

03096



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología  
Universidad Nacional Autónoma de México



Desarrollo larval del cirripedio parásito  
*Loxothylacus texanus* en condiciones de  
laboratorio

# TESIS

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias  
(Manejo de Recursos Costeros)

presenta

**HORACIO VAZQUEZ LOPEZ**

Director de Tesis: Dr. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA  
Comité Tutorial: Dr. ADOLFO GRACIA GASCA  
Dr. RAMIRO ROMAN CONTRERAS  
Dra. NORMA A. NAVARRETE SALGADO  
Dr. SINGARAJU SRI S. SARMA

Ciudad Universitaria, México, D F. 2000





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



# Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México  
Coordinación del Posgrado, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,  
Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510  
Teléfono. y Fax: (52) 56-22-58-03 y 56-22-58-29,  
Correo electrónico: posgrado@mar.icmyl.unam.mx  
[http://www.unam.mx/ciencias\\_mar\\_posgrado](http://www.unam.mx/ciencias_mar_posgrado)



U N A M

Oficio No. PCML-0288/2000

**Biol. HORACIO VAZQUEZ LOPEZ**

Presente

Por medio del presente, me permito informar a usted que el Comité Académico de este Posgrado, en su sesión CA/02/00 celebrada el 11 de abril de 2000, después de analizar su solicitud, acordó:

Asignarle su Jurado para Examen de Maestría, el cual versará sobre su tesis: "Desarrollo larval del cirripedio parásito *Loxothylacus texanus* en condiciones de laboratorio.", y está integrado de la siguiente manera:

		fecha y firma de aceptación
Dr. Ramiro Román Contreras	Presidente	..... 
Dr. Fernando Alvarez Noguera	Secretario	..... 
Dr. Adolfo Gracia Gasca	Vocal	..... 
Dra. Norma A. Navarrete Salgado	Suplente	..... 
Dr. Singaraju Sri Subrahman Sarma	Suplente	..... 

Es necesario que usted recabe las firmas de los integrantes propuestos a la brevedad y nos remita una copia, para hacer efectivos estos nombramientos.

Sin más por el momento, le envío un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, D.F., a 14 de abril de 2000

**DR. MARTIN MERINO IBARRA**  
Coordinador del Posgrado

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco infinitamente al Dr. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA, por haber dirigido este humilde trabajo y por brindarme todas las facilidades en el laboratorio de la Colección Nacional de Crustáceos para realizar la parte experimental y logística. Agradezco la amistad que me brinda.

Agradezco enormemente al Dr. ADOLFO GRACIA GASCA, por haber aceptado ser revisor de este trabajo, por sus valiosos comentarios y por brindarme su amistad.

Agradezco al Dr. RAMIRO ROMAN CONTRERAS, el haber aceptado ser parte de mi comité revisor, por sus valiosas observaciones que no cayeron en saco roto, por sus acertadas sugerencias y por brindarme su amistad.

Agradezco a la Dra. NORMA ANGELICA NAVARRETE SALGADO por aceptar ser parte del comité revisor y por sus consejos que sirvieron para enriquecer sustancialmente este trabajo.

Agradezco al Dr. SINGARAJU SRI SUBRAHMAN SARMA por ser parte de mi comité revisor y por sus observaciones que sirvieron para mejorar el contenido y calidad del presente trabajo.

Agradezco al M. en C. JOSE LUIS VILLALOBOS HIRIART, por sus valiosos consejos que sirvieron de mucho en la parte experimental de este trabajo, por haber brindado todas las facilidades dentro del laboratorio de la CNCR para llevar a cabo la parte experimental, por brindarnos a todos y cada uno de los tesisistas su valioso tiempo, por sus regaños y por su valiosa amistad.

Agradezco al M. en C. JONATHAN FRANCO LOPEZ, su comprensión, por haberme brindado todas las facilidades para cursar la maestría, y por su gran amistad.

Del mismo modo agradezco al Dr. MARTIN MERINO IBARRA, coordinador del Posgrado del ICMYL, el haberme brindado la oportunidad para cursar la maestría en su plan de estudios.

Al CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGIA, agradezco la beca otorgada para realizar la maestría.

MI agradecimiento a la jefatura del departamento de Zoología del INSTITUTO DE BIOLOGIA, por las facilidades otorgadas para realizar tanto la parte experimental como logística.

A la ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES, CAMPUS IZTACALA, agradezco la oportunidad que me dio de ser parte de su plantilla docente.

NO AGRADEZCO NADA AL Dr. LUIS ARTURO SOTO, puesto que no todos los que utilizan tenis son rateros, no agradezco sus comentarios, no agradezco sus observaciones.

