como un “ovario transplantado” que ejerce una influencia hormonal sobre los cangrejos macho,

feminizándolos. Courier (1921) notó que los *Carcinus maenas* saculinizados y con caracteres sexuales secundarios muy modificados, a menudo tenían testículos normales. Esto lo llevó a sospechar que las hormonas masculinas serían producidas por un órgano diferente de los testículos. Lipschütz (1924) planteó que los crustáceos poseen un carácter sexual neutro de tipo femenino. A medida que los testículos se desarrollan durante el crecimiento, comenzarían a secretar hormonas que modifican este carácter neutro, evocando el carácter masculino. La castración parasitaria en hospedadores macho disminuiría o inhibiría la acción de las hormonas masculinas manteniendo el carácter neutro femenino.

Según Brinkmann (1936), los factores responsables de la castración son hormonales y nutricionales. Este autor suponía que en los crustáceos macho hay una hormona que promueve el desarrollo de los caracteres masculinos e impide el de los femeninos. La producción de esta hormona estaría disminuida en los organismos parasitados, favoreciendo la feminización de los hospedadores macho. La reducción de los pleópodos observada en las hembras se debería al drenaje de nutrientes.

Koller (1938) supone que los machos de los decápodos están genéticamente determinados, pero no obstante poseen la habilidad de producir oocitos en sus testículos. La infestación por *Rhizocephala* disminuiría la función masculina de los testículos, favoreciendo el desarrollo de los oocitos. La feminización de la gonada aumentaría la producción de hormonas femeninas, las que inducirían la feminización de los caracteres sexuales secundarios.

Según Reinhard (1956), los crustáceos macho parasitados son intersexuales: por un cierto tiempo se desarrollan como machos, pero desde el momento en que el parásito se instala tienden a desarrollarse en la dirección femenina. Reinhard (1956) adhiere a la teoría de Goldschmidt (1923) sobre la intersexualidad. Dicha teoría supone que los individuos tienen genes sexuales opuestos, que determinarían la producción de sustancias masculinas y femeninas. Los rizocéfalos alterarían el balance existente entre dichas sustancias, provocando la aparición de intersexos. Reverberi (1945) sugiere que el mismo parásito podría estar adicionando o sustrayendo del hospedador las sustancias femeninas o masculinas, alterando su balance. Reinhard (1950) sostiene que la teoría de la intersexualidad sería compatible con la aparición precoz de caracteres femeninos adultos que se observa en las hembras parasitadas por algunos rizocéfalos.

El descubrimiento de las glándulas androgénicas en los crustáceos permite explicar la castración parasitaria sobre bases anatómicas y fisiológicas más firmes. Dichas glándulas se hallan sobre los vasos deferentes de los testículos, y determinan los caracteres sexuales primarios y secundarios del macho (Charniaux-Cotton, 1960). En *Orchestia gammarellus*, la extirpación de las glándulas androgénicas conduce al cese de la espermatogénesis, la degeneración de los testículos y la feminización de los caracteres sexuales secundarios. Un ovario implantado en machos desprovistos de glándulas androgénicas sobrevive sin modificación, mientras que si el receptor es un macho normal el ovario injertado se transforma rápidamente en testículo. La implantación de un testículo en una hembra de *O. gammarellus* no afecta sus caracteres sexuales. Por el contrario, la implantación de una glándula androgénica produce la masculinización de los caracteres sexuales primarios y secundarios: los ovarios se transforman en testículos funcionales, aparecen las papilas genitales y los ductos masculinos, y el gnatópodo adquiere la robustez propia de aquel de un macho. Las hembras masculinizadas pueden copular con las hembras normales, aunque la fertilización se ve imposibilitada porque no llega a formarse la luz de los ductos genitales (Charniaux-Cotton, 1960).

Existen evidencias de que la feminización inducida por epicarídeos y rizocéfalos ocurre a través de la acción del parásito sobre las glándulas androgénicas. Por ejemplo, se han informado casos de hospedadores macho en que los caracteres sexuales secundarios se modifican sin que medien cambios en sus testículos (Reverberi, 1941; Reinhard, 1956; Beck, 1980c). Más aún, Veillet y Graf (1958) encontraron que en *Brachyura* y *Anomura* el grado de modificación de los caracteres externos del macho estaba correlacionado con el estado de degeneración de las glándulas androgénicas. Comprobaron además que cuando esas glándulas se atrofian son incapaces de regenerarse, a diferencia de lo que ocurre con los testículos. Esto concuerda con el hecho de que los machos desparasitados pueden regenerar sus testículos, pero no sus caracteres sexuales secundarios.

El mantenimiento de la glándula androgénica depende de una hormona trófica producida por el ganglio torácico. Matsumoto (1952, 1954) halló en *Charybdis japonica* una correlación positiva entre el deterioro causado por el parásito sobre dicho ganglio y el grado de modificación de los caracteres sexuales secundarios. Según Adiyodi y Adiyodi (1970), los Sacculinidae operarían sobre el sistema nervioso y no sobre la glándula androgénica en forma directa. Rubiliani *et al.* (1980) verificaron por medio de la inyección de extractos de interna de *Sacculina* sp. en cangrejos macho sanos, que la masa

ganglionar ventral es afectada por el parásito, aun sin mediar contacto directo con su sistema radicular.

En los hospedadores hembra el mecanismo de la castración parasitaria está menos entendido. El desarrollo y mantenimiento de los caracteres sexuales femeninos permanentes sucedería por autodiferenciación, es decir que no requeriría de una hormona específica. Sin embargo, la aparición de las estructuras temporarias relacionadas con la incubación de los huevos (p. ej., oostegitos, sedas ovígeras, etc.) está directamente estimulada por la actividad del ovario en la época reproductiva (Charniaux-Cotton, 1960, 1975). A su vez, la actividad del ovario es inhibida por la acción de la hormona GIH (Gonad Inhibiting Hormone), secretada por el complejo órgano X-glándula del seno. Trilles e Hipeau Jacquot (1996) consideran que el drenaje de nutrientes ejercido por el parásito impediría mantener las funciones del ovario. Por otra parte, el parásito induciría la secreción continua de GIH, atenuando en forma directa el crecimiento ovárico y la vitelogénesis, e indirectamente el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios controlados por el ovario. Cabe destacar que esta explicación no es totalmente satisfactoria, pues los caracteres sexuales relacionados con la incubación se hallan presentes en hembras parasitadas por bopíridos abdominales y rizocéfalos, incluso cuando el ovario está atrofiado. En tal sentido, Hartnoll (1967) conjeturó que los rizocéfalos podrían producir o inducir la producción de las hormonas normalmente secretadas por el ovario.

1.4.2. Efectos sobre el crecimiento

1.4.2.1. Inducidos por Epicaridea

Bonnier (1900), contando con pocas evidencias, sugiere que los epicarídeos adultos impiden la muda de sus hospedadores. Sin embargo, autores más recientes han demostrado que estos parásitos, por lo general, no la inhiben totalmente (Reinhard, 1956). Por ejemplo, los especímenes de *Palaemonetes pugio* infestados por *Probopyrus pandalicola* mudan regularmente, y además la ecdisis y la oviposición del parásito están coordinadas con el ciclo de muda del hospedador (Cash y Bauer, 1993). También mudan los individuos de *Upogebia carinicaudata* parasitados por el bopírido abdominal

Phylloporus sp.: el parásito se desplaza hacia la línea ecdisial del hospedador para fijarse a la nueva cutícula y evitar ser desprendido junto con la exuvia (Itani *et al.*, 2002).

Ciertos bopíridos pueden tener un efecto negativo sobre el crecimiento de los hospedadores, tal como se infiere a partir de algunas evidencias indirectas. Pérez (1923a) observó que los individuos de *Xantho incisus* (= *X. floridensis*) parasitados por *Cancericepon pilula* no alcanzaban el tamaño máximo de los individuos sanos y que a menudo estaban colonizados por epibiontes. Cuando estos cangrejos presentaban infestaciones bilaterales (una hembra adulta en cada cámara branquial), por lo general solo una de las cámaras branquiales estaba distendida. Dado que la distensión de la cámara branquial se produce durante la muda del hospedador (cuando la cutícula está aún blanda), Pérez (*op. cit.*) interpretó que los *C. pilula* con infestación bilateral dejan de mudar tan pronto como uno de los dos parásitos alcanza la madurez sexual.

Otras pruebas indirectas de que bopíridos inhiben el crecimiento de los hospedadores provienen del análisis de la tasa de prevalencia en función de la talla del hospedador. Por ejemplo, *Aporobopyrus muguensis* se establece sobre *Pachyteleles rudis* de menos de 6 mm de largo de caparazón. La prevalencia aumenta en las clases de tamaño sucesivas hasta que alcanza un máximo a los 8,5-9 mm y luego disminuye drásticamente. Esto sugiere que los cangrejos parasitados crecen menos, acumulándose en las clases de tamaño intermedio (van Wyk, 1982). Se han descrito patrones similares para los camarones *Pandalus montagui* y *P. borealis* parasitados por *Hemiarthrus abdominalis* (Pike, 1960; Warren, 1974). Sin embargo, O'Brien y van Wyk (1985) advierten que tales evidencias son susceptibles de interpretaciones alternativas, debido a que las relaciones prevalencia-tamaño resultan de varios procesos simultáneos.

Son pocos los trabajos en que la inhibición del crecimiento por bopíridos haya sido fehacientemente demostrada. En un estudio de laboratorio sobre el crecimiento de *Pachyteleles rudis*, van Wyk (1982) observó que los cangrejos no parasitados mudaron con una frecuencia 35% mayor que los parasitados. Al mismo tiempo, los incrementos por muda en los cangrejos sanos resultaron significativamente mayores que en los parasitados. Por el contrario, en otras investigaciones de laboratorio no se han podido detectar efectos de los bopíridos sobre la frecuencia de muda (Caroli, 1927; 1929; Tucker, 1930; Nouvel, 1933; Morris, 1948). Sin embargo, estos resultados requieren confirmación, pues las mediciones fueron realizadas sobre muy pocos individuos (O'Brien y van Wyk, 1985).

Un caso singular es el del camarón *Penaeus semisulcatus* parasitado por *Epipenaeon ingens*. Un análisis matemático de la progresión de las clases modales indica que el parásito inhibe el crecimiento de las hembras, y que podría acelerar el de los machos (Somers y Kirkwood, 1991).

En los casos en que los bopíridos inhiben la reproducción pero no la ecdisis de sus hospedadores, las hembras parasitadas pueden alcanzar tamaños mayores que las no parasitadas. Esto es consecuencia de que las hembras parasitadas continúan mudando durante la estación reproductiva, en tanto que las no parasitadas permanecen en anecondisis durante la incubación. Tal crecimiento diferencial fue observado en hembras del camarón *Palaemonetes pugio* infestadas por *Probopyrus pandalicola* y del camarón *Leander squilla* infestadas por *Bopyrus helleni* o *B. xiphias* (Callan, 1940; Anderson, 1977).

El efecto de los Entoniscidae sobre el crecimiento de sus hospedadores es aún menos conocido. Veillet (1945) nunca observó la muda en cangrejos *Carcinus maenas* parasitados por adultos de *Portunion maenadis*. Sansin (1938) notó que los cangrejos *Portumnus variegatus* parasitados por adultos de *Portunion kossmani* eran más propensos a ser colonizados por epibiontes que los cangrejos no parasitados, lo que estaría denotando un retraso en la muda.

1.4.2.2. Inducidos por Rhizocephala

En general, los hospedadores con Rhizocephala siguen mudando mientras que el parásito está en su fase interna. Luego de emerger la externa pueden observarse diferentes efectos sobre el crecimiento. En la familia Sacculinidae la externa aparece luego de la muda de pubertad del hospedador, y de allí en más el hospedador permanece en anecondisis. En consecuencia, los hospedadores parasitados suelen estar colonizados por un mayor número de epibiontes que los no parasitados (Phillips y Cannon, 1978). El estado de anecondisis puede revertirse luego de extirpada la externa (Veillet, 1945; Vernet-Cornubert, 1958; Lützen, 1981).

La muda de los crustáceos está controlada por la ecdisona, una hormona secretada por el órgano Y. La supresión de la muda podría deberse a la sustracción de ecdisterona, o excepcionalmente a la invasión del órgano Y, por las raíces del parásito (Trilles e Hipeau Jacquot, 1996). En los cangrejos *Carcinus maenas* parasitados por *Sacculina carcini*, el órgano Y siempre sufre algún grado de reducción llegando a veces a su

autólisis completa (Chassard-Bouchaud y Hubert, 1975; 1976). Andrieux *et al.* (1976) halló que en los animales parasitados las concentraciones de ecdisterona en la hemolinfa y en el órgano Y están significativamente reducidas, comprobando que la inyección de ecdisterona sintética induce el establecimiento rápido de las condiciones de premuda y la normalización de la composición proteica de la hemolinfa.

El crecimiento de los cangrejos juveniles puede ser afectado por los saculinidos, estando éstos todavía en su fase interna. Veillet (1945) observó que en *Carcinus maenas* parasitado por *Sacculina carcini* el incremento de tamaño por muda decreció de 30% a 10% durante las seis mudas previas a la emergencia de la externa. Los cangrejos *Pugettia producta* infestados por *Heterosaccus californicus* alcanzan la madurez en un menor número de mudas que los indemnes; sin embargo, ni la frecuencia de muda ni el incremento por muda se ven afectados. Por el contrario, se ha comprobado experimentalmente que el rizocéfalo *Loxothylacus panopaei* no afecta el número de mudas al que *Rhithropanopeus harrisi* alcanza la madurez sexual, como tampoco el período de intermuda o el crecimiento por muda de este cangrejo (Álvarez *et al.*, 1995).

A diferencia de los Sacculinidae, en general los Rhizocephala de las otras familias no suprimen la muda del hospedador luego de la emergencia de la externa. Más allá de esto, es poco lo que se conoce acerca de los efectos de tales parásitos sobre el crecimiento de sus hospedadores (O'Brien y van Wyk, 1985).

1.4.3. Efectos sobre el medio interno y el metabolismo

Robson (1911) observó que el número de lipocromos en la hemolinfa de cangrejos *Inachus* sp. saculinizados era superior a lo normal. Smith (1913) indica que *Sacculina carcini* induce un aumento del contenido de lípidos en el hepatopáncreas de *Carcinus maenas*. Rudloff y Veillet (1954) también señalaron un incremento de lípidos en el cangrejo ermitaño *Diogenes pugilator* parasitado por *Septosaccus cuenoti*. Sin embargo, en otros casos se observó el efecto opuesto. El cangrejo ermitaño *Pagurus pubescens* exhibe un marcado empobrecimiento en lípidos como resultado de la infestación por *Peltoaster paguri* (Reinhard y von Brand, 1944). Asimismo, Baffoni (1953) notificó una disminución notable en la cantidad de lípidos de *Callinassa laticauda* parasitada por el rizocéfalo *Parthenopea subterranea*. Frenz y Veillet (1953) hallaron que los machos de *Carcinus maenas* con externas de *Sacculina carcini* contenían más lípidos que aquellos

que solo presentaban la fase interna del parásito. Sorprendentemente, las hembras mostraron la relación inversa.

Al igual que los hospedadores de Rhizocephala, los infestados por isópodos Epicaridea tampoco responden de manera uniforme en lo que concierne al contenido de lípidos. El bopírido *Ione* induce en machos y hembras de *Callianassa* un aumento en el contenido de lípidos (Baffoni, 1953), pero solo los machos de *Upogebia* parasitados por *Gyge* muestran tal incremento (Hughes, 1940). Los *Pagurus longicarpus* parasitado por *Stegophryxus* no muestran diferencias apreciables con los controles (Reinhard *et al.*, 1947).

Astete Espinoza y Cáceres (2000) estudiaron los efectos del bopírido *Ionella agassizi* sobre la fisiología nutricional del camarón excavador *Neotrypaea uncinata*. Los ejemplares parasitados tenían masas corporales y reservas lipídicas más bajas, y la hemolinfa con menor concentración de proteínas, hemocianina y lactato, y mayor concentración de glucosa.

Según Baudoin (1975), la castración del hospedador permite al parásito obtener un incremento en la disponibilidad de energía, gracias al aumento de la producción de lípidos por parte del hospedador. Este beneficio sería utilizado por el parásito para incrementar su tasa reproductiva, tal como lo sugiere la alta concentración de lípidos encontrada en algunos parásitos (p. ej., en *Gyge branchialis*, ver Hughes, 1940).

El drenaje de nutrientes debido a los bopíridos puede ser importante. Walker (1977) estimó que *Probopyrus pandalicola* succiona diariamente 25% del volumen total de hemolinfa del camarón *Palaemonetes pugio*, lo que representa, en términos energéticos, hasta 10% de la ingesta de este camarón. Quizás debido a tal sustracción de energía, los ejemplares infestados sufren una reducción significativa de su tasa metabólica, evidenciada por un menor consumo de oxígeno (Anderson, 1975, 1977). Un efecto similar fue dado a conocer para *Palaemonetes argentinus* infestados por *Probopyrus* cf. *oviformis* (= *P. ringueleti*) (Schuldt y Rodrigues Capítulo, 1985). Por el contrario, Nelson *et al.* (1986) comunicaron que el bopírido *Argeia pauperata* no altera significativamente la tasa de consumo de oxígeno del camarón *Crangon franciscorum*.

Por último, Neves *et al.* (2000) ha demostrado que los ejemplares de *Palaemonetes argentinus* parasitados por *Probopyrus ringueleti* presentan una actividad reducida de la enzima superóxido dismutasa, que cataliza la conversión del anión

superóxido en peróxido de hidrógeno. Según estos autores, este efecto podría tener como consecuencia que los camarones parasitados sean menos resistentes a los contaminantes.

1.4.4. Efectos sobre el comportamiento

La modificación del comportamiento de los decápodos como consecuencia de la infestación por epicarídeos y rizocéfalos es un aspecto de la castración parasitaria que ha recibido poca atención. A continuación se mencionan algunos ejemplos.

Las hembras de *Carcinus maenas* migran de las aguas profundas a las superficiales en la época de apareamiento, y luego retornan a aguas profundas para incubar sus huevos. Por el contrario, los machos migran a aguas someras al alcanzar la madurez, en donde permanecen el resto de sus vidas. Los individuos parasitados por *Sacculina carcini*, sean machos o hembras, migran conjuntamente con las hembras no infestadas (Veillet, 1945; Rasmussen, 1959). Somers y Kirkwood (1991) hallaron que los camarones *Penaeus semisulcatus* parasitados por el bopírido *Epipenaeon ingens* permanecen en aguas someras, en tanto que los animales sanos migran hacia aguas más profundas a medida que crecen.

Veillet (1945) observó que los machos y hembras de *Carcinus maenas* saculinizados se tornan lentos, menos agresivos, huyen sin luchar y con frecuencia se dejan dar vuelta por un macho vigoroso. Presentan además el reflejo de Bethe (*Eierschutzreflex*) por el cual las hembras grávidas, al sentirse amenazadas, protegen la puesta cubriéndola con sus patas y quelípedos.

Los individuos de *Portunus pelagicus* parasitados por *Sacculina granifera* muestran comportamientos similares a los de las hembras ovígeras, entre los que se incluye una mayor actividad diurna, y el cuidado y aseo de la externa como si fuese una puesta de huevos. Los machos parasitados presentan menores niveles de agresividad, tendiendo a permanecer inmóviles ante la presencia de individuos coespecíficos (Bishop y Cannon, 1979).

En ensayos de laboratorio, los individuos de *Palaemonetes pugio* parasitados por *Probopyrus pandalicola* consumen menos cladóceros y desarrollan menor actividad que los individuos normales (Bass y Weis, 1999). Por el contrario, el contenido estomacal de los camarones narval *Plesionika martia* recolectados en el campo y parasitados por *Pseudione affinis* es similar al de los ejemplares no parasitados (Orecchia *et al.*, 1999).

1.4.5. Efectos sobre el branquiostegito

El tamaño máximo y la fecundidad que pueden alcanzar las hembras de los bopíridos branquiales está restringido por el espacio disponible en la cámara que ocupan. En los hospedadores con tegumentos poco calcificados (p. ej., Anomura, Caridea y Palinura), los bopíridos amplían el espacio vital induciendo una notable distensión del branquiostegito (Fig. 7, A; ver Abu-Hakima, 1984; Roccatagliata y Lovrich, 1999). Por el contrario, en los crustáceos con tegumentos muy calcificados (por ej., muchos Brachyura) la deformación suele ser más ligera (Fig. 7, B; ver McDermott, 1991). El abultamiento del caparazón inducido por los bopíridos puede persistir durante varias mudas ulteriores a la muerte del parásito. Esto se ha verificado en *Pachyteles rudis* parasitado por *Aporobopyrus muguensis* (van Wyk, 1982), *Pilumnus hirtellus* por *Cancricepon elegans* (Bourdon, 1968), *Petrolisthes armatus* por *Aporobopyrus curtatus* (Oliveira y Masunari, 1998), *Pagurus bernhardus* y *Anapagurus laevis* por *Athelges paguri* (Pike, 1961), *Paralomis granulosa* por *Pseudione tuberculata* (Roccatagliata y Lovrich, 1999), *Palaemonetes pugio* y *P. paludosus* por *Probopyrus pandalicola* (Beck, 1980b; Anderson, com. pers. en van Wyk, 1982), *Palaemonetes argentinus* por *Probopyrus* cf. *oviformis* (Schuldt e Ituarte, 1985) y en varias especies australianas de *Penaeidae* (Owens y Glazebrook, 1985; Somers y Kirkwood, 1991).

Schuldt y Rodríguez Capítulo (1985) compararon mediante cortes histológicos las cámaras branquiales de *Palaemonetes argentinus* infestados por *Probopyrus* cf. *oviformis* (= *P. ringueleti*) maduros con sus contralaterales no infestadas. En las áreas del branquiostegito ubicadas sobre el parásito, los epitelios externo e interno eran más delgados, y el volumen de los senos hemolinfáticos menor. Por el contrario, en ciertas áreas cercanas al parásito el volumen hemolinfático era mayor, lo que fue interpretado por los autores como “compensación funcional”. Además, describieron cicatrices en el epitelio interno del branquiostegito, atribuibles a la acción de las piezas bucales y dactilopoditos del bopírido hembra.

Bursey (1978) estudió las condiciones patológicas de la cámara branquial de la langostilla *Munida iris* infestada por *Munidion irritans*. El parásito produce una distensión en el branquiostegito, que alcanza el borde libre posterior del mismo. En la zona de la deformación la cutícula era de espesor normal, en tanto que la epidermis y el

tejido conectivo eran el doble de gruesos. Estos tejidos tenían aspecto esponjoso, por lo que el aumento del grosor se debería a un mayor volumen de los senos hemolinfáticos más que a una proliferación de células. En la periferia de la distensión, la cutícula interna mostraba un ligero engrosamiento. Además, el epitelio interno del branquiostegito tenía heridas puntiformes producidas por las mandíbulas del parásito. Las branquias presentaban una depresión cóncava en la zona de contacto con la superficie dorsal del bopírido. La presión del parásito contra las branquias interfería la circulación de la sangre en algunas laminillas con el subsiguiente daño del tejido, puesto de manifiesto por la acumulación de nódulos necróticos pigmentados.

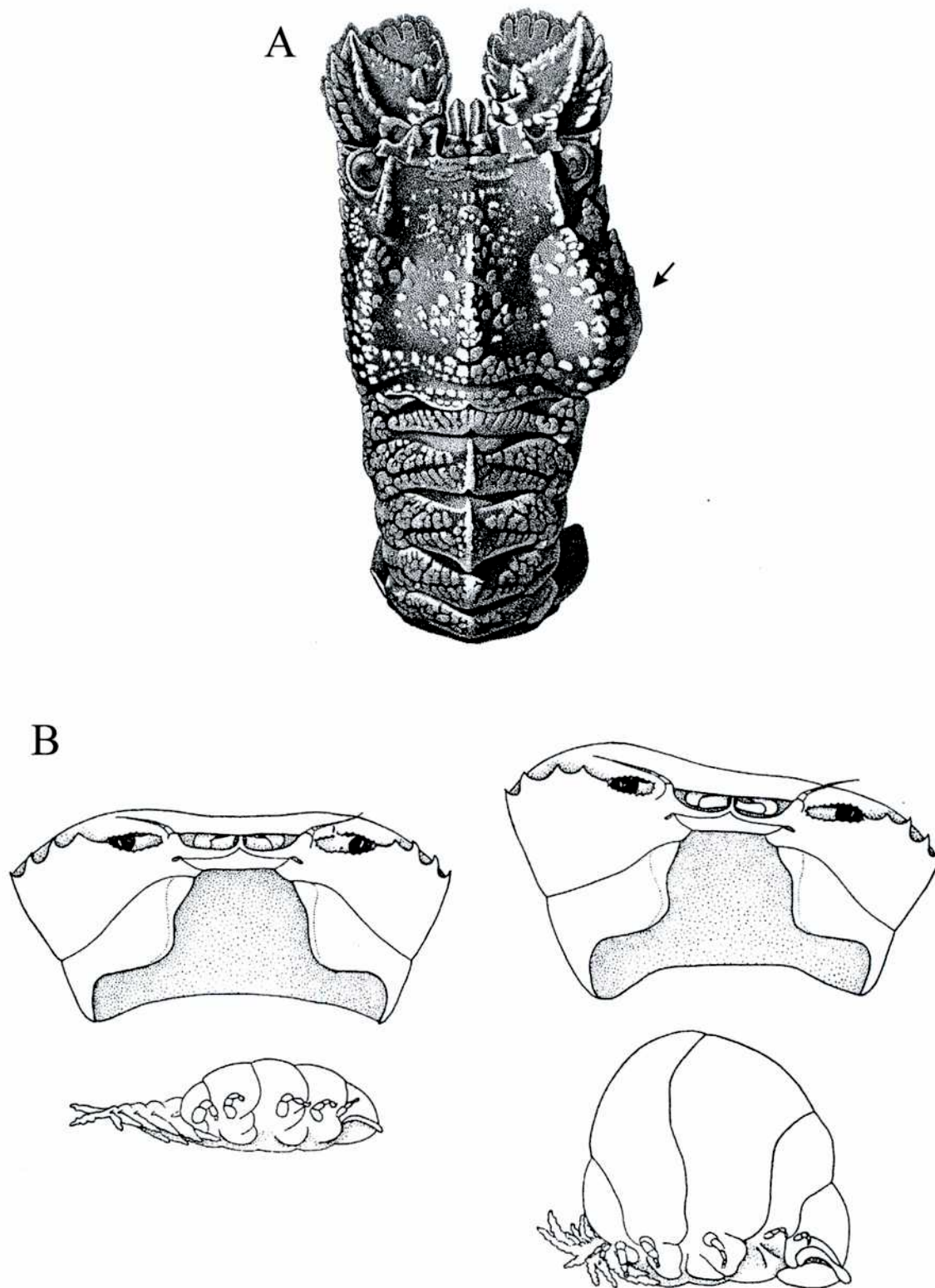


Figura 7. A. Langosta *Eduarctus lewinozhni* con un bopírido en la cámara branquial derecha. La flecha indica la distensión causada por el parásito (tomado de Holthuis, 2002). **B.** Deformación del caparazón del cangrejo *Pilumnus hirtellus* en relación con el tamaño del bopírido *Cancricepon elegans* (tomado de Bourdon, 1968).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

El lugar de muestreo fue una playa fango-arenosa sobre la boca de un canal de marea frente al faro San Antonio, próximo a Punta Rasa, en el extremo sur de la bahía Samborombón, río de la Plata (36°19'S, 56°47'W; Fig. 8). La playa tiene una suave pendiente y está separada del pastizal halófilo de *Spartina densiflora* por un desnivel de aproximadamente 0,1-0,5 m de altura. La estructura sedimentaria presenta una capa delgada (10-15 cm) de deposición reciente, por encima de una capa gris muy compacta y rica en conchillas marinas que dataría del período Querandino o Platense (Guarga *et al.*, 1991). Los sedimentos son firmes cerca del límite con el espartillar pero se van tornando más blandos hacia el centro del canal. La playa está protegida de la acción de las olas y en consecuencia es cubierta por una delgada capa de sedimentos finos y detritos luego de cada ciclo semidiurno de marea. *U. uruguayensis* habita la zona mediolitoral media, es decir la angosta franja delimitada por la pleamar y la bajamar de cuadraturas (Olivier *et al.*, 1972). Aparte de los cangrejos que viven sobre los canales de marea principales (área muestreada), la población presenta algunos manchones en zonas más altas cubiertas por *Spartina* sp., sobre las orillas de los canales de marea subsidiarios. *U. uruguayensis* integra la comunidad del cangrejal junto con otros dos Brachyura: *Chasmagnathus granulatus*, de hábito anfibio y *Cyrtograpsus angulatus*, de hábito sublitoral (Boschi, 1964).

La salinidad en el área varía entre $18,56 \pm 6,19\text{‰}$ (verano) y $27,97 \pm 5,56\text{‰}$ (invierno) (véase Guerrero *et al.*, 1997). Durante este estudio la temperatura del agua se mantuvo entre 11°C (invierno) y 30°C (verano).

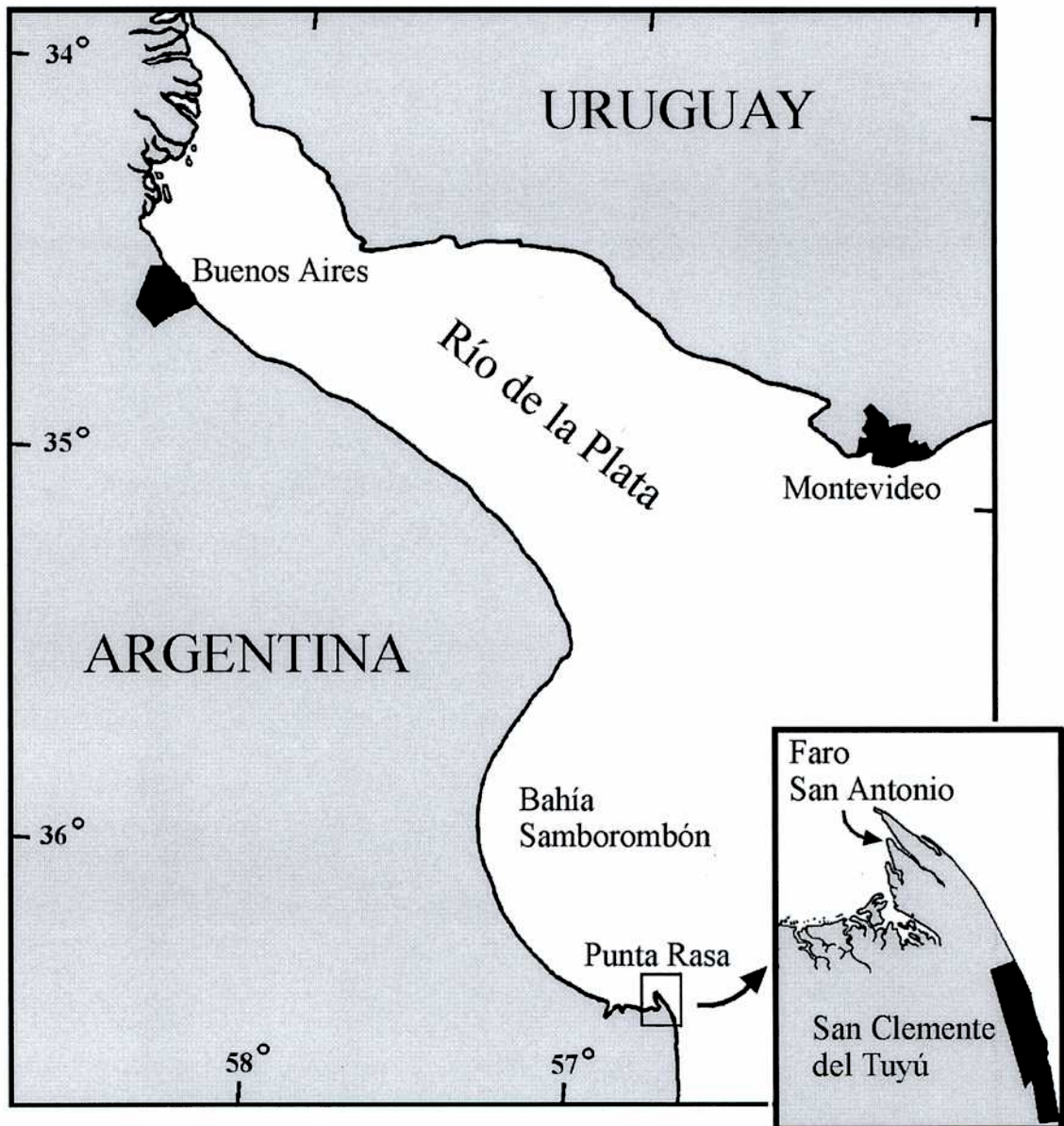


Figura 8. Ubicación del sitio de estudio: bahía Samborombón, sobre la margen Argentina del río de la Plata. Recuadro: detalle de Punta Rasa.

2.2. Muestreo

Los cangrejos fueron recolectados con una frecuencia mensual desde febrero de 1995 hasta marzo de 1996, durante la marea baja. Excepto en febrero de 1995, el muestreo se llevó a cabo en 5 estaciones fijas, separadas por una distancia de 30 m. Las estaciones 1-3 fueron establecidas sobre la playa frente al borde del espartillar y las estaciones 4 y 5 sobre una lengua arenoso-barrosa ubicada frente a la playa. En cada fecha de muestreo y en cada estación se trazaron dos transectas paralelas, separadas por 1 m de distancia. Las mismas fueron orientadas en forma perpendicular al canal, es decir en la dirección de la pendiente de la playa (Fig. 9, A). Para evitar tomar muestras en áreas previamente disturbadas, las transectas de cada estación fueron situadas a 2 m de distancia de aquellas trazadas en los meses anteriores. En febrero de 1995 todos los cangrejos recolectados provinieron de 10 transectas contiguas ubicadas en la estación 1.

Las transectas, de 5 m de longitud y 20 cm de ancho, fueron excavadas con pala hasta una profundidad de 30 cm (Fig. 9, B-C). Los terrones de sedimento extraídos fueron fragmentados a mano y examinados en busca de cangrejos. Los animales recolectados fueron sumergidos por varias horas en agua decantada, con el fin de remover el sedimento que pudiera estar presente sobre sus branquias. Los especímenes fueron fijados en formalina 5% y por último conservados en etanol 70% para su estudio posterior.

En total, 12.033 ejemplares de *U. uruguayensis* fueron capturados a lo largo de las 14 fechas de muestreo. En enero de 2001 se realizó una visita adicional al área con motivo de verificar la presencia de larvas criptonisquias en el agua que se acumula en el fondo de las cuevas de los cangrejos. El agua fue extraída por succión mediante un catéter de 5 mm de diámetro.

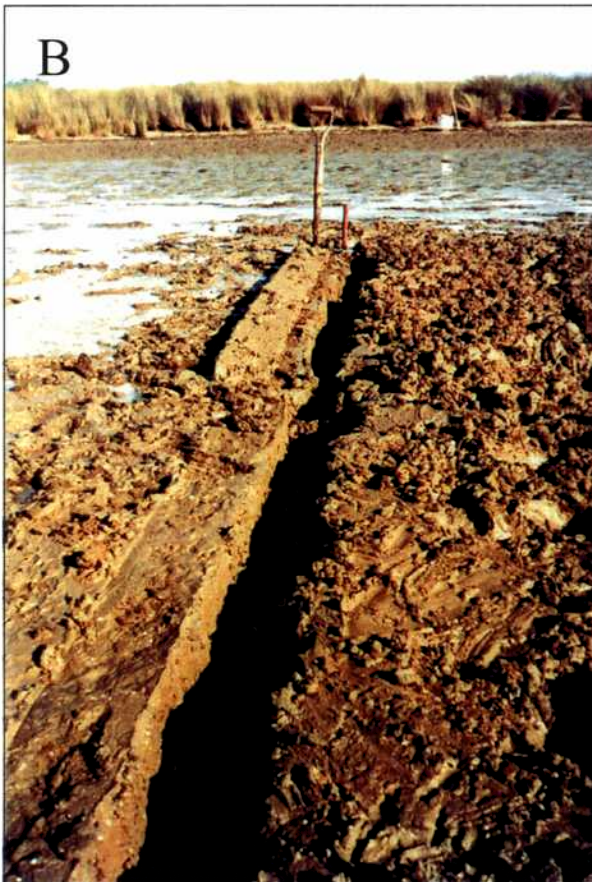


Figura 9. Área de estudio. **A.** Canal de marea durante la bajamar; la barra roja indica la posición y longitud de las transectas en la franja mediolitoral media. **B.** Detalle de una transecta. **C.** Revisando el fondo de una transecta ya excavada.

2.3. Estudio de los ejemplares en el laboratorio

Se determinó el sexo y se midió el ancho del caparazón (*AC*) de todos los cangrejos. Aquellos ejemplares con una cutícula muy blanda, una indicación de que la muda había tenido lugar recientemente, no pudieron ser medidos. En algunos cangrejos se tomaron medidas adicionales tales como la longitud del propodito (manus + pollex) del quelípodo mayor del macho (*LP*) y/o el ancho ventral del pereion (*AV*). El término “ancho ventral” se refiere a la distancia entre los bordes externos de las placas episternales izquierda y derecha. Las placas episternales son pequeñas y subtriangulares, la base de cada una de ellas encaja entre los esternitos III y IV, y su ápice contacta un denso cepillo de sedas que rodea al orificio aferente de la cámara branquial, entre el 3ro. y 4to. pereiópodo (Fig. 10). El *AC* y el *LP* fueron medidos con un calibre digital, y el *AV* con un ocular micrométrico montado sobre un microscopio de disección. Todas las medidas fueron tomadas con una precisión de 0,05 mm.