## **INDICE**

<b>Resumen.....</b>	<b>H</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>1</b>
<b>Antecedentes.....</b>	<b>7</b>
<b>Objetivos.....</b>	<b>9</b>
<b>Area de Estudio.....</b>	<b>9</b>
<b>Material y Método.....</b>	<b>11</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>16</b>
<b>Analisis y Discusión.....</b>	<b>22</b>
<b>Conclusiones.....</b>	<b>39</b>
<b>Literatura Citada.....</b>	<b>40</b>
<b>Figuras.....</b>	<b>46</b>

## RESUMEN

Uno de los factores bióticos que afecta de manera negativa a las poblaciones de jaiba de las aguas del golfo de México, es el parasitismo causado por percebes rizocéfalos, debido a su elevada frecuencia y periodicidad de aparición. Entre los efectos más importantes que causan a sus hospederos se encuentra lo que se ha denominado como "castración parasítica", lo cual consiste en que las gónadas de los hospederos no alcanzan la madurez; además, los hospederos sufren una feminización y en ambos sexos se detiene el proceso de muda. El ciclo de vida de los rizocéfalos está altamente modificado en comparación con los balanos de vida libre, no obstante presentan las dos formas larvales típicas: la nauplio y la cipris. Estos parásitos presentan dos fases, una interna y una externa de las cuales la segunda es la encargada de los aspectos reproductivos. Para este estudio se recolectaron jaibas parasitadas en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. Se encontró que los parásitos maduros expulsan huevos de dos tamaños, de los que se originan larvas nauplio I también de dos tamaños, las más grandes son machos y las más chicas hembras. Estas, después de 24 horas pasaron al estadio de nauplio II, que difiere del anterior solo en el tamaño de la furca caudal. Este segundo estadio se prolonga por 12 horas más después de las cuales se originan larvas denominadas cipris en las que también se aprecian dos tamaños. La cantidad de huevos producidos se encuentra en un intervalo de un mínimo de 8000 hasta un máximo de 160000; la proporción sexual es variable en cada desove. El desarrollo se completa en 60 horas a partir de la eclosión de las larvas. Por el intervalo salino en el que se desarrolla *L. texanus*, se puede decir que este parásito es exclusivo de ambientes lagunares. Las características morfológicas de las etapas larvales de *L. texanus* son similares a las de especies relacionadas y excepto por la talla, no existen diferencias morfológicas entre los sexos.

## INTRODUCCION

Dentro del marco de especies acuáticas susceptibles de ser explotadas, los crustáceos decápodos son de los que poseen la más alta rentabilidad (Secretaría de Pesca, 1994a). Sobresalen como fuente alimenticia, existiendo una gran variedad de especies comestibles como camarones, cangrejos, langostas y langostinos. A partir de la explotación de estas especies, se han generado grandes industrias pesqueras, como las que se localizan en las regiones del mar del este de China y las costas del mar de Japón (Kurata y Midorykawa, 1975), sureste y noroeste del Atlántico, el golfo de México (McConnaughey, 1974; Barnes, 1980; Parra, 1993; Caddy, 1989), las costas del oeste de Australia y las costas del Pacífico de Norteamérica (Caddy, 1989).

Los cangrejos del género *Callinectes* constituyen un grupo importante de crustáceos comestibles que en México son conocidos como "jaibas". Se distribuyen a lo largo de las costas tropicales y templadas de América, occidente de Africa, islas del Pacífico sur y en el Atlántico occidental (Ruíz, 1978; Williams, 1974, 1984).

En México, las jaibas se encuentran tanto en el litoral del Pacífico como en el golfo de México y el Caribe (Williams, 1974); son organismos eurihalinos que se encuentran en aguas someras de esteros, bahías, lagunas costeras y desembocaduras de ríos; así como en litoral rocoso y arenoso tanto continental como insular, a profundidades entre los 0.40 m y 90 m (Mueller, 1991). El género *Callinectes* está representado por 8 especies en las aguas del golfo de México (*C. sapidus*, *C. rathbunae*, *C. similis*, *C. danae*, *C. bocourti*, *C. ornatus*, *C. marginatus* y *C. exasperatus*) las cuales, con excepción de *C. sapidus*, son poco conocidas ecológicamente (Williams, 1984).

En nuestro país, la jaiba tiene gran importancia debido a su amplia aceptación y gran demanda en el mercado local, generando fuentes de trabajo para los pescadores que la explotan (Ramírez, 1988). La pesquería de la jaiba en México es típicamente artesanal, pues carece de tecnología moderna y apoyo organizativo (Rocha et al. 1997). Los cangrejos de éste género, principalmente la jaiba azul *C. sapidus* Rathbun y la jaiba prieta *C. rathbunae* Contreras, soportan una de las pesquerías más importantes comercialmente, tanto en términos de volumen como de valor, dentro del golfo de México (Secretaría de Pesca, 1994b).

Entre los factores bióticos que afectan de manera negativa a las poblaciones tanto de jaiba azul como prieta en el golfo de México, el parasitismo por percebes rizocéfalos puede ser uno de los más importantes por su aparición periódica, elevada frecuencia y efectos sobre los hospederos (Wardle y Tirpak, 1991; Loran et al., 1993; Alvarez y Calderón, 1996). Los rizocéfalos parasitan a camarones y cangrejos por medio de un estadio larval planctónico (Alvarez y Calderón, 1996). El efecto más importante causado por este parasitismo es que las gónadas del hospedero no maduran ocasionando lo que se ha reconocido como "castración parasítica" sensu O'Brien y Van Wyk (1984). Los efectos del parasitismo por rizocéfalos a nivel poblacional son: a) los individuos parasitados no son recolectados por las pesquerías comerciales debido a que no alcanzan la talla legal y b) la fracción parasitada, la cual no se reproduce, compite por espacio y alimento con los individuos no parasitados (Alvarez y Calderón, 1996).

Los rizocéfalos engloban cerca de 200 especies de las cuales todas son parásitas, singularmente especializadas, de otros crustáceos. Sus hospederos son decápodos o excepcionalmente isópodos, cumáceos, estomatópodos o percebes balanomorfos. Al parecer, los rizocéfalos se encuentran en todos los ambientes

acuáticos que habitan sus hospederos, incluyendo el mar profundo (Lützen, 1985). Algunas especies parasitan cangrejos semiterrestres y otros se encuentran en cangrejos dulceacuícolas (Andersen et al., 1990; Høeg, 1992).

El ciclo de vida de los rizocéfalos está altamente modificado comparado con los percebes de vida libre. No obstante, los rizocéfalos exhiben las dos formas larvales dioicas típicas de los percebes: el nauplio y la cipris (Høeg, 1991). El ciclo de vida típico de un rizocéfalo (Fig. 1), se puede describir como sigue: del huevo eclosionan larvas nauplio, diferenciadas sexualmente; las larvas de mayor tamaño son machos y las pequeñas hembras. Generalmente después de cuatro estadios, los nauplios mudan para convertirse en cipris. Las larvas cipris hembra infectan a hospederos susceptibles y se convierten en endoparásitos.

Después de un periodo de maduración, emerge un cuerpo reproductivo (externa) del abdomen del hospedero. La externa virgen puede ser fertilizada por una larva cipris macho para madurar e iniciar la reproducción (Høeg y Lützen, 1995). En la primera etapa (interna), la ubicación del primordio del parásito es incierta, posiblemente desplazándose por la hemolinfa, para después empezar a crecer cerca de las placas torácicas del hospedero. Para emerger, el parásito se desarrolla en la cutícula cubierta por un tumor. Asimismo, produce un sistema de raíces profundas para sujetarse que sirven para absorber los nutrientes del hemocele del hospedero. La parte central del tumor se transforma en el núcleo, un rudimento de la parte reproductiva del cuerpo, que posteriormente perfora el tegumento del hospedero y sale para formar la externa.

En pocos géneros, una interna da origen a varias externas. La externa contiene los órganos reproductores y las cavidades del manto (estructura utilizada como incubadora), las cuales en la mayoría de las especies se abren al exterior

por medio de un orificio simple en el manto. Un tallo angosto une a la externa con el sistema interno de raíces. Se dice que antes de que la externa emerja, el hospedero puede ser infectado internamente, de este modo el parásito no es visible. Los rizocéfalos al llegar al estado adulto difieren de otros cirripedios por carecer de segmentación, apéndices y tracto digestivo. Los adultos también carecen de cubierta calcárea, presente en la mayoría de los cirripedios torácicos.

La distribución de los rizocéfalos es discontinua a través de los intervalos de distribución de sus hospederos y pueden aparecer en más de una especie de hospedero, parasitando generalmente grupos de especies relacionadas y del mismo género (Nielsen, 1970; Høeg y Lützen, 1985; Alvarez, 1993).

El rizocéfalo *Loxothylacus texanus* Boschma, parásito de la jaiba azul, aparece principalmente en el golfo de México. Un número de trabajos se ha enfocado sobre las poblaciones del norte y este del golfo de México, en donde importantes pérdidas económicas han sido atribuidas a *L. texanus* (Daugherty, 1952; Christmas, 1969; Park, 1969; Adkins, 1972; Ragan y Matherne, 1974; Wardle y Tirpak, 1991; Hochberg et al., 1992).

Aunque la presencia de *L. texanus* ha sido conocida desde hace mucho tiempo por los pescadores locales de las aguas mexicanas del golfo de México, solo recientemente se han empezado a estudiar las poblaciones afectadas (e.g., Lázaro-Chávez et al., 1996; Alvarez y Calderón, 1996; Alvarez et al., 1999). Para el caso de México, la literatura concerniente a *L. texanus* es escasa, faltando muchos aspectos de biología básica por estudiar.

Uno de estos aspectos relevantes, necesario para comprender mejor el proceso de dispersión y el patrón de distribución de los parásitos en los sistemas lagunares, es la caracterización del desarrollo larval. A través del estudio del

desarrollo larval se puede determinar el tiempo que tienen las distintas fases larvarias para ser transportadas y se puede tener una idea de la distancia que pueden recorrer. Así mismo, es posible determinar las condiciones bajo las cuales la sobrevivencia es mejor, considerando principalmente la temperatura y la salinidad.

En el caso de los rizocéfalos que presentan un desarrollo gonocóristico, es importante también determinar la proporción sexual de las larvas y las condiciones en las que aparecen. Debido a la necesidad de contar con este tipo de información, se presenta el siguiente estudio que tiene como objetivo describir en detalle el desarrollo larval de *L. texanus*.