Luego de la remoción del caparazón, las branquias y las cámaras branquiales de cada cangrejo fueron examinadas exhaustivamente en busca de ejemplares de *Leidyia distorta*. Los parásitos fueron clasificados en estadios de desarrollo sobre la base de las características morfológicas descritas por Bourdon y Bowman (1970). La clasificación realizada, sin embargo, no pretende reflejar el número real de estadios (mudas) de este bopírido. Los estadios fueron definidos de acuerdo a los siguientes criterios:

Larva criptonisquia (C). Reside en el espacio entre dos laminillas branquiales contiguas (Fig. 11); en ocasiones sobre el bopírido hembra. Urópodo con una seda simple muy larga.

Hembra juvenil temprana (HJ₁). Reside también en el espacio entre dos laminillas branquiales contiguas. Urópodo lameliforme, sin la seda simple y larga del estadio criptonisquia. Esta categoría incluye especímenes con características femeninas inequívocas, es decir con placas epimerales en desarrollo sobre los segmentos abdominales, y también ejemplares neutros (estadio *bopyridium*) (Fig. 12, A-B).

Los restantes estadios residen sobre el techo de la cámara branquial.

Hembra juvenil avanzada (HJ₂). Lleva un par de procesos dorsales foliáceos en el primer pleonito. Sin oostegitos o con oostegitos rudimentarios en forma de pequeños triángulos que nacen de la base de los pereiópodos (Fig. 12, C-D).

Hembra preparatoria (HP). Carece de procesos dorsales foliáceos en el primer pleonito. Los oostegitos casi se tocan a la altura de la línea media del cuerpo o están parcialmente superpuestos.

Hembra madura (HM). Los oostegitos forman un marsupio completamente cerrado, aunque todavía aplanado sobre el vientre o sólo parcialmente expandido. Pereionitos I-VI con nódulos dorsales incipientes o bien desarrollados, formando en conjunto una carena.

Hembra reproductiva (HR). Hembra con marsupio esférico (totalmente expandido) y nódulos dorsales bien desarrollados (Fig. 13).

Macho (M). Todos los especímenes diferentes de las criptonisquias y encontrados sobre las hembras. Este estadio incluye machos bien diferenciados (Fig. 13), así como también especímenes neutros que, por estar fijados a las hembras, se habrían diferenciado en machos luego de unas pocas mudas.

La longitud de las hembras reproductivas (HR) fue medida con un ocular micrométrico, desde el margen anterior de la cabeza del parásito hasta el margen posterior del 5to. nódulo dorsal (el mayor de la serie).

Para cada parásito se registró la cámara branquial de procedencia (izquierda o derecha), y su ubicación dentro de la misma. También fueron asentados el número y la posición de las criptonisquias y/o machos sobre los bopíridos hembra. Es necesario aclarar que la posición de las criptonisquias o machos no se observó inmediatamente luego de remover el caparazón de los cangrejos, sino al reexaminar los ejemplares conservados en etanol 70% por dos o tres años. Durante ese lapso, algunos machos y criptonisquias se soltaron de los bopíridos hembra, lo que impidió conocer sus posiciones originales.

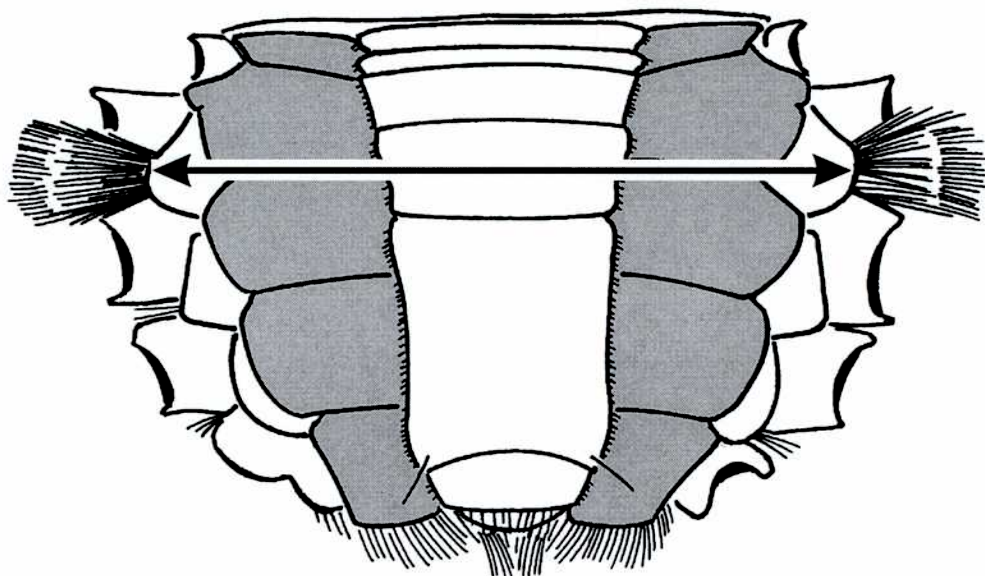


Figura 10. *Uca uruguayensis*, esquema de la vista ventral de un macho. La doble flecha indica la distancia referida en el texto como "ancho ventral" (AV). Las patas fueron omitidas.

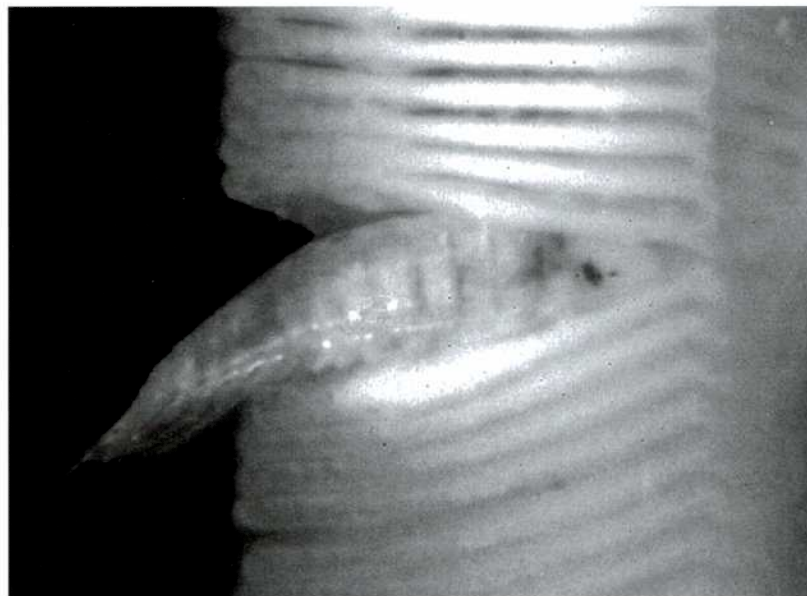
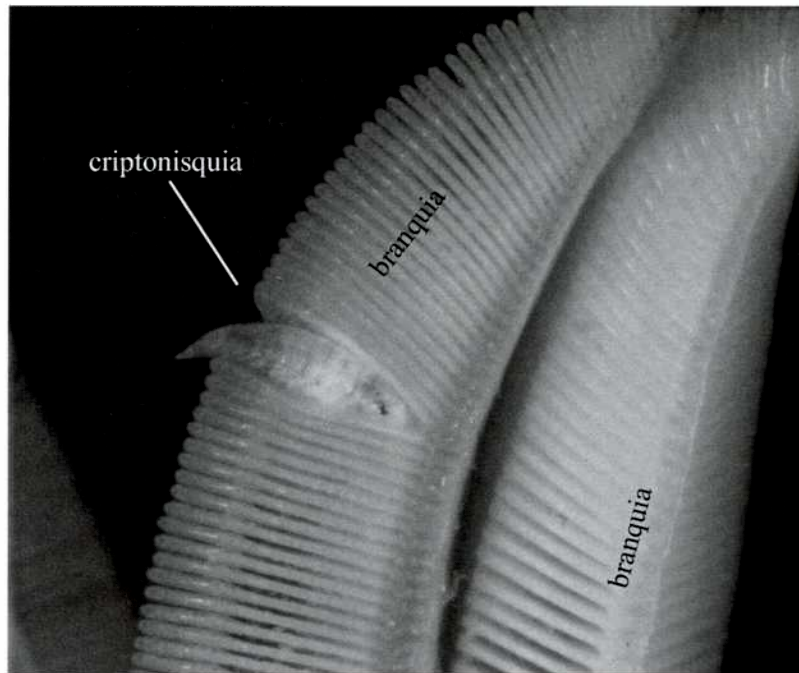


Figura 11. *Leidyia distorta*. Larvas criptonisquias en su posición natural, entre dos laminillas branquiales de *Uca uruguayensis*.

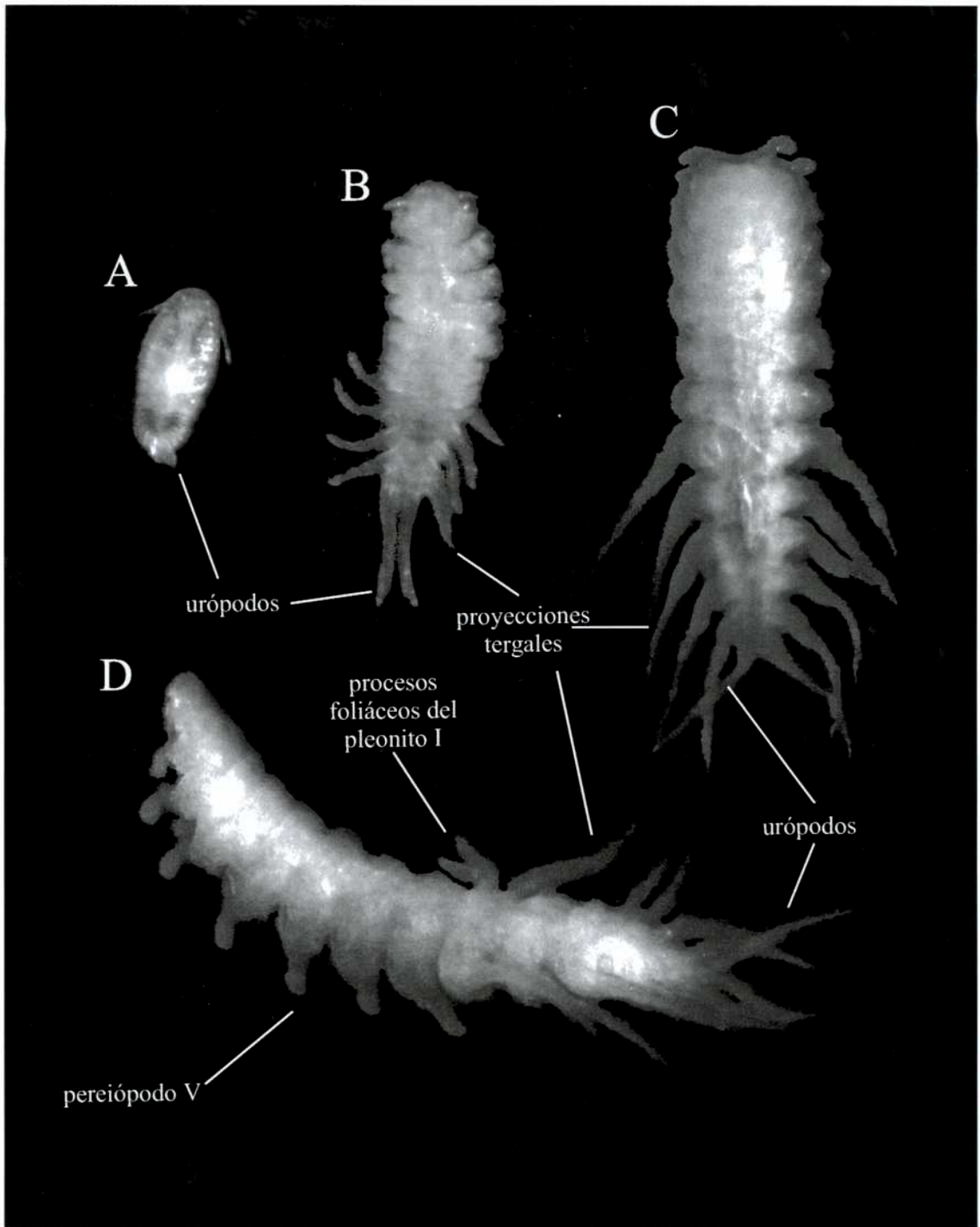


Figura 12. Ejemplares inmaduros de *Leidyia distorta*. **A.** Criptonisquia en proceso de muda bifásica, con la mitad posterior ya mudada a *bopyridium* (longitud: 0,42 mm). **B.** Hembra juvenil temprana (HJ₁, longitud: 0,75 mm). **C y D.** Hembra juvenil avanzada (HJ₂, longitud: 1,33 mm) en vista dorsal y en vista lateral, respectivamente.

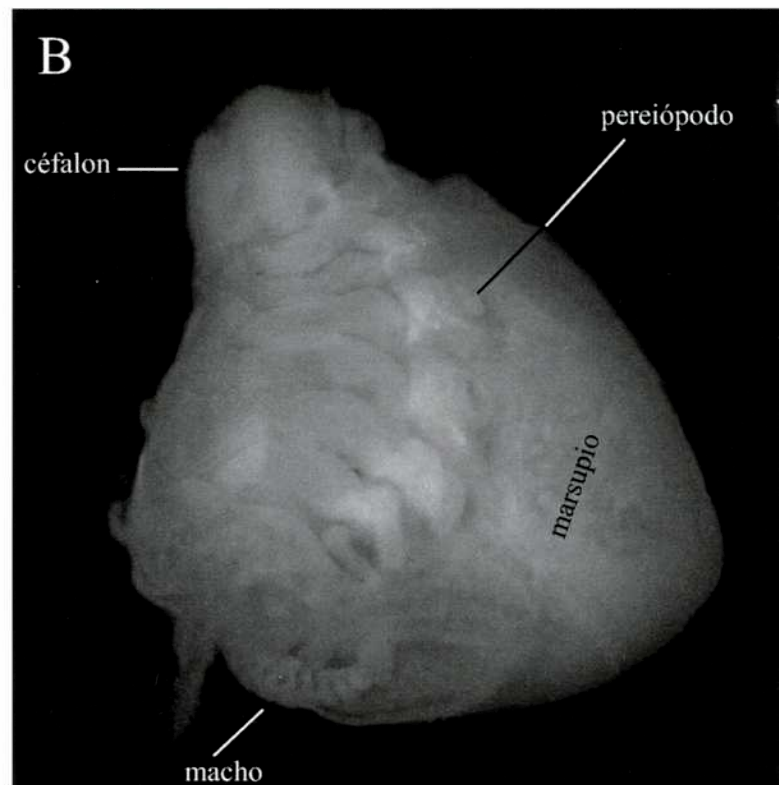
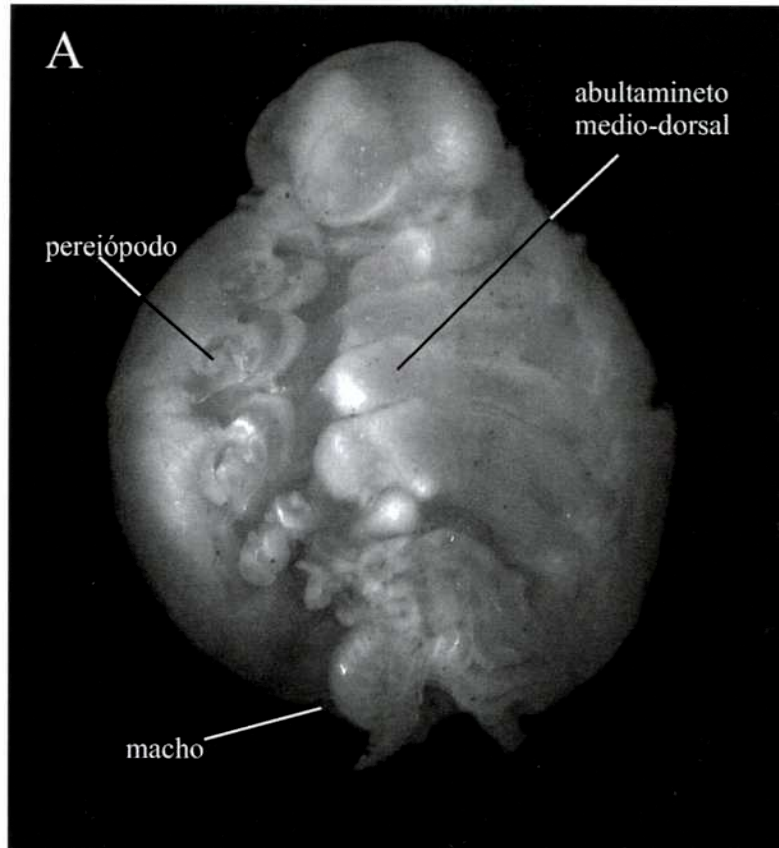


Figura 13. *Leidyia distorta*, hembra ovígera (longitud: 3,9 mm). **A.** Visa dorsal.
B. Vista látero-dorsal.

2.4. Análisis de los datos

2.4.1. Aspectos morfológicos de la asociación

Se estimó la correlación entre la longitud de los bopíridos hembra (HR) y el ancho de caparazón de los cangrejos (AC).

Para determinar si los parásitos adultos producen un ensanchamiento del caparazón del hospedador, se llevó a cabo un Análisis de la Covarianza (ANCOVA). El ancho de caparazón (AC) fue considerado como variable dependiente, la condición de infestado o no infestado como variable independiente y el ancho ventral (AV) como covariable.

Dos partes del cuerpo de un organismo crecen en forma isométrica si sus tamaños guardan una proporción constante a lo largo del tiempo. En caso contrario, el crecimiento relativo de ambas partes es alométrico. La tasa de crecimiento de la parte B relativa a aquella de la parte A puede ser cuantificada mediante un coeficiente alométrico, definido por

$$\alpha = d(\log Y)/d(\log X)$$

donde X e Y son los tamaños de las partes A y B, respectivamente. El crecimiento de B respecto de A es isométrico si $\alpha = 1$, alométrico positivo (B crece más rápido que A) si $\alpha > 1$, o alométrico negativo (B crece más despacio que A) si $\alpha < 1$.

El crecimiento de los caracteres sexuales secundarios de los crustáceos a menudo incluye una serie de fases caracterizadas por coeficientes alométricos de diferente valor. En un gráfico $\log Y$ vs. $\log X$, las sucesivas fases se asocian a segmentos de recta que difieren en sus pendientes y/o en sus ordenadas al origen (Hartnoll, 1978).

Las fases del crecimiento alométrico del quelípedo mayor de los machos de *U. uruguayensis* fueron discriminadas con ayuda de la rutina MATURE II (Somerton, 1980). Este algoritmo permite ajustar una recta quebrada a una nube de puntos mediante el método de cuadrados mínimos, y estimar el punto de quiebre. El logaritmo natural de la longitud del propodito ($\ln LP$) fue considerado como variable dependiente, y el logaritmo del ancho ventral ($\ln AV$) como variable independiente.

El posible efecto feminizante de *L. distorta* sobre el quelípido mayor de *U. uruguayensis* fue evaluado mediante ANCOVA, para cada fase de crecimiento alométrico por separado. El logaritmo de la longitud del propodito ($\ln LP$) fue considerado como variable dependiente, la condición de infestado o no infestado como variable independiente y el logaritmo del ancho ventral ($\ln AV$) como covariable. Aquellos individuos cuyo quelípido mayor presentaba signos de haber sido perdido y regenerado fueron excluidos del análisis. Un quelípido en regeneración es mucho más pequeño que uno normal, su color es blanco brillante y los tubérculos de la superficie interna (palmar) del propodito están ausentes o apenas desarrollados. Luego de algunas mudas un quelípido regenerado puede ser indistinguible de uno normal.

2.4.2. Prevalencia, carga parasitaria y distribución de las criptonisquias

Siguiendo la nomenclatura usual, la prevalencia se define aquí como el porcentaje de individuos de la población de la especie hospedadora que albergan uno o más individuos de la especie parásita. La carga parasitaria media se refiere al número promedio de parásitos por individuo de la población hospedadora, incluyendo en el denominador al número total de hospedadores, parasitados o no. Se evaluaron ambos índices epidemiológicos en función del tamaño del hospedador. A tal fin los cangrejos macho y hembra fueron agrupados por separado en clases de 1mm de ancho de caparazón (*AC*).

Con el fin de verificar si los parásitos tienen una preferencia por la cámara branquial izquierda o derecha, o bien por la cámara ipsilateral o contralateral al quelípido mayor, se comparó el número de parásitos en cada condición con la relación 1:1 mediante un test de Chi-cuadrado. El análisis se llevó a cabo por separado para cada estadio de desarrollo.

Para analizar la distribución estadística del número de criptonisquias invasoras por cangrejo se utilizó la muestra de abril de 1995, que presentó una abundancia excepcional de parásitos de dicho estadio. Los cangrejos fueron agrupados en clases de talla de 1 mm *AC*. Para cada clase de tamaño en el rango 9-13 mm *AC*, se puso a prueba la hipótesis de igualdad entre la varianza y la media del número de criptonisquias por cangrejo mediante un test basado en la distribución Chi-cuadrado (Elliott, 1977). Además, para cada clase de

talla se ajustó una distribución binomial negativa a las frecuencias de cangrejos con 0, 1, 2, ... criptonisquias, por el método de máxima verosimilitud (Bliss y Fisher, 1953).

2.4.3. Dinámicas poblacionales de los consortes

Las dinámicas poblacionales del hospedador y del parásito fueron estudiadas de manera simultánea. Para ello se analizó la evolución mensual de la distribución de frecuencias de tallas de los cangrejos (clases de 1 mm AC), junto con la distribución de frecuencias de los estadios del parásito. El período reproductivo del cangrejo fue determinado por la presencia de huevos bajo el abdomen de las hembras. El período reproductivo del parásito fue inferido por la presencia de huevos, embriones o larvas epicarídeas en el marsupio de las hembras.

3. RESULTADOS

3.1. Ubicación de los parásitos

Las criptonisquias fueron encontradas en los espacios existentes entre dos laminillas branquiales contiguas, a menos que la cámara branquial ya estuviera ocupada por un parásito hembra. En este caso las criptonisquias podían encontrarse adheridas tanto a las branquias del cangrejo como al cuerpo del parásito hembra (ver más abajo). Si bien las hembras juveniles tempranas (HJ₁) también fueron observadas entre las laminillas branquiales, las hembras con procesos foliáceos dorsales (HJ₂) se hallaron sin excepción en el techo de la cámara branquial. Aunque una o más criptonisquias o hembras HJ₁ fueron encontradas sobre las branquias de una misma cámara, no se observó más que una hembra HJ₂ por cámara. En el estadio HJ₂ se establece la restricción de “una sola hembra por cámara”, condición que se mantiene para todos los estadios hembra subsiguientes.

Las hembras reproductivas ocupan por completo la cámara branquial, con la cabeza dirigida hacia atrás y la superficie dorsal en contacto con las branquias del hospedador. Estas hembras son asimétricas, con su lado derecho más largo en el caso de alojarse en la cámara branquial derecha, o con su lado izquierdo más largo si están en la cámara izquierda (Fig. 14, A-B).

Ya desde el estadio HJ₂, los parásitos hembra pueden llevar criptonisquias o machos sujetos al cuerpo. El porcentaje de hembras acompañadas por un macho o una criptonisquia (ocasionalmente 2 ó más) varió desde 24% para el estadio HJ₂ hasta casi 100% para el estadio HR, es decir que aumentó a medida que las hembras avanzaban en su desarrollo (Fig. 15).

De las 42 hembras HJ₂ apareadas que se encontraron, ninguna poseía acompañantes supernumerarios, es decir que llevaban una sola criptonisquia o bien un solo macho. Entre las hembras preparatorias (HP), solo una de las 14 hembras apareadas tenía más de un acompañante, siendo éstos dos criptonisquias. Los casos de acompañantes supernumerarios fueron más comunes entre las hembras adultas (HM y

HR). El mayor número de acompañantes ocurrió en una hembra madura (HM), la que tenía 11 machos y 4 criptonisquias, todos ellos dentro del marsupio.

Se encontraron 41 cámaras branquiales albergando una hembra HJ₂ o más desarrollada, junto con una o más criptonisquias. De estas 41 hembras, 26 tenían un macho acompañante (raramente 2 ó más) y 15 no tenían machos. En las cámaras donde la hembra tenía por lo menos un macho, las criptonisquias se encontraron sobre el parásito hembra (11 veces), sobre las branquias del cangrejo (11 veces), o en ambos lugares (4 veces). Por lo tanto, cuando una hembra ya tenía un macho acompañante, las criptonisquias se distribuyeron en números iguales entre la hembra y las branquias. Por otra parte, en aquellas cámaras donde la hembra no estaba acompañada por un macho, las criptonisquias se encontraron sobre el parásito hembra (11 veces), o bien tanto sobre las branquias como sobre la hembra (4 veces), pero nunca exclusivamente sobre las branquias del cangrejo. Esto sugiere que las hembras no apareadas que se encuentran en el techo de la cámara branquial ejercen atracción sobre las criptonisquias recién llegadas y que se están por establecer.

Los machos fueron hallados en diferentes sitios sobre las hembras (Tabla 2). Las hembras juveniles avanzadas (HJ₂) llevaban el macho sobre el dorso o los laterales. Los procesos foliáceos del primer pleonito de la HJ₂ podrían servir al macho para fijarse. Por el contrario, en las hembras preparatorias (HP) los machos estaban adheridos a las superficies laterales o ventrales. Puede inferirse que aquellos machos ya establecidos se desplazan sobre la hembra desde la superficie dorsal hacia la ventral poco tiempo después que la hembra muda al estadio preparatorio. En las hembras maduras (HM), la mayoría de los machos fueron encontrados sobre la superficie ventral del pleon o sobre el oostegito posterior. Por último, en casi todas las hembras reproductivas (HR) el macho estaba agarrado al oostegito posterior. La superficie de este oostegito es rugosa, lo que quizás facilite la fijación del macho a la hembra.

La cara interna del branquiostegito de *U. uruguayensis* tiene, alrededor de su perímetro y sobre el nivel de las branquias, una cresta horizontal incipiente. Por dentro de ésta corre un grueso vaso sanguíneo. El cono oral del parásito maduro se sitúa en estrecho contacto con dicho vaso, el cual en muchos cangrejos presentaba una pequeña perforación inmediatamente por debajo de la boca del parásito.

Tabla 2. *Leidyia distorta*: Presencia o ausencia, y posición de las criptonisquias y/o machos sobre las hembras juveniles, preparatorias, maduras y reproductivas. Los recuadros indican la migración progresiva de los machos sobre las hembras a medida que éstas se desarrollan.

Estadios	Presencia / ausencia de criptonisquias y machos, y no. de hembras observadas (entre paréntesis)	Número de machos (m)* o criptonisquias (c)					Posición incierta
		Dorsal	Lateral	Ventral	Sobre el marsupio	En el marsupio	
Juvenil avanzada (HJ₂)							
	Sin compañeros (138)	---	---	---	---	---	---
	Solo machos (35)	15	4	0	---	---	16
	Solo criptonisquias (8)	4	1	0	---	---	3
	Criptonisquias + machos (0)	0	0	0	---	---	0
Preparatoria (HP)							
	Sin compañeros (8)	---	---	---	---	---	---
	Solo machos (11)	0	3	8	---	---	0
	Solo criptonisquias (3)	0	1	1	---	---	3
	Criptonisquias + machos (0)	0	0	0	---	---	0
Madura (HM)							
	Sin compañeros (1)	---	---	---	---	---	---
	Solo machos (30)	0	0	5	10	3	15
	Solo criptonisquias (3)	1	1	0	0	6	1
	Criptonisquias + machos (5)	0	0	1m	1m	13m+4c	2m+3c
Reproductiva (HR)							
	Sin compañeros (2)	---	---	---	---	---	---
	Solo machos (92)	2	0	0	122	10	73
	Solo criptonisquias (1)	0	0	0	0	0	2
	Criptonisquias + machos (10)	0	0	0	5m	5m+3c	5m+9c

*No fueron incluidos 8 machos solitarios, uno de ellos acompañado por fragmentos de una hembra madura.

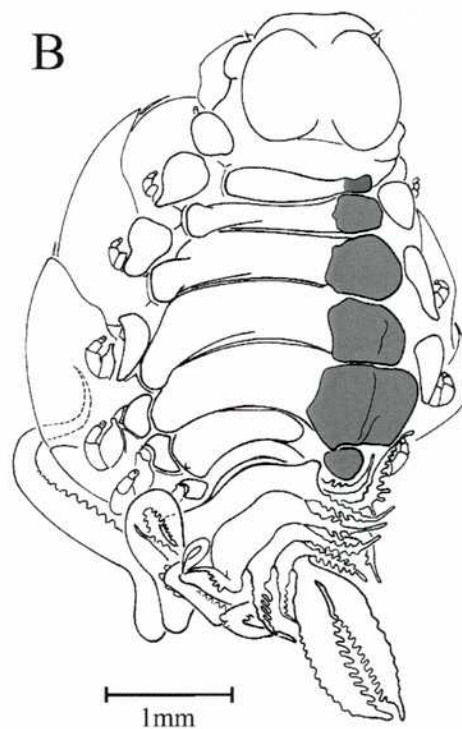
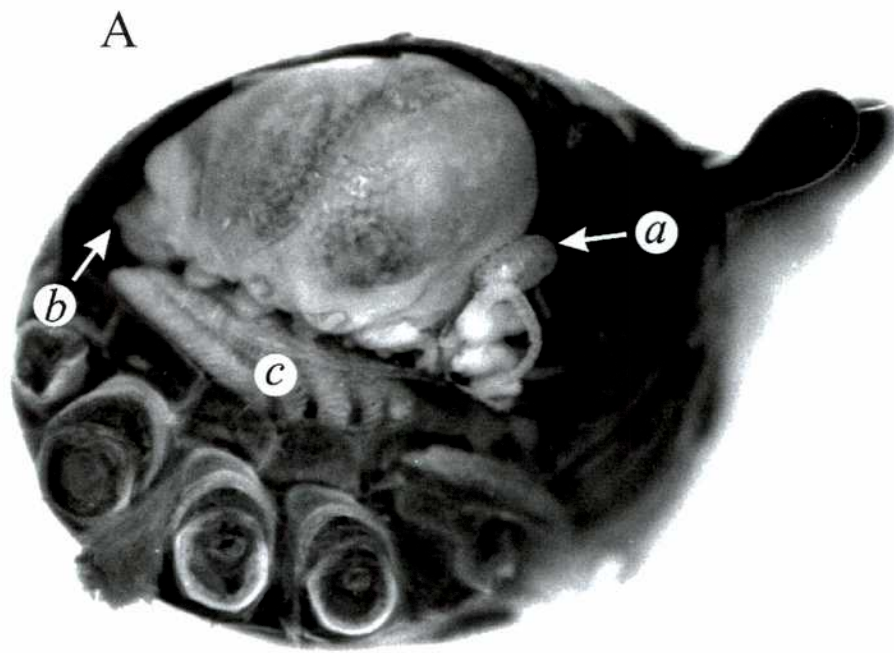


Figura 14. A. Vista lateral de un cangrejo *Uca uruguayensis* parasitado, con su cámara branquial derecha expuesta para mostrar la posición de la hembra reproductiva de *Leidyia distorta*. Referencias: *a*, parásito macho enano; *b*, céfalon del parásito hembra; *c*, branquias del cangrejo. Tamaño del cangrejo: 11,69 mm AC. **B.** Vista dorsal de una hembra reproductiva de *L. distorta* removida de la cámara branquial izquierda de *Uca uruguayensis*. En gris, los nódulos dorsales sobre el pereion.

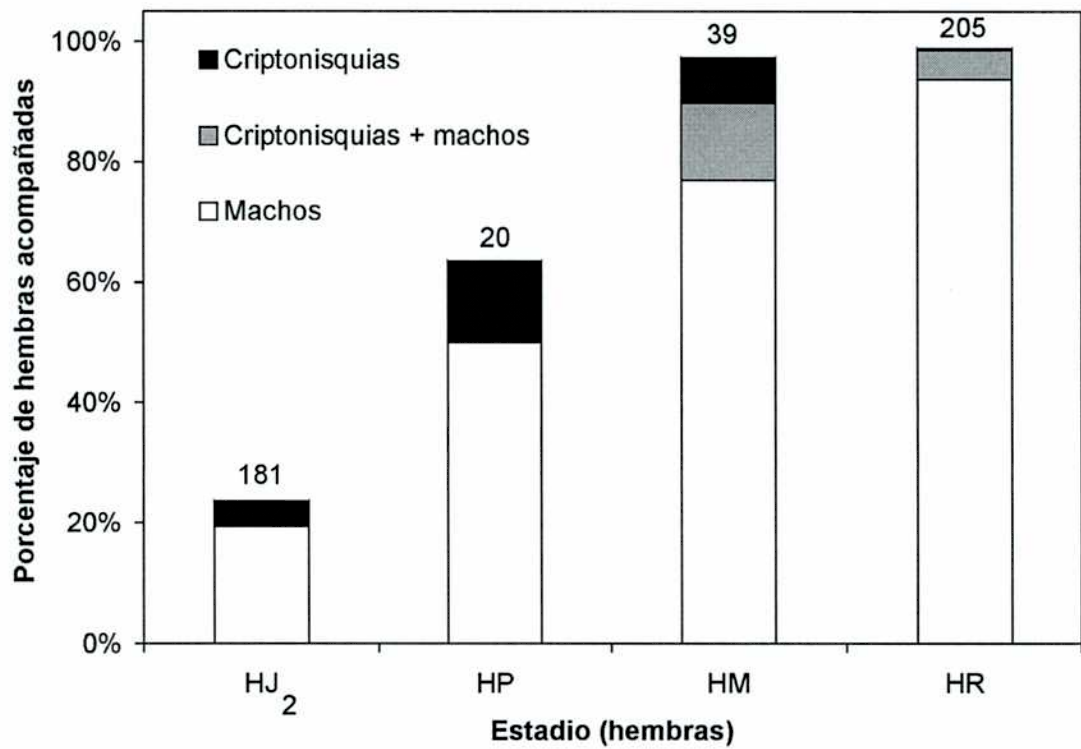


Figura 15. *Leidyia distorta*: Porcentaje de hembras acompañadas solo por machos, solo por criptonisquias, o por machos y criptonisquias. El número total de hembras examinadas de cada estadio se muestra sobre las barras. Abreviaturas: HJ₂, hembra juvenil avanzada; HP, hembra preparatoria; HM, hembra madura; HR, hembra reproductiva.

3.2. Alteraciones sobre las branquias y el branquiostegito

Los cangrejos infestados por hembras adultas de *L. distorta* tenían con frecuencia un área despigmentada sobre la pared lateral de la cámara branquial que albergaba el parásito. Además, otra área despigmentada fue observada a veces en el fondo del surco orbital (Fig. 16). Mediante cuidadosas disecciones se descubrió que las áreas claras se forman en los sitios donde el parásito hace contacto con la pared interna de la cámara branquial. Las siguientes observaciones sugieren que tal despigmentación es causada por la presión que ejerce el parásito hembra sobre el epitelio interno del branquiostegito (Tabla 3): (1) ningún cangrejo con hembras preparatorias (HP) presentó áreas despigmentadas, (2) sólo 26% de los cangrejos que albergaban hembras maduras (HM) tenía áreas despigmentadas; (3) casi todas las cámaras que albergaban bopíridos con marsupio totalmente expandido (HR) poseían áreas despigmentadas. Por lo tanto, las áreas despigmentadas son una señal inequívoca de la presencia de hembras adultas. Estas áreas descoloridas son visibles tanto en los especímenes vivos como en los preservados por más de 5 años en alcohol 70%.

Tabla 3. Frecuencia de cámaras branquiales de *Uca uruguayensis* conteniendo hembras preparatorias, maduras y reproductivas de *Leidyia distorta*, con y sin áreas despigmentadas sobre la pared lateral del branquiostegito.

Área despigmentada	Parásito hembra		
	Preparatoria (HP)	Madura (HM)	Reproductiva (HR)
Presente (+)	0	10	203
Ausente (-)	19	29	2*

*Uno de ellos era un espécimen malformado (consistente de solo la parte anterior del cuerpo) y el otro era un individuo normal.

La longitud de las hembras reproductivas del parásito (HR) estuvo positivamente correlacionada con el ancho de caparazón del hospedador ($r = 0,761$; $t = 16,66$; $gl = 202$; $P < 10^{-6}$; Fig. 17), lo que indica que el tamaño del parásito está limitado por el espacio disponible en la cámara branquial del cangrejo.

El estudio del efecto de los parásitos sobre la forma del caparazón del hospedador se realizó sobre aquellos cangrejos que presentaban un área despigmentada en la pared lateral del branquiostegito. Como ya fue mencionado, estas áreas indican la presencia de una hembra adulta (HM o HR) en la cámara branquial. En los cangrejos parasitados, se observó un cambio significativo en la relación entre el ancho de caparazón (AC) y el ancho ventral (AV) (Fig. 18). Las líneas de regresión de los cangrejos macho infestados y no infestados difirieron en sus pendientes ($F = 43,528; P < 10^{-5}$). Si bien las líneas de regresión para los cangrejos hembra tuvieron pendientes similares ($F = 2,351; P = 0,126$), los cangrejos parasitados tuvieron caparazones más anchos que los no parasitados (ANCOVA, $F = 158,457; P < 10^{-3}$).

Dado que el tamaño de las hembras adultas del parásito pareció estar limitado por el volumen de la cámara branquial del hospedador, se estudió la relación entre el grado de deformación del caparazón y el tamaño "original" del mismo. Para ello, el AC de los cangrejos parasitados fue graficado en función del AC que hubieran tenido de no haber estado infestados. El " AC esperado" fue calculado a partir del AV , usando las ecuaciones de regresión estimadas previamente para los cangrejos no parasitados (ver Fig. 18). Las regresiones entre los AC observados y esperados fueron similares para los cangrejos de ambos sexos (pendientes: $F = 1,464; P = 0,228$; ordenadas al origen: $F = 0,299; P = 0,585$). Una nueva regresión llevada a cabo reuniendo los datos de los cangrejos macho y hembra tuvo una pendiente menor que la unidad ($b = 0,877$, IC 95% = 0,836-0,917) y una ordenada al origen mayor que cero ($a = 1,784$, IC 95% = 1,313-2,256) (Fig. 19). De ello se concluye que en los cangrejos pequeños la deformación del caparazón es significativamente mayor que en los cangrejos grandes; p. ej., se observa un incremento promedio de 10% en el ancho de caparazón para cangrejos de 8 mm AC , mientras que casi no hay deformación en los cangrejos de 14 mm AC .