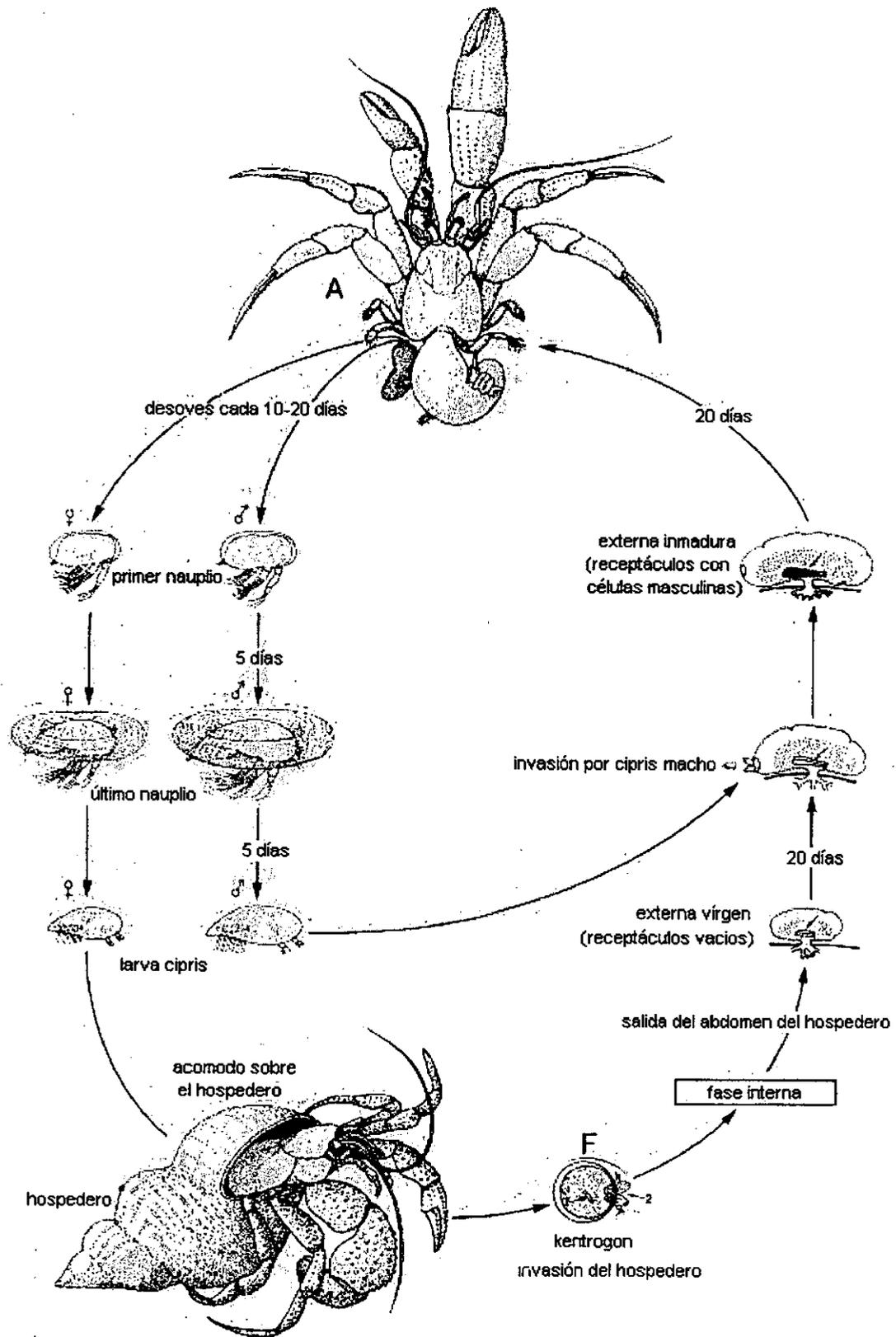


Fig. 1. Ciclo de vida típico de los rizocéfalos (tomado y modificado de Høeg y Lützen, 1985).

## ANTECEDENTES

Entre los primeros trabajos realizados sobre el parasitismo debido a rizocéfalos se encuentran los de Reinhard (1950, 1956). Este autor elaboró el primer trabajo sobre los efectos que causan los parásitos saculínidos sobre la morfología externa del portúnido *Callinectes sapidus* Rathbun. Posteriormente realizó un análisis detallado sobre los efectos que causan diferentes rizocéfalos en sus hospederos a diferentes niveles (morfológicos, metabólicos y otros) ejemplificando cada disfunción y destacando la castración parasítica.

Entre los trabajos más importantes publicados después de los años cincuenta se puede citar a Høeg y Lützen (1985), quienes elaboraron el primer estudio que revisa el ciclo de vida y características más importantes del orden Rhizocephala, para organismos del este y oeste del Atlántico norte, así como los que se localizan en la zona de Escandinavia.

Høeg (1992) introdujo para el estudio de la morfología y ciclo de vida del orden Rhizocephala, la técnica de microscopía electrónica. Høeg y Lützen (1995), revisan el conocimiento acumulado sobre la biología del orden Rhizocephala y describieron el ciclo de vida y los aspectos reproductivos más importantes, resaltando la metamorfosis de la larva cipris, la morfología y talla de las larvas, proporción de sexos en las larvas, determinación del sexo, acomodo en el sustrato y colonización y dispersión larval.

Alvarez et al. (1995), llevaron a cabo un estudio sobre el crecimiento y sobrevivencia del cangrejo xántido *Rhithropanopeus harrisii* y los efectos que tiene el parasitismo por *Loxothylacus panopaei* sobre éstos parámetros. Hines et al. (1997), realizaron un estudio sobre la variación y persistencia de *L. panopaei*, a través del seguimiento de varios hospederos tras la introducción del

parásito en la bahía de Chesapeake, USA.

Para México son pocos los trabajos que se han realizado, analizando principalmente la distribución del cirripedio *L. texanus* en diferentes cuerpos de agua costeros en el suroeste del golfo de México, y los efectos que genera en las jaibas del género *Callinectes*. Alvarez y Calderón (1996) realizaron un estudio sobre la distribución de *L. texanus* en diferentes lagunas costeras del suroeste del golfo de México, parasitando a *C. sapidus* y *C. rathbunae*, concluyendo que la jaiba azul *C. sapidus* está menos expuesta a una infección de *L. texanus* que organismos de la especie *C. rathbunae*, por presentar estos individuos una distribución contagiosa. Lázaro-Chávez et al. (1996), llevaron a cabo un registro del parásito *L. texanus* en la jaiba azul *C. sapidus*, en la laguna de Tamiahua, Veracruz, concluyendo que existe una gran proporción de cangrejos parasitados por *L. texanus* y que los organismos parasitados que pierden la externa mueren prematuramente; encontraron prevalencias del 51.5 % de jaibas parasitadas para el mes de octubre y 3% en el mes de julio y una elevada proporción de jaibas con modificaciones morfológicas y sin parásito externo, adicionalmente se estableció que *C. rathbunae* no es parasitada en esta laguna. Alvarez et al. (1999) llevaron a cabo un estudio sobre la parasitación de *C. rathbunae* y *C. sapidus* en el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. Las conclusiones a las que llegaron fueron que las tallas pequeñas tanto de *C. sapidus* como de *C. rathbunae* son las más afectadas por *L. texanus* y que no existen evidencias sobre el comportamiento de la larva cipris hembra de *L. texanus* para establecer que estas presentan preferencia sobre el sexo del hospedero a infectar.

Además de los trabajos mencionados, solo se cuenta con alguna información del rizocéfalo contenida en algunos boletines técnicos de SEMARNAP

y la experiencia de los pescadores locales de las zonas costeras del golfo de México.

## **OBJETIVO GENERAL**

Obtener y caracterizar las etapas larvales del cirripedio parásito *L. texanus* bajo condiciones de laboratorio.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- \*Inducir a los parásitos (empleando diferentes salinidades) a la liberación de larvas en condiciones de laboratorio
- \*Determinar el número de etapas larvales y caracterizarlas morfológicamente
- \*Determinar las diferencias morfológicas entre ambos sexos
- \*Determinar la duración de cada estadio

## **AREA DE ESTUDIO**

La laguna de Alvarado, Veracruz, comprende los subsistemas de Alvarado, Tlalixcoyan, Buen País y Camaronera. El sistema está clasificado según su origen como desembocadura de río inundado con barrera (Lankford, 1977). Se ubica entre los paralelos 18° 42' 30" N y 18° 52' 15" N y los meridianos 95° 42' 20" W y 95° 57' 32" W (Ramírez, 1988), y está separada del golfo de México por una barra arenosa. El subsistema Alvarado se comunica con el ambiente marino a través de la boca de Alvarado, mientras que la laguna Camaronera presenta una comunicación artificial (Fig. 2). El régimen de precipitación es característico del suroeste del golfo de México, con una época seca que abarca de marzo a mayo, una época de lluvias que comprende de junio a octubre y una de lluvias por temporales (nortes), de noviembre a febrero. En los subsistemas de Alvarado y

y la experiencia de los pescadores locales de las zonas costeras del golfo de México.

## **OBJETIVO GENERAL**

Obtener y caracterizar las etapas larvales del cirripedio parásito *L. texanus* bajo condiciones de laboratorio.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

\*Inducir a los parásitos (empleando diferentes salinidades) a la liberación de larvas en condiciones de laboratorio

\*Determinar el número de etapas larvales y caracterizarlas morfológicamente

\*Determinar las diferencias morfológicas entre ambos sexos

\*Determinar la duración de cada estadio

## **AREA DE ESTUDIO**

La laguna de Alvarado, Veracruz, comprende los subsistemas de Alvarado, Tlalixcoyan, Buen País y Camaronera. El sistema está clasificado según su origen como desembocadura de río inundado con barrera (Lankford, 1977). Se ubica entre los paralelos 18° 42' 30" N y 18° 52' 15" N y los meridianos 95° 42' 20" W y 95° 57' 32" W (Ramírez, 1988), y está separada del golfo de México por una barra arenosa. El subsistema Alvarado se comunica con el ambiente marino a través de la boca de Alvarado, mientras que la laguna Camaronera presenta una comunicación artificial (Fig. 2). El régimen de precipitación es característico del suroeste del golfo de México, con una época seca que abarca de marzo a mayo, una época de lluvias que comprende de junio a octubre y una de lluvias por temporales (nortes), de noviembre a febrero. En los subsistemas de Alvarado y

y la experiencia de los pescadores locales de las zonas costeras del golfo de México.

## **OBJETIVO GENERAL**

Obtener y caracterizar las etapas larvales del cirripedio parásito *L. texanus* bajo condiciones de laboratorio.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- \*Inducir a los parásitos (empleando diferentes salinidades) a la liberación de larvas en condiciones de laboratorio
- \*Determinar el número de etapas larvales y caracterizarlas morfológicamente
- \*Determinar las diferencias morfológicas entre ambos sexos
- \*Determinar la duración de cada estadio