En los resultados que se presentan más adelante bajo los títulos "Prevalencia, carga parasitaria y distribución de las criptonisquias" y "Dinámicas poblacionales de los consortes", se siguió la práctica usual de utilizar el ancho de caparazón de los cangrejos como medida de tamaño. Los individuos de *U. uruguayensis* parasitados por hembras marsupiales de *L. distorta* presentaban el caparazón ensanchado. A estos ejemplares se les asignó un tamaño teórico dado por el ancho de caparazón calculado a partir del AV , aplicando las funciones lineales ajustadas a los datos de los ejemplares no parasitados.

Se observaron varios tipos de alteraciones en las branquias de los cangrejos parasitados: (i) excesiva separación de las branquias 4ta. y 5ta., (ii) branquias con depósitos de arcilla, desde escasos a abundantes, (iii) leve aplastamiento de las branquias, y (iv) sutil distorsión y acortamiento de las branquias. A medida que el tamaño del parásito hembra aumenta, su cuerpo se hace más o menos globular y las protuberancias dorsales se transforman en conspicuos nódulos subcuadrangulares que forman en conjunto una fuerte carena (Figs. 13 y 14). Esta carena ajusta entre la 2da. y 3ra. branquias regulares del cangrejo (4ta. y 5ta. si se consideran las pequeñas branquias de los maxilipedios 2 y 3), desplazándolas lateralmente y haciendo contacto con el piso de la cámara branquial. Dichos nódulos mantienen la superficie dorsal del parásito separada del piso de la cámara branquial, dejando un espacio que ocupan las branquias del hospedador, evitándose de esta manera el aplastamiento excesivo de éstas.

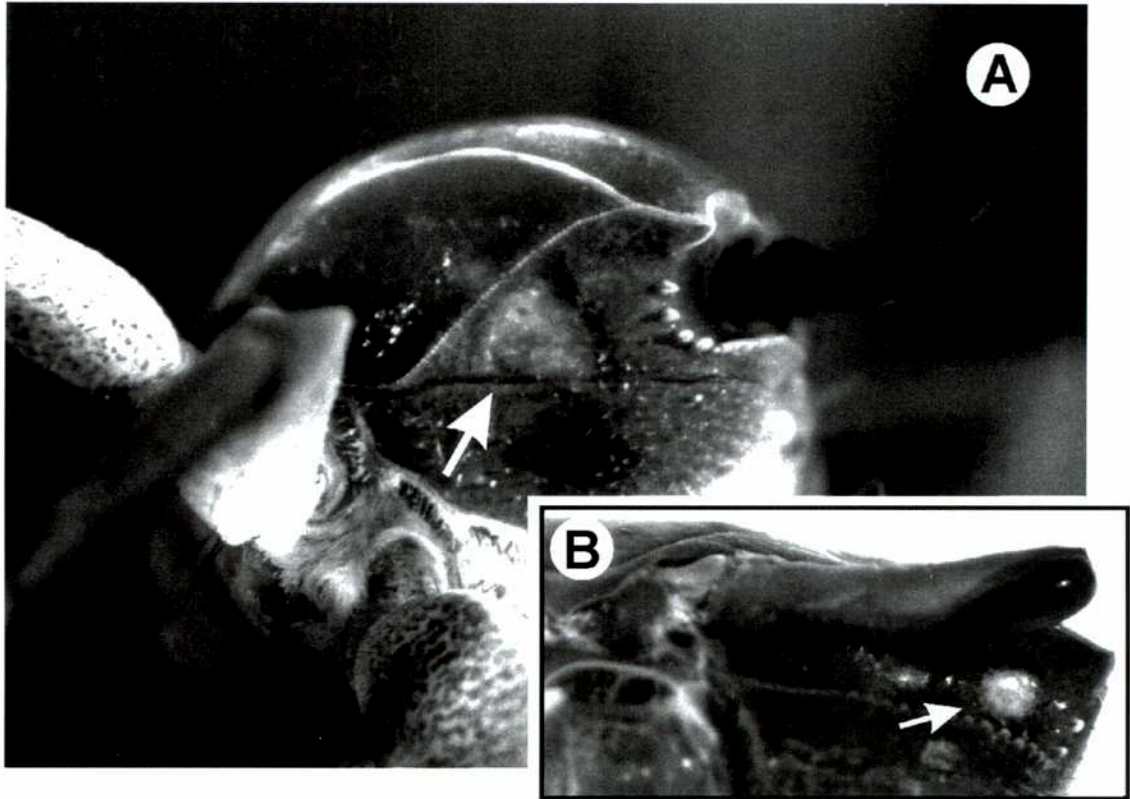


Figura 16. *Uca uruguayensis*. **A.** Vista lateral del caparazón, la flecha indica un área despigmentada producida por una hembra reproductiva (HR) de *Leidya distorta*; tamaño del cangrejo: 12,1 mm AC. **B.** Vista frontal del caparazón, la flecha señala un área despigmentada en el fondo del surco orbital; tamaño del cangrejo: 11,7 mm AC.

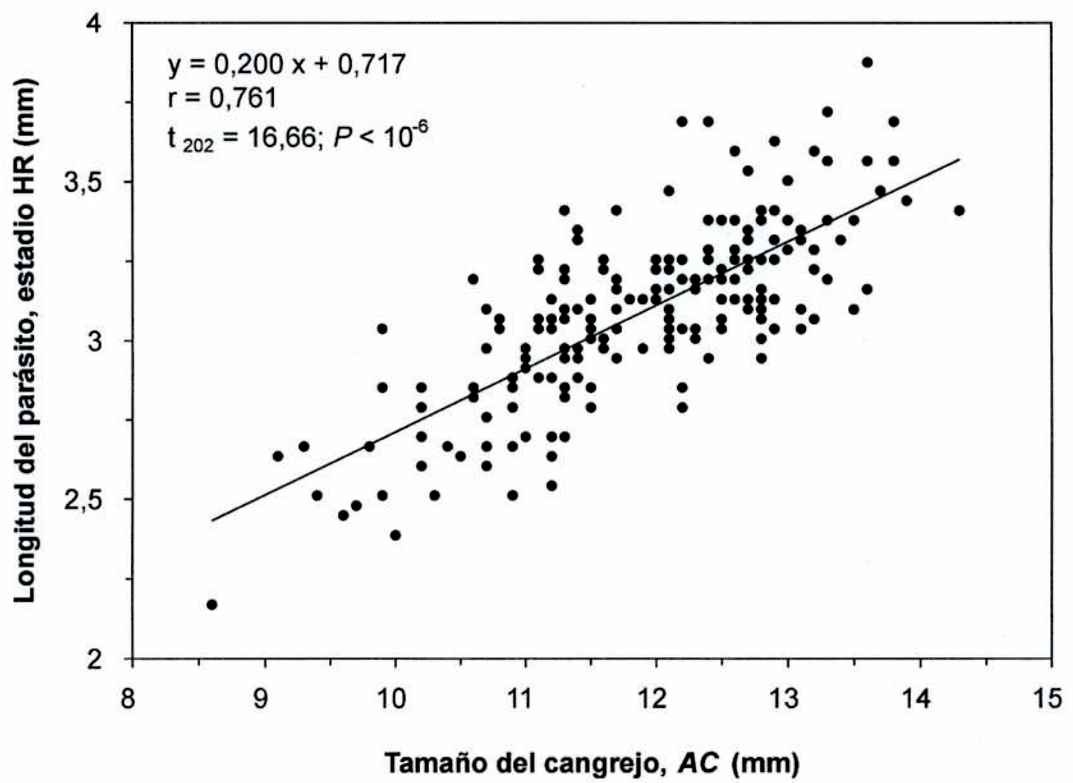


Figura 17. Correlación entre la longitud de las hembras reproductivas (HR) de *Leidyia distorta* y el ancho del caparazón (AC) de *Uca uruguayensis*.

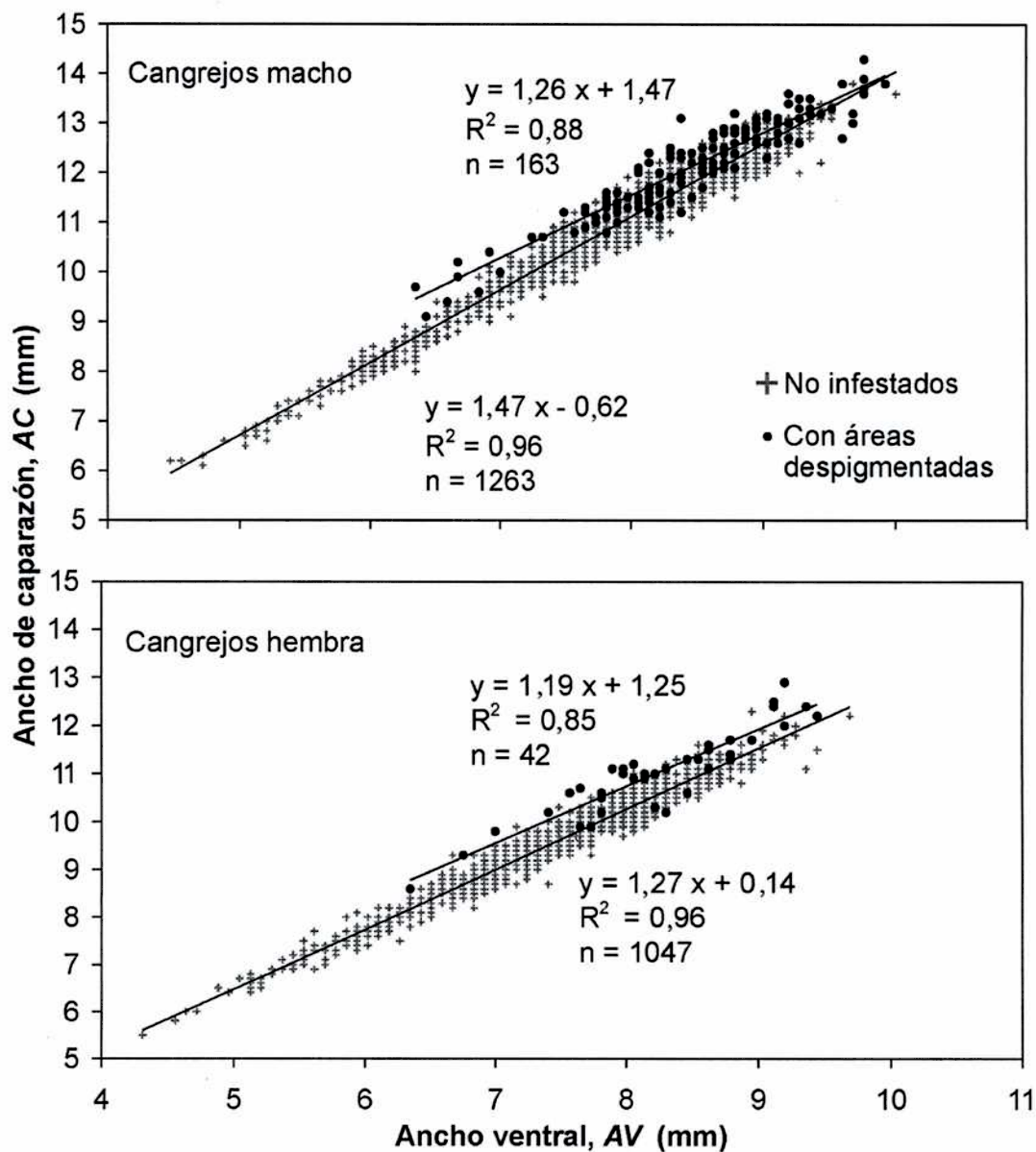


Figura 18. *Uca uruguayensis*. Relación entre el ancho del caparazón (AC) y el ancho ventral (AV). Se comparan ejemplares no infestados con aquellos que presentaban áreas despigmentadas en el branquiostegito. Dichas áreas indican la presencia de una hembra adulta (HM o HR) de *Leidya distorta* dentro de la cámara branquial.

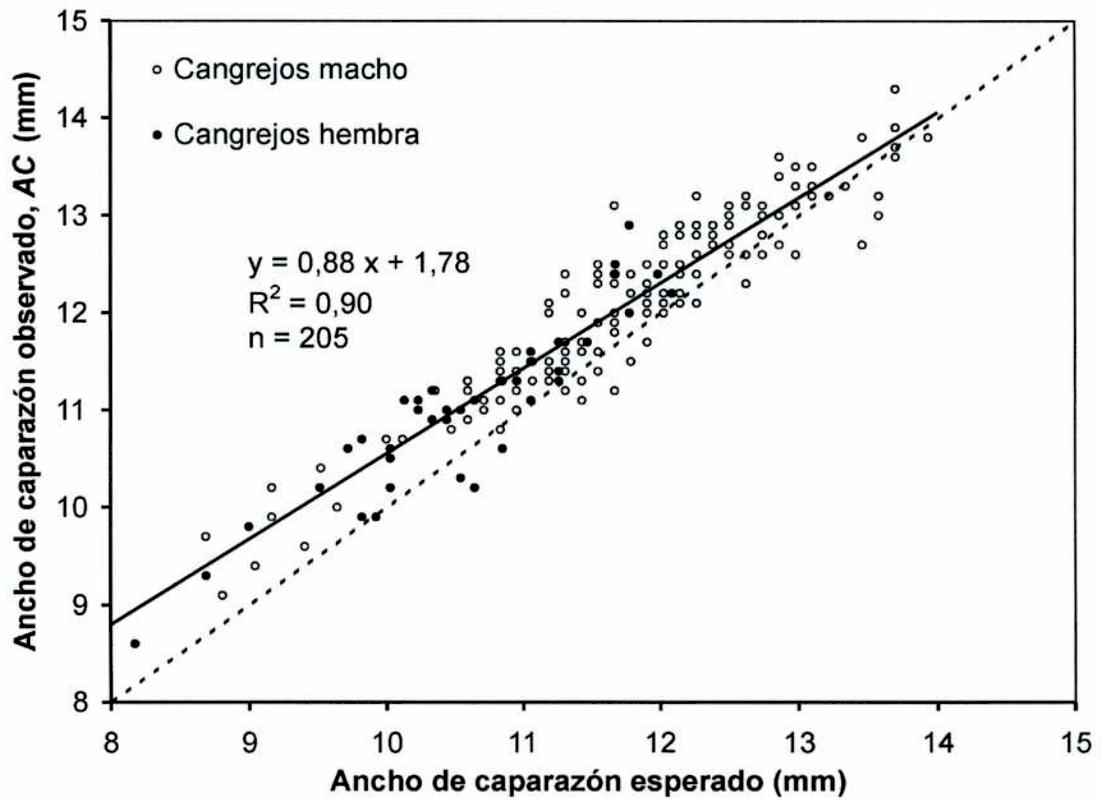


Figura 19. Relación entre el ancho de caparazón observado (AC) y el ancho de caparazón esperado para machos (círculos vacíos) y hembras (círculos llenos) de *Uca uruguayensis* con áreas despigmentadas sobre el branquiostegito. Dichas áreas indican la presencia de una hembra adulta (HM o HR) de *Leidya distorta* dentro de la cámara branquial. La línea entera corresponde a la recta ajustada a los datos de machos y hembras considerados en conjunto. La línea punteada, que representa la condición de "no deformación", fue graficada con fines comparativos.

3.3. Alteraciones del quelípedo mayor de los cangrejos macho

Los machos adultos de *U. uruguayensis* presentan uno de sus quelípedos muy desarrollado. En los cangrejos no infestados > 7,5 mm, la relación entre la longitud del propodito del quelípedo mayor (*LP*) y el ancho ventral (*AV*) presentó dos fases, denotadas I y II, con diferentes coeficientes alométricos (Fig. 20). El punto de separación entre las fases fue estimado en 8,12 mm *AV*. La tasa de crecimiento del quelípedo mayor relativa a aquella del ancho ventral fue de 2,3 y 1,3 en las fases I y II, respectivamente. Estos valores demuestran que el crecimiento del quelípedo mayor de *U. uruguayensis* presenta una alometría positiva muy marcada en la fase I, y se aproxima a la isometría en la fase II.

En promedio, el quelípedo mayor de los cangrejos parasitados fue 12,96% (fase I) y 4,17% (fase II) más corto que el de los cangrejos sin parasitar. En la fase I, las líneas de regresión de *LP* en función de *AV* (ambas variables transformadas por logaritmo) para cangrejos infestados y no infestados difirieron en sus pendientes ($F = 5,025$; $P = 0,025$). En la fase fase II las regresiones presentaron pendientes similares ($F = 0,100$; $P = 0,752$), pero los cangrejos parasitados presentaron quelas más pequeñas (ANCOVA, $F = 38,064$; $P < 10^{-6}$). En este análisis solo fueron incluidos aquellos cangrejos parasitados que presentaban un área despigmentada en la pared lateral del caparazón.

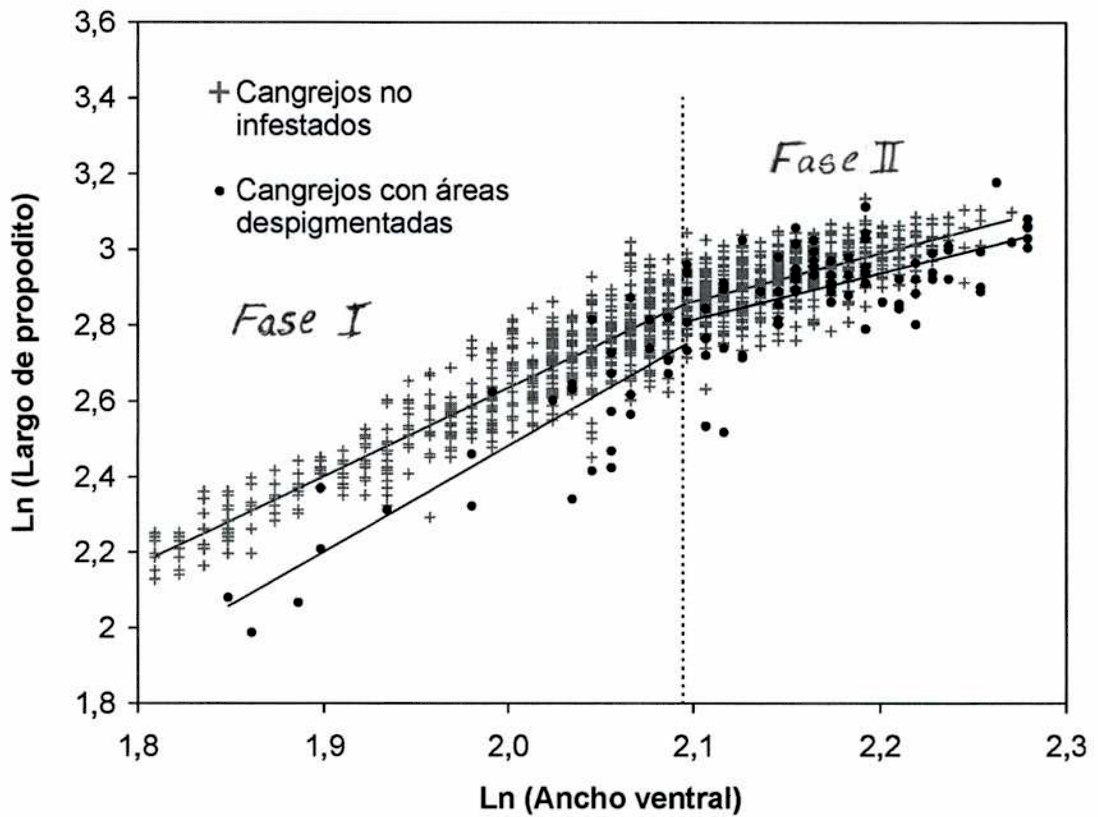


Figura 20. *Uca uruguayensis*: Relación entre la longitud del propodito del quelípodo mayor (*LP*) y el ancho ventral (*AV*). Se comparan los ejemplares no parasitados con aquellos que presentaban áreas despigmentadas sobre el branquiostegito. Dichas áreas indican la presencia de una hembra adulta (HM o HR) de *Leidyia distorta* dentro de la cámara branquial.

3.4. Prevalencia, carga parasitaria y distribución de las criptonisquias

Considerando la totalidad de las muestras, 881 de los 7.418 cangrejos macho (11,9%) y 234 de los 4.615 cangrejos hembra (5,1%) se encontraron infestados por uno o más estadios de *L. distorta*.

Los estadios más tempranos del parásito (C, HJ₁ y HJ₂), las hembras reproductivas (HR) y los machos (M) fueron abundantes en comparación con los estadios hembra intermedios (HP y HM) (Tabla 4).

Tabla 4. Estadios de *Leidyia distorta*. Prevalencia y número de individuos en las cámaras branquiales izquierda y derecha de *Uca uruguayensis*, calculados sobre la base del total de las muestras. Entre paréntesis se indican las prevalencias mínimas y máximas observadas a lo largo de estudio para cada estadio.

Estadio	Prevalencia % (mín.-máx.)	Número de individuos		
		Cámara izquierda	Cámara derecha	$\chi^2_{1\text{ gl}}$
Criptonisquia (C) ¹	2,08 (0-14,79)	194	189	0,06
Hembra juvenil temprana (HJ ₁)	4,69 (2,02-8,47)	330	384	4,08*
Hembra juvenil avanzada (HJ ₂)	1,48 (0,51-4,42)	87	79	0,38
Hembra preparatoria (HP)	0,17 (0-0,73)	9	13	0,72
Hembra madura (HM)	0,32 (0-1,14)	15	24	2,07
Hembra reproductiva (HR)	1,64 (0,76-3,41)	91	114	2,58
Macho (M)	2,27 (1,14-4,05)	143	175	3,22

¹Se incluyen solamente aquellos individuos hallados sobre las branquias de los cangrejos.

* $P < 0,05$

En total, 978 parásitos se hallaban en la cámara branquial derecha (53%) y 869 en la cámara izquierda (47%). Cincuenta y cinco parásitos fueron encontrados en la caja de Petri luego de disecar los cangrejos y por lo tanto no pudieron ser asignados a ninguna cámara en particular. Exceptuando el HJ₁, ningún estadio mostró preferencia por alguna de las cámaras branquiales (Tabla 4). La desviación significativa observada para el HJ₁ puede haber ocurrido simplemente por azar (para 7 tests con un nivel de significación de 5%, el error global de tipo I es 0,30). De un total de 196 cangrejos que albergaban parásitos hembra reproductivos (HR), 9 tenían infestaciones bilaterales (una hembra HR en cada cámara branquial).

Los parásitos no mostraron preferencia por la cámara branquial ipsilateral o contralateral al quelípodo mayor del macho, para ninguno de los estadios de desarrollo ($\chi^2 \leq 1,56$; $gl = 1$; $P \geq 0,21$ para cada uno de los estadios).

La prevalencia de *L. distorta* sobre *U. uruguayensis* se incrementó en función del tamaño de hospedador (Fig. 21, A). En las clases de tamaño de 9-12 mm AC, la prevalencia fue mayor entre los cangrejos macho. Esta diferencia se debió a que los estadios tempranos del parásito (C y HJ₁) mostraron cierta preferencia por los hospedadores de dicho sexo (Tabla 5), aunque los estadios más avanzados (HP, HM y HR) infestaron ambos sexos por igual.

Tabla 5. Número de cangrejos no infestados, e infestados solo por criptonisquias (C) y/o hembras juveniles tempranas (HJ₁) de *Leidya distorta*. Entre paréntesis se indican los porcentajes de cangrejos infestados por estos estadios. Se pone a prueba la hipótesis de que ambos sexos del hospedador son infestados con igual probabilidad¹.

Talla (AC, mm)	Cangrejos no infestados		Cangrejos infestados por C y/o HJ ₁		χ^2
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	
3	9	7	0 (0)	0 (0)	---
4	61	64	2 (3,17)	0 (0)	---
5	144	133	2 (1,37)	2 (1,48)	---
6	202	204	1 (0,49)	0 (0)	---
7	292	332	0 (0)	5 (1,48)	---
8	448	502	4 (0,88)	11 (2,14)	1,74
9	801	569	16 (1,96)	25 (4,21)	5,40**
10	1444	994	45 (3,02)	45 (4,33)	2,68*
11	830	1685	43 (4,93)	165 (8,92)	12,85**
12	97	1569	6 (5,83)	223 (12,44)	3,42*
13	2	376	1 (33,33)	62 (14,16)	---
14	0	5	0	2 (28,57)	---

¹Aquellos cangrejos con parásitos del estadio HJ₂ o más avanzados no fueron incluidos en la tabla.

* $P < 0,1$; ** $P < 0,05$.

Las prevalencias de los diferentes estadios de *L. distorta* variaron a lo largo del año (Fig. 21, B); estos cambios temporales se analizan en la sección “Dinámicas poblacionales de los consortes”.

Igual que la prevalencia, la carga parasitaria media aumentó de manera consistente con el tamaño del hospedador (Fig. 22). Esta tendencia fue observada para las

larvas criptonisquias y para todos los estadios hembra del parásito excepto para los juveniles avanzados (HJ₂). Para este estadio, el aumento hacia los tamaños mayores de hospedador fue precedido por un pico a los 5 mm AC.

Dado que los cangrejos macho fueron más frecuentes en las clases de tamaño mayores, la preferencia de *L. distorta* por hospedadores grandes resultó en una mayor cantidad de parásitos entre los cangrejos macho que entre los cangrejos hembra. Es ilustrativo notar que si bien los cangrejos macho infestados $\geq 10,5$ mm AC representan solo 5,92% de los 12.033 cangrejos recolectados, albergaban 68,8% de los 1.943 parásitos recuperados.

La muestra recolectada en abril de 1995 tuvo un número inusualmente alto de larvas criptonisquias (Fig. 21, B). En dicha muestra, 928 cangrejos estaban libres de parásitos o bien albergaban solo larvas criptonisquias. De ellos, 22 tenían exoesqueletos blandos (estaban por, o acababan de mudar) y 906 tenían exoesqueletos duros. Los cangrejos blandos albergaban criptonisquias con mucha más frecuencia que los cangrejos duros (50% y 9,5%, respectivamente; $\chi^2 = 37,65$, $gl = 1$, $P < 10^{-4}$).

La distribución estadística de las criptonisquias entre los cangrejos en intermuda fue más agrupada o contagiosa (varianza / media > 1) que lo esperado según la distribución de Poisson, y pudo ser modelada satisfactoriamente por la distribución binomial negativa (tests *T* y *U* de bondad de ajuste de según Bliss y Fisher, 1953; $P > 0,2$ para cada una de las clases de tamaño analizadas; Tabla 6). Los estimados del parámetro *k* fueron pequeños y homogéneos a través de las diferentes clases de tamaño.

De los 4.615 cangrejos hembra recolectados, 190 eran ovígeras y 44 estaban parasitadas por hembras reproductivas de *L. distorta*. La hembra ovígera más pequeña de *U. uruguayensis* midió 7,8 mm AC. Entre las 4.347 hembras $\geq 7,8$ mm AC (hembras en condiciones de procrear) recolectadas, 41 (1,1%) albergaban parásitos reproductivos (HR). De tales hembras, solo una estaba al mismo tiempo ovígera y parasitada. Este cangrejo presentaba infestación bilateral (una hembra madura con un macho en cada cámara branquial) y tenía unos pocos huevos adheridos a sus pleópodos. Entre las hembras en condiciones de procrear y recolectadas durante la estación reproductiva (noviembre a marzo), la frecuencia esperada por azar de hembras a la vez parasitadas y ovígeras fue 1,8. Esta frecuencia tan pequeña no permitió evaluar estadísticamente el efecto de *L. distorta* sobre la fecundidad de *U. uruguayensis*.

Tabla 6. Número de *Uca uruguayensis* en intermuda recolectados en abril de 1995 con 0, 1, 2 ó más criptonisquias de *Leidya distorta*. Para cada clase de tamaño de cangrejo se testeó la hipótesis de igualdad entre media y varianza y se estimaron los parámetros k y μ de la distribución binomial negativa mediante el método de máxima verosimilitud (Bliss y Fisher, 1953). Se obtuvo por el mismo método un valor de k común a todas las clases de tamaño. Las frecuencias esperadas basadas en el k común (k_c) y en los valores individuales de μ se muestran entre paréntesis.

Clase de tamaño (mm)	Número de criptonisquias				$s^2/\hat{\mu}^*$	$\hat{\mu}$	\hat{k}
	0	1	2	≥ 3			
9	95 (96,8)	8 (6,8)	3 (2,3)	2 (2,1)	1,71	0,19 ± 0,05	0,19 ± 0,11
10	200 (198,2)	9 (11,9)	4 (3,6)	3 (2,4)	2,23	0,13 ± 0,04	0,08 ± 0,04
11	231 (228,3)	17 (17,6)	5 (6,7)	7 (7,5)	3,85	0,25 ± 0,06	0,09 ± 0,03
12	206 (206,8)	18 (15,7)	6 (9,0)	5 (6,5)	3,44	0,24 ± 0,06	0,12 ± 0,04
13	64 (65,3)	8 (5,6)	1 (2,4)	4 (3,7)	4,00	0,38 ± 0,14	0,15 ± 0,07

$k_c = 0,11 \pm 0,02$; homogeneidad de k : $\chi^2 = 0,326$; $gl = 4$; $P = 0,989$

*Todos los valores resultaron significativamente mayores que 1; test de χ^2 , $P < 10^{-6}$ (dos colas)

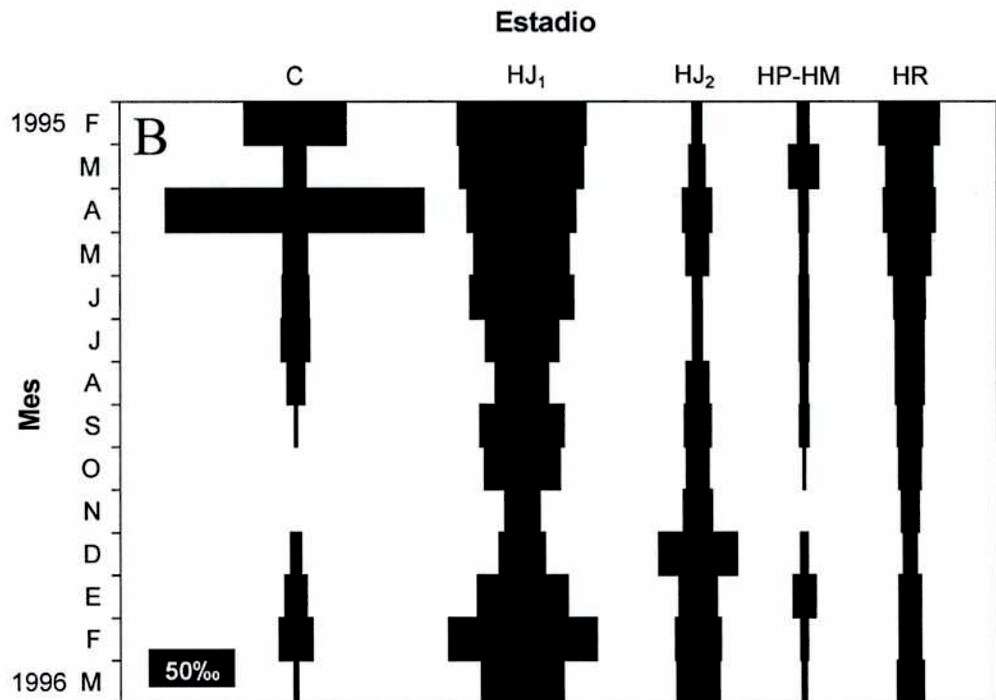
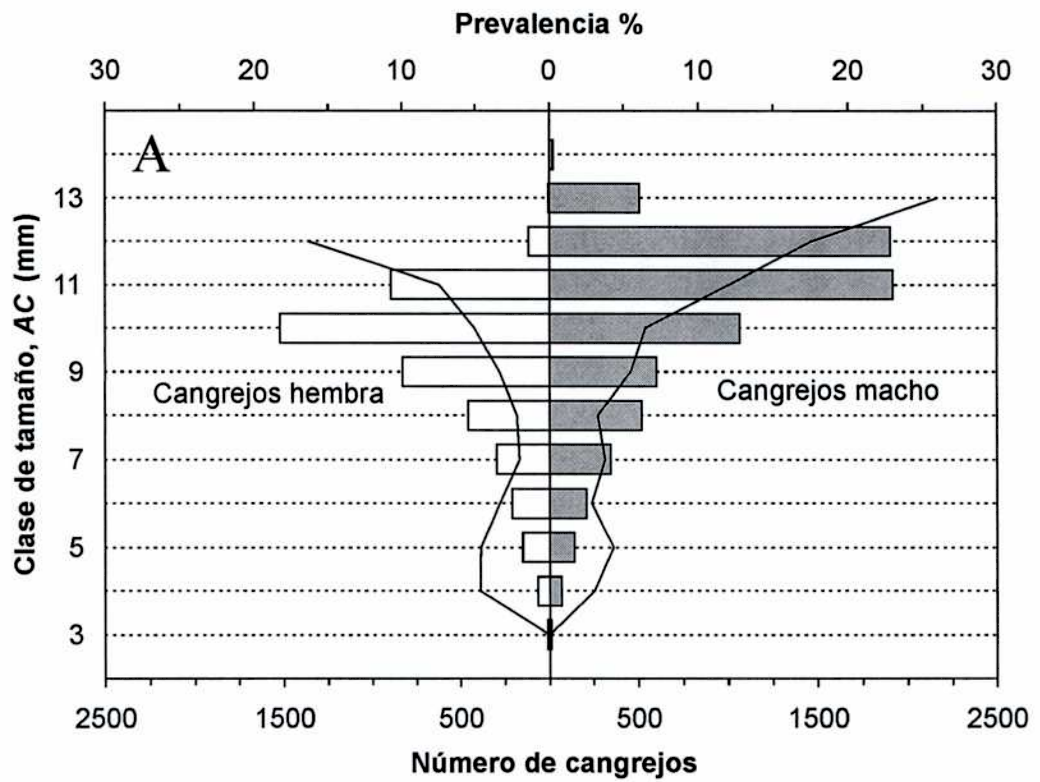


Figura 21. A. Distribución de frecuencias de tallas de *Uca uruguayensis* (barras) y prevalencia de *Leidyia distorta* (líneas), basadas sobre el total de muestras. B. Variación anual de la prevalencia (barras negras) de los diferentes estadios hembra de *L. distorta*. Referencias: C, larva criptonisquia; HJ₁, hembra juvenil temprana; HJ₂, hembra juvenil avanzada; HP, hembra preparatoria; HM y HR, hembras marsupiales maduras y reproductivas, respectivamente. Las criptonisquias encontradas sobre los parásitos hembra no fueron consideradas en el cálculo de la prevalencia de este estadio.

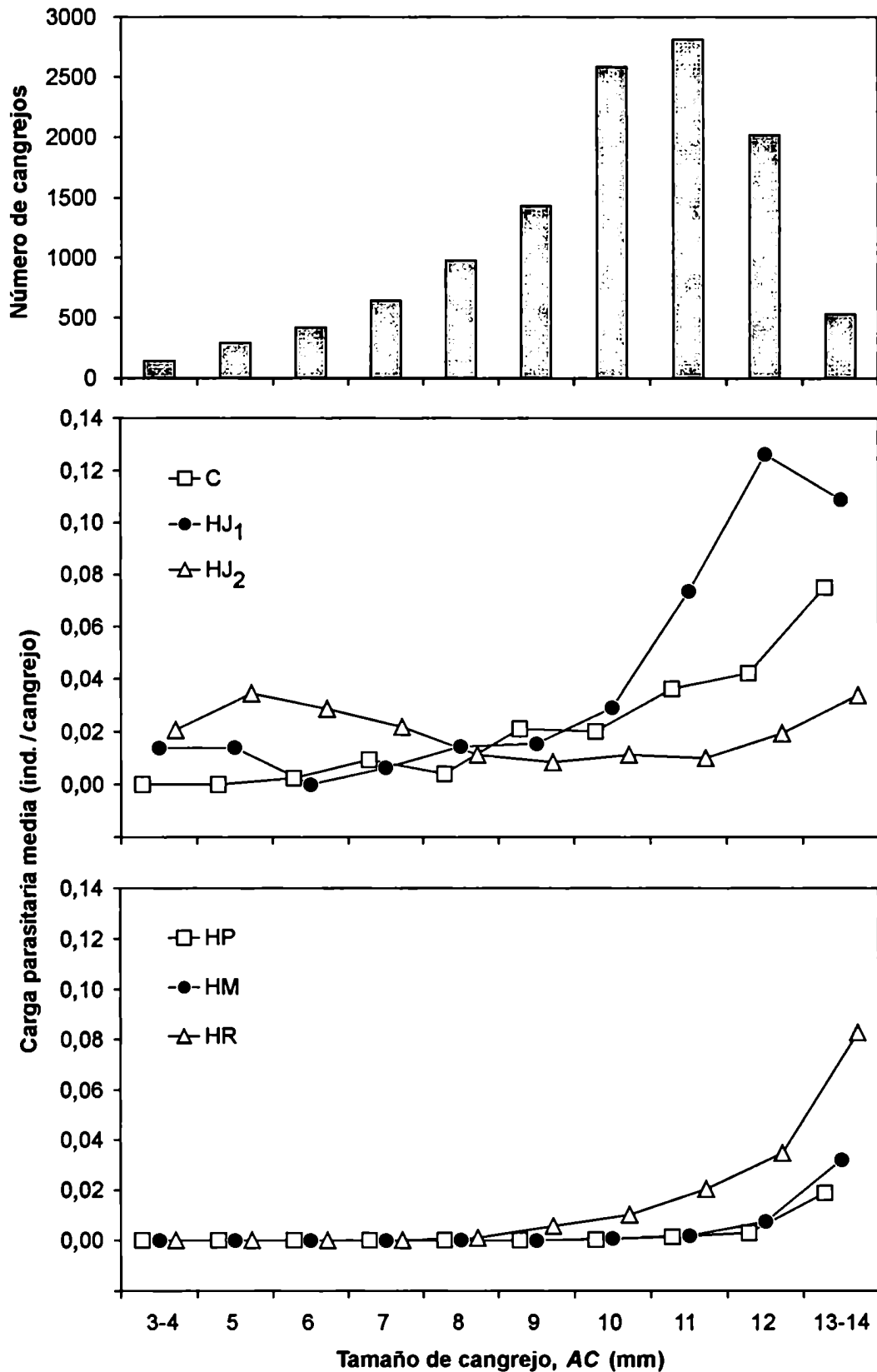


Figura 22. Gráfico superior: Distribución de frecuencias de tallas de *Uca uruguayensis*, basada sobre la totalidad de las muestras. Gráficos central e inferior: Carga parasitaria media de *Leidyia distorta* dentro de cada clase de tamaño de *Uca uruguayensis*. Referencias: C, larva criptonisquia; HJ₁, hembra juvenil temprana; HJ₂, hembra juvenil avanzada; HP, hembra preparatoria; HM y HR, hembras marsupiales maduras y reproductivas, respectivamente. Las clases de tamaño de los extremos fueron agrupadas debido a sus bajas frecuencias.

3.5. Dinámicas poblacionales de los consortes

La densidad de *U. uruguayensis* en el área muestreada varió entre 133 y 207 ind./m² desde marzo de 1995 hasta marzo de 1996. Los machos fueron más abundantes que las hembras durante todo el año (Fig. 23). La abundancia de cangrejos se incrementó en noviembre-diciembre, como resultado de la incorporación de una nueva cohorte.

La proporción de cangrejos macho fue en promedio 0,62, aunque hubo diferencias entre las clases de talla (Fig. 24). En las clases $\leq 8,5$ mm AC la relación de sexos no difirió de 1:1, excepto para la clase de 7 mm AC en la que predominaron los machos. Las hembras fueron más abundantes que los machos en las clases de tamaño próximas al tamaño promedio de las hembras adultas (9-10 mm AC), mientras que los machos fueron claramente más abundantes que las hembras en las clases de tamaño ≥ 11 mm AC. Este patrón de variación de la proporción de sexos en función del tamaño se corresponde con la categoría “anómala” definida por Wenner (1972).

La estación reproductiva de *U. uruguayensis* comenzó en noviembre, mes en que 34,6% de las hembras en condiciones de reproducirse estaban grávidas. La proporción de hembras ovígeras se mantuvo en un nivel similar en diciembre y cayó abruptamente en enero y febrero (Fig. 25). Según Spivak *et al.* (1991), los cangrejos juveniles son reclutados en otoño (la mayoría de ellos en abril), crecen despacio hasta el comienzo del invierno y luego rápido desde agosto hasta la primavera. En Punta Rasa, sin embargo, estos reclutas otoñales fueron detectados recién en noviembre-diciembre. Para ese momento la distribución de frecuencias de tallas (SFD) era bimodal, pero el rápido crecimiento de los jóvenes cangrejos resultó en una superposición progresiva de ambas modas, que se fundieron en una moda única a principios de otoño, en marzo y abril (Fig. 26).

Las hembras de *L. distorta* se estaban reproduciendo activamente al comienzo del muestreo, en febrero de 1995. Desde ese mes hasta mayo la actividad reproductiva disminuyó en forma gradual, y para el invierno todas las hembras reproductivas (HR) tenían sus marsupios vacíos (Fig. 25). Sin embargo, se encontraron criptonisquias en los cangrejos durante todo el invierno, quizás porque su desarrollo fue retardado por las bajas temperaturas (Figs. 21 y 26). En octubre-noviembre ya no quedaba ninguna criptonisquia en los cangrejos, lo que sugiere que aquellas larvas que habían sobrevivido al invierno

mudaron a HJ₁ al comienzo de la primavera. En octubre las hembras recomenzaron el desove y para noviembre algunas de ellas ya tenían larvas epicarídeas dentro del marsupio (Fig. 25). Dado que no fue hasta diciembre que las criptonisquias reaparecieron en las cámaras branquiales de los cangrejos, puede estimarse que el parásito pasa alrededor de un mes adherido al hospedador intermedio.

El estadio HJ₁ fue el más abundante durante todo el período de estudio, excepto en abril de 1995, en que las criptonisquias fueron dominantes. Por el contrario, las hembras preparatorias (HP) y maduras (HM) fueron escasas en todas las muestras. La ausencia de nuevas invasiones por criptonisquias durante octubre-noviembre permitió seguir el desarrollo de los parásitos en los meses subsiguientes. En octubre, las hembras juveniles tempranas (HJ₁) eran mucho más abundantes que las hembras juveniles avanzadas (HJ₂). En el mes siguiente, las HJ₁ comenzaron a declinar, haciéndose apenas más abundantes que las HJ₂. En diciembre las proporciones entre estos dos estadios se revirtieron, es decir las HJ₂ fueron ligeramente más numerosas que las HJ₁. El estadio HJ₂ fue el más abundante en la población de parásitos solo en diciembre de 1995. Luego las HJ₂ crecieron con rapidez, probablemente alcanzando la condición marsupial en unas pocas semanas (Figs. 21 y 26).

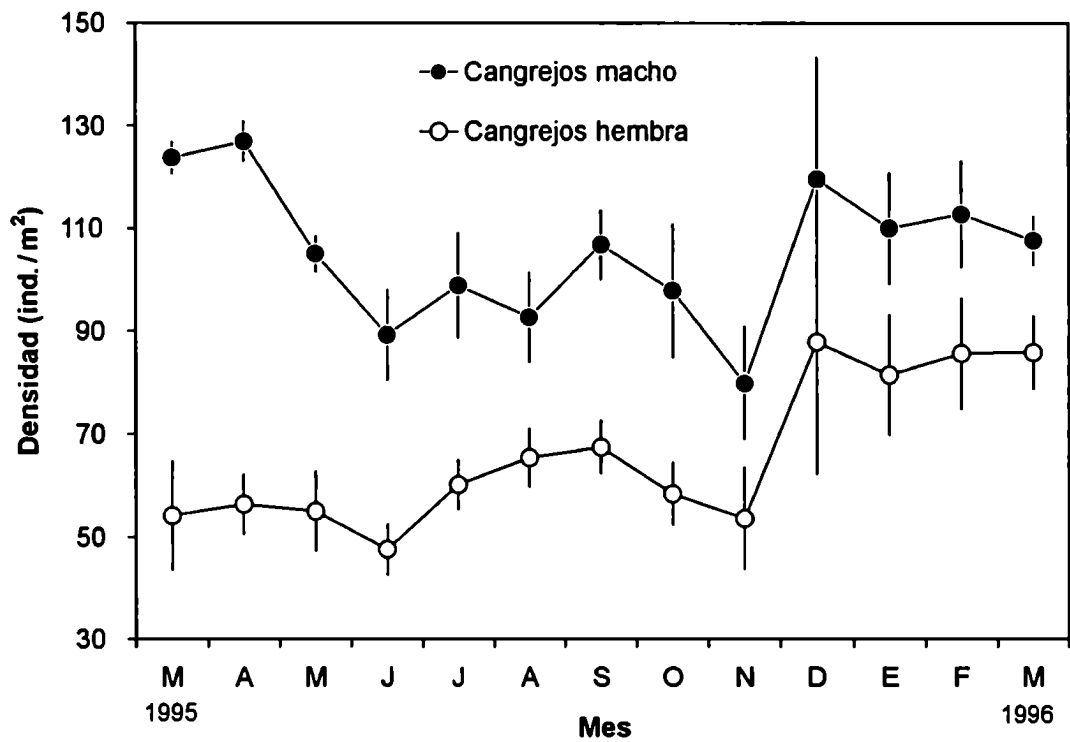


Figura 23. Densidad (media \pm error estándar) de *Uca uruguayensis* en Faro San Antonio, a lo largo del año de muestreo. La muestra de febrero de 1995 no fue incluida en el gráfico porque en esa fecha todos los cangrejos fueron tomados en una misma estación (ver Materiales y Métodos).

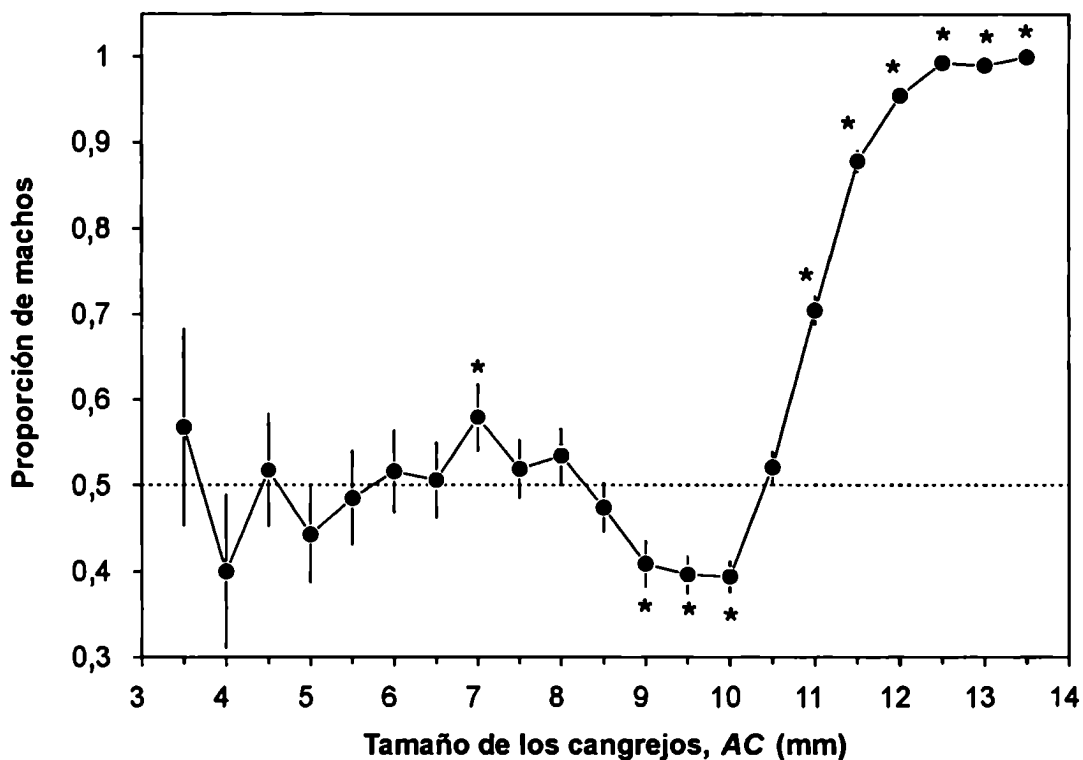


Figura 24. *Uca uruguayensis*, proporción de machos en función de la talla. Las barras verticales indican un desvío estándar. Las clases marcadas con (*) tienen proporciones de machos significativamente diferentes de 0,5 (Test de χ^2 , $gl = 1$, $P < 0,005$ en todos los casos); en todas las otras clases de tamaño la proporción de machos no difiere significativamente de 0,5 ($P > 0,1$ en todos los casos).

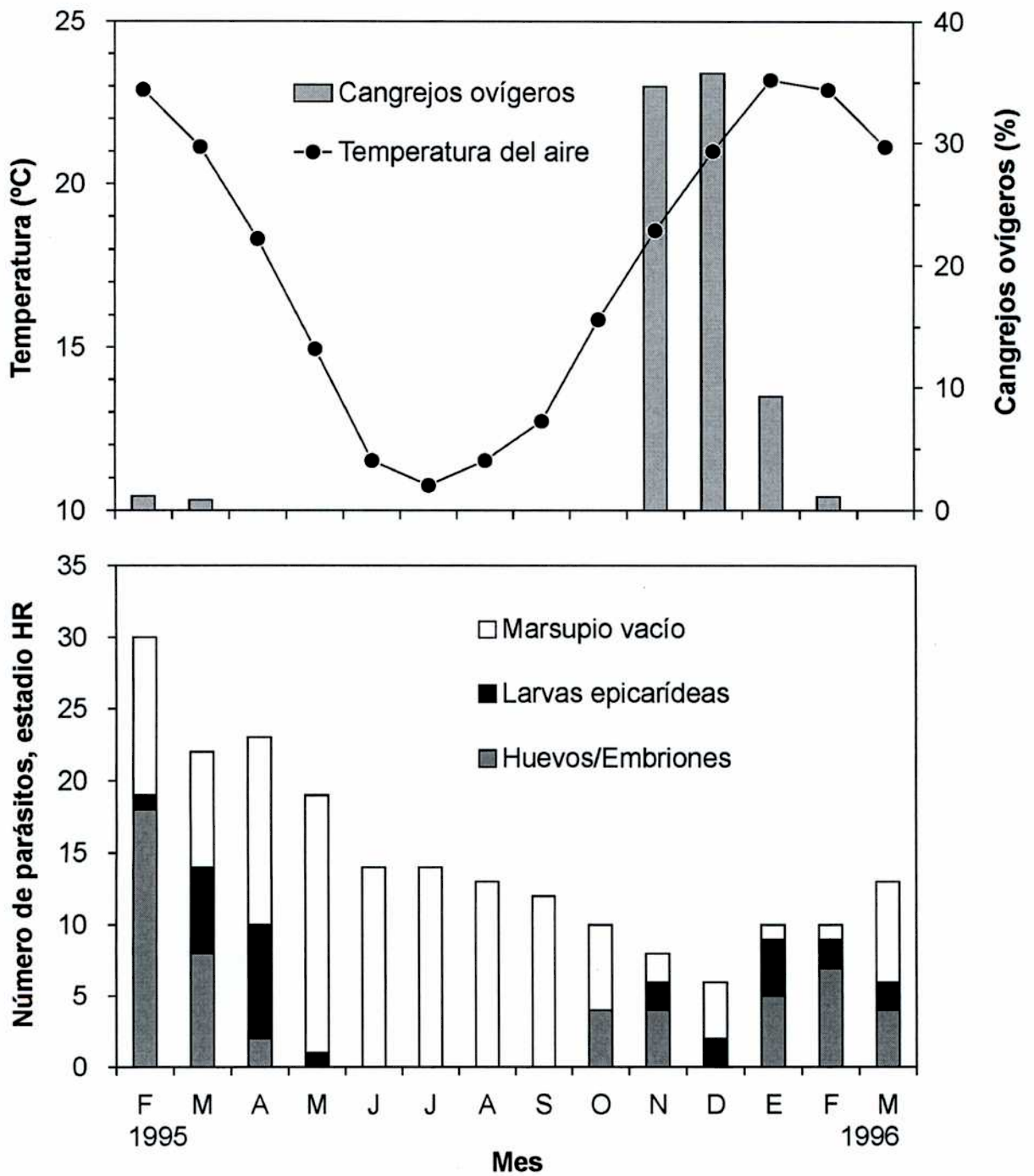


Figura 25. Gráfico superior. Cambios estacionales en el porcentaje de hembras ovígeras de *Uca uruguayensis*. Los valores están calculados sobre aquellas hembras con tamaños que sobrepasan 7,8 mm AC, talla que corresponde a la menor hembra ovígera colectada. Superpuesta, la temperatura media mensual del aire del período 1981-1990 en Pontón Prácticos Recalada 35°10'S, 56°15'W, una localidad cercana al área de estudio (basado en datos de Guerrero *et al.*, 1997). **Gráfico inferior.** Cambios estacionales en el número de hembras reproductivas (HR) de *L. distorta* con huevos o embriones, con larvas epicarídeas, o bien con marsupios vacíos.

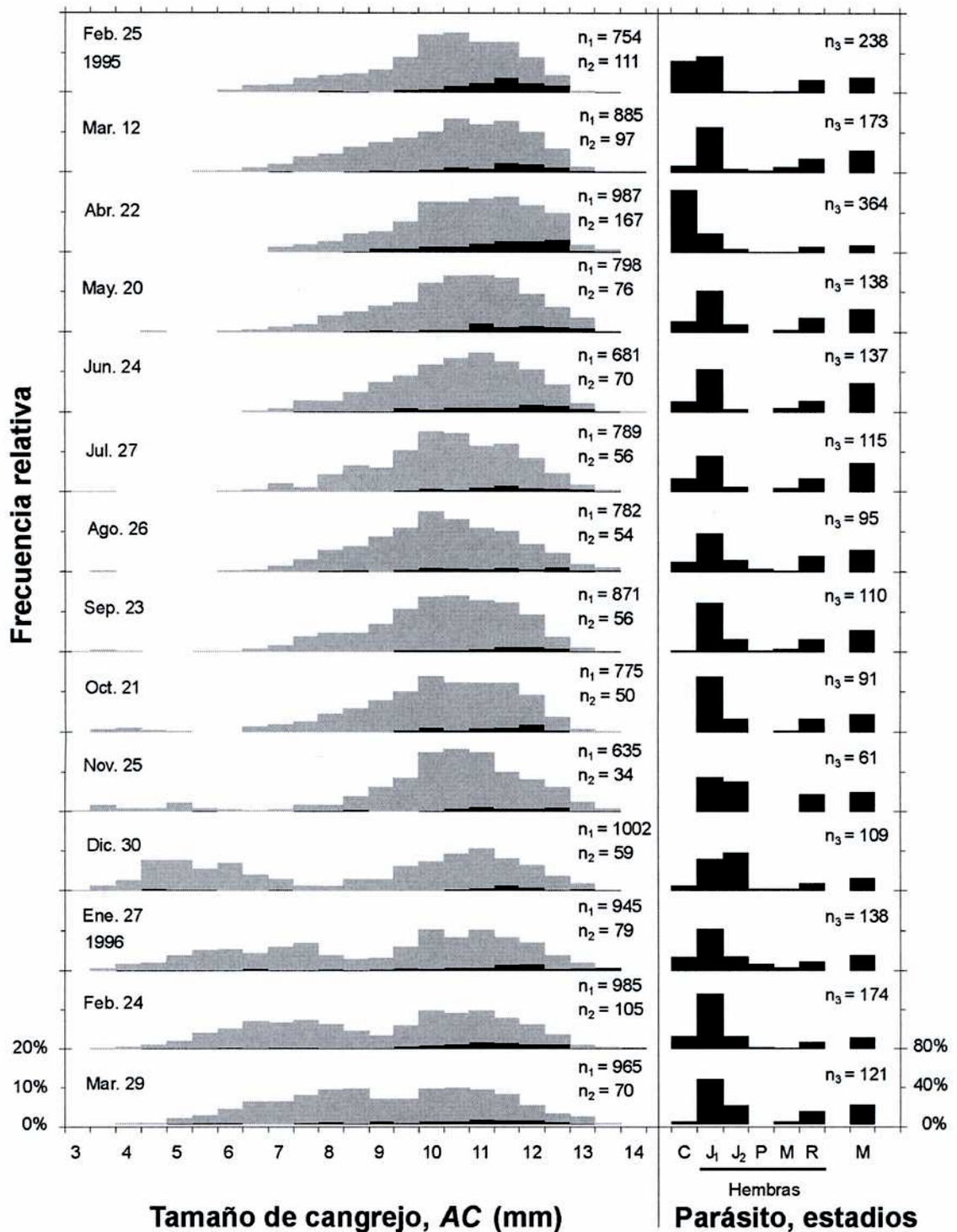


Figura 26. Panel izquierdo. Distribución mensual de frecuencias de tallas de los cangrejos *Uca uruguayensis* no infestados (barras grises) e infestados (barras negras) colectados en Faro San Antonio desde febrero de 1995 hasta marzo de 1996. n_1 : número de cangrejos no infestados; n_2 : número de cangrejos infestados. **Panel derecho.** Distribución de frecuencias de los estadios de *Leidya distorta*; n_3 : número de parásitos. Abreviaturas: C, criptonisquia; J₁, hembra juvenil avanzada; J₂, hembra preparatoria; P, hembra madura; M, hembra reproductiva; R, macho; M, macho.

4. DISCUSIÓN

La tasa de infestación de decápodos por Epicaridea varía dentro de una misma región según la localidad, el nivel batimétrico, el año y la estación (Bourdon, 1968). Beck (1979) encuentra que en la cuenca del río St. Marks, EE.UU., el porcentaje de individuos de *Palaemonetes paludosus* infestados por *Probopyrus pandalicola* disminuye en forma gradual desde 100% en áreas cercanas a la desembocadura, hasta 0% en áreas ubicadas río arriba. En uno de los sitios de muestreo, la prevalencia del parásito aumentó desde menos de 30% en octubre de 1976, hasta más de 90% en el mismo mes del siguiente año.

Se han informado niveles de infestación inferiores a 5% para muchos bopíridos (Callan, 1940; Reinhard, 1949; Pike, 1961; Bourdon, 1968; Warren, 1974; Owens y Glazebrook, 1985; Palisoc, 1987; Chu y Leong, 1996; entre otros). En un menor número de ocasiones se han encontrado prevalencias de 40-50% (Bourdon, 1968; van Arman y Smith, 1970; Markham, 1975; Roccatagliata y Lovrich, 1999) o aún mayores (Chopra, 1923; Beck, 1979; Masunari *et al.*, 2000).

La prevalencia global de *L. distorta* sobre *U. uruguayensis* fue de 9,27%. McDermott (1991) informó valores de 8,98% y 29,45% para *Pachygrapsus transversus* infestado por *Leidyia bimini* Pearse, 1951, en dos localidades de las islas Bermudas. En el presente estudio el porcentaje de cangrejos parasitados permaneció a niveles bajos a lo largo de todo el año. Fluctuaciones marcadas en la prevalencia fueron observadas para otros bopíridos (Beck, 1979; Jay, 1989; Somers y Kirkwood, 1991). Tales fluctuaciones fueron atribuidas a la migración diferencial de hospedadores infestados y no infestados, o a variaciones estacionales en las tasas de reproducción y mortalidad de los parásitos y sus hospedadores. La ausencia de grandes fluctuaciones en las prevalencias observadas en el presente estudio podrían deberse a que los cangrejos violinistas permanecen en la misma área durante toda su vida postlarval (Crane, 1975) y a que *L. distorta* tiene una estación reproductiva muy larga.

La prevalencia de muchos bopíridos es más alta entre los hospedadores pequeños y decrece en forma más o menos gradual hacia los hospedadores de mayor tamaño (véase Bourdon, 1968; van Wyk, 1982; Roccatagliata y Lovrich, 1999, entre otros). Esta variación es consecuencia de las siguientes dos condiciones: (i) las criptonisquias se fijan

preferencialmente sobre los primeros estadios postlarvales del hospedador, y (ii) la tasa de mortalidad entre los individuos parasitados es mayor que entre los no parasitados, y/o el hospedador -al alcanzar cierto tamaño- se desembaraza del parásito (ver Bourdon, 1968). Otros bopíridos, sin embargo, se apartan del patrón general. En este trabajo se encontró que la prevalencia de *Leidya distorta* aumenta hacia los cangrejos de mayor tamaño, de manera similar a lo observado en *Callianassa thyrrena* infestada por *Ione thoracica*, en *Palaemonetes paludosus* infestado por *Probopyrus pandalicola* y en *Pachygrapsus transversus* infestado por *Leidya bimini* (Bourdon, 1968; Beck, 1979; McDermott, 1991). Algunas explicaciones posibles para el aumento de la prevalencia con el tamaño del hospedador son: (i) los hospedadores grandes, por ser más viejos, estuvieron más tiempo expuestos a la invasión por el parásito; (ii) las larvas criptonisquias invaden con baja frecuencia a los hospedadores pequeños; (iii) las tasas de mortalidad de los hospedadores infestados son más elevadas entre los individuos pequeños; y/o (iv) los cangrejos pequeños mudan con mayor frecuencia que los grandes, aumentando la probabilidad de que los parásitos sean expulsados con la exuvia (véase también O'Brien y van Wyk, 1985).

La mayoría de los autores consideran que los bopíridios infestan a sus hospedadores cuando éstos son jóvenes (Hiraiwa, 1936; Pike, 1960, 1961; Danforth, 1963; Warren, 1974; Truesdale y Mermillioid, 1977; Owens, 1983; Owens y Glazebrook, 1985; Anderson, 1990). Beck (1980b) afirmó que las criptonisquias de *Probopyrus pandalicola* se fijan más frecuentemente a las larvas o postlarvas tempranas de los camarones. Asimismo, Oliveira y Masunari (1998) hallaron que las criptonisquias de *Aporobopyrus curtatus* se establecen sobre juveniles e inmaduros de *Petrolisthes armatus*. Por el contrario, en *L. distorta* las criptonisquias y la mayoría de los estadios inmaduros del parásito fueron más abundantes entre los cangrejos grandes que entre los pequeños. Si bien no fue explícitamente consignado por McDermott (1991), los estadios tempranos de *L. bimini* también parecen ser más frecuentes entre los hospedadores más grandes, tal como se puede inferir por sus figuras 2 y 3. Tres casos adicionales en los que las larvas criptonisquias y/o juveniles ocurren con mayor frecuencia en hospedadores grandes son: *Athelges lorifera* infestando al cangrejo ermitaño *Pagurus cuanensis*, *Ione thoracica* infestando a la langosta cavadora *Callianassa tyrrhena*, y *Pleurocrypta galathea* infestando a la langostilla *Galathea squamifera* (Pérez, 1934; Reverberi y Pitotti, 1942; Bourdon, 1968).

Es de general aceptación que una correlación estrecha entre los tamaños del hospedador y del parásito bopírido indica una infestación temprana seguida por un crecimiento concurrente de ambos miembros de la asociación (Beck, 1980b; Jay, 1989; Muñoz y George-Nascimento, 1999; Roccatagliata y Lovrich, 1999; entre otros). En el presente estudio se ha observado también dicha correlación, pero la causa parece ser de otra naturaleza. El número tan bajo de estadios intermedios de *L. distorta* recuperados sugiere que este parásito, luego de fijarse sobre el cangrejo, se desarrolla rápidamente hasta ocupar en un corto tiempo casi todo el espacio disponible en la cámara branquial. A partir de este momento el hospedador y su parásito crecen en forma concurrente, manteniendo una correspondencia entre sus tamaños. Por lo tanto, la correlación entre las tallas de *U. uruguayensis* y *L. distorta* no indica una invasión temprana seguida de crecimiento conjunto, sino más bien un rápido desarrollo de los parásitos hembra, que en poco tiempo logran ocupar casi toda la cámara branquial.

Beck 1979 informó que *Probopyrus pandalicola* invade en forma preferencial a las hembras de *Palaemonetes paludosus*, aun cuando ellas todavía no muestran indicios de diferenciación sexual. Por otra parte, las criptonisquias de *Cancripepon elegans* infestan con mayor intensidad los machos del cangrejo *Pilumnus hirtellus* (Bourdon, 1968). Igual que en la mayoría de los invertebrados, la fecundidad de los bopíridos aumenta con la talla de la hembra. A su vez, la talla de los bopíridos suele estar positivamente correlacionada con la de sus hospedadores (Beck, 1980b; Owens, 1983; Jay, 1989; McDermott, 1991; Oliveira y Masunari, 1998; entre otros). Por consiguiente, cabe especular que sería ventajoso para los bopíridos infestar al sexo del hospedador que alcanza mayor tamaño. En tal sentido, Beck (1979) nota que en la mayoría de los decápodos que albergan bopíridos es el sexo que alcanza mayor talla el que normalmente se halla más infestado. En el caso del consorcio *U. uruguayensis*-*Leidya distorta*, la prevalencia de los estadios más avanzados del parásito es similar en cangrejos macho y hembra de la misma talla. Sin embargo, la mayoría de los parásitos maduros y reproductivos estuvo alojada en cangrejos macho. Esto se debe a que los parásitos son más frecuentes en los hospedadores grandes y a que los cangrejos macho alcanzan un mayor tamaño que las hembras. Por otra parte, al considerar cangrejos de uno u otro sexo pero de la misma clase de talla, los estadios branquiales del parásito (C y HJ₁) tuvieron una aparente preferencia por los machos.

La mayoría de las especies de bopíridos branquiales parasitan ambas cámaras por igual. Por razones totalmente desconocidas, algunas especies ocurren en forma predominante o exclusiva en una de las cámaras branquiales (Markham, 1986). Los bopíridos que se alojan en forma preferencial en una de las cámaras branquiales infestan en su mayoría a anomuros y pertenecen a la subfamilia Pseudioninae (Beck, 1980a). *L. distorta* se distribuye por igual en ambas cámaras de *U. uruguayensis*. Además, la cámara que ocupa el parásito (izquierda o derecha) es independiente de la lateralidad del quelípedo mayor del macho.

Los bopíridos branquiales parásitos de camarones y anomuros se reconocen con facilidad por producir una deformación del caparazón de sus hospedadores, que se manifiesta como una hinchazón de la cámara branquial infestada. Más aún, estos hospedadores mantienen tal deformación luego de la muerte del parásito (van Wyk, 1982; Roccatagliata y Lovrich, 1999). Por el contrario, los bopíridos producen por lo general deformaciones más sutiles en los braquiuros (McDermott, 1991). Ejemplo de ello son *U. uruguayensis* parasitado por *L. distorta* y *Pachygrapsus transversus* parasitado por *L. bimini*, que presentan deformaciones a menudo difíciles de detectar por ojos inexpertos (McDermott, 1991). Sin embargo, casi todos los *U. uruguayensis* que albergan parásitos reproductivos son fácilmente reconocibles por las áreas despigmentadas visibles a los lados de sus caparazones. Es razonable suponer que estas áreas despigmentadas permanecen por un tiempo en los cangrejos que han perdido sus parásitos. Sólo un cangrejo presentaba esta área decolorada en ausencia de un parásito hembra; sin embargo, se hallaron en su cámara branquial los restos cuticulares de una hembra reproductiva y el macho acompañante. El descubrimiento de este único caso sugiere que *U. uruguayensis* tiene pocas chances de perder la hembra de *L. distorta* una vez que ésta alcanzó la madurez.

El mecanismo por el que los bopíridos deforman el caparazón de los decápodos hospedadores no se conoce. Las observaciones de Caroli (1927) y Tchernigovtzeff (1960) indican que la muda de *Bopyrus squillarum* se efectúa inmediatamente después de la muda del hospedador, *Palaemon serratus*. En el momento en que el bopírido muda, éste efectúa amplios movimientos dorsoventrales para desembarazarse de su vieja cutícula. Tchernigovtzeff conjeturó que estos movimientos actúan dilatando la pared de la cámara branquial antes que la cutícula del hospedador se endurezca. Según Bourdon (1968), tales movimientos del parásito estarían disparados por la muda del hospedador, y podrían

efectuarse sin necesidad de que el bopírido mude. McDermott (1991) aventuró que la distensión del caparazón de *Pachygrapsus transversus* por *Leidya bimini* se produciría durante la muda simultánea de ambos consortes.

En *Palaemonetes argentinus* infestados por *Probopyrus* cf. *oviformis* (= *Probopyrus ringueleti*), Schuldt y Rodríguez Capítulo (1985) hallaron que algunas áreas del branquiostegito ubicadas sobre el parásito presentaban los epitelios externo e interno más delgados y un volumen de hemolinfa menor que el normal. También en *U. uruguayensis* el espesor del branquiostegito parece ser menor en las zonas despigmentadas.

Las hembras maduras de la familia Entoniscidae están siempre encapsuladas por una membrana que se forma por agregación de los hemocitos del hospedador (Kuris *et al.*, 1980). Por el contrario, solo se conoce un caso de encapsulamiento en la familia Bopyridae. Éste es presentado por van Arman y Smith (1970), quienes describen una membrana cuticular traslúcida que cubre a la hembra madura de *Probopyrus* sp., aislándola de la cámara branquial de su hospedador, el camarón *Hippolyasmata wurdemanni*. Pese a haberse disecado un número importante de ejemplares de *U. uruguayensis* con hembras maduras de *L. distorta*, no se ha observado ningún caso de encapsulamiento.

Bourdon (1968) nota que la fecundidad del bopírido *Cancricepon elegans* está limitada por el tamaño de la distensión del caparazón del hospedador, *Pilumnus hirtellus*. La distensión del caparazón está asociada a un notable aumento del volumen de la cámara branquial del cangrejo, lo que permite al parásito producir puestas de mayor tamaño. El espacio disponible en la cámara branquial de *U. uruguayensis* también parece ser crítico para las hembras de *L. distorta*. Esto puede ser inferido a partir de las siguientes observaciones: (i) ningún cangrejo menor de 8,2 mm AC albergaba una hembra reproductiva; (ii) la HR ocupa todo el espacio de la cámara branquial; (iii) la HR produce un ensanchamiento del caparazón del cangrejo, siendo esta deformación más pronunciada en los cangrejos pequeños; (iv) casi todos los cangrejos que alojan hembras reproductivas presentan un área despigmentada en el caparazón, probablemente debida a la presión ejercida por el parásito sobre el branquiostegito del cangrejo; y (v) la glándula digestiva del hospedador es comprimida lateralmente por el parásito. Los efectos descritos son idénticos a los producidos por *Leidya bimini* sobre el cangrejo *Pachygrapsus transversus*

(ver McDermott, 1991), con la salvedad de que no se han descrito áreas despigmentadas en este último.

En el presente estudio se ha mostrado que las larvas criptonisquias se establecen en los espacios entre dos laminillas branquiales luego de invadir una cámara no ocupada. Al poco tiempo, las larvas se transforman en hembras juveniles tempranas (HJ₁), que permanecen entre las laminillas. Después de una o dos mudas la HJ₁ se transforma en una hembra juvenil avanzada (HJ₂), que se agarra al techo de la cámara branquial. La presencia de una HJ₂ en el techo de la cámara impide el establecimiento de otras hembras en ese sitio. La HJ₂ ocupa una pequeña porción de la espaciosa cámara branquial; sin embargo, la llena casi completamente al alcanzar la madurez. De manera similar, varias criptonisquias de *Leidyia bimini* pueden invadir las cámaras branquiales de *Pachygrapsus transversus*, pero solo una de ellas alcanza eventualmente la condición marsupial (McDermott, 1991). Las hembras adultas de ambas especies de *Leidyia* presentan la misma orientación respecto del cangrejo: la cabeza hacia atrás y el vientre hacia arriba.

Es de aceptación general que en Bopyridae la primera larva criptonisquia que infesta al hospedador definitivo se desarrolla en hembra, mientras que las siguientes se establecen sobre la hembra y devienen machos (Beck, 1980b; Owens y Glazebrook, 1985). Además, Reinhard (1949) señaló que debe existir un lapso de tiempo entre la llegada de las larvas, para permitir que la primera en arribar crezca lo suficiente como para atraer a la segunda. Si dos criptonisquias llegan simultáneamente a la cámara branquial, ambas se transformarían en hembras incipientes (Reinhard, 1949). Se han observado varios ejemplares de *U. uruguayensis* con 2 ó más hembras incipientes (HJ₁) sobre las branquias de una misma cámara. Además, se ha encontrado una hembra juvenil avanzada (HJ₂) llevando a una HJ₁ sobre su superficie dorsal. Esta HJ₁ ya había comenzado a diferenciarse como hembra, es decir, tenía placas epimerales en el abdomen. Podemos especular que una hembra incipiente de *L. distorta* se transformaría en macho luego de fijarse sobre una hembra más avanzada. De hecho, existen algunas evidencias de reversión de sexo en Bopyridae. Reverberi (1947) observó que cuando dos hembras de *Ione thoracica* son cultivadas *in vitro*, la más joven puede transformarse en macho. También puede tener lugar el cambio opuesto, de macho a hembra. McDermott (1991) encontró un ejemplar de *Pachygrapsus transversus* con una de las cámaras branquiales distendida, un claro indicio de que había contenido una hembra de *Leidyia bimini* no mucho tiempo atrás. En esa cámara quedaba el macho acompañante, que ya

había comenzado a desarrollar expansiones laterales sobre el abdomen, una característica propia de las hembras. Muñoz (2001) observó que los machos de *Ione ovata* se transforman en hembras después de ser introducidos en cámaras branquiales de hospedadores no parasitados (Fig. 27) . A los 14 días de realizado el transplante los isópodos ya eran más largos, poseían pereionitos más separados y los urópodos en “lira”, forma que es característica de las hembras. A los 50 días ya tenían el cuerpo ensanchado y habían desarrollado placas coxales, pleópodos y oostegitos. A los 85 días los pleópodos se encontraban ramificados y el céfalon había comenzado a fusionarse al segundo pereionito. Estos ejemplares no llegaron a desovar, quizás simplemente por no estar emparejados.

Los resultados obtenidos en este trabajo parecen indicar que las hembras de *L. distorta* ejercen atracción sobre las criptonisquias que están pronto a establecerse. Algunas evidencias sugieren que las hembras no apareadas de los bopíridos liberan feromonas que atraen a las criptonisquias. Por ejemplo, en *Callianassa* spp. indemnes, las criptonisquias de *Ione thoracica* se establecen sobre el abdomen para luego migrar a la cámara branquial y desarrollarse en hembras. Estas hembras, al alcanzar los 5-6 meses de edad, comienzan a atraer a otras criptonisquias, que entran directamente a la cámara branquial del hospedador en lugar de establecerse sobre el abdomen. Por el contrario, en las *Callianassa* spp. que albergan una hembra de *Ione thoracica* con su macho acompañante, las criptonisquias ya no son atraídas por el bopírido hembra y se establecen sobre el abdomen del hospedador (Bourdon, 1968).