## **AREA DE ESTUDIO**

La laguna de Alvarado, Veracruz, comprende los subsistemas de Alvarado, Tlalixcoyan, Buen País y Camaronera. El sistema está clasificado según su origen como desembocadura de río inundado con barrera (Lankford, 1977). Se ubica entre los paralelos 18° 42' 30" N y 18° 52' 15" N y los meridianos 95° 42' 20" W y 95° 57' 32" W (Ramírez, 1988), y está separada del golfo de México por una barra arenosa. El subsistema Alvarado se comunica con el ambiente marino a través de la boca de Alvarado, mientras que la laguna Camaronera presenta una comunicación artificial (Fig. 2). El régimen de precipitación es característico del suroeste del golfo de México, con una época seca que abarca de marzo a mayo, una época de lluvias que comprende de junio a octubre y una de lluvias por temporales (nortes), de noviembre a febrero. En los subsistemas de Alvarado y

Tlalixcoyan, desembocan los ríos Papaloapan, Acula y Blanco, por lo cual existe una marcada heterogeneidad de la salinidad en el tiempo y en el espacio. El sistema está rodeado casi en su totalidad por los manglares *Rhizophora mangle*, *Avicennia nitida*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus* (INEGI, 1988). También se encuentran pastos halófitos, palmeras y árboles de selva pantanosa. La vegetación acuática comprende el pasto *Ruppia maritima* L., algas rodofitas del género *Gracilaria* y algas filamentosas clorofitas de distribución local. En la época de lluvias el lirio acuático invade los subsistemas de Alvarado y Tlalixcoyan (Raz-Guzmán et al., 1992).

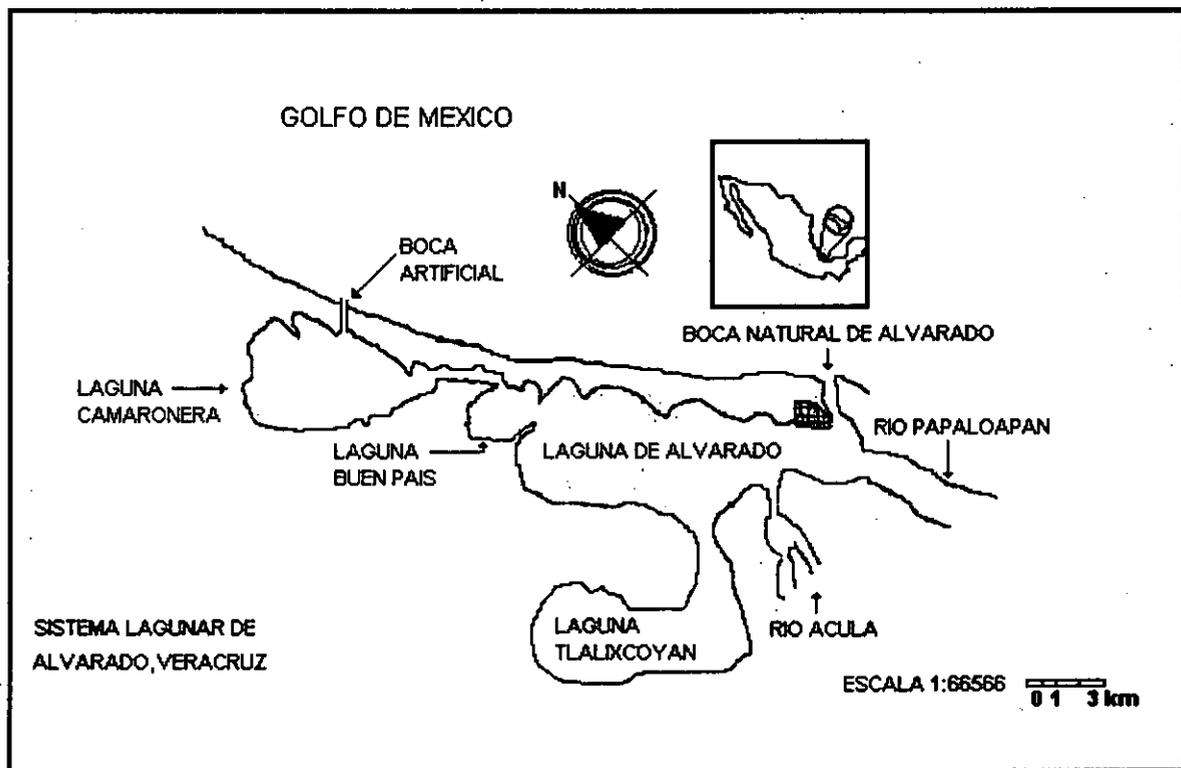


Fig. 2. Area de estudio, sistema lagunar de Alvarado, Veracruz.

## **MATERIAL Y METODO**

Para el mantenimiento de los organismos parasitados se construyeron sistemas de recirculación de agua (Fig. 3). En estos sistemas el agua circula impulsada por bombas pequeñas para fuente (1/8 HP). Los sistemas se mantuvieron funcionando ininterrumpidamente durante 48 horas previo a ser usados con organismos para asegurar su buen funcionamiento. Adicionalmente, se emplearon acuarios de 20 l de capacidad para poder realizar observaciones más detalladas sobre el comportamiento. En ambos dispositivos se utilizaron termostatos para acuario (100 w) para mantener constante la temperatura deseada del agua. Se requirieron otros implementos de acuarismo como redes de diferentes tamaños (para manejo de organismos), mangueras de diferentes calibres y filtros biológicos (basados en conchas de bivalvos, arena de diversos tamaños, carbón activado y fibra sintética). Para la alimentación de las jaibas se utilizaron pequeños peces (poecílicos), o pescado fresco picado y acocil vivo (cambáridos).