En algunos palemónidos parasitados por *Probopyrus* sp. se han encontrado larvas criptonisquias en el hemocele o en los tejidos (Beck, 1980a; Schuldt y Damborenea, 1988; Anderson, 1990). Además, se hallaron hembras juveniles de *Pleurocrypta galathea* en la cavidad pericárdica del anomuro *Galathea squamifera* Leach, 1814 (Pike, 1953; Bourdon, 1968). Algunos autores, tales como Schuldt y Damborenea (1988) y Beck (1980a) entendieron que estas larvas eran erráticas (no viables). Sin embargo, Anderson (1990) considera que cuando las criptonisquias llegan a un hospedador no parasitado, deben pasar obligatoriamente por una fase endoparasítica antes de establecerse en el destino final, la cámara branquial. No se han visto formas endoparasíticas en *U. uruguayensis*, pero como el mayor esfuerzo fue puesto en revisar las cámaras branquiales, tales formas, de haber existido, pudieron haber sido pasadas por alto.

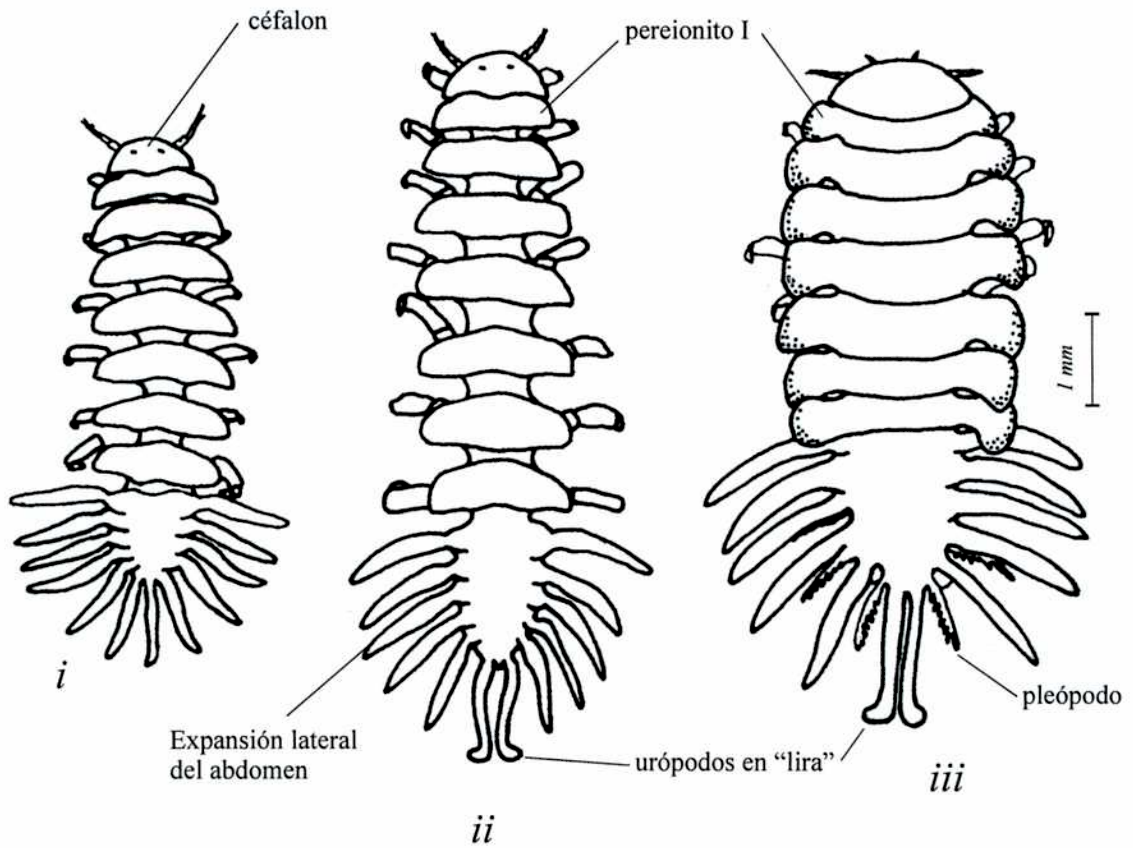


Figura 27. Aspecto de tres machos de *Ione ovata* a diferentes tiempos de ser implantados en la cámara branquial de un hospedador no parasitado: *i*, antes de ser implantado; *ii*, luego de 15 días; *iii*, luego de 50 días (tomado de Muñoz, 2001).

Uca uruguayensis permanece en el medio aéreo durante la marea alta. Los cangrejos obturan sus cuevas poco antes de quedar éstas sumergidas, permaneciendo una columna de aire atrapada dentro de ellas (de la Iglesia *et al.*, 1994). En los cangrejos terrestres el tegumento interno del branquiostegito funciona como pulmón (Taylor y Taylor, 1992). Es de esperar que esto también ocurra en *U. uruguayensis*, aunque no ha sido investigado todavía.

Los bopíridos hembra poseen mandíbulas en forma de estilete, con las que perforan la cara interna del branquiostegito y absorben grandes cantidades de hemolinfa (Walker, 1977; Bursey, 1978). Las hembra marsupiales de *L. distorta* perforan un grueso vaso de *U. uruguayensis* justo antes de su ingreso al seno pericárdico. Es posible que *L. distorta* se beneficie de las adaptaciones de este cangrejo a la vida terrestre, entre ellas el tener el branquiostegito profusamente vascularizado.

Tanto las hembras adultas de *Leidya distorta* como de *L. bimini* producen daños en las branquias de sus hospedadores. Éstas se encuentran desplazadas, distorsionadas y a menudo sucias. Daños similares fueron descritos para *Plesionika martia* parasitado por *Pseudione affinis* (Orecchia *et al.*, 1999). Torres García y Bortoloni Rosales (2002) afirman que las hembras adultas de *Probopyrus* sp. se alimentan de las laminillas branquiales de *Macrobrachium panamensis*, ingiriendo tanto hemolinfa como tejido periférico. Sin embargo esto parece improbable, dado que los bopíridos branquiales se ubican con la superficie dorsal hacia las branquias del hospedador y la superficie ventral hacia la pared interna del branquiostegito.

Leidya distorta tiene una serie de nódulos dorsales cuya función aparente es impedir el excesivo aplastamiento de las branquias de *U. uruguayensis*. De esta manera, se atenuaría el efecto negativo ejercido sobre la respiración del hospedador. El hallazgo de nueve ejemplares de *U. uruguayensis* infestados por hembras reproductivas en ambas cámaras branquiales sugiere que *L. distorta* no interfiere en forma crítica con el intercambio gaseoso del hospedador. *Leidya bimini*, otro bopírido que presenta nódulos dorsales, infesta al cangrejo *Pachygrapsus transversus* de las islas Bermudas. McDermott (1991) estudió este consorcio pero no encontró ningún cangrejo con ambas cámaras infestadas. Este autor sugiere que el daño que las hembras maduras de *L. bimini* producen en las cámaras branquiales de *P. transversus* no permite que las dobles infestaciones prosperen.

Está bien documentado que ciertos crustáceos e insectos modifican sus características sexuales al ser infestados por algunos parásitos. Uno de los ejemplos más conocidos es el de la infestación de braquiuros y pagúridos por rizocéfalos, para el que se acuñó el término "saculinización". Giard (1886-1888) luego de estudiar varios casos de parasitismo por Epicaridea y Rhizocephala, rebautiza al fenómeno como "castración parasitaria". Hiraiwa y Sato (1939) agruparon los efectos de la saculinización y epicaridización sobre los caracteres sexuales de los crustáceos superiores en dos categorías. La primera involucra el atraso en el desarrollo de los caracteres sexuales primarios y secundarios. La segunda se refiere a la feminización de los machos, es decir la aparición de formas intersexuales.

El atraso en el desarrollo de los caracteres sexuales tiene lugar tanto en machos como en hembras, siendo más notorio cuando el parasitismo es temprano. La intensidad de la feminización está dada por la influencia ejercida por el parásito, así como por la inestabilidad sexual del hospedador. Tal inestabilidad es común en los machos de camarones excavadores (*Upogebia* spp.), cuyos testículos presentan normalmente oocitos entre las células espermáticas.

En los hospedadores macho, el efecto retardador se manifiesta como una atrofia parcial de los testículos, que se recuperan cuando el parásito muere o es eliminado. Por el contrario, el efecto feminizante produce cambios más profundos e irreversibles (Hiraiwa y Sato, 1939). Los caracteres sexuales externos de los machos feminizados no recuperan su aspecto masculino; más aún, en machos de *Carcinus maenas* parasitados por *Sacculina carcini* la feminización puede acentuarse en las mudas que sobrevienen a la muerte del parásito (Veillet, 1945). En algunas ocasiones los testículos también son feminizados, es decir, comienzan o incrementan la producción de oocitos (Smith, 1906; Potts, 1906; Okada y Miyashita, 1935; Semitu, 1944; Cornubert, 1952). Es más, los testículos feminizados y parcialmente atrofiados pueden regenerarse como ovarios luego de la pérdida del parásito (Smith, 1906).

En la actualidad la feminización de los machos es explicada por la degeneración de la glándula androgénica. Esta glándula secreta una hormona que determina tanto el sexo del individuo como la diferenciación de todas las características sexuales (Charniaux-Cotton, 1960; Sagi *et al.*, 1997; Suzuki y Yamasaki, 1998). Aquellos machos que han sufrido atrofia total de las glándulas androgénicas son incapaces de regenerarlas.

Esto explicaría por qué en algunos casos la feminización continúa acentuándose luego de eliminados los parásitos.

En los hospedadores hembra, el efecto retardador se manifiesta por la atrofia de los ovarios y el menor desarrollo de los pleópodos. Se considera que las hembras no se masculinizan, siendo que el abdomen nunca se estrecha como resultado del parasitismo (Reinhard, 1956). Por otra parte, se han descrito efectos de “hiperfeminización” sobre los caracteres sexuales externos. Éstos comprenden, entre otras modificaciones, el ensanchamiento precoz del abdomen de las hembras juveniles y el mantenimiento de la librea nupcial fuera de la época reproductiva. Veillet (1945) ofrece un estudio cuidadoso sobre los efectos hiperfeminizantes de *Sacculina carcini* sobre *Carcinus maenas*. Las hembras parasitadas alcanzaban la adultez a tamaños menores que las hembras indemnes. A igual talla, el abdomen de las hembras parasitadas era más ancho que el de las no parasitadas. Podría argumentarse que la pubertad se alcanza luego de un número más o menos fijo de mudas, y que si el crecimiento en cada muda fuese disminuido por el rizocéfalo, los cangrejos parasitados alcanzarían la pubertad a una talla menor que la normal. Sin embargo, Veillet logra demostrar que la hiperfeminización del abdomen es genuina y no un artificio resultante de las diferencias de crecimiento entre animales parasitados y sanos. Curiosamente, los machos parasitados también presentaban el abdomen más ensanchado que las hembras normales de igual talla.

Las hembras de los decápodos carecen de glándula androgénica y la diferenciación de los caracteres sexuales femeninos ocurre en forma más o menos gradual durante el desarrollo postembrionario (Suzuki y Yamasaki, 1998). Por otra parte, la formación de estructuras temporarias relacionadas con la incubación de los huevos estaría regulada por la actividad del ovario (Charniaux-Cotton, 1960). Teniendo en cuenta los efectos de hiperfeminización y considerando que los rizocéfalos y epicarídeos inducen la atrofia de los ovarios, queda por investigar la posibilidad de que algunos parásitos secreten hormonas análogas a las del ovario del hospedador (ver Hartnoll, 1967).

En general, los machos invierten gran cantidad de energía en el cortejo y la competencia por aparearse. En consecuencia, los epicarídeos y rizocéfalos tienen mayor efecto sobre los caracteres sexuales externos de los decápodos macho que sobre los de las hembras. La reducción de los quelípedos fue observada en los machos de varios decápodos parasitados por rizocéfalos (Okada y Miyashita, 1935; Veillet, 1945; Hartnoll, 1967; Høeg, 1995), por bopíridos (Bonnier, 1900; Tucker, 1930; Ohshima, 1930; Shōji,

1930; Caroli, 1931; Reberveri, 1941; Muñoz y George-Nascimento, 1999) y por entoníscidos (Okada y Miyashita, 1935; Hartnoll, 1960). El menor tamaño de los quelípedos en los machos parasitados podría deberse a un retardo en el desarrollo de estos apéndices, mas las siguientes evidencias sostienen la idea de que son feminizados. En *Palaemonetes paludosus* son las hembras las que presentan los quelípedos más desarrollados. Los machos de *P. paludosus* infestados por el bopírido *Probopyrus pandalicola* muestran una hipertrofia de sus quelípedos, es decir, éstos se tornan más parecidos a los de las hembras (Beck, 1980c). Hartnoll (1967) estudió el efecto de dos saculínidos sobre los cangrejos jamaiquinos *Microphris bicornutus* y *Geograpsus lividus*. En *M. bicornutus*, cuyos machos presentan quelípedos más desarrollados que las hembras, el parásito produce una reducción de tales apéndices. Sin embargo, los quelípedos de los machos de *G. lividus* no son afectados, hecho que está en concordancia con el escaso dimorfismo sexual que presentan tales apéndices en esta especie.

Leidya distorta se establece sobre *U. uruguayensis* tardíamente, cuando ya los caracteres externos de cada sexo, a saber el ancho del abdomen y el tamaño de los quelípedos, están definidos. En consecuencia, no resulta sorprendente que el parásito tenga poco efecto sobre los caracteres sexuales secundarios. Si bien no se realizó un estudio exhaustivo, no se notó en los machos ni la reducción de los apéndices copulatorios, ni la aparición de pleópodos adicionales en los pleonitos III-V. Tampoco fueron observadas variaciones en el ancho del abdomen en ninguno de los sexos. La única modificación que se detectó es una leve reducción del quelípedo mayor, siendo este efecto más pronunciado en los machos pequeños que en los grandes. Es un hecho conocido que los cangrejos juveniles son más susceptibles de ser feminizados que los adultos (Veillet, 1945). Los cangrejos más pequeños mudan con mayor frecuencia y entonces el parásito tiene más oportunidades para afectar el crecimiento alométrico del quelípedo. Por otra parte, dado que en *U. uruguayensis* la alometría del quelípedo mayor es más intensa en los individuos pequeños que en los grandes, es de esperar que el efecto feminizante sobre este apéndice sea más marcado entre los primeros.

El presente trabajo de tesis no incluye estudios histológicos para estudiar el efecto de *L. distorta* sobre del ciclo ovárico de *U. uruguayensis*. Al ser tan baja la proporción de cangrejos hembra infestados por parásitos maduros, no fue posible determinar el efecto del parásito sobre la fecundidad de este cangrejo. En la totalidad del material examinado se halló una única hembra ovígera de *U. uruguayensis* que estaba parasitada. La puesta de

esta hembra consistía de unos pocos huevos, siendo éste el único indicio de un posible efecto detrimental de *L. distorta* sobre la fecundidad de *U. uruguayensis*. McDermott (1991) comprobó que *Leidya bimini* impide la reproducción de *Pachygrapsus transversus* al retrasar el desarrollo ovárico, aunque no tiene efectos sobre los testículos.

Los parásitos sufren una fuerte presión evolutiva a favor del desarrollo de especializaciones que incrementen la probabilidad de éxito al momento de establecerse sobre el hospedador. Según Ritchie y Høeg (1981), los Rhizocephala fueron en su origen parásitos externos, apareciendo más tarde la fase interna como una adaptación para evadir los comportamientos de aseo del hospedador. Sin embargo, la larva cypri invasora sigue siendo vulnerable a estos mecanismos de limpieza. Muchos rizocéfalos han adquirido una adaptación adicional para evitar que su larva cypri sea desplazada. A tal fin, esta larva se metamorfosea a los pocos minutos de haberse asentado sobre el hospedador, dando origen a una segunda larva conocida como *kentrogon*. Ésta es mucho más pequeña, desprovista de sedas, y se adhiere con más firmeza, condiciones todas que favorecen su permanencia sobre el hospedador. De la misma manera, el asentamiento de las criptonisquias de *Leidya distorta* entre las laminillas branquiales de *U. uruguayensis* podría resguardarlas del barrido de los epipoditos de los maxilipedios del cangrejo. Es de destacar que el estadio siguiente (*bopyridium*) mantiene su ubicación entre las laminillas branquiales y es de tamaño similar o algo inferior al estadio criptonisquia. El pasaje de criptonisquia a *bopyridium* sin crecimiento también fue observado en *Leidya bimini* (McDermott, 1991). La adquisición de una nueva forma sin aumento de tamaño podría interpretarse como una adaptación del parásito para permanecer protegido entre las laminillas branquiales, al tiempo que se prepara para migrar al techo de la cámara branquial, sitio que está fuera del alcance de los epipoditos de los maxilipedios.

Los cangrejos en proceso de muda o recién mudados (blandos) presentaron niveles de infestación por criptonisquias más altos que aquéllos en intermuda (duros). Queda por investigar si las larvas criptonisquias son atraídas con más intensidad por los cangrejos que están mudando, o si éstas son menos susceptibles de ser eliminadas de la cámara branquial por los epipoditos, dado que éstos suspenden sus movimientos de barrido durante la muda. Veillet (1945) afirma que las larvas cypri de *Sacculina carcini* se establecen con preferencia sobre los individuos de *Carcinus maenas* recién mudados. De igual manera, los cangrejos anomuros *Petrolisthes cabiroi* que están por mudar son

más propensos a ser infestados por el rizocéfalo *Lernaeodiscus porcellanae*, debido a que los comportamientos de limpieza se encuentran atenuados (Ritchie y Høeg, 1981).

Se cree que los cangrejos violinistas mudan dentro de sus cuevas, un microhabitat que proveería un ambiente adecuado en donde las criptonisquias pueden esperar el momento oportuno para invadir al hospedador. Las criptonisquias podrían colonizar los cangrejos cuando ellos mudan, tal como ha sido sugerido para otros consorcios (Anderson, 1990). El hallazgo de tres criptonisquias en un pequeño volumen de agua bombeada fuera de las cuevas refuerza la sospecha de que los cangrejos se infesten dentro de ellas.

La distribución estadística de criptonisquias de *L. distorta* entre los cangrejos en intermuda fue de tipo agrupada o contagiosa, y se ajustó al modelo binomial negativo. Esta distribución puede resultar de diferentes procesos estocásticos (véase Boswell y Patil, 1970; Elliott, 1977) y describe en forma satisfactoria la distribución de muchos parásitos. En el caso de *L. distorta*, el contagio podría deberse a que los cangrejos en proceso de muda son más susceptibles de ser invadidos por las criptonisquias. Sin embargo, es esperable que haya también otros factores involucrados, como por ejemplo la disposición espacial de los hospedadores y parásitos. Las criptonisquias de *Leidyia bimini* también se distribuyen en forma agregada, como se desprende de las siguientes observaciones comunicadas por McDermott (1991). En un lote de 48 cangrejos, este autor halló 60 de un total de 65 criptonisquias en apenas 3 hospedadores. En uno de estos cangrejos había 23 criptonisquias junto con 1 hembra madura grande, 1 macho y 7 juveniles no diferenciados. Los otros dos tenían 21 y 16 criptonisquias respectivamente; uno de ellos también albergaba bopíridos inmaduros de ambos sexos, mientras que el otro también tenía 1 hembra ovígera y 1 macho. Se deduce que, al igual que en *L. distorta*, las hembras de *L. bimini* ya establecidas podrían favorecer el arribo de nuevas criptonisquias.

La estructura poblacional de *U. uruguayensis* en Punta Rasa presenta un componente de adultos de gran tamaño que permanece estable a largo de todo el año. La reproducción ocurre desde mediados de primavera hasta fines del verano y el reclutamiento tiene lugar una vez por año. Sin embargo, el reclutamiento no estuvo bien representado hasta diciembre porque los cangrejos chicos habitan en su mayoría la parte más baja y blanda de la playa, que solo fue muestreada marginalmente. Podemos inferir que la distribución de frecuencias de tallas de la población en Punta Rasa es bimodal durante la mayor parte del año y que la longevidad de los cangrejos, incluyendo los

estadios larvales, es de alrededor de dos años. Estos resultados son similares a aquellos publicados por Spivak *et al.* (1991) para la población de *U. uruguayensis* que habita en la albufera de Mar Chiquita, una localidad ubicada a unos 130 km al sur de Punta Rasa. En la población de Mar Chiquita, el reclutamiento fue detectado tempranamente en abril, cuando los cangrejos medían 3 mm AC. Sin embargo, la recolección de esos pequeños cangrejos requirió de un esfuerzo de muestreo adicional en un área seleccionada especialmente a tal fin (Spivak *et al.*, 1991).

La relación de sexos de los cangrejos pequeños fue 1:1, pero en los cangrejos de mayor tamaño la razón de sexos se tornó primero sesgada hacia las hembras y luego hacia los machos. La curva de proporción de machos presentó un mínimo posicionado alrededor del tamaño medio de las hembras adultas. Una curva de estas características se espera cuando el crecimiento somático de las hembras se retrasa con respecto al de los machos (Wenner, 1972; Colby y Fonseca, 1984). Tal parece ser el caso de *U. uruguayensis*: las hembras crecen con menor velocidad durante la estación reproductiva y por lo tanto alcanzan tamaños menores que los machos (Spivak *et al.*, 1991).

La invasión de los cangrejos por las larvas criptonisquias se interrumpió alrededor de 4 meses después de haber cesado la actividad reproductiva de *L. distorta* (véanse Figs. 22 y 23). Se pueden dar al menos dos explicaciones para este retraso entre la desaparición de las últimas hembras ovígeras y la de las últimas criptonisquias: (i) las larvas podrían permanecer en el hospedador intermedio (presumiblemente un copépodo), invadiendo lentamente a los cangrejos durante los meses de invierno, y/o (ii) las criptonisquias presentes sobre las branquias de los cangrejos podrían detener su desarrollo y permanecer quiescentes durante el invierno.

La estación reproductiva de *Uca uruguayensis* en el estuario del río de la Plata se extiende durante cuatro meses (desde noviembre a febrero), mientras que el parásito se reproduce durante siete meses (desde octubre a abril). Schuldt y Damborenea (1989) estudiaron otro bopírido del área del Plata, *Probopyrus cf. oviformis* (= *P. ringueleti* Verdi y Schuldt, 1988). Estos autores encontraron hembras ovígeras a lo largo de todo el año excepto en junio y julio, en tanto que el hospedador, *Palaemonetes argentinus*, se reprodujo desde octubre a enero. En conclusión, en ambos consorcios la estación reproductiva del parásito es más larga que la del hospedador, y el parásito interrumpe la reproducción en los meses más fríos.

Merced al consumo de abundante hemolinfa, los bopíridos alcanzan la madurez con rapidez, minimizando su tiempo generacional. Una vez que el parásito ha adquirido el tamaño impuesto por el volumen de la cámara branquial del hospedador, la mayoría de la energía asimilada se destina a la reproducción. Las puestas de *L. distorta* contienen millares de huevecillos, pero su número no se ha estimado con mayor exactitud. Sin embargo, el número de huevos puede ser inferido del de *Leidyia bimini*. Las hembras de *L. bimini* alojadas en individuos de *Pachygrapsus transversus* y de tamaños similares a los de *U. uruguayensis*, producen entre 10.800 y 15.200 embriones por camada (McDermott, 1991). Además, *L. bimini* realiza múltiples puestas, lo que con certeza también ocurre en *L. distorta*.

1. INTRODUCCIÓN

El orden Isopoda incluye los siguientes subórdenes: Phreatoicidea, Anthuridea, Microcerberidea, Flabellifera, Asellota, Calabozoidea, Valvifera, Epicaridea y Oniscoidea. Dos de ellos incluyen formas parásitas: los Flabellifera de las familias Gnathiidae y Cymothoidae infestan peces, mientras que los Epicaridea parasitan a otros crustáceos.

El suborden Epicaridea se divide en las superfamilias Bopyroidea y Cryptoniscoidea. La primera abarca tres familias, entre ellas Bopyridae; la segunda está integrada por ocho familias (Martin y Davis, 2001).

Los Cryptoniscoidea son hermafroditas protándricos. La larva criptonisquia, tan pronto se fija sobre el hospedador definitivo, se transforma en macho y éste, luego de varias mudas, deviene hembra. Ésta sufre la pérdida parcial o completa de los apéndices, y la expansión y deformación del cuerpo. Todos los órganos internos, a excepción de los ovarios, se atrofian o desaparecen. No poseen oostegitos; la cámara incubatriz se forma por invaginación de la pared ventral del cuerpo. La hembra efectúa una única puesta y luego muere.

Los Bopyroidea son dioicos. Las larvas no están diferenciadas sexualmente, mas los adultos presentan un marcado dimorfismo. El macho recuerda a un isópodo de vida libre. La hembra aumenta varias veces en tamaño, sus apéndices larvales sufren regresión o desaparecen, y adquiere nuevas estructuras en sucesivas mudas. Los oostegitos forman un marsupio total o parcialmente cerrado. Las puestas pueden ser múltiples (familias Bopyridae y Entoniscidae) o únicas (familia Dajidae).

La familia Bopyridae incluye 10 subfamilias, con más de 120 géneros y alrededor de 500 especies parásitas de decápodos marinos y de agua dulce. Incluye a la subfamilia Ioninae Dana 1852, que agrupa 35 géneros, entre ellos *Leidya* Cornalia y Panceri, 1858. Los miembros de Ioninae son parásitos branquiales de Brachyura, y de algunos Anomura y Palinura. Esta subfamilia se distingue fácilmente porque las hembras adultas poseen las lamelas pleurales, los exopoditos de los pleópodos y los urópodos, muy alargados y ramificados.

Familia Bopyridae Rafinesque-Schmaltz, 1815

Subfamilia Ioninae H. Milne Edwards, 1840

Género *Leidya* Cornalia y Panceri, 1858

Leidya Cornalia y Panceri, 1858: pág. 114. –Bourdon, 1967, pág. 115. –Bourdon y Bowman, 1970, pág. 422. –Bourdon y Stock, 1979, pág. 217. –Bourdon, 1981, págs. 106-107. –Markham, 1980, págs. 628-629. –Markham, 2002, págs. 333-334. –Boyko, 2003.

Diagnosis (modificada de Markham, 2002). Hembra: distorsión del cuerpo moderada; lámina frontal conspicua; cabeza dorsalmente bilobulada; bárbula (margen póstero-ventral del céfalon) con dos proyecciones delgadas y largas a cada lado; maxilipedio con palpo prominente y no articulado; primer oostegito de la hembra adulta alargado; placas coxales bien desarrolladas; exopoditos de los pleópodos, láminas pleurales y urópodos lanceolados, largos y delgados, con numerosas digitaciones. Macho: con urópodos largos y divergentes.

Especies. *L. distorta* (Leidy, 1855) (especie tipo por monotipia); *L. ucae* Pearse, 1930; *L. bimini* Pearse, 1951 y *L. infelix* Markham, 2002.

Hospedadores. Cangrejos del género *Uca* (*Leidya ucae* y *L. distorta*) y de varios géneros de la familia Grapsidae (*L. distorta*, *L. bimini* y *L. infelix*). Información adicional en Tablas 7 y 8.

Tabla 7. Bopridos que parasitan cangrejos de la superfamilia Grapsoidea.

Especie parásita	Especie hospedadora	Localidad	Referencia
<i>Allokepon goetici</i> (Shiino, 1934)	<i>Goetice depressus</i> (de Haan)	Hong Kong, China. Seto, Mie y Ryukyus, Japón.	Markham, 1982. Shiino 1934, 1939, 1958.
<i>Cardiocepon pteroides</i> Nobili, 1906	<i>Cardisoma</i> sp.	Ternate, Molucas.	Markham, 1980.
<i>Grapsicepon edwardsi</i> Bonnier, 1900	<i>Planes minutus</i> (Linnaeus)	Mar de los Sargazos.	Markham, 1988.
<i>Grapsicepon messoris</i> (Kossmann, 1880)	<i>Metapograpsus messor</i> Forskål	Mar Rojo.	Kossmann, 1880.
<i>Kepon orientalis</i> Markham, 1985	<i>Metaplax distincta</i> H. Milne-Edwards	Phuket, Tailandia.	Markham, 1985.
	<i>Metaplax elegans</i> de Man	Phuket, Tailandia.	Markham, 1985.
<i>Kepon typus</i> Duvernoy, 1841	<i>Grapsus albolineatus</i> Lamarck	Isla Mauricio.	Markham, 1982.
<i>Leidyia bimini</i> Pearse, 1951	<i>Armases ricordi</i> (H. Milne-Edwards)	Miami, Florida, EE. UU.	Markham, 1972.
	<i>Pachygrapsus transversus</i> (Gibbes)	Bermuda, Bahamas, Florida, (EE. UU); Caribe, Panamá, Brasil?	Bourdon y Bowman, 1970. Markham, 1972, 1979; Boyko, 2003.
<i>Leidyia bimini</i> (?)	<i>Cyclograpsus integer</i> (H. Milne-Edwards)	Jamaica.	Hartnoll, 1965.
<i>Leidyia distorta</i> Comalia y Panceri, 1858	<i>Ucydes cordatus</i> (Linnaeus)	Ceará, Natal, Rio Grande do Norte, Brasil.	Lemos de Castro, 1973.
<i>Leidyia infelix</i> Markham, 2002	<i>Pachygrapsus crassipes</i> Randall	California, EE.UU.; Baja California, México.	Markham, 2002.
<i>Lobocepon grapsi</i> Nobili, 1905	<i>Grapsus tenuicrustatus</i> (Herbst)	Taiwán. Nueva Guinea.	Shiino, 1936. Nobili, 1905.
<i>Lobocepon</i> sp.	<i>Grapsus grapsus</i> (Linnaeus)	Nicaragua (Pacífico).	Markham, 2002.
<i>Megacepon sesarmae</i> (Pearse, 1930)	<i>Chiromantes dehaani</i> (H. Milne-Edwards)	Fuzhou, China.	Boyko, 2003.
<i>Megacepon</i> (?) <i>pleopodatus</i> Bourdon, 1981	<i>Varuna litterata</i> (Fabricius)	Sumba, Indonesia.	Bourdon, 1981.
<i>Megacepon choprai</i> George, 1946	<i>Episesarma mederi</i> (H. Milne-Edwards)	Samut Sakhon, Tailandia.	Markham, 1982.
	<i>Muradium tetragonum</i> (Fabricius)	Madras, India.	George, 1946.
	<i>Perisesarma maipoensis</i> (Soh)	Hong Kong, China.	Markham, 1990.
	<i>Chiromantes dehaani</i> (H. Milne-Edwards)	Okayama, Japón.	Shiino, 1958.
<i>Megacepon</i> (?) sp.	<i>Metapograpsus oceanicus</i> Jacquinet y Lucas	Sumbawa, Indonesia.	Bourdon y Stock, 1979.

Tabla 8. Bopíridos que parasitan cangrejos de la familia Ocypodidae.

Espece parásita	Espece hospedadora	Localidad	Referencia
<i>Leidyia distorta</i> Cornalia y Panceri, 1858	<i>Uca pugilator</i> (Bosc)	New Jersey, EE.UU	Leidy, 1855
		Carolina del Norte, EE.UU	Pearse, 1947
	<i>Uca pugnax</i> (Smith)	Georgia, EE.UU	Bourdon y Bowman, 1970
	<i>Uca minax</i> (LeConte)	Georgia, EE.UU	Bourdon y Bowman, 1970
	<i>Uca</i> sp.	Georgia, EE.UU	Bourdon y Bowman, 1970
		Isla Guadalupe, Antillas	Bourdon y Bowman, 1970
	<i>Uca vocator</i> (Herbst)	Isla Trinidad	Bourdon y Bowman, 1970
<i>Leidyia ucae</i> Pearse, 1930	<i>Uca pugnax</i> (Smith)	Rio de Janeiro, Brasil	Lemos de Castro, 1973
	<i>Uca forcipata</i> (Adams y White)	Mui Hua (Foochow), China	Pearse, 1930; Markham, 2002

Leidyia distorta Cornalia y Panceri, 1858

Cepon distortus Leidy, 1855: pág. 150, pl. 10, figs. 26-32.

Leidyia distorta (Leidy). –Cornalia y Panceri, 1858, pág. 114. –Bonnier, 1900, págs. 255-257, figs. 45a-g. –Richardson, 1905, págs. 511-512, figs. 559a-c, 560a-d. –Pearse, 1947, pág. 326 (n. loc., n. hosp.). –Bourdon y Bowman, 1970, págs. 410-418, figs. 1-5, (estadios inmaduros, comp. *L. bimini*, n. loc., n. hosp.). –Lemos de Castro y Brasil Lima, 1974, págs. 1-3, figs. 1-2 (n. loc., n. hosp.). –Roccatagliata y Torres Jordá, 2002, págs. 69-82 (biología, n. loc., n. hosp.). – Torres Jordá y Roccatagliata, 2002, págs. 719-727 (biología).

nec Leidyia distorta (Leidy). –Richardson, 1908, págs. 23-26, figs. 1-5 [= *Leidyia bimini* Pearse]. Ver otras citas en Bourdon y Bowman, 1970.

Leidy (1855) describió *Cepon distortus* (= *Leidyia distorta*) infestando un ejemplar de *Uca pugilator* de New Jersey, EE.UU. Bourdon y Bowman (1970) completaron la descripción original y agregaron tres nuevos hospedadores: *Uca pugnax* y *U. minax*, ambos de Georgia, EE.UU., y *U. vocator* de Trinidad. Lemos de Castro (1973) menciona para Brasil *L. distorta* parasitando *Ucides cordatus* de Rio Grande do Norte y Ceará, y *U. pugnax* de Rio de Janeiro. Más recientemente Roccatagliata y Torres Jordá (2002) citan *L. distorta* para *Uca uruguayensis* de la bahía Samborombón.

Las especies americanas del género *Leidyia* fueron establecidas en base a las hembras maduras. *Leidyia distorta* y *L. bimini* presentan abultamientos medio-dorsales (“bosses”); en la primera son simples y por lo general desplazados hacia un lado, y en la segunda son bífidos y usualmente ubicados en la línea media (Bourdon y Bowman, 1970). Por el contrario, las hembras de *L. infelix* carecen de “bosses” (Markham, 2002). En lo que concierne a la cuarta especie, *L. ucae*, sólo se conocen una hembra juvenil y un macho adulto recolectados en el estuario del río Min (Foochow, China) y descritos por Pearse (1830). La descripción original de esta especie es inadecuada, no obstante Markham (2001) examinó el material tipo y pudo confirmar la inclusión de *L. ucae* en el género *Leidyia*. La hembra disponible de *L. ucae*, por su índole juvenil, no puede compararse con las hembras adultas de las otras tres especies del género.

1.1. Descripción de los estadios larvales del suborden Epicaridea y de los adultos de la familia Bopyridae

Como ya fue mencionado, el ciclo de vida de los Epicaridea comprende dos hospedadores. El primer estadio libre, la larva epicarídea, deja el marsupio materno y nada hasta lograr fijarse sobre el hospedador intermediario, un copépodo Calanoidea. Luego muda a larva micronisquia, y después a larva criptonisquia. Esta última deja al copépodo y se fija sobre el hospedador definitivo en donde alcanza, luego de varias mudas, el estadio adulto (Fig. 2).

Larva epicarídea (Fig. 28, A). Replegada sobre sí misma, se parece a un pequeño isópodo *Sphaeroma* de 0,10 a 0,67 mm de largo. Céfalón con borde anterior recurvado ventralmente; anténulas reducidas con 2 ó 3 artículos; antenas largas con 4 a 7 artículos; cono oral con un par de mandíbulas estiliformes, vestigios de maxílulas y a veces de maxilipedios. Con o sin manchas oculares dorso-laterales. Pereion de 7 segmentos, los 6 primeros con un par de pereiópodos, el último ápodo. Pleonitos I-V libres, con pleópodos uni- o birramosos. Pleotelson con urópodos y a menudo con un tubo anal.

Larva micronisquia (Fig. 28, B). Estadio simplificado. Sedas ausentes. Anténulas, antenas y pereiópodos no segmentados, estos últimos con un gancho distal de fijación. Séptimo par de pereiópodos rudimentario.

Larva criptonisquia (Fig. 28, C). Longitud 0,45-3,5 mm. Cuerpo fusiforme, con frecuencia cubierto con sedas. Céfalón de forma variable, usualmente redondeado, puede extenderse hacia atrás envolviendo por completo el primer pereionito. Anténulas de 3 artículos; borde posterior del artículo basal liso o dentado, artículo distal con sedas sensoriales (estetascos) y 2 ramas. Antenas de 5-9 artículos, más largas que las anténulas. Ojos, cuando presentes, reducidos a manchas pigmentarias oscuras que pueden incluir uno o más cristalinos. Cono bucal dirigido hacia adelante, envolviendo un par de mandíbulas estiliformes. Sin maxílulas y raras veces con maxilipedios. Pereion de 7 segmentos con placas coxales lisas o dentadas. Pereiópodos similares, o bien modificados gradualmente hacia atrás, o de tipos morfológicos variados. Pleon más estrecho hacia la parte posterior; primeros 5 pleonitos replegados hacia la superficie ventral, cada uno con

un par de pleópodos y a menudo con una espina o tubérculo medio-ventral. Pleotelson con un par de urópodos y una placa dorsal (pigidio) lisa o dentada. Sin tubo anal.

Bopiridio (Fig. 28, D). Con pleópodos unirramosos, laminares, de contorno redondeado, sin sedas. Urópodos lanceolados y sin sedas. Tamaño similar al de la criptonisquia.

Macho adulto. Aspecto similar al de un isópodo de vida libre. Longitud 0,35-7,0 mm. En general agarrado a los pleópodos de la hembra. Céfalón separado, o más o menos fusionado dorsalmente al primer pereionito; con un par de hendiduras dorsales; con o sin ojos. Anténulas cortas con 1-4 artículos, por lo general 3. Antenas muy variables (de ordinario ausentes en Entoniscidae), en general muy largas, con 1-11 artículos. Maxilas vestigiales o ausentes; maxilipedios bien desarrollados solo en ciertas formas primitivas, usualmente vestigiales o ausentes. Pereion de 7 segmentos, a veces el último dorsalmente fusionado al pleon. A menudo con tubérculos ventrales sobre la línea media de algunos o todos los pereionitos. Con 7 pares de pereiópodos (en Entoniscidae el séptimo par está ausente). Pereiópodos por lo general de tamaños similares, con gnatópodos adaptados para fijarse a la hembra (en Entoniscidae, reducidos a simples muñones no articulados). Pleon de 1-6 segmentos (su número varía aun dentro de una misma especie), pudiendo presentar proyecciones tergaes (*Ione* y *Procepon*). Pleonitos a veces con un tubérculo ventral sobre la línea media (su número disminuye con la edad del individuo). Pleópodos a veces ausentes, normalmente unirramosos, rara vez birramosos, reducidos a simples engrosamientos ovalados o tuberculiformes, en ocasiones laminares. Pleotelson entero o bifido; urópodos bien desarrollados en las formas primitivas, y reducidos o ausentes en el resto.

Hembra adulta. Longitud 1-20 mm, variable dentro de cada especie. Cuerpo blancuzco, rosado, o hasta rojo escarlata cuando los ovarios son visibles a través del tegumento. Cromatóforos negros o pardo-oscuros sobre el tórax y ocasionalmente el abdomen. Cuerpo por lo general más largo que ancho, ovoide o piriforme, raramente simétrico, en general curvado, ocasionalmente sinuoso; faz dorsal aplanada pudiendo presentar protuberancias o nódulos; marsupio semiesférico cuando incubaba huevos o embriones. Céfalón más o menos encastrado en el primer pereionito, libre o fusionado a este último; superficie dorsal aplanada, ligeramente hinchada, a veces con una hendidura longitudinal media o dos engrosamientos hemisféricos. Lámina frontal estrecha o muy desarrollada, con borde anterior recto, convexo, tri- o tetralobulado, a veces festoneado.

Bárbula llevando 1-3 (típicamente 2) pares de lamelas desde rudimentarias a muy desarrolladas. Ojos en general ausentes, a veces reducidos. Anténulas por lo general presentes, de 1 a 4 artículos, bases fusionadas o más o menos separadas. Antenas por lo común largas, con hasta 9 artículos, a veces reducidas a un único artejo o ausentes. Cono bucal con un par de mandíbulas denticuladas; maxilas reducidas a 2 tubérculos. Maxilipedios lameliformes con un corto palpo uni- o biarticulado, llevando o no sedas, por lo general fusionado al resto del apéndice; palpo con frecuencia ausente. Maxilipedios recubriendo el rostro, a veces sobrepasando apenas a la lámina frontal. Pereion de 7 segmentos, a veces fusionados en su línea media dorsal, puede presentar protuberancias medias o laterales sobre uno o más tergitos. Por lo general 7 pares de pereiópodos, todos ellos con el coxopodito fusionado por completo al esternito. Marsupio formado por 5 pares de oostegitos, cerrado o abierto, en el segundo caso el branquiostegito del hospedador cierra la abertura del marsupio, impidiendo la pérdida de huevos. Oostegitos I pudiendo extenderse más allá del céfalon, dividido por una cresta dorsal lisa, tuberculada o digitada. Pereiópodos VI y VII rara vez con oostegitos, siendo éstos rudimentarios. Pleon de 6 segmentos, libres o fusionados en distinto grado; en el segundo caso, pleonitos aún distinguibles por presentar láminas laterales rudimentarias o simples ondulaciones. En general, 5 pares de pleópodos birramosos de forma variada, en algunas especies unirramosos, en otras rudimentarios o ausentes. Urópodos birramosos o simples, a veces faltan. Pleotelson de tamaño variable.

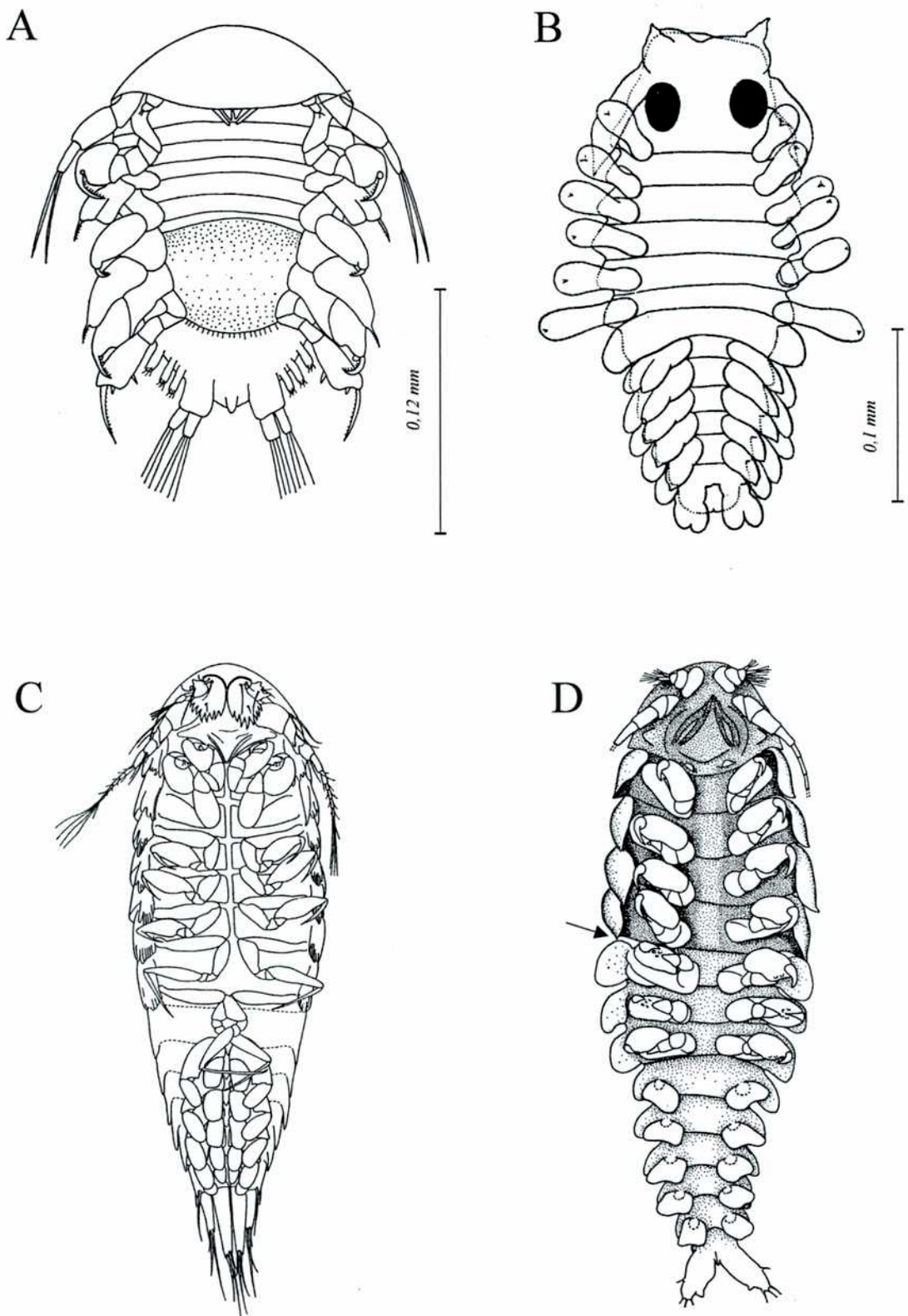


Figura 28. Estadios larvales del suborden Epicaridea. **A.** Larva epicarídea de *Ancyroniscus bonnieri* (tomado de Holdich, 1975). **B.** Larva micronisquia de *Portunion maenadis* (tomado de Veillet, 1945). **C.** Larva criptonisquia de *Cironiscus dahli* (longitud: 0,66-0,90 mm; tomado de Nielsen, 1967). **D.** Larva criptonisquia de *Progebiophilus euxinicus* con su parte posterior ya mudada al estadio bopiridio, la flecha indica el límite entre ambas partes (longitud: 0,8-1 mm; tomado de Bourdon, 1968).

1.2. Descripción de los estadios juveniles y adultos de *Leidya distorta*

Los estadios larvales de *L. distorta* no han sido descritos. Solo se conocen el macho y la hembra adultos, y algunos de los estadios juveniles hembra (Bourdon y Bowman, 1970). A continuación se presentan la descripciones abreviadas de estos estadios postlarvales:

Hembra juvenil con oostegitos rudimentarios (Fig. 29, A). Los oostegitos no se tocan en la línea media. Procesos pleurales y exopoditos de los pleópodos similares en longitud y ligeramente tuberculados. Con un par de procesos foliáceos sobre el dorso del primer pleonito.

Hembra juvenil con oostegitos casi tocándose en la línea media o ligeramente superpuestos (Fig. 29, B). Márgenes laterales de los pereionitos (abultamientos dorso-laterales) elevados con respecto a la parte central del pereion. Procesos pleurales y exopoditos de los pleópodos, digitados. Exopodito del primer pleópodo del lado convexo del cuerpo mucho más largo que el contralateral. Sin procesos foliáceos en el primer pleonito.

Hembra preadulta (Fig. 29, C). Pereionitos I-VI con abultamientos medio-dorsales (“bosses”) incipientes.

Hembra adulta temprana (Fig. 29, D). Pereionitos I-VI con “bosses” conspicuos subcuadrangulares, conformando una robusta carena. Marsupio expandido.

Hembra adulta tardía (Fig. 30, A). El cuerpo es más globular y los “bosses” aún más voluminosos.

Macho adulto (Fig. 30, B). Talla entre 1,8 y 2,7 mm. Cabeza no fusionada al primer pereionito, más angosta que éste. Pereionitos I-VII y pleonitos I-II, cada uno con un tubérculo medioventral. Pleópodos tuberculiformes presentando nerviación quitinosa. Urópodos largos, filiformes. Tubo anal protruyendo de entre las bases de los pleópodos.

Cabe destacar que Bourdon y Bowman (1970) realizaron esta clasificación a partir de un pequeño lote de ejemplares, que ordenaron de acuerdo a una secuencia probable de cambios morfológicos. En consecuencia, la clasificación de estos autores no abarca la secuencia completa de estadios de las hembras de *L. distorta*.

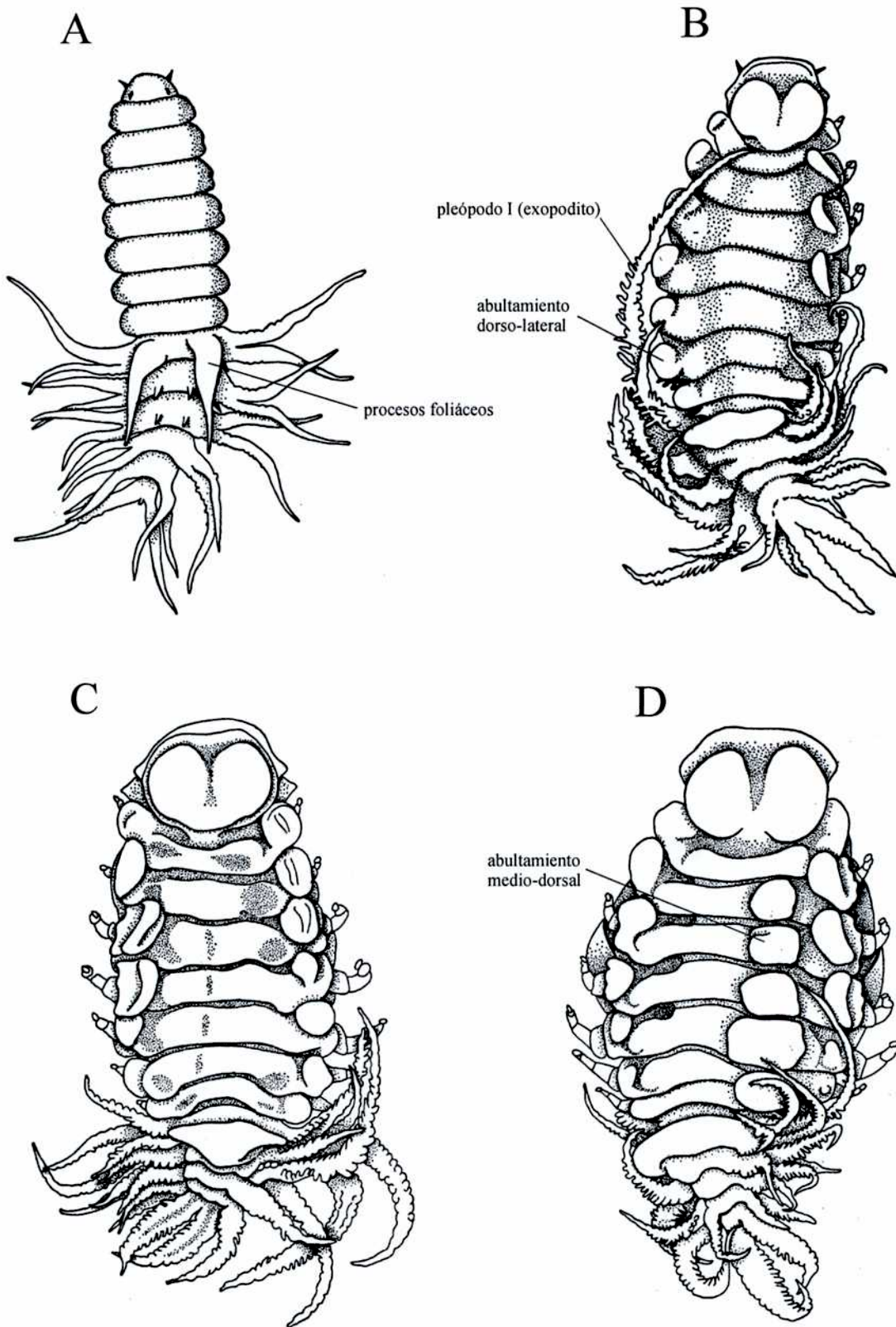


Figura 29. *Leidyia distorta*, hembras en vista dorsal. **A.** Juvenil con oostegitos rudimentarios (longitud: 4,8 mm). **B.** Juvenil con oostegitos casi tocándose en la línea media (longitud: 4,6-5,2 mm). **C.** Preadulta (longitud: 6,1 mm). **D.** Adulta joven (longitud: 6,4 mm). (Tomados de Bourdon y Bowman, 1970).

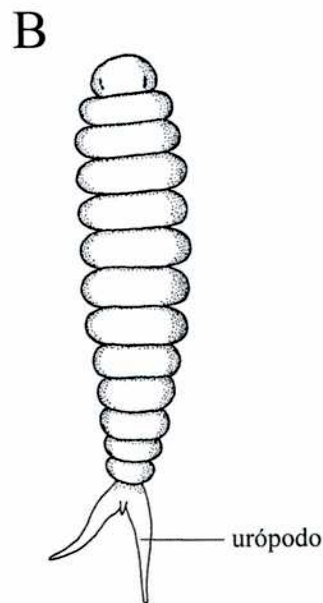
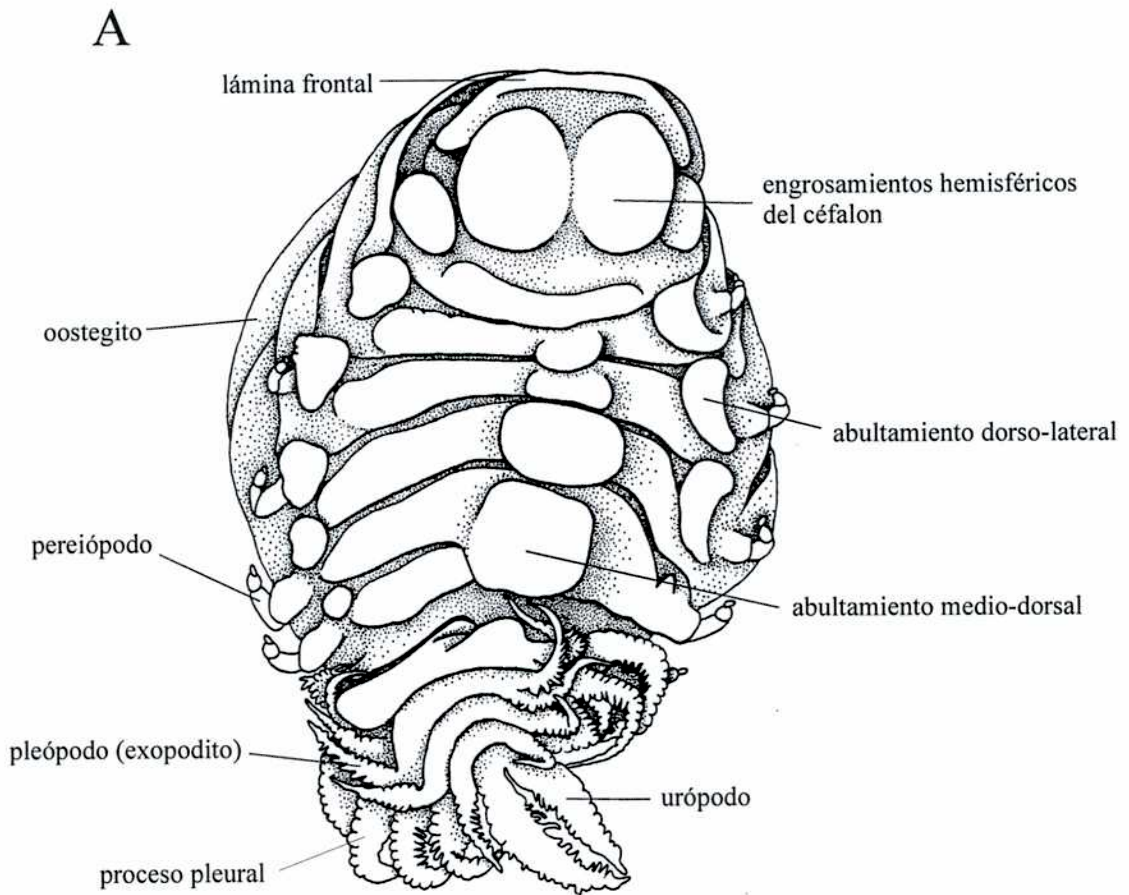


Figura 30. *Leidyia distorta*. **A.** Hembra adulta tardía (longitud: 7,7 mm). **B.** Macho (longitud: 1,8-2,7 mm). (Tomados de Bourdon y Bowman, 1970).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Las larvas epicarídea y criptonisquia de *L. distorta* fueron observadas bajo un microscopio Carl Zeiss Axioskop con objetivo de inmersión. Las distintas piezas fueron disecadas, teñidas con “chlorazole black” y montadas en preparados temporales con glicerina. Los dibujos se realizaron con la ayuda de una cámara clara acoplada al microscopio. Otros ejemplares fueron observados y fotografiados bajo un microscopio electrónico de barrido (MEB) Phillips 515. Para deshidratar los ejemplares, éstos fueron inmersos en mezclas de agua y alcohol de gradaciones crecientes: 80% (24 h), 90% (2 h) y 100% (2 h). El alcohol absoluto fue luego reemplazado por mezclas de alcohol y acetona, hasta acetona pura: 33% (2 h), 50% (12 h), 66% (2 h), 100% (2 h). Por último, la acetona fué volatilizada en condiciones de punto crítico. Los especímenes así tratados fueron montados en tacos con cinta adhesiva doble faz y metalizados.

3. RESULTADOS

3.1. Descripción de la larva epicarídea

Material descripto. 5 larvas tomadas del marsupio de una hembra de *L. distorta* colectada el 12 de marzo de 1995 (ref. cangrejo M6-1-115).

Descripción (Figs. 31 y 32). Longitud en posición natural (curvado): 0,17-0,19 mm, alrededor de 1/3 más largo cuando se lo extiende ejerciendo una ligera presión con el cubreobjeto. Tórax con 6 pares de apéndices subquelados. Pleonitos I-V mostrando a cada lado un poro (del que emerge una seda delicada), 2 líneas longitudinales (que delimitan 2 placas) y una lámina pleural triangular. Pleotelson en vista dorsal presentando un mosaico de placas cuyo dibujo es más o menos estable, destacándose 9 filas de placas. La fila mediana consta de 2 placas pequeñas distales (una a cada lado del tubo anal) y 2 placas grandes transversales por delante de éstas (la placa más proximal no siempre está bien delineada, ver Fig. 31, B). Anténula birramosa. Antena con pedúnculo de 5? artejos, el anteúltimo con 2 sedas muy finas y bífidas (acústicas?); flagelo biarticulado, con 4 sedas distales (2 ciliadas, robustas y desiguales, 2? diminutas). Pleópodos (Figs. 31, C y 32, A-B) con placas basales I-IV subtriangulares portando 2 sedas distales cortas en el ángulo póstero-interno (las sedas son muy desiguales en el primer pleópodo y subiguales en el 4to. pleópodo); placa basal V ovalada, sin sedas; exopoditos I-V con 3 sedas distales que llevan en su extremo un penacho de sétulas. Urópodos (Fig. 32, C) con endopodito que lleva 2 sedas ciliadas distales, disímiles y robustas; exopodito con 1 seda ciliada, robusta y 1 seda pequeña delicada, distalmente. Tubo anal vestigial.

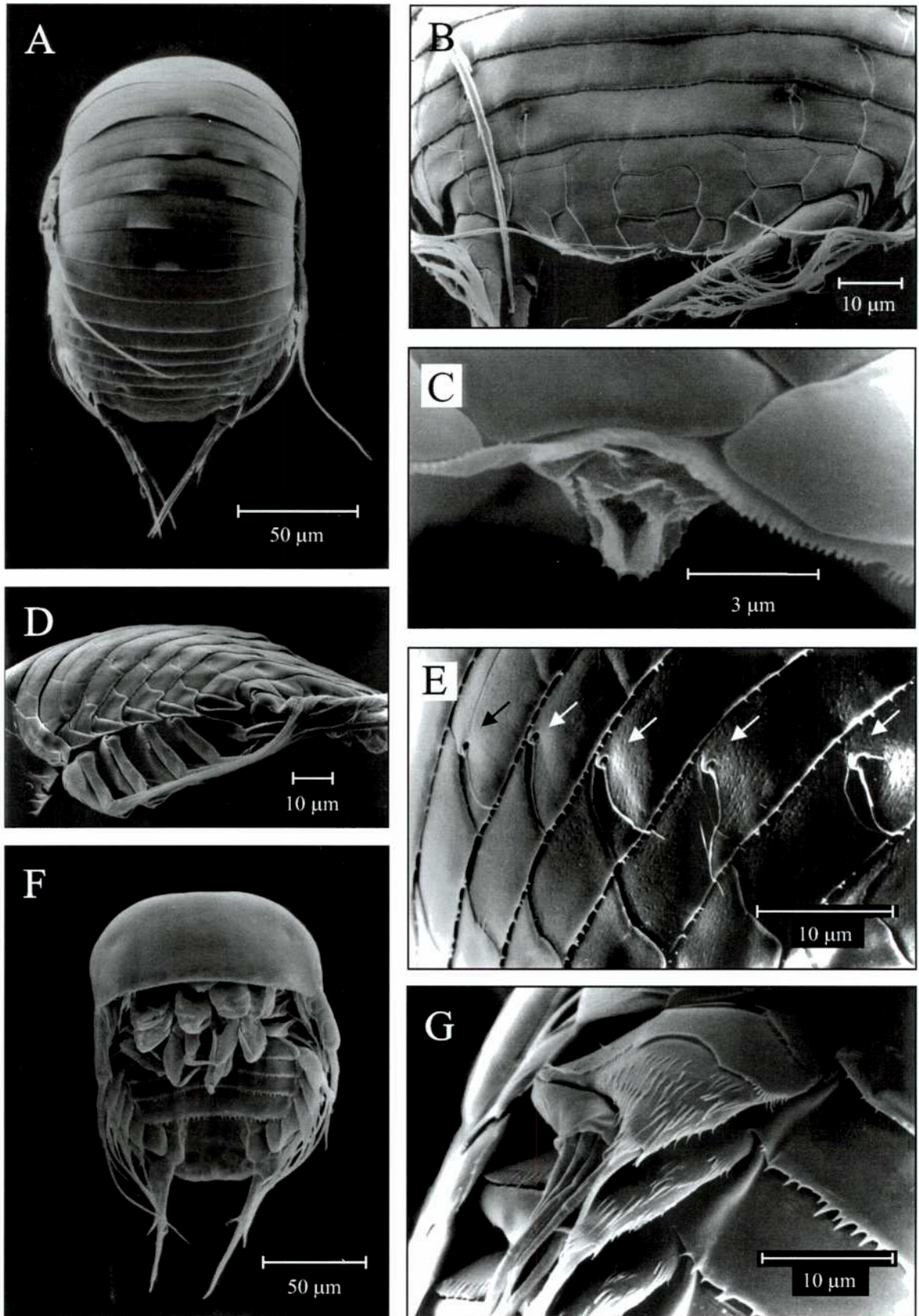


Figura 31. *Leidyia distorta*, fotografías de larvas epicarídeas tomadas con microscopio electrónico de barrido. **A.** Especímen en vista dorsal. **B.** Pleotelson en vista dorsal. **C.** Detalle del tubo anal. **D.** Vista lateral del abdomen. **E.** Detalle de los segmentos abdominales I-V, cada uno con un orificio dorso-lateral. **F.** Especímen en vista ventral. **G.** Detalle del pleópodo I.

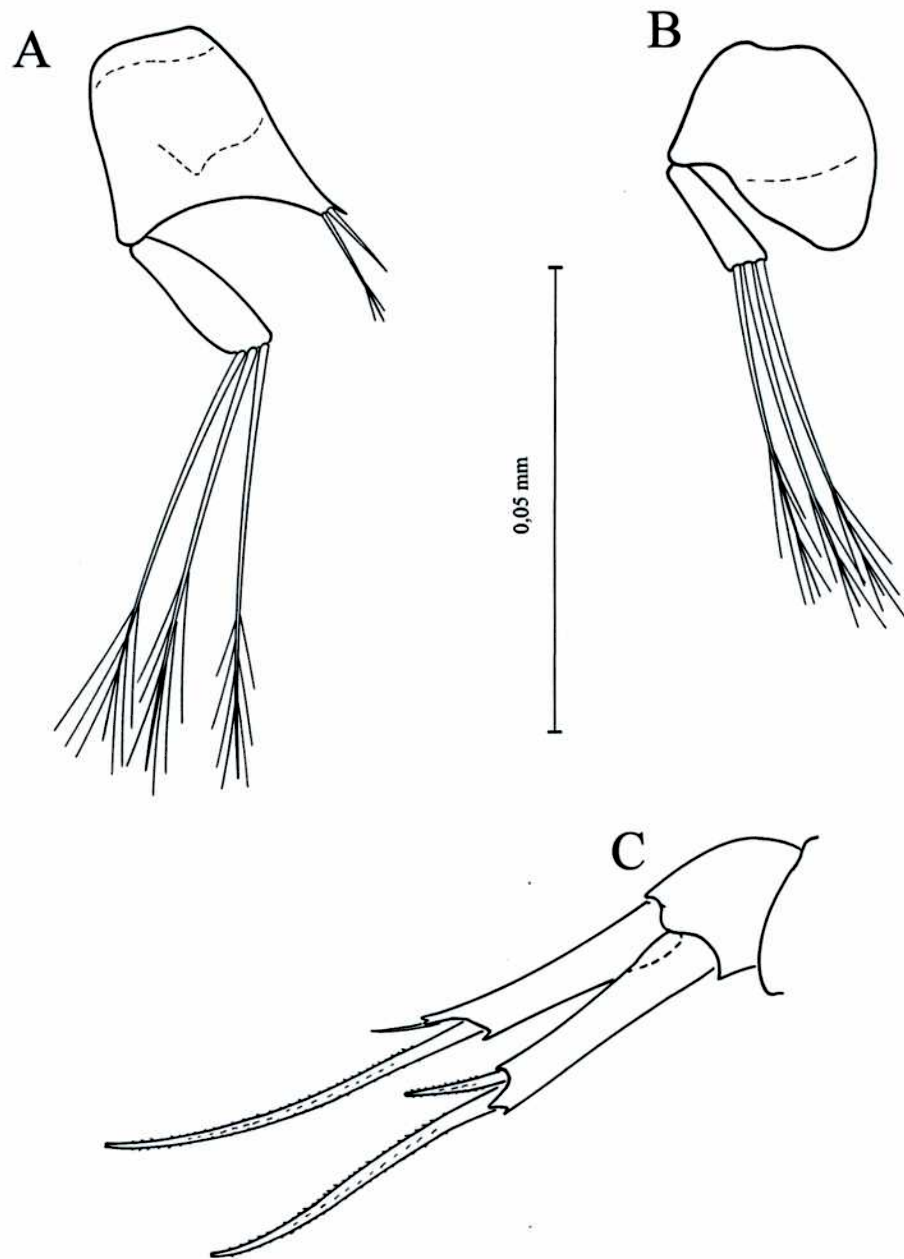


Figura 32. *Leidyia distorta*, larva epicarídea. **A.** Pleópodo III derecho, vista ventral. **B.** Pleópodo V derecho, vista ventral. **C.** Urópodo izquierdo, vista dorsal. A-C, misma escala.

3.2. Descripción de la larva criptonisquia

Material descripto. Cinco larvas halladas entre las laminillas branquiales de los cangrejos *U. uruguayensis* recolectados el 22 de abril de 1995 (M7-2- 217, M7-3-530) , el 23 de abril de 1995 (M7-4-678, M7-5-775) y el 27 de enero de 1996 (M16-4-692).

Descripción (Figs. 33-35). Longitud 0,57-0,59 mm, desde el borde frontal del céfalon hasta el extremo posterior del pleotelson. Cuerpo fusiforme y deprimido. Céfalón, largo aproximadamente 2/3 del ancho; borde frontal entero, semicircular. Ojos como manchas pardo-oscuros, conteniendo varias lentes. Segmentos imbricados, parte expuesta de los segmentos torácicos aproximadamente de igual longitud, algo más largos que los abdominales, también de longitud similar. Segmentos torácicos I-VII con una foseta sensorial a cada lado de la línea media dorsal, y placas coxales sin denticulación. Pleotelson con margen posterior entero (sin denticulación) y una muesca poco profunda en el extremo distal.

Anténula (Figs. 33, C y 34, A). Pedúnculo con el primer artículo expandido posteriormente, con 6 dientes robustos y 3 sedas en su margen caudal (aparentemente todas “acústicas”); margen anterior con 2 “dientes” proximales y 3 sedas (aparentemente solo 1 de ellas “acústica”); superficie con líneas delicadas definiendo un patrón en mosaico (ver Fig. 33, C); el segundo artículo tiene en la parte anterior 2 sedas simples (que portan una pequeña sétula distal), 2 sedas “acústicas” y un lóbulo redondeado, en la parte posterior tiene 3 sedas (al menos dos de ellas “acústicas”), 2 lóbulos redondeados y varios “dientes”; tercer artículo pequeño, con varios estetascos, flagelos claramente de distinto tamaño, el menor con 3 sedas distales largas, el mayor con 4 sedas distales largas y 2 estetascos basales.

Antena (Fig. 34, B). Pedúnculo de 4 artejos que se angostan hacia el extremo distal, todos tomentosos; segundo artejo es el más corto, artejos II-IV con 1 seda simple en posición distal, últimos dos artejos con 1 y 4 sedas “acústicas”, respectivamente. Flagelo de 4 artejos, primero y cuarto subiguales, algo más largos que los otros dos; con 2, 1, 2 y 5 sedas en los artejos I-IV, respectivamente (solo las sedas ventrales dibujadas).

Todos los pereiópodos similares y prensiles (Figs. 33, B y 34, C). Meropodito con 1 seda delicada en cada margen. Carpopodito con 1 seda delicada sobre la mitad del margen interno y un diente cuspidado sobre el ángulo distal, margen externo con una

proyección triangular. Propodito con una concavidad que aloja 2 dientes cuspidados, y una lámina translúcida que exhibe 3 dientes sobre su borde (2 pequeños basales y 1 grande en forma de garfio distal). Dactilopodito flexionado alcanzando la parte distal del carpopodito.

Pleópodos I-IV (Figs. 33, D-E y 35, A). Basipodito cuadrangular, margen distal proyectado en una lámina translúcida con borde de forma sigmoidea, margen interno con 2 sedas de acople, ángulo distal interno proyectado en proceso corto munido de 3 largas sedas plumosas. Exopodito largo, con 5 largas sedas plumosas (solo unas pocas sétulas dibujadas); cuando flexionado, parcialmente cubierto por la lámina translúcida del basipodito. Endopodito ausente. Pleópodo V similar a los anteriores, excepto por llevar el ángulo distal interno del basipodito y el exopodito 2 y 4 sedas plumosas, respectivamente.

Urópodos (Fig. 35, B). Pedúnculo con pequeña espina en el margen distal externo. Endopodito $\frac{1}{2}$ del largo del exopodito, con 5 sedas “acústicas” sobre el margen distal externo y 4 sedas distales, de las cuales 2 son cortas y 1 muy larga (aproximadamente como el pedúnculo y el endopodito combinados). Exopodito aproximadamente $\frac{4}{5}$ del largo del pedúnculo; con 5 sedas distales, 4 cortas y 1 extremadamente larga (aproximadamente el doble del pedúnculo y el exopodito combinados).

El Dr. John McDermott me envió dos criptonisquias de *Leidya bimini* procedentes de las branquias de un cangrejo *Pachygrapsus transversus*, recolectado en las islas Bermudas en mayo de 1974. Estas criptonisquias son muy semejantes a las de *L. distorta*: presentan el artejo basal de las anténulas denticulado y pleópodos unirramosos con exopoditos rebatibles, similares a los que se muestran en la Fig. 32 para *L. distorta*. Las criptonisquias de *L. bimini* se distinguen de las de *L. distorta* por tener todas las sedas uropodales cortas.

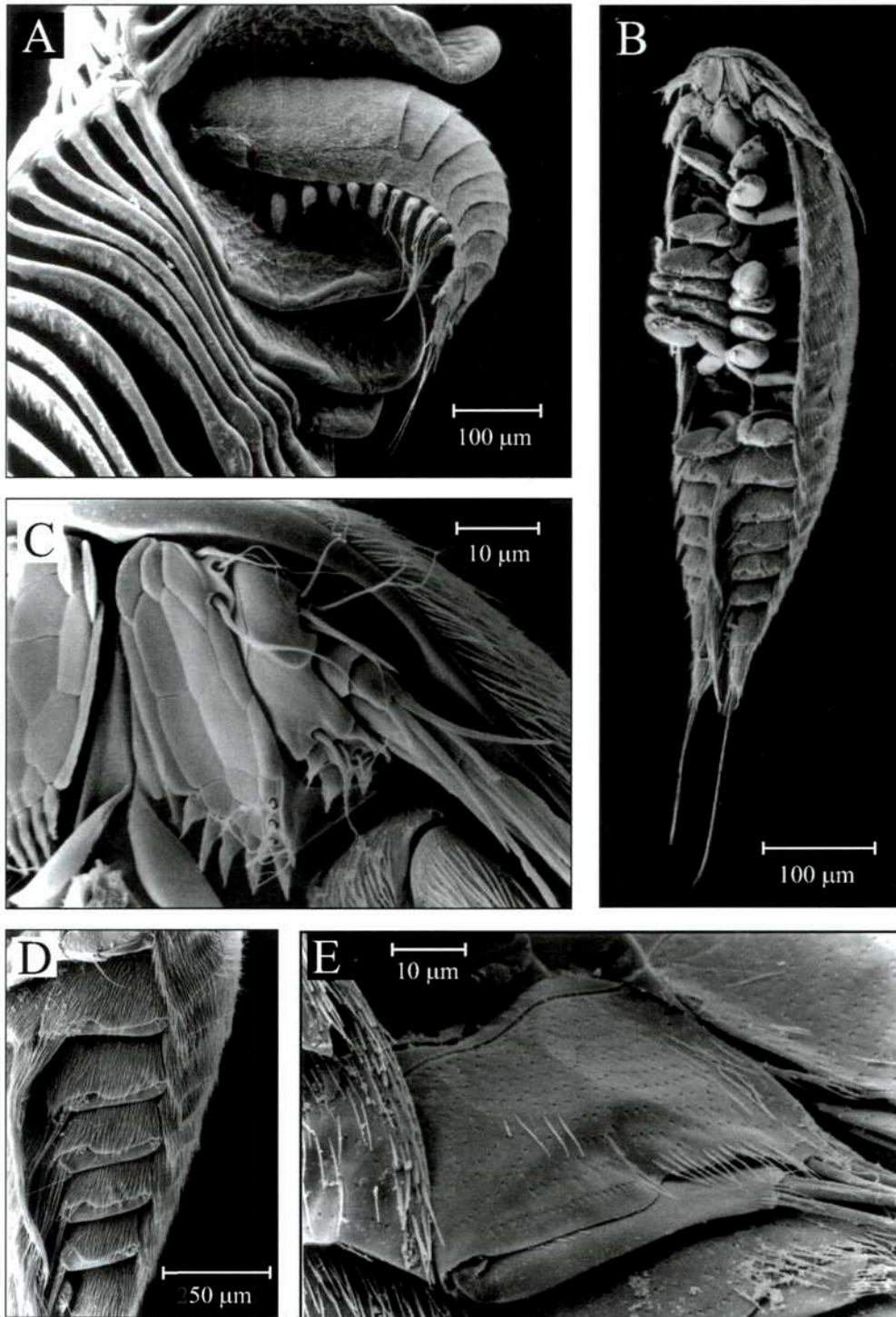


Figura 33. *Leidyia distorta*, fotografías de larvas criptonisquias tomadas con microscopio electrónico de barrido. **A.** Posición natural de la larva entre las laminillas branquiales de *Uca uruguayensis*. **B.** Vista ventral de la larva. **C.** Detalle de la anténula izquierda. **D.** Pleópodos I-V izquierdos. **E.** Detalle del pleópodo I derecho (los poros corresponden a sedas que se han desprendido).