Los organismos fueron capturados en la laguna de Alvarado de febrero de 1999 a enero de 2000, empleando aros jaiberos cebados con ostión picado. Las jaibas se transportaron en cajas de plástico (tamaño ajustado a las necesidades) (Fig. 4), con un poco de agua del lugar y costales de malla de nylon que permanecieron húmedos para mantener frescas las branquias de los hospederos, se emplearon bombas portátiles de aireación con lo que se aseguró que el agua se mantuviera oxigenada, se usaron etiquetas adheribles y marcadores indelebles para rotular las cajas de transporte. El monitoreo de los parámetros fisicoquímicos (salinidad y temperatura), se efectuó empleando refractómetro (Atago), y termómetro de mercurio los cuales se usaron desde la recolecta de los

organismos hasta el final del experimento.

La temperatura del agua se mantuvo constante en 27<sup>o</sup> C en todos los experimentos de laboratorio. La temperatura mínima registrada al momento de las capturas de los cangrejos fue de 25<sup>o</sup>C mientras que la máxima fue de 30<sup>o</sup>C, por lo cual se decidió mantener una temperatura intermedia. La salinidad y la temperatura se monitorearon diario. Diariamente se realizaron filtrados de agua en los diferentes acuarios para observar la posible presencia de huevecillos o larvas de los parásitos; estos se llevaron a cabo empleando una pequeña red con abertura de malla de 60 micras.

En el laboratorio las jaibas se acondicionaron de manera individual en los sistemas de recirculación de agua. Se empleó una salinidad inicial de 5 ‰, la cual se fue incrementando diario hasta alcanzar 10 ‰, después de lo cual la aclimatación de los organismos duró una semana. Al término de este periodo, se seleccionaron los cangrejos con parásitos maduros y se alojaron de manera individual en acuarios de 20 l de capacidad, con una salinidad de 10 ‰. La salinidad se incrementó gradualmente 1 ‰, hasta alcanzar una salinidad en la que los parásitos expulsaran huevecillos o larvas. En la literatura concerniente a *Loxothylacus texanus*, no se sabe si la externa madura expulsa huevos o larvas vivas. Diariamente se realizaron filtrados de agua en los diferentes acuarios por lo menos una vez al día.

Cuando se observaban huevecillos de parásitos, la jaiba parental era retirada, el agua se filtraba a un volumen de 1 l y se obtenían muestras de 1 ml, que se pasaban a una cámara de conteo (con capacidad para 1 ml), y se observaba al microscopio estereoscópico (OLYMPUS, modelo SZH10). Se realizaron mediciones de los huevos considerando sus extremos más alejados, y

se regresaron al acuario para que siguieran su desarrollo. Cuando se observaron larvas, se repitió el mismo procedimiento pero agregando unas gotas de alcohol al 70% a la cámara con el fin de que éstas perdieran movilidad y realizar el conteo de los organismos presentes. Tanto en huevos como en larvas, por cada desove se tomaron 30 muestras de 1 ml (siguiendo el criterio de Alvarez, com. pers.), posterior a los conteos, se calcularon los promedios y se extrapoló a 1 l.

De igual modo, se sexaron las larvas obtenidas (el sexo de las larvas se reconoce fácilmente ya que los machos son más grandes y alargados y las hembras son más pequeñas y redondeadas (Høeg y Lützen, 1985)). Se obtuvo la proporción sexual por desove y se realizaron mediciones de las larvas obtenidas auxiliándose de un micrómetro ocular. Las larvas de cada estadio tomadas en las muestras se preservaron en alcohol al 70% para análisis posteriores y como aportación al acervo de la CNCR. Para seguir el desarrollo larval y cada uno de los estadios se montó un equipo de video adaptado al microscopio estereoscópico para seguir todos los pasos del desarrollo. Finalmente la morfología externa de algunos organismos se detalló por medio de fotografía. Se calculó el volumen de las externas maduras (cuando éstas murieron), empleando el procedimiento de desplazamiento de volumen (Wardle y Tirpak, 1991).