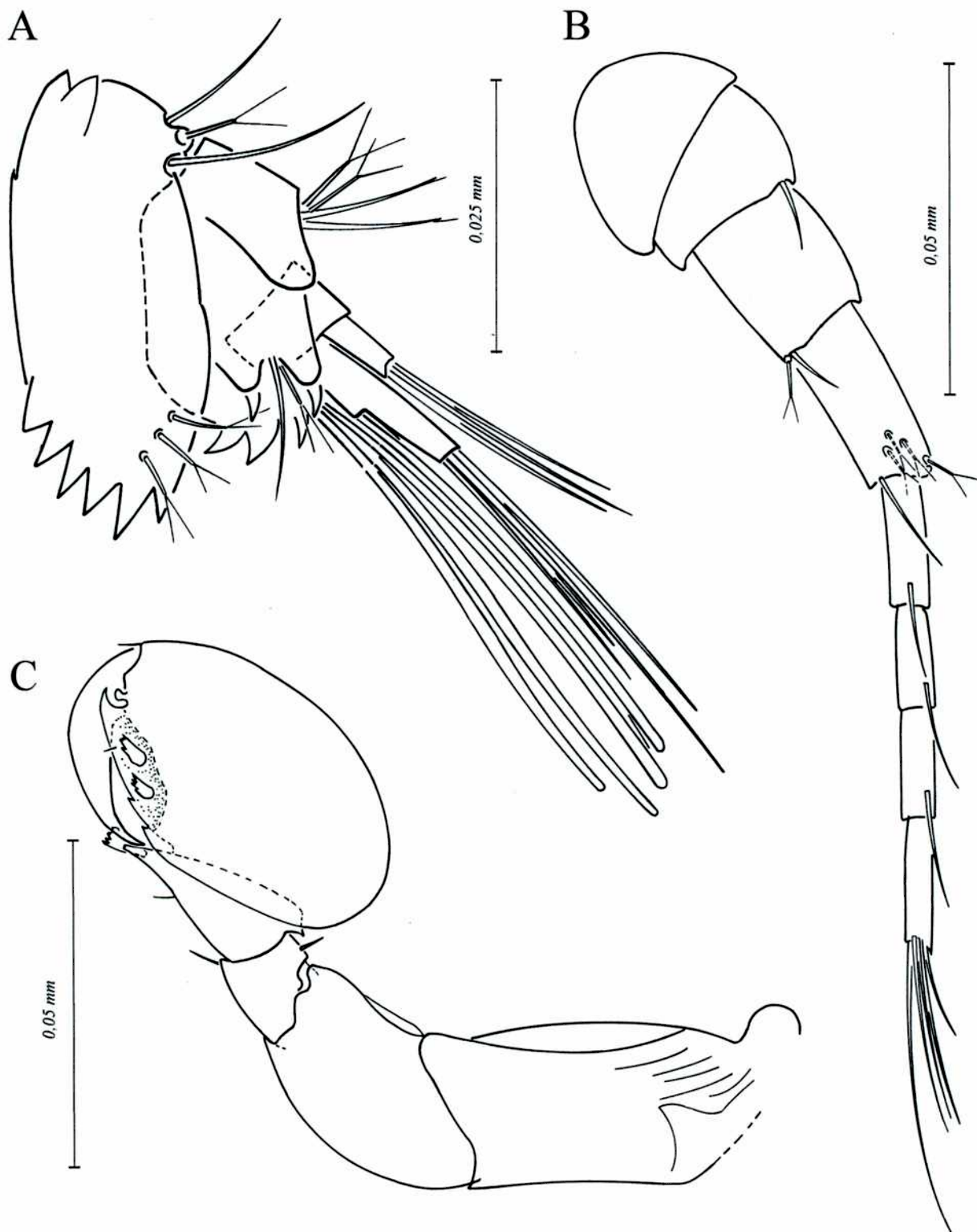


Figura 34. *Leidyia distorta*, larva criptonisquia. **A.** Anténula derecha. **B.** Antena derecha. **C.** Pereiópodo I derecho.

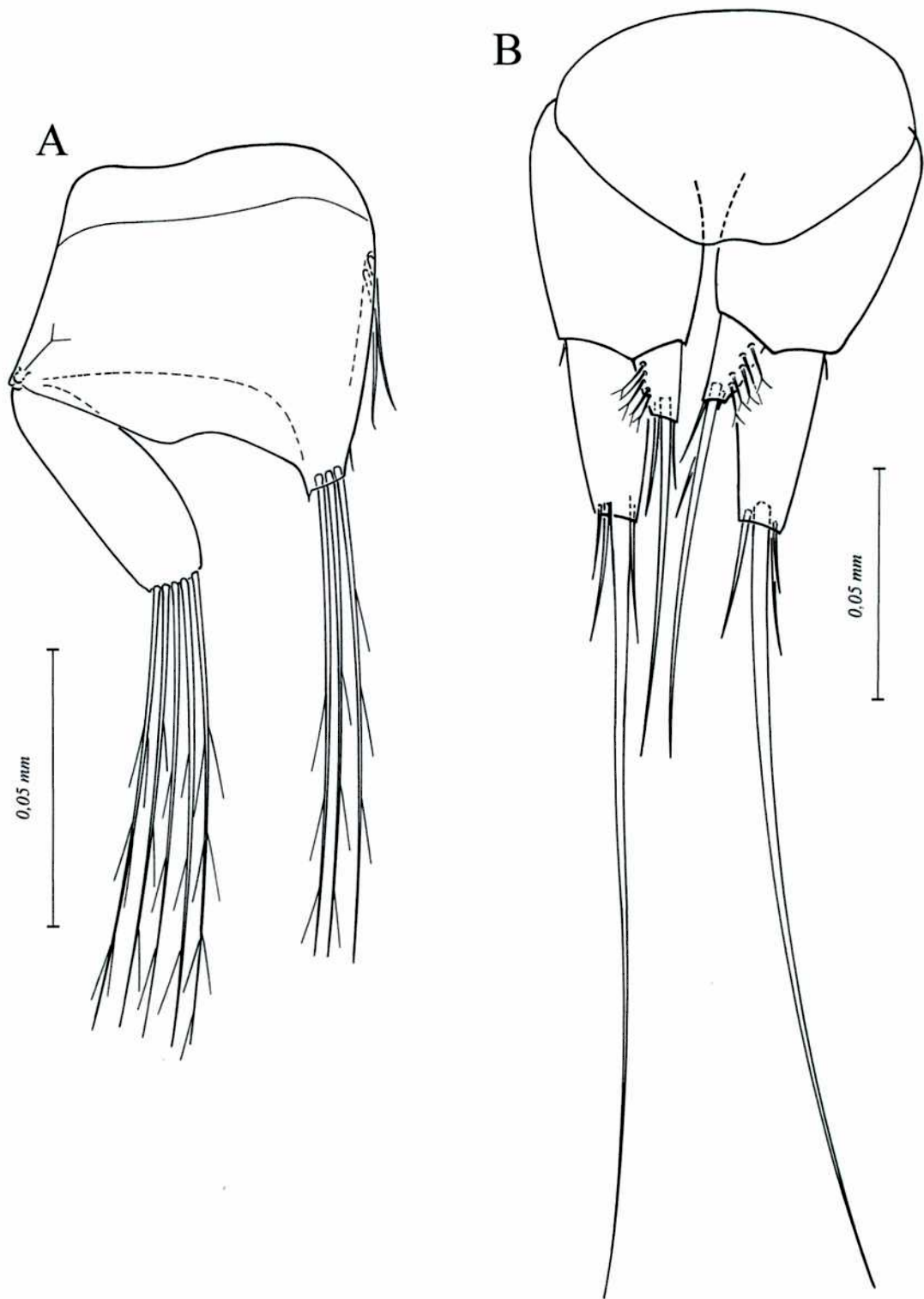


Figura 35. *Leidyia distorta*, larva criptonisquia. **A.** Pleópodo III derecho. **B.** Pleotelson y urópodos.

4. DISCUSIÓN

La subfamilia Ioninae incluye más de 30 géneros, que parasitan en su mayoría cangrejos, y en unos pocos casos anomuros y langostas. En particular, un número importante de ellos infestan cangrejos semiterrestes de la superfamilia Grapsoidea y del género *Uca* (ver Tablas 7 y 8).

Giard y Bonnier (1887) consideran la especificidad de los Epicaridea como absoluta. En ausencia de caracteres morfológicos distintivos, ellos asignan nombres diferentes a parásitos encontrados sobre distintos hospedadores. Esta concepción no fue adoptada por autores más recientes, quienes consideran que varias especies de bopíridos pueden tener un mismo hospedador y que, a la inversa, varios hospedadores pueden alojar una misma especie de bopírido (ver Trilles, 1999). Aún así, determinados grupos de Epicaridea muestran cierta predilección por hospedadores de un grupo taxonómico particular. Por ejemplo, las especies del género *Bopyrus* parasitan camarones Palaemonidae, las del género *Argeia* a camarones Crangonidae, las de la subfamilia Orbioninae a camarones Penaeoidea, las de la subfamilia Athelginae infestan cangrejos ermitaños Paguroidea, las de la familia Dajidae a especies de los órdenes Mysidacea y Euphausiacea, y las de la familia Cabiropsidae parasitan a miembros del orden Isopoda, entre otros. En particular, el género *Leidyia* no presenta afinidad por un único género o familia de Brachyura, pero hasta el momento fue encontrado exclusivamente en cangrejos de la zona intermareal, de las familias Grapsidae y Ocypodidae.

En esta tesis se describe en detalle la larva criptonisquia de *Leidyia distorta*. Esta larva tiene pleópodos unirramosos y urópodos con una larga seda caudal. En la literatura se encuentran descritas tres larvas que comparten estas características. Una de ellas es la criptonisquia de *Cancricepon elegans*, que parasita al cangrejo *Pilumnus hirtellus* y que pertenece, al igual que *L. distorta*, a la subfamilia Ioninae. Otra de estas criptonisquias fue identificada por Hansen (1895) como "*Bopyrus η*", y encontrada en el plancton frente a la desembocadura del río Tocantins, Brasil. La tercera fue descrita como *Probopyrus bithynis* por Dale y Anderson (1982) a partir de cultivos de laboratorio.

Dale y Anderson (1982) realizaron un estudio comparativo de las larvas de *Probopyrus bithynis*, *P. pandalicola* y *P. floridensis*, que parasitan camarones de los

géneros *Macrobrachium* y *Palaemonetes*. Destacan que la epicarídea y criptonisquia de *Probopyrus bithynis* son muy diferentes de las larvas de las otras dos, que son similares entre sí. Markham (1985) no toma en cuenta estos resultados y sinonimiza a *P. bithynis* y *P. floridensis* con *P. pandalicola*.

Las criptonisquias de *L. distorta* y aquellas de *Probopyrus bithynis* descritas por Dale y Anderson (1982) son llamativamente parecidas, pese a pertenecer estas especies a distintas subfamilias y parasitar cangrejos y camarones, respectivamente. En contraste, las epicarídeas son muy disímiles: las de *P. bithynis* presentan un conspicuo tubo anal, ausente en *L. distorta*; los pleópodos son birramosos en *P. bithynis* y unirramosos en *L. distorta*.

La similitud de las criptonisquias estudiadas en esta tesis y las de *Probopyrus bithynis* plantea la posibilidad de que las larvas halladas sobre *U. uruguayensis* sean larvas erráticas de *Probopyrus ringueleti* o *P. bithynis*, parásitos de *Palaemonetes argentinus* y *Macrobrachium borellii* de la cuenca del Plata. No obstante, se descarta tal posibilidad por las siguientes razones: (i) se hallaron varios centenares de criptonisquias entre las laminillas branquiales de *U. uruguayensis*, todas en perfectas condiciones, es decir sin signos de deterioro; (ii) la ecdisis de los isópodos es por lo general bifásica, es decir, muda primero la mitad posterior del cuerpo y tiempo después la parte anterior. Se han hallado numerosos ejemplares “a medio mudar”, con la parte anterior del cuerpo todavía del estadio criptonisquia y la posterior del estadio bopiridio (solo existen en la literatura unas pocas ilustraciones de estas formas mixtas), lo que parece indicar que las larvas son viables; (iii) Szidat (1977) ilustra una larva criptonisquia de *P. oviformis* (= *P. ringueleti*) con pleópodos birramosos y urópodos con sedas cortas, que se asemeja a las criptonisquias de *P. pandalicola* y *P. floridensis* descritas por Dale y Anderson (1982); y (iv) las criptonisquias de *Leidyia distorta* son muy parecidas a las de *L. bimini*.

El suborden Epicarídea incluye las superfamilias Cryptoniscoidea y Bopyroidea. Las hembras de Cryptoniscoidea se modifican profundamente a lo largo de su desarrollo, llegando en los casos extremos a transformarse en un saco lleno de huevos, sin segmentación ni apéndices evidentes. Por consiguiente, es natural que la sistemática de este grupo esté basada en la morfología de la larva criptonisquia, estadio que conserva el aspecto general de un isópodo de vida libre. En Bopyroidea, las hembras adultas no suelen sufrir una modificación tan extrema, no obstante es común que presenten cierto grado de distorsión y fusión de segmentos. Por tal razón, la taxonomía de esta

superfamilia se ha establecido en base a la forma de los adultos, prestándose poca atención a los estadios larvales. Aun así, la taxonomía de los Bopyroidea está lejos de ser estable, debido a que presentan amplia variabilidad intraespecífica. Tal situación no es ajena a *Leidyia bimini* y *L. distorta*, especies cuyos adultos que se diferencian principalmente por la posición, más central o lateral, de los “bosses” que conforman la carena torácica dorsal (Bourdon y Bowman, 1970). Las criptonisquias de *L. bimini* y *L. distorta* difieren acentuadamente en la longitud de las sedas caudales, hecho que refuerza la validez de estas dos especies.

§

TEMAS ABIERTOS

Muchos bopíridos invaden tempranamente al hospedador, y a partir de entonces ambos consortes crecen en forma coordinada. Resulta por lo tanto llamativo que *Leidyia distorta* muestre una preferencia por los cangrejos más grandes, más aún si se tiene en cuenta que éstos poseen menor expectativa de vida. *L. distorta* se distribuye en las zonas templadas del Atlántico, donde infesta 5 especies de cangrejos que alcanzan tallas mayores que las de *U. uruguayensis*. El parásito parece requerir un espacio mínimo para llegar a adulto y reproducirse. En los hospedadores tropicales, las cámaras branquiales brindan el espacio requerido ya en los ejemplares medianos, pero en *U. uruguayensis* este espacio tan sólo está disponible en los ejemplares más grandes. El estudio de las curvas prevalencia-talla en los hospedadores tropicales de *L. distorta* daría algunos indicios sobre cuál fue el hospedador inicial y el orden de colonización de los otros hospedadores.

Las hembras maduras de *L. distorta* producen un área despigmentada sobre el caparazón de *U. uruguayensis*, no existiendo observaciones previas de tales áreas en la bibliografía. Aparentemente, las áreas despigmentadas se originan en los sitios donde el parásito ejerce presión sobre el epitelio interno del branquiostegito. De ocurrir este síntoma en alguno de los otros hospedadores, el estudio comparativo permitiría entender con mayor detalle esta patología.

Se toma por cierto que todos los Bopyridae tienen como hospedador intermediario a un copépodo calanoideo. Sin embargo, son muy pocos los trabajos en que el hospedador intermedio ha sido efectivamente identificado. Encontrar tal hospedador en *L. distorta* permitiría comprender aspectos acerca de la distribución del parásito y sus variaciones estacionales. De lograrse mantener el ciclo de vida de *L. distorta* en el laboratorio, se podrán realizar experiencias controladas para ahondar en la biología del parásito y los mecanismos de infestación. Esto parece factible, dado que para otros bopíridos se ha logrado obtener criptonisquias en laboratorio.

En la mayoría de los bopíridos el hospedador definitivo es un organismo acuático. En el caso de *L. distorta* el hospedador definitivo es un cangrejo semiterrestre. Dado que los cangrejos cierran sus cuevas cuando sube la marea, debe existir algún mecanismo que permita la dispersión de las larvas epicarídeas. Muchos rizocéfalos y algunos bopíridos modifican el comportamiento de sus hospedadores a su beneficio. Cabe entonces preguntar si la hembra adulta de *L. distorta* cambia el comportamiento de *U.*

uruguayensis para facilitar la dispersión de las epicarídeas. Una posibilidad es que los cangrejos con parásitos prontos a liberar sus epicarídeas no cierren sus cuevas, o bien que permanezcan sobre la playa durante las mareas altas.

Se han mencionado algunas evidencias indirectas que sugieren que *U. uruguayensis* se infesta durante la muda, dentro de la cueva. Las criptonisquias sobrevivirían en el agua acumulada en el fondo de las cuevas y esperarían allí que el cangrejo mude para fijarse al mismo. Algunos de los interrogantes que quedan pendientes son: ¿Cómo llegan las criptonisquias al fondo de la cueva? ¿Cuál es su capacidad de locomoción sobre la playa húmeda? ¿Cuál es su supervivencia fuera del hospedador?

En el mes de abril de 1995 se observó un pico en la abundancia de las criptonisquias. Esto sugiere la posibilidad de que la invasión de los cangrejos por estas larvas ocurra en forma de pulsos discontinuos. Estos pulsos podrían tener lugar cuando hay muchos hospedadores mudando. Tal sincronización podría darse si tanto la llegada de las criptonisquias a la playa como la muda de los cangrejos estuvieran coordinados con el ciclo de mareas.

En un cangrejo infestado, al menos parte de la energía normalmente destinada a la reproducción se desvía hacia el crecimiento y reproducción del parásito. Los machos del género *Uca* invierten gran cantidad de energía en el crecimiento del quelípodo mayor y en el despliegue sexual (“waving”) que con el mismo efectúan. He constatado que el parásito inhibe sólo en forma leve el crecimiento del referido quelípodo, pero resta averiguar cómo afecta los despliegues de cortejo y la competencia por el apareamiento.

Los bopíridos en general muestran gran plasticidad morfológica, acomodándose a la cámara branquial que ocupan. Por el contrario, las larvas criptonisquias conservan el plan anatómico general de un isópodo de vida libre y poseen por lo tanto un número mayor de caracteres de valor taxonómico. *L. distorta* infesta a diferentes hospedadores en un amplio rango geográfico que abarca desde New Jersey (EE.UU.) hasta la bahía Samborombón. Un estudio comparativo de las epicarídeas y criptonisquias de *L. distorta* procedentes de diferentes hospedadores permitiría verificar si ésta es una única especie adaptada a varios hospedadores, o bien se trata de varias especies indistinguibles como adultos.

Daniel R. T. G. §

Martin G. M.

BIBLIOGRAFÍA

- Abele LG, 1982. Biogeography. Pp. 242-292. *En: The Biology of Crustacea* (DE Bliss, Editor Principal) Volume 1: Systematics, the Fossil Record and Biogeography (LG Abele, Editor). Academic Press, New York.
- Abu-Hakima R, 1984. Preliminary observations on the effects of *Epipenaeon elegans* Chopra (Isopoda; Bopyridae) on reproduction of *Penaeus semisulcatus* de Haan (Decapoda; Penaeidae). *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development* 7: 51-62.
- Adiyodi KG y Adiyodi RG, 1970. Endocrine control of reproduction in decapod crustaceans. *Biological Reviews* 45: 121-165.
- Adkison DL y Collard SB, 1990. Description of the cryptoniscium larva of *Entophilus omnitectus* Richardson, 1903 (Crustacea: Isopoda: Epicaridea) and records from the Gulf of Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103 (3): 649-654.
- Allen JA, 1966. Notes on the relationship of the bopyrid parasite *Hemiarthrus abdominalis* (Krøyer) with its hosts. *Crustaceana* 10: 1-6.
- Álvarez F, Hines AH y Reaka-Kudla ML, 1995. The effects of parasitism by the barnacle *Loxothylacus panopaei* (Gissler) (Cirripedia: Rhizocephala) on growth and survival of the host crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Brachyura: Xanthidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192: 221-232.
- Anderson G, 1975. Metabolic response of the caridean shrimp *Palaemonetes pugio* to infection by the adult epibranchial isopod parasite *Probopyrus pandalicola*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 52A: 201-207.
- Anderson G, 1977. The effects of parasitism on energy flow through laboratory shrimp populations. *Marine Biology* 42: 239-251.
- Anderson G, 1990. Postinfection mortality of *Palaemonetes* spp. (Decapoda: Palaemonidae) following experimental exposure to the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda: Epicaridea). *Journal of Crustacean Biology* 10 (2): 284-292.
- Anderson G y Dale WE, 1981. *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda, Epicaridea): morphology and development of larvae in culture. *Crustaceana* 41 (2): 143-161.
- Anderson G y Dale WE, 1989. *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda; Epicaridea): swimming responses of cryptoniscus larvae in water conditioned by hosts *Palaemonetes pugio* (Holthuis) (Decapoda; Palaemonidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 130: 9-18.
- Andrieux N, Berreur-Bonnenfant J y Herberts C, 1976. Composition protéique de l'hémolymphe des crabes *Carcinus mediterraneus* Czerniavsky, sains ou parasités par *Sacculina carcini* Thompson. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris (série D)* 282: 2091-2094.
- Astete Espinoza LP y Cáceres CW, 2000. Efecto del parasitismo del isópodo bopírido *Ionella agassizi* (Isopoda: Epicaridea) (Bonnier, 1900) sobre la fisiología nutricional del nape *Neotrypaea uncinata* (M. Edwards, 1837) (Decapoda, Thalassinidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 243-252.

- Atkins D, 1933. *Pinnotherion vermiforme* Giard and Bonnier, an entoniscid infecting *Pinnotheres pisum*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1933: 319-363.
- Backwell PRY, Jennions MD, Christy JH y Schober U, 1995. Pilar building in the fiddler crab *Uca beebei*: evidence for a condition-dependent ornament. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 185-192.
- Baffoni GM, 1947. Effetti del parassitismo da Rizocefali e Bopiridi sull'*Eupagurus prideauxii* (Leach). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 21: 36-49.
- Baffoni GM, 1948. La castrazione parassitaria da *Ione thoracica* (Montagu) e da *Parthenopea subterranea* Kossman in *Callianassa laticauda* Otto. *Archivio di Oceanografia e Limnologia* 5 (4): 1-14.
- Baffoni GM, 1953. Modificazioni metaboliche dell'epatopancreas di *Callianassa laticauda* nella castrazione parassitaria. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei, Serie 8, Rendiconti Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali* 14 (3): 436-442.
- Bass CS y Weis JS, 1999. Behavioral changes in the grass shrimp, *Palaemonetes pugio* (Holthuis), induced by the parasitic isopod, *Probopyrus pandalicola* (Packard). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 223-233.
- Baudoin M, 1975. Host castration as a parasitic strategy. *Evolution* 29: 335-352.
- Beck JT, 1979. Population interactions between a parasitic castrator, *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae), and one of its freshwater shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus* (Decapoda: Caridea). *Parasitology* 79: 431-449.
- Beck JT, 1980a. Larval and adult habitats of a branchial bopyrid *Probopyrus pandalicola* on one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *Crustaceana* 38 (3): 265-270.
- Beck JT, 1980b. Life history relationships between the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* and one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *The American Midland Naturalist* 104 (1): 135-154.
- Beck JT, 1980c. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus*. *Biological Bulletin* 158: 1-15.
- Biedl A, 1913. Innere Sekretion. 2 Aufl. Urban and Schwarzenberg, Berlin. 692 pp.
- Bishop RK y Cannon LRG, 1979. Morbid behaviour of the commercial sand crab, *Portunus pelagicus* (L.), parasitized by *Sacculina granifera* Boschma, 1973 (Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Fish Diseases* 2: 131-144.
- Bliss DE, 1968. Transition from water to land in decapod crustacean. *American Zoologist* 8: 355-392.
- Bliss CI y Fisher RA, 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics* 9: 176-200.
- Bonnier J, 1900. Contributions à l'étude des Épicarides: Les Bopyridae. *Travaux de la Station Zoologique de Wimereux* 8: 1-475.
- Boschi EE, 1964. Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina). *Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata, Argentina* 6: 3-99.
- Boschi EE, 1987. El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15: 159-182.
- Boschi EE, 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American Marine Zoogeographic Provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13: 7-136.

- Boswell MT y Patil GP, 1970. Chance mechanisms generating the negative binomial distribution. Pp. 3-22. *En: Statistical Distributions in Scientific Work Series (GP Patil, Editor general). Volume I. Random Counts in Scientific Work (GP Patil, Editor). Pennsylvania State University Press.*
- Botto F e Iribarne O, 1999. Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241 (2): 263-284.
- Botto F e Iribarne O, 2000. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Coastal and Shelf Science* 51: 141-151.
- Botto F, Iribarne OO y Martínez MM, 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries* 21 (4B): 700-709.
- Botto JL e Irigoyen HR, 1979. Bioecología de la comunidad del cangrejal. I. Contribución al conocimiento biológico del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) en la desembocadura del Río Salado, Provincia de Buenos Aires. Pp. 161-169. *En: Memorias del seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. Unesco, Montevideo.*
- Bourdon R, 1966. Sur quelques nouvelles espèces de Cabiropsidae (Isopoda Epicaridea). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (sér. 2)* 38 (6): 846-868.
- Bourdon R, 1967. Sur trois nouveaux Bopyridae du Sénégal. *Bulletin de l'institut fondamental d'Afrique noire (sér. A)* 29 (1): 107-122.
- Bourdon R, 1968. Les Bopyridae des mers européennes. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, nouvelle série (sér. A, Zoologie)* 50 (2): 77-424.
- Bourdon R, 1979. Crustacés Isopodes: Bopyridae parasites de Pagures. *Résultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso au large des Côtes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962)* 11: 139-144.
- Bourdon R, 1981. Sur une nouvelle espèce de Céponien (Isopode Bopyridé), parasite du crabe *Varuna litterata* (Fabricius). *Verhandlungen der Naturforschungs-gesellschaft Basel* 91: 101-107.
- Bourdon R y Bowman TE, 1970. Western Atlantic species of the parasitic genus *Leidya* (Epicaridea: Bopyridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 83 (36): 409-424.
- Bourdon R y Stock JH, 1979. On some Indo-West Pacific Bopyridae (Isopoda, Epicaridea) in the collections of the Zoölogisch Museum, Amsterdam. *Beaufortia* 28: 205-218.
- Boyko CB, 2003. New host and distribution records for *Leidya bimini* Pearse, 1951 in the Gulf of Mexico, with comments on related taxa and a redescription of *Cardiocepon pteroides* Nobili 1906 (Crustacea: Isopoda: Bopyridae: Ioninae). *Gulf and Caribbean Research* 15: 5-12.
- Boyko CB y Williams JD, 2001. A review of *Pseudionella* Shiino, 1949 (Crustacea: Isopoda: Bopyridae), with the description of a new species parasitic on *Calcinus* hermit crabs from Easter Island. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114 (3): 649-659.
- Brinkmann A, 1936. Die nordischen Munidaarten und ihre Rhizocephalen. *Bergens Museums Skrifter* 18: 1-111.

- Bruce AJ, 1968. A new species of *Hypophryxus* (Isopoda, Bopyridae) from an Indo-pacific pontoniid shrimp. *Crustaceana* 14 (1): 13-20.
- Bruce AJ, 1972. *Filophryxus dorsalis* gen. nov., sp. nov., an unusual bopyrid parasite from eastern Australia. *Parasitology* 65: 351-358.
- Bruce AJ, 1973. *Mesophryxus ventralis* gen. nov., sp. nov., a phryxid bopyrid parasitic upon the pontoniid shrimp *Harpiliopsis beaupresi* (Audouin). *Parasitology* 66: 515-523.
- Bulgurkov K, 1938. Study of Rhizocephala and Bopyridae from the Bulgarian Black Sea Coast. *Trudove Chernomorskata Biologichna Stantsiia Varna* 7 : 69-81.
- Burse CR, 1978. Histopathology of the parasitization of *Munida iris* (Decapoda: Galatheidae) by *Munidion irritans* (Isopoda: Bopyridae). *Bulletin of Marine Science* 28 (3): 566-570.
- Cabrera AL, 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería (primera reimpression) tomo II, fascículo 1. Editorial Acme, Buenos Aires. 85 pp.
- Callan HG, 1940. The effects of castration by parasites and X-rays on the secondary sex characters of prawns (*Leander* spp.). *Journal of Experimental Biology* 17: 168-179.
- Cals P, 1966. Adaptation du complexe stomo-appendiculaire à la vie parasitaire des femelles adultes de Bopyridae (Crustacés Isopodes Épicarides). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris (sér. D)* 263: 132-135.
- Caroli E, 1927. La muta nei Caridei infestati da Bopiridi. *Rendiconti XV Assemblea Unione Zoologica Italiana, Napoli* 15: 71-72.
- Caroli E, 1928. La fase "microniscus" di *Ione thoracica* (Montagu) ottenuta per allevamento sui copepodi. *Atti Accademia Nazionale dei Lincei: Rendiconti, Serie 6*, 8: 321-326.
- Caroli E, 1929. La muta nelle *Upogebia* ospiti di *Gyge*. *Archivio Zoologico da Torino* 13: 489-492.
- Caroli E, 1931. Azione modificatrice dei Bopiridi e dei Rizocefali sui caratteri sessuali secondari delle Callianasse. *Archivio Zoologico Italiano* 16: 316-332.
- Cash CE y Bauer RT, 1993. Adaptations of the branchial ectoparasite *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae) for survival and reproduction related to ecdysis of the host, *Palaemonetes pugio* (Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology* 13 (1): 111-124.
- Charniaux-Cotton H, 1960. Sex determination. Pp. 411-447. *En: The Physiology of Crustacea I* (TH Waterman, Editor). Academic Press, New York.
- Charniaux-Cotton H, 1975. Contrôle hormonal de la différenciation sexuelle et de l'activité génitale chez les Crustacés Malacostracés. *Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli* 39, Suppl. 1: 480-509.
- Chassard-Bouchaud C y Hubert M, 1975. Étude infrastructurale de l'organe Y de *Carcinus maenas* L.: comparaison entre des animaux sains et des animaux parasités par *Sacculina carcini* Thompson. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 281: 893-895.
- Chassard-Bouchaud C y Hubert M, 1976. On the fine structure of the regressing ecdysial glands of *Carcinus maenas* L. (Crustacea Decapoda) parasitized by *Sacculina carcini* Thompson. *Cell and Tissue Research* 167: 351-361.
- Chopra B, 1923. Bopyrid isopods parasitic on Indian Decapod Macrura. *Records of the Indian Museum* 25: 411-550.

- Christy JH, 1978. Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Science* 199: 453-455.
- Christy JH, 1982. Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (genus *Uca*): test of a hypothesis. *The Biological Bulletin, Woods Hole* 163: 251-263.
- Christy JH, 1983. Female choice in the resource-defense mating system of the sand fiddler crab *Uca pugilator*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 169-180.
- Christy JH, 1986. Timing of larval release by intertidal crabs of an exposed shore. *Bulletin of Marine Science* 39 (2): 176-191.
- Christy JH, 1995. Mimicry, mate choice, and the sensory trap hypothesis. *The American Naturalist* 146 (2): 171-181.
- Christy JH, Backwell PRY y Goshima S, 2001. The design and production of a sexual signal: hoods and hood building by male fiddler crabs *Uca musica*. *Behaviour* 138: 1065-1083.
- Christy JH y Schober UM, 1994. A test for resource-defence mating in the fiddler crab *Uca beebei*. *Animal Behavior* 48: 795-802.
- Christy JH y Stancyk SE, 1982. Timing of larval production and flux of invertebrate larvae in a well-mixed estuary. *En: Estuarine comparisons* (VS Henedy, Editor). Academic Press, London.
- Chu KH y Leong FLS, 1996. Occurrence and influence of *Orbione halipori* Nierstrasz y Brender à Brandis (Isopoda: Bopyridae) on *Metapenaeus joyneri* (Miers) (Decapoda: Penaeidae) from the Zhujiang estuary, China. *Journal of Natural History* 30: 835-839.
- Codreanu R, 1941. Sur les Pagures du littoral roumain de la mer Noire et leurs crustacés parasites. *Analele Academia Republicii Populare Române, Memorie Sectiunii Stiintifice (ser. 3)* 16: 1095-1130.
- Codreanu R, Codreanu M y Pike RB, 1965. Sur deux bopyriens parasites de Pagures recueillis par M. A. Horridge dans la Mer Rouge et sur leur asymétrie. *Crustaceana* 9: 225-244.
- Colby DR y Fonseca MS, 1984. Population dynamics, spatial dispersion and somatic growth of the sand fiddler crab *Uca pugilator*. *Marine Ecology Progress Series* 16: 269-279.
- Cornalia E y Panceri P, 1858 [1861]. Osservazioni zoologiche ed anatomiche sopra un nuovo genere di crostacei isopodi sedentarii (*Gyge branchialis*). *Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino* (2) 19: 85-118.
- Cornubert G, 1952. Influence de la *Sacculina carcini* Thompson sur le crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 236: 141-143.
- Courrier MR, 1921. Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 173: 668-671.
- Courtney AJ, 1991. Occurrence and influence of bopyrid parasites on female penaeid prawns from coastal water of central Queensland (Australia). *Australian Journal of Marine Freshwater Research* 42: 615-623.
- Crane J, 1957. Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). *Zoologica, New York Zoological Society* 42 (part 2,4-6): 69-82.
- Crane J, 1975. Fiddler crabs of the World. Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 736 pp.

- Dale W y Anderson G, 1982. Comparison of morphologies of *Probopyrus bithynis*, *P. floridensis*, and *P. pandalicola* larvae reared in culture (Isopoda, Epicaridea). *Journal of Crustacean Biology* 2 (3): 392-409.
- Daleo P, Ribeiro P, Iribarne O, 2003. The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 291: 255-267.
- Danforth CG, 1963. Bopyridian (Crustacea, Isopoda) parasites found in the eastern Pacific of the United States. Ph.D. dissertation, Oregon State University. 110 pp.
- Day JH, 1935. The life history of *Sacculina*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 77: 549-583.
- de la Iglesia HO, Rodríguez EM y Dezi RE, 1994. Burrow plugging in the crab *Uca uruguayensis* and its synchronization with photoperiod and tides. *Physiology and Behavior* 55: 913-919.
- Délye G, 1955. Action d'un Bopyrien sur les caractères sexuels de *Munida iris* ssp. *ruttlanti* Zariquiey (Décapode Anomoure). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 46 (3-4): 84-88.
- Dreyer H y Wägele JW, 2001. Parasites of crustaceans (Isopoda: Bopyridae) evolved from fish parasites: molecular and morphological evidence. *Zoology* 103: 157-178.
- Edney EB, 1961. The water and heat relationships of fiddler crabs (*Uca* spp.). *Transactions of the Royal Society of South Africa* 36 (2): 71-89.
- Elliott, 1977. Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association Scientific Publication* 25. 157 pp.
- Foxon GE, 1940. Notes on the life history of *Sacculina carcini* Thompson. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 24: 253-264.
- Frentz R y Veillet A, 1953. Teneur en lipide et déterminisme des caractères sexuels externes chez le crabe *Carcinus maenas* Pennant, parasité par le Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thompson. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 236 (22): 2168-2170.
- George PC, 1946. *Megacepon choprai* gen. et sp. nov., a bopyrid isopod from the gill chamber of *Sesarma tetragonum* (Fabr.). *Records of the Indian Museum* 44 (4): 385-390.
- Giard A, 1886. De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 103: 84-86.
- Giard A, 1887a. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés Décapodes. *Bulletin Scientifique du département du Nord de la France et de la Belgique (sér. 2)* 18: 1-28.
- Giard A, 1887b. Sur la castration parasitaire chez l'*Eupagurus bernhardus* L. et chez la *Gebia stellata* Montagu. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 104: 1113-1114.
- Giard A, 1888. La castration parasitaire, nouvelles recherches. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique (sér. 3)* 19 (1): 12-45.
- Giard A y Bonnier J, 1887. Contributions à l'étude des Bopyriens. *Travaux de l'Institut Zoologique de Lille et du Laboratoire Marine de Wimereux* 5: 1-152.
- Goldschmidt RB, 1923. The mechanism and physiology of sex determination (translated by WJ Dakin). Methuen, Londres. 259 pp.

- González López LA, 1980. Primera comunicación a un estudio morfológico y bioecológico de *Uca uruguayensis* (Nobili, 1901). *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias, serie Ciencias Biológicas* 1 (11): 153-200.
- Guarga R, Vinzón S, Piedra Cueva I y Kaplan E, 1991. Corrientes y sedimentos en el Río de la Plata. Comisión Administradora del Río de la Plata, e Instituto de Mecánica de Fluidos e Ingeniería Ambiental "Ing. Profesor O.J. Maggiolo", Facultad de Ingeniería. Montevideo, Uruguay. 116 pp.
- Guerrero RA, Lasta CA, Acha EM, Mianzan HW y Framiñan MB, 1997. Atlas hidrográfico del Río de la Plata. Comisión Administradora del Río de la Plata-Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Montevideo-Buenos Aires. 109 pp.
- Hansen, 1895. Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden der Plankton-Expedition. *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung* 2. G. c.: 1-105.
- Hartnoll RG, 1960. *Entionella monensis* sp. nov., an entoniscid parasite of the spider crab *Eurynome aspera* (Pennant). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 39: 101-107.
- Hartnoll RG, 1965. Notes on the marine grapsid crabs of Jamaica. *Proceedings of the Linnean Society of London* 176: 113-147.
- Hartnoll RG, 1967. The effects of Sacculinid parasites on two Jamaican crabs. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* 46 (310): 275-295.
- Hartnoll RG, 1969. Mating in the Brachyura. *Crustaceana* 16, part 2: 161-181.
- Hartnoll RG, 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34: 281-293.
- Henmi Y, 2003. Trade-off between brood size and brood interval and the evolution of underground incubation in the fiddler crabs (*Uca perplexa*, *U. vocans*, and *U. dussumieri*). *Journal of Crustacean Biology* 23: 46-54.
- Herrnkind WF, 1968. The breeding of *Uca pugilator* (Bosc) and mass rearing of the larvae with comments on the behavior of the larval and early crab stages (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana, Suppl. 2*: 214-224.
- Hiraiwa YK, 1936. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. III. Development and life-cycle, with special reference to sex differentiation in the bopyrid. *Journal of Science of the Hiroshima University (ser. B, Zoology)* 4: 101-141.
- Hiraiwa YK y Sato M, 1939. On the effect of parasitic Isopoda on a prawn, *Penaeopsis akayebi* Rathbun, with a consideration of the effect of parasitization on higher Crustacea in general. *Journal of Science of the Hiroshima University (ser. B, Zoology)* 7: 105-124.
- Høeg JT, 1995. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia). *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 75: 517-550.
- Høeg JT y Lützen J, 1995. Life cycle and reproduction in the Cirripedia Rhizocephala. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33: 427-485.
- Holdich DM, 1975. *Ancyroniscus bonnierii* (Isopoda, Epicaridea) infecting British populations of the *Dynamene bidentata* (Isopoda, Sphaeromatidae). *Crustaceana* 28 (2): 145-151.
- Holthuis LB, 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. *Allan Hancock Foundation Publications, Occasional papers* 12: 1-396.

- Holthuis LB, 2002. The Indo-Pacific scyllarid lobsters (Crustacea, Decapoda, Scyllaridae). *Zoosystema* 24 (3): 499-683.
- Hughes TE, 1940. The effects of the fat and starch metabolism of *Gebia* by the parasite *Gyge branchialis*. *Journal of Experimental Biology* 17: 331-336.
- Ieno EN y Bastida RO, 1998. Spatial and temporal patterns in coastal macrobenthos of Samborombón Bay, Argentina: a case study of very low diversity. *Estuaries* 21 (4B): 690-699.
- Iribarne OO y Martínez MM, 1999. Predation on the southwestern Atlantic fiddler crab (*Uca uruguayensis*) by migratory shorebirds (*Pluvialis dominica*, *P. squatarola*, *Arenaria interpres*, and *Numenius phaeopus*). *Estuaries* 22 (1): 47-54.
- Itani G, Kato M y Shirayama Y, 2002. Behavior of the shrimp ectosymbionts *Peregrinamor ohshimai* (Mollusca: Bivalvia) and *Phyllodurus* sp. (Crustacea: Isopoda) through host ecdyses. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 82: 69-78.
- Janssen HH y Brandt A, 1994. *Heterocephon marginatum* Shiino, 1936 (Crustacea: Isopoda: Epicaridea: Bopyridae) a new hyperparasite from the Philippines, and a short review of the biology of the Bopyridae. *The Philippine Scientist* 31: 5-31.
- Jay CV, 1989. Prevalence, size and fecundity of the parasitic isopod *Argeia pugettensis* on its host shrimp *Crangon franciscorum*. *American Midland Naturalist* 121: 68-77.
- Katz LC, 1980. Effects of burrowing by the fiddler crab *Uca pugnax* (Smith). *Estuarine and Coastal Marine Science* 2: 233-237.
- Knuckey IA, Davie PJF y Cannon LRG, 1995. *Loxothylacus ihlei* Boschma, (Rhizocephala) and its effects on the mud crab, *Scylla serrata* (Forskål), in northern Australia. *Journal of Fish Diseases* 18: 389-395.
- Koller G, 1938. Hormone bei wirbellosen Tieren. Akad Verlag, Leipzig. 143 pp.
- Kossmann R, 1880. Malacostraca (2. theil: Anomura). Zoologische Ergebnisse einer im Auftrage der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin ausgeführten Reise in die Küstengebiete des Rothen Meeres, zweite Hälfte, erste Lieferung III: 67-140.
- Kuris AM, 1971. Population interactions between a shore crab and two symbionts. Ph. D. Dissertation. University of California, Berkeley. 477 pp.
- Kuris AM, 1974. Trophic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids. *The Quarterly Review of Biology* 49: 129-148.
- Kuris AM, Poinar GO y Hess RT, 1980. Post-larval mortality of the endoparasitic isopod castrator *Portunium conformis* (Epicaridea: Entoniscidae) in the shore crab, *Hemigrapsus oregonensis*, with a description of the host response. *Parasitology* 80: 211-232.
- Leidy J, 1855. Contributions towards a knowledge of the marine invertebrate fauna, of the coasts of Rhode Island and New Jersey. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 3: 135-152.
- Leija-Tristán A y Salazar-Vallejo SI, 1991. Parasitismo de *Progebiophilus bruscai* (Isopoda: Bopyridae) sobre el camarón *Upogebia dawsoni* (Thalassinoidea: Upogebiidae) en Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical* 39 (1): 1-5.
- Lemos de Castro A, 1973. Crustáceos isópodos epicarídeos do Brasil. VI. *Leidyia distorta* (Leidy): distribuição geográfica e hospedeiros. *Boletim do Museu Nacional, nova série, (zoologia)* 286: 1-5.

- Lemos de Castro A y Brasil Lima IM, 1974. Crustáceos isópodos epicarídeos do Brasil. IX. Gênero *Probopyrus* Giard e Bonnier. *Revista Brasileira de Biologia* 34 (2): 209-218.
- Levinton J, Sturmbauer C y Christy J, 1996. Molecular data and biogeography: resolution of a controversy over evolutionary history of a pan-tropical group of invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 203: 117-131.
- Lingua G y Benzaquén L, 1998. La convención sobre los humedales (RAMSAR, Irán 1971). Pp. 205-208. *En: Los Humedales de la Argentina : clasificación, situación, actual, conservación y legislación*, vol. 46 (P Canevari, DE Blanco, E Bucher, G Castro, I Davidson, Editores). Wetlands International Publishing, Buenos Aires.
- Lipschütz A, 1924. The internal secretions of the sex glands. Williams y Wilkins, Baltimore. 513 pp.
- Luquet CM, Ford P, Rodríguez M, Ansaldo M y Stella VS, 1992. Ionic regulation patterns in two species of estuarine crabs. *Comunicaciones Biológicas* 10 (4): 315-325.
- Luquet CM, Pellerano G y De Carlo JM, 1995. Gill morphology and terrestrial adaptations in the estuarine crab *Uca uruguayensis* (Nobili, 1901) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 68: 882-892.
- Luquet CM, Rosa GA, Ferrari CC, Genovese G y Pellerano GN, 2000. Gill morphology of the intertidal estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae) in relation to habitat and respiration habits. *Crustaceana* 73: 53-67.
- Lützen J, 1981. Field studies on regeneration in *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Rhizocephala) in the Isefjord, Denmark. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 53: 241-249.
- Markham JC, 1972. Extension of range, a new host record and color notes for the parasitic isopod *Leidyia bimini* Pearse, 1951 (Isopoda, Bopyridae). *Crustaceana, Suppl.* 3: 190-192.
- Markham JC, 1975. Bopyrid isopods infesting porcellanid crabs in the northwestern Atlantic. *Crustaceana* 28 (3): 257-270.
- Markham JC, 1979. Epicaridean Isopods of Bermuda. *Bulletin of Marine Science* 29 (4): 522-529.
- Markham JC, 1980. A new species of *Dicropleon* and new records of three other species of bopyrid isopods from the Indian Ocean. *Bulletin of Marine Science* 30 (3): 623-633.
- Markham JC, 1982. Bopyrid isopods parasitic on decapod crustaceans in Hong Kong and Southern China. Pp. 325-391. *En: Proceedings of the First International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China*, Hong Kong, 1980 (BS Morton y CK Tseng, Editores). Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Markham JC, 1985. Additions to the bopyrid isopod fauna of Thailand. *Zoologische Verhandelingen* 224: 1-63.
- Markham JC, 1986. Evolution and zoogeography of the Isopoda Bopyridae, parasites of Crustacea Decapoda. Pp. 143-164. *En: Crustacean Issues 4. Crustacean Biogeography.* (RH Gore y KL Heck, Editores). AA Balkema Publishers, Rotterdam, The Netherlands.
- Markham JC, 1988. Descriptions and revisions of some species of Isopoda Bopyridae of the north western Atlantic Ocean. *Zoologische Verhandelingen* 246: 3-63.
- Markham JC, 1990. Further notes on the Isopoda Bopyridae of Hong Kong. Pp. 555-566. *En: Proceedings of the second international marine biological workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong*

- and Southern China. Hong Kong, 1986 (BS Morton, editor). Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Markham JC, 2002. A new species of *Leidyia* Cornalia and Panceri, 1861, and the first record of the genus *Lobocepon* Nobili, 1905, both from the eastern Pacific Ocean, with a review of the parasites of grapsid crabs worldwide (Isopoda, Bopyridae, Ioninae). Pp. 329-338. *En: Modern Approaches to the Study of Crustacea* (E Escobar-Briones y F Álvarez, Editores). Kluwer Academic, Plenum Publishers, New York.
- Martin JW y Davis GE, 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *National History Museum of Los Angeles Country, Science Series* 39: 1-124.
- Masunari S, Da Silva Castagini A y Oliveira E, 2000. The population structure of *Probopyrus floridensis* (Isopoda, Bopyridae), a parasite of *Macrobrachium potiuna* (Decapoda, Palaemonidae) from the Perequê River, Paranaguá Basin, southern Brazil. *Crustaceana* 73 (9): 1095-1108.
- Matsumoto K, 1952. On the sacculinization of *Charybdis japonica* (A. Milne-Edwards). *Biological Journal of Okayama University* 1: 84-89.
- Matsumoto K, 1953. On the epicaridization of the fresh-water crab *Eriocheir japonicus*. *Dobutsugaku Zasshi* 62: 354-361. [En japonés con resumen en inglés]
- Matsumoto K, 1954. Neurosecretion in the thoracic ganglion of the crab *Eriocheir japonicus*. *Biological Bulletin* 106: 60-68.
- McDermott JJ, 1991. Incidence and host-parasite relationship of *Leidyia bimini* (Crustacea, Isopoda, Bopyridae) in the brachyuran crab *Pachygrapsus transversus* from Bermuda. *Ophelia* 33 (2): 71-95.
- McDermott JJ, 2002. Relationships between the parasitic isopods *Stegias clibanarii* Richardson, 1904 and *Bopyrissa wolffi* Markham, 1978 (Bopyridae) and the intertidal hermit crab *Clibanarius tricolor* (Gibbes, 1850) (Anomura) in Bermuda. *Ophelia* 56 (1): 33-42.
- Mercier L y Poisson R, 1929. Altération de certains caractères sexuels secondaires du mâle de *Pinnotheres pisum* parasité par un Entoniscien. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 54: 301-304.
- Miller DC, 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica, New York* 46: 89-100.
- Miranda Vargas P y Roccatagliata D. A redescription and new host record for the parasitic isopod *Pseudione tuberculata* Richardson, 1904 (Epicaridea: Bopyridae) from the Beagle Channel, Argentina. *Cahiers de Biologie Marine* (en prensa).
- Miyashita Y, 1941. Observations of an Entoniscid parasite of *Eriocheir japonicus* de Haan, *Entionella fluviatilis* n. g., n. sp. *Japanese Journal of Zoology* 9: 251-267.
- Montague CL, 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contributions in Marine Science* 23: 25-55.
- Montague CL, 1982. The influence of fiddler crabs burrows and burrowing on metabolic processes in the salt marsh sediments. Pp. 283-301. *En: Estuarine comparisons*. (VS Henedy, Editor). Academic Press, London.
- Morgan SG, 1996. Plasticity in reproductive timing by crabs in adjacent tidal regimes. *Marine Ecology Progress Series* 139: 105-118.

- Morgan SG y Christy JH, 1994. Plasticity, constraint, and optimality in reproductive timing. *Ecology* 75: 2185-2203.
- Morris JA, 1948. Studies on the host-parasite relationship of *Probopyrus pandalicola* (Packard). Ph.D. Dissertation. Catholic University of America (Biological Studies No. 8). 20 pp.
- Muñoz GI, 1997. Primer registro de isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) en el nape *Notiast brachyophthalma* (M. Edwards, 1870) y algunos aspectos de la relación hospedador-parásito. *Gayana Oceanología* 5 (1): 33-39.
- Muñoz GI, 2001. Diferencias en las historias de vida de dos especies de isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) que parasitan al nape *Neotrypaea uncinata* (Milne-Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 755-761.
- Muñoz GI y George-Nascimento M, 1999. Efectos reproductivos recíprocos en la simbiosis entre napes (Decapoda: Thalassinidea) e isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) en Lenga, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 49-56.
- Murai M, Goshima S y Henmi Y, 1987. Analysis of the mating system of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Animal Behavior* 35: 1334-1342.
- Nelson SG, Simmons MA y Knight AW, 1986. The energy burden of the bopyrid parasite *Argeia pauperata* (Crustacea, Isopoda) on the grass shrimp *Crangon franciscorum* (Crustacea, Crangonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 83A (1): 121-124.
- Neves CA, Santos EA y Bainy ACD, 2000. Reduced superoxide dismutase activity in *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Palaemonidae) infected by *Probopyrus ringueleti* (Isopoda, Bopyridae). *Diseases of Aquatic Organisms* 39: 115-158.
- Nielsen SO, 1967. *Cironiscus dahli* gen. et sp. nov. (Crustacea Epicaridea) with notes on host-parasite relations and distribution. *Sarsia* 29: 395-412.
- Nierstrasz y Brender à Brandis, 1931. Papers from Dr. Th. Morstensen's Pacific Expedition 1914-16. LVII. Epicaridea II. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København* 91: 147-225.
- Nilsson-Cantell CA, 1926. Über Veränderungen der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Paguriden durch die Einwirkung von Rhizocephalen. *Arkiv för Zoologi* 18A (13): 1-21.
- Nobili G, 1901. Decapodi raccolti dal Dr. Filippo Silvestri nell'America meridionale. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino* 16: 1-16.
- Nobili G, 1905. Decapodi e isopodi della Nuova Guinea Tedesca, raccolti dal Sign. L. Biro. *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici (Budapest)* 3: 480- 507.
- Nobili G, 1906. Nuovi Bopiridi. *Atti della Real Accademia della Scienze di Torino* 41: 1-18.
- Nöel P, 1976. L'évolution des caractères sexuels chez *Processa edulis* (Risso) (Décapode, Natantia). *Vie et Milieu (sér. A, Biologie Marine)* 26 (1): 65-104.
- Nouvel L, 1933. Sur la mue des *Leander serratus* parasités par *Bopyrus fougerouxii*. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences de Paris* 196: 811-812.
- O'Brien J y van Wyk P, 1985. Effects of crustacean parasitic castrators (epicaridean isopods and rhizocephalan barnacles) on growth of crustacean hosts. Pp. 191-218. *En: Factors in Adult Growth (Crustacean Issues 3; AM Wenner, Editor). Balkema, Rotterdam.*

- Odinetz-Collart, 1990. Interactions entre le parasite *Probopyrus bithynis* (Isopoda, Bopyridae) et l'un de ses hôtes, la crevette *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 58 (3): 259-269.
- Ohshima H, 1930. *Philyra pisum* parasitized by a branchial bopyrid. *Dobutsugaku Zasshi* 42. [En japonés, resumen en inglés en Hiraiwa y Sato, 1939].
- Okada YK y Miyashita Y, 1935. Sacculinization in *Eriocheir japonicus* de Haan, with remarks on the occurrence of complete sex-reversal in parasitized male crabs. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University (séc B)* 10: 169-208.
- Okada YK y Okasaka Y, 1939. On the modification of the sexual characters of *Petrolisthes japonicus* (de Haan) by the parasite *Lernaeodiscus cornutus* Boschma. I. Secondary sexual characters and their changes. *Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku (sec. B)* 4: 63-68.
- Oliveira E y Masunari S, 1995. Estrutura populacional de *Petrolisthes armatus* (Gibbes) (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) da Ilha do Farol, Matinhos, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12 (2): 355-371.
- Oliveira E y Masunari S, 1998. Population relationships between the parasite *Aporobopyrus curtatus* (Richardson, 1904) (Isopoda: Bopyridae) and one of its porcelain crab hosts *Petrolisthes armatus* (Gibbes, 1850) (Decapoda: Porcellanidae) from Farol Island, southern Brazil. *Journal of Natural History* 32: 1707-1717.
- Olivier SR, Escofet A, Penchaszadeh P y Orensanz JM, 1972. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina) I. Las comunidades bentónicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 193 (5-6): 237-262.
- Olrog C, 1967. Observaciones sobre aves migratorias del hemisferio norte. *Hornero* 10: 292-298.
- Orecchia S, Mori M y Biagi F, 1999. Note su *Pseudione affinis* G.O. Sars, isopode bopyride parassita del gambero *Plesionika martia* A. Milne Edwards del Tirreno Settentrionale. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "G. Doria"* 7 (313): 1-10.
- Otani T, Yamaguchi T y Takahashi T, 1997. Population structure, growth and reproduction of the fiddler crab, *Uca arcuata*. *Crustacean Research* 26: 109-124.
- Owens L, 1983. Bopyrid parasite *Epipenaeon ingens* Nobili as a biological marker for the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 34: 477-481.
- Owens L y Glazebrook JS, 1985. The biology of bopyrid isopods parasitic on commercial penaeid prawns in northern Australia. Pp. 105-113. En: Second Australian National Prawn Seminar, NPS2 (PC Rothlisberg, BJ Hill y DJ Staples, Editores). Cleveland, Australia.
- Owens L y Rothlisberg PC, 1991. Vertical migration and advection of bopyrid cryptoniscid larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Journal of Plankton Research* 13: 779-787.
- Palisoc F, 1987. Observations on the host-parasite relationship of *Epipenaeon ingens* Nobili (Epicaridea: Bopyridae) and *Penaeus semisulcatus* de Haan. *The Philippine Journal of Science* 116: 281-293.
- Pardo LM, Guisado C y Acuña E, 1998. *Pseudione humboldtensis*, a new species (Isopoda: Bopyridae) of parasite of *Cervimunida johni* and *Pleurocondes monodon* (Anomura: Galatheidae) from the northern coast of Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111 (2): 272-277.

- Pearse AS, 1930. Parasites of Fukien crabs. *Proceedings of the Fukien Christian University Natural History Society (Foochow)* 3: 10-18.
- Pearse AS, 1947. Observations on the occurrence of certain barnacles and isopods at Beaufort, N. C. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 37 (9): 325-328.
- Pearse AS, 1951. Parasitic crustacea from Bimini, Bahamas. *Proceedings of the United States National Museum* 34: 23-26.
- Pérez C, 1923a. Sur la mue des Crustacés Décapodes parasités par des Épicarides. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences de Paris* 176 (1): 1763-1766.
- Pérez C, 1923b. Sur la castration des Crustacés Décapodes parasités par des Épicarides. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences de Paris* 176 (1): 1934-1936.
- Pérez C, 1933. Action de la Sacculine sur les caractères sexuels extérieurs du *Pachygrapsus marmoratus*. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie, Paris* 113: 1027-1029.
- Pérez C, 1934. Les Épicarides et les Rhizocéphales des côtes de France. VIII. Infection simultanée des Pagures par un Athelges et un Rhizocéphale. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, Second Volume Jubilaire* 75: 541-565.
- Phillips WJ y Cannon LRG, 1978. Ecological observations on the commercial sand crab, *Portunus pelagicus* (L.), and its parasite, *Sacculina granifera* Boschma, 1973 (Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Fish Diseases* 1: 137-149.
- Pike RB, 1953. The bopyrid parasites of the Anomura from British and Irish waters. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 42 (285): 219-237.
- Pike RB, 1960. The biology and post-larval development of the bopyrid parasites *Pseudione affinis* G. O. Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Krøyer) [= *Phryxus abdominalis* (Krøyer)]. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 44 (297): 239-251.
- Pike RB, 1961. Observations on Epicaridea obtained from hermit-crabs in British waters, with notes on the longevity of the host-species. *The Annals and Magazine of Natural History* 13 (4): 225-240.
- Potts FA, 1906. The modifications of the sexual characters of the hermit crab caused by the parasite *Peltogaster* (castration parasitaire of Giard). *Quarterly Journal of Microscopical Science* 50: 599-621.
- Potts FA, 1910. Observations on the changes in the common shore-crab caused by *Sacculina*. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* 15: 96-100.
- Rabalais NN y Cameron JN, 1985. Physiological and morphological adaptations of adult *Uca subcylindrica* to semi-arid environments. *Biological Bulletin* 168: 135-146.
- Rasmussen E, 1959. Behaviour of sacculinized shore crabs (*Carcinus maenas* Pennant). *Nature, London* 183: 479-480.
- Rayner GW, 1935. The Falkland species of the crustacean genus *Munida*. *Discovery Reports* 10: 209-245.
- Reinhard EG, 1942. Study of the life history and host-parasite relationship of *Peltogaster paguri*. *Biological Bulletin* 83 (3): 401-415.
- Reinhard EG, 1949. Experiments on the determination and differentiation of sex in the bopyrid *Stegophryxus hyptius* Thompson. *Biological Bulletin* 96 (1): 17-31.

- Reinhard EG, 1950. An analysis of the effects of a sacculinid parasite on the external morphology of *Callinectes sapidus* Rathbun. *Biological Bulletin* 98 (3): 277-288.
- Reinhard EG, 1956. Parasitological Reviews. Parasitic castration of Crustacea. *Parasitology* 5: 79-107.
- Reinhard EG y Buckridge FW, 1950. The effect of parasitism by an entoniscid on the secondary sex characters of *Pagurus longicarpus*. *The Journal of Parasitology* 36: 131-138.
- Reinhard EG y von Brand T, 1944. The fat content of *Pagurus* parasitized by *Peltogaster* and its relation to theories of sacculinization. *Physiological Zoology* 17: 31-41.
- Reinhard EG, von Brand T y Mc Duffie SF, 1947. Observations on the fat content of hermit crabs parasitized by a bopyrid. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 14: 69-73.
- Reverberi G, 1941. Sul determinismo dei caratteri sessuali secondari e sulla femminilizzazione da parassitismo nei Crostacei. *Bolletino di Zoologia* 12 (5-6): 187-198.
- Reverberi G, 1943. Sul significato della "castrazione parassitaria". La trasformazione del sesso nei Crostacei parassitati da Bopiridi e da Rizocefali. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 19: 225-316.
- Reverberi G, 1945. La determinazione del sesso nei Crostacei e i fenomeni della castrazione parassitaria. *Rendiconti dell' Istituto Lombardo di Scienze e Lettere, Serie della Classe di Scienze Matematiche e Naturali* 78 (1): 217-246.
- Reverberi G, 1947. Ancora sulla trasformazione sperimentale del sesso nei Bopiridi. La trasformazione delle femmine giovanili in maschi. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 21 (1): 6-11.
- Reverberi G y Pitotti M, 1942. Il ciclo biologico e la determinazione fenotipica del sesso di *Ione thoracica* Montagu, Bopiridae parassita di *Callinassa laticauda* Otto. *Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli* 19 (2): 111-184.
- Richardson H, 1904. Contributions to the natural history of the Isopoda. *Proceedings of the United States National Museum* 27: 1-89.
- Richardson H, 1905. A monograph on the Isopods of North America. *Bulletin of the United States National Museum* 54: 1-727.
- Richardson H, 1908. The parasitic isopod *Leidyia distorta* (Leidy) found on a new host. *Proceedings of the United States National Museum* 34 : 23-26.
- Rieger PJ, 1996. Desenvolvimento larval de *Uca (Celuca) uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius* 4: 73-103.
- Ringuelet E, 1938. Estudio fitogeográfico del Rincón de Viedma (B. de Samborombón). *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Plata* 21 (1): 15-186.
- Ritchie LE y Høeg JT, 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia : Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. *Journal of Crustacean Biology* 1 (3): 334-347.
- Robson GC, 1911. The effect of *Sacculina* upon the fat metabolism of its host. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 57: 267-278.
- Roccatagliata D y Lovrich GA, 1999. Infestation of the false king crab *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) by *Pseudione tuberculata* (Isopoda: Bopyridae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 19 (4): 720-729.

- Roccatagliata D y Torres Jordá M, 2002. Infestation of the fiddler crab *Uca uruguayensis* by *Leidyia distorta* (Isopoda, Bopyridae) from the Rio de la Plata estuary, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 22 (1): 69-82.
- Román-Contreras R y Wehrtmann I, 1997. A new species of bopyrid isopod, *Pseudione chiloensis*, a parasite of *Nauticaris magellanica* (A. Milne-Edwards, 1891) (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 110 (2): 242-248.
- Rosenberg MS, 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology* 21 (3): 839-869.
- Rubiliani C, Payen GG y Rubiliani-Durozoi M, 1980. Actions d'implants et d'homogénats du Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thompson chez le crabe mâle *Carcinus maenas* (L.). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris (sér. D)* 290: 355-358.
- Rudloff O y Veillet A, 1954. Influence du Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti* sur le métabolisme lipidique du Pagure *Diogenes pugilator*. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie, Paris* 148: 1464-1467.
- Sagi A, Snir E y Khalaila I, 1997. Sexual differentiation in decapod crustaceans: Role of the androgenic gland. *Invertebrate Reproduction and Development* 31: 55-61.
- Salmon M, 1983. Acoustic "calling" by fiddler and ghost crabs. *En: Papers from the conference on the biology and evolution of Crustacea* (JK Lowry, Editor). *Australian Museum Memoir* 18: 121-131.
- Salmon M, 1987. On the reproductive behavior of the fiddler crab *Uca thayeri*, with comparison to *U. pugilator* and *U. vocans*, evidence for behavioral convergence. *Journal of Crustacean Biology* 7 (1): 25-44.
- Sansin H, 1938. Remarques sur *Portunion kossmani* Giard et Bonnier, Entoniscien parasite de *Portumnus variegatus* Bell. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie, Paris* 127: 884-886.
- Scelzo MA, Elías R, Vallarini EA, Charrier M y Lucero N, 1996. Variación estacional de la fauna acompañante del mejillín (*Brachydontes rodriguezii*) en Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Frente Marítimo (sec. A)* 16: 149-156.
- Schmidt de Melo GA, 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral Brasileiro. Plêiade/FAPESP, São Paulo. 603 pp.
- Schmidt de Melo GA, 1999. Infraorden Brachyura (siris e caranguejos: espécies marinas e estuarinas). Pp. 415-485. *En: Os crustáceos do Rio Grande do Sul* (L Buckup y G Bond-Buckup, Editores). Editora da Universidade/UFRGS, Porto Alegre.
- Schuldt M, 1993. El ciclo ovárico de *Probopyrus ringueleti* Verdi y Schuldt, 1988 (Isopoda: Epicaridea: Bopyridae). *Gayana, Zoología* 57 (1): 89-104.
- Schuldt M y Damborenea MC, 1988. Infestation of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Palaemonidae) with *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea: Bopyridae): Observations on the habitat of cryptoniscus larvae. *Journal of Invertebrate Pathology* 52: 365-372.
- Schuldt M y Damborenea MC, 1989. Infección de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae) con *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea, Bopyridae) en el canal Villa Elisa (selva marginal de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina). I. Estructura poblacional del consorcio, interacción y fluctuación. *Biota (Osorno, Chile)* 5: 21-53.

- Schuldt M, Freyre LR y Damborenea MC, 1988. Infestación de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea Palaemonidae) con *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea Bopyridae) en el canal Villa Elisa (selva marginal de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina). II. Crecimiento de los consortes. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 218: 37-48.
- Schuldt M e Ituarte CF, 1985. Experiencias de desparasitación en *Palaemonetes argentinus* (Crustacea Caridea) infestados con *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea Epicaridea). *Neotropica* 31 (86): 133-141.
- Schuldt M y Rodríguez-Capítulo A, 1985. Biological and pathological aspects of parasitism in the branchial chamber of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) by infestation with *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Invertebrate Pathology* 45: 139-146.
- Schultz GA, 1977. Bathypelagic Isopod Crustacea from the Antarctic and Southern Seas. Pp. 69-128. *En: Biology of the Antarctic Seas 5; Antarctic Research Series Volume 23* (DL Pawson, Editor). American Geophysical Union / The Willam Byrd Press, Richmond, Virginia.
- Semitsu K, 1944. Sacculinization, with a note on the mechanism of sexual differentiation in the host. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 22: 175-184. [En japonés].
- Shields JD y Wood FEI, 1993. Impact of parasites on the reproduction and fecundity of the blue sand crab *Portunus pelagicus* from Moreton bay, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 92: 159-170.
- Shiino SM, 1931. Studies on the modification of the sexual character in *Eupagurus samuelis* caused by a Rhizocephalan parasite *Peltogaster* sp. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University (ser. B)* 7 (2): 63-101.
- Shiino SM, 1934. Bopyrids from Tanabe Bay, II. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University (ser. B)* 9 (4): 258-287.
- Shiino SM, 1936. Bopyrids from Shimoda and other districts. *Records of Oceanographic Works in Japan* 8 (1): 161-176.
- Shiino SM, 1939. Bopyrids from Kyûsyû and Ryûkyû. *Records of Oceanographic Works in Japan* 10: 79-99.
- Shiino SM, 1942. Bopyrids from the South Sea Islands with description of a hyperparasitic cryptoniscid. *Palao Tropical Biological Station Studies* 49: 437-458.
- Shiino SM, 1958. Note on the bopyrid fauna of Japan. *Report of the Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie* 3: 27-73.
- Shiino SM, 1964. Results of Amami Expedition 5. Bopyridae. *Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie* 5 (1): 238-242.
- Shôji, 1930. On a branchial bopyrid parasitic on *Philyra pissum* de Haan. Preliminary report. *Dobutsugaku Zasshi* 42. [En japonés].
- Smith GW, 1906. Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Monographie (Berlin)* 29: 1-123.
- Smith GW, 1910. Studies in the experimental analysis of sex. Part 2. On the correlation between primary and secondary sexual characters. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 54: 590-604.
- Smith GW, 1911. Studies in the experimental analysis of sex. Part 7. Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus maenas*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 57 (2): 251-265.

- Smith GW, 1913. Studies in the experimental analysis of sex. Part 10. The effect of *Sacculina* upon storage of fat and glycogen, and on the formation of pigment by its host. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 59: 267-295.
- Somers IF y Kirkwood GP, 1991. Population ecology of the grooved tiger prawn, *Penaeus semisulcatus*, in the north-western Gulf of Carpentaria, Australia: growth, movement, age structure and infestation by the bopyrid parasite *Epipenaeon ingens*. *Australian Journal of Marine Freshwater Research* 42: 349-367.
- Somerton DA, 1980. Fitting straight lines to Hiatt growth diagrams: a re-evaluation. *Journal du Conseil* 39: 15-19.
- Spivak ED, Gavio MA y Navarro CE, 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita Lagoon (Argentina). *Bulletin of Marine Science* 48 (3): 679-688.
- Stuardo J, Vega R y Céspedes I, 1986a. New bopyrid isopod parasitic on *Callianassa uncinata* H. Milne Edwards: with functional and ecological remarks. *Gayana, Zoología* 50 (1-4): 3-15.
- Stuardo J, Vega R y Céspedes I, 1986b. Comparative external morphology of 3 bopyrid males (Isopoda; Epicaridea) parasitic on *Callianassa uncinata* H. Milne Edwards. *Gayana, Zoología* 50 (1-4): 17-36.
- Suzuki S y Yamasaki K, 1998. Sex reversal by implantations of ethanol-treated androgenic glands of female isopods, *Armadillidium vulgare* (Malacostraca, Crustacea). *General and Comparative Endocrinology* 111 (3): 367-375.
- Szidat L, 1968. Influencias hormonales de los hospedadores sobre sus parásitos y su importancia para los problemas de la evolución. *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Parasitología* 1 (6): 61-68.
- Szidat L, 1977. Descripción del ciclo vital de *Probopyrus oviformis* Nierstrasz y Brender à Brandis, parásito de la cámara branquial de *Palaemonetes argentinus*. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Parasitología* 2 (1): 1-11.
- Taylor HH y Taylor EW, 1992. Gills and lungs: The exchange of gases and ions. Pp. 203-293. *En: Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10: Decapod Crustacea*. (FW Harrison y AG Humes, Editores). Wiley-Liss, New York.
- Tchernigovtzeff C, 1960. Nouvelles observations sur la mue de *Bopyrus fougerouxii*, Isopode parasite de *Leander serratus* (Pennant). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 250: 188-189.
- Thompson MT, 1902. A new isopod parasite on the hermit crab. *Bulletin of the United States Fish Commission* 21: 53-56.
- Thurman II CL, 1985. Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcylindrica* (Stimpson). *Biological Bulletin* 169: 215-229.
- Torres García MP y Bortoloni Rosales JL, 2002. Histological alterations in *Macrobrachium panamensis* caused by *Probopyrus* sp. Pp. 63-65. *En: Modern Approaches to the Study of Crustacea* (E Escobar-Briones y F Álvarez, Editores). Kluwer Academic, Plenum Publishers. New York.

- Torres Jordá M y Roccatagliata D, 2002. Population dynamics of *Leidyia distorta* (Isopoda: Bopyridae) infesting the fiddler crab *Uca uruguayensis* at the Río de la Plata estuary, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 22 (4): 719-727.
- Trilles JP, 1999. Ordre des Isopodes Sous-Ordre des Épicarides (Epicaridea Latreille, 1825). Pp. 279-352. *En: Traité de Zoologie* (PP Grassé), Tome VII, Crustacés Péracarides, fascicule 3A (J Forest, Editor). *Mémoires de l'Institut Océanographique, Monaco* No 19.
- Trilles JP e Hipeau Jacquot R, 1996. Associations et parasitisme chez les Crustacés. Pp. 187-234. *En: Traité de Zoologie* (PP Grassé), Tome VII, Crustacés, fascicule 2 (J Forest, editor). Masson. Paris.
- Truesdale FM y Mermilliod WJ, 1977. Some observations on the host-parasite relationship of *Macrobrachium ohione* (Smith) (Decapoda: Palaemonidae) and *Probopyrus bithynis* Richardson (Isopoda, Bopyridae). *Crustaceana* 32 (2): 216-220.
- Tucker BW, 1930. On the effects of an epicaridean parasite, *Gyge branchialis*, on *Upogebia littoralis*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 74: 1-118.
- Valiela I, Babiec DF, Atherton W, Seitzenger S y Krebs C, 1974. Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female crabs, *Uca pugnax*. *Biological Bulletin* 147: 652-660.
- van Wyk P, 1982. Inhibition of the growth and reproduction of the porcellanid crab *Pachyteles rudis* by the bopyrid isopod *Aporobopyrus muguensis*. *Parasitology* 85: 459-473.
- van Arman JA y Smith AC, 1970. The pathobiology of an epibranchial bopyrid isopod in a shrimp, *Hippolytina wurdemanni*. *Journal of Invertebrate Pathology* 15: 133-135.
- Veillet A, 1945. Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Épicarides. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris* 22 (4): 193-341.
- Veillet A y Graf F, 1958. Dégénérescence de la glande androgène des Crustacés Décapodes parasités par les Rhizocéphales. *Bulletin de la Société des Sciences de Nancy, n. série* 18: 123-127.
- Verdi AC, 1991. Presencia de *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904 en el Uruguay (Isopoda: Epicaridea, Bopyridae). *Revista Brasileira de Biologia* 51 (2): 335-339.
- Verdi AC y Schuldt M, 1988. Descripción y biología de *Probopyrus ringueleti* n. sp. (Crustacea, Epicaridea, Bopyridae). Efectos sobre el hospedador *Palaemonetes argentinus* Nobili (Crustacea, Caridea, Palaemonidae). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 218: 15-26.
- Vernet-Cornubert G, 1958. Recherches sur la sexualité du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 96 (3): 101-276.
- Vinuesa JH, 1989. Efectos e incidencia del parasitismo en la centolla (*Lithodes santolla*) y centollón (*Paralomis granulosa*) del Canal Beagle. *Physis (Buenos Aires)* 47 (112 A): 45-51.
- Walker SP, 1977. *Probopyrus pandalicola*: discontinuous ingestion of shrimp hemolymph. *Experimental Parasitology* 41: 198-205.
- Warren PJ, 1974. Some observations on the relationship of the bopyrid parasite *Hemiarthrus abdominalis* (Krøyer) with *Pandalus montagui* Leach and *Pandalus borealis* Krøyer. *Crustaceana* 27 (1): 21-26.
- Weaver A y Salmon M, 2002. Hatching rhythms of *Uca thayeri*: evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Crustacean Biology* 22 (2): 429-438.
- Wenner AM, 1972. Sex ratio as function of size in marine Crustacea. *The American Naturalist* 106: 321-350.

- Wenner EL, 1978. Comparative biology of the four species of glyphocangroid and cangroid shrimp from the continental slope of the middle Atlantic Bight. *Canadian Journal of Zoology* 56: 1052-1065.
- Wolf PL, Schanholtzer SF, Reimold RJ, 1975. Population estimates for *Uca pugnax* (Smith, 1870) on the Duplin estuary marsh, Georgia, U.S.A. (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 29 (1): 79-91.
- Wolfrath B, 1992a. Burrowing of the fiddler crab *Uca tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. *Marine Ecology Progress Series* 85: 237-243.
- Wolfrath B, 1992b. Field experiments on feeding of European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series* 90: 39-43.
- Wolfrath B, 1993. Observations on the behavior of the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series* 100: 111-118.
- Yamaguchi T y Aratake H, 1997. Morphological modifications caused by *Sacculina polygenea* in *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan) (Brachyura: Grapsidae). *Crustacean Research* 26: 125-145.
- Yoshida M, 1952. On the breeding character of the shrimp, *Leander serrifer*, parasitized by bopyrids. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 25: 362-365.
- Zariquiey Álvarez R, 1958. Decápodos españoles XII. Acción de un bopírido sobre los caracteres sexuales del gén. *Munida* Leach. *Investigación Pesquera* 11: 101-104.

§

David R. Tyler

Martin J. Jones