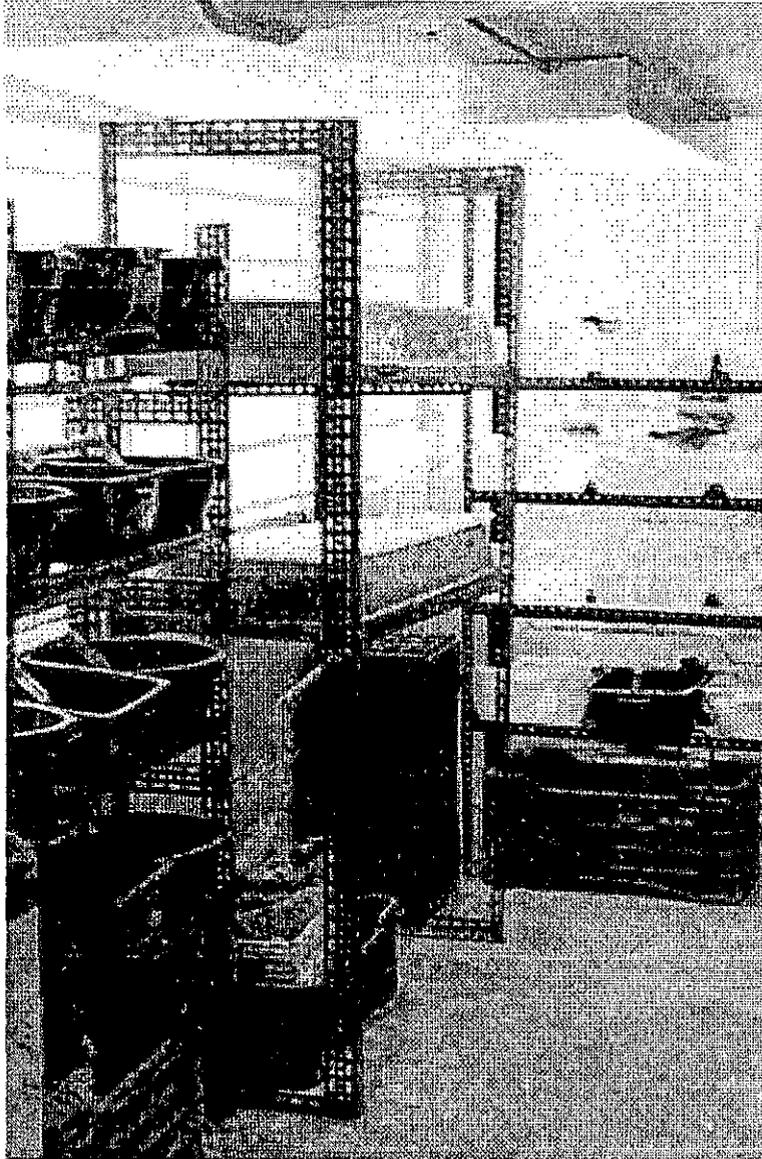


Fig. 3. Sistemas de recirculación continua para mantener alojadas a las jaibas parasitadas.



Fig. 4. Cajas de plástico para el transporte de los organismos al laboratorio.

## RESULTADOS

### DESARROLLO LARVAL

De un total de 399 organismos recolectados, se obtuvieron 20 jaibas de la especie *C. rathbunae* con externa madura, de las cuales únicamente 11 externas produjeron huevecillos mientras que las restantes murieron a los pocos días de haber sido colocadas en los acuarios. Se observó que las externas maduras de las jaibas con las que se trabajó expulsaron racimos de huevecillos (Figs. 6 y 7), cuyo intervalo estuvo entre un mínimo de 8000 hasta un máximo de 160000 (Tabla1, Fig. 5 b), en todos los desoves se observó que el total de los huevecillos se fueron al fondo de los acuarios.

número de desove	huevos producidos	ancho de caparazón del hospedero (en cm)	sexo del hospedero
1	51000	9.67	hembra
2	8000	8.72	hembra
3	160000	8.76	hembra
4	110000	7.96	hembra
5	96000	8.19	macho
6	29800	8.81	hembra
7	12800	6.94	macho
8	156000	7.34	macho
9	12960	9.18	hembra
10	57860	5.24	macho
11	8667	8.76	hembra
12	140000	6.94	macho
13	12000	8.76	hembra
14	76800	5.80	hembra

Tabla 1. Huevos producidos por desove, por *L. texanus* parasitando a *C. rathbunae* en condiciones de laboratorio. Los desoves 3, 11 y 13, corresponden a la misma externa.

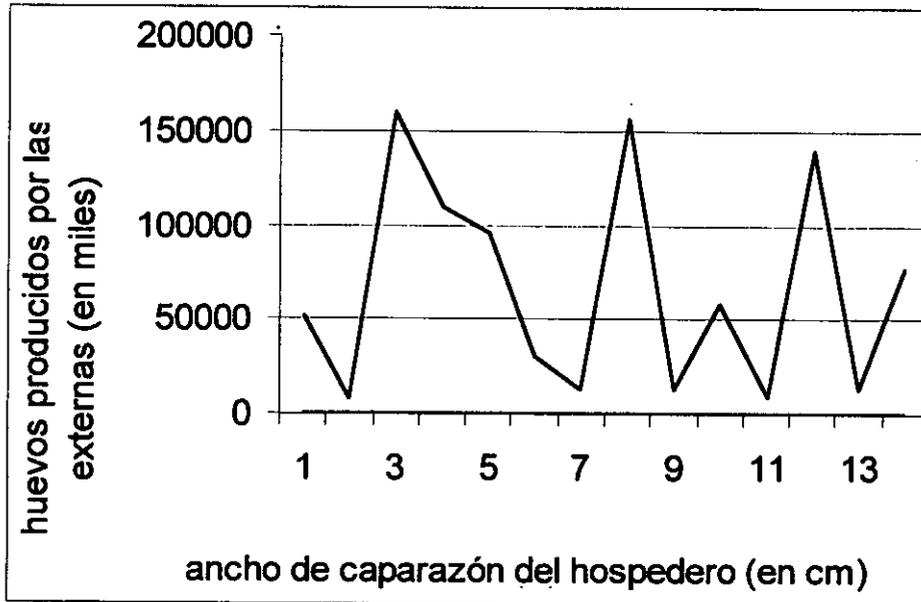


Fig. 5. Relación entre el ancho de caparazón de los hospederos y la cantidad de huevos producidos por los parásitos.

Al momento de ser expulsados, los huevecillos presentan un color verde pálido que se pierde al cabo de dos horas. En todos los desoves se observaron huevecillos de dos tamaños: 142 y 174  $\mu$  (Figs. 8 y 9). El estado de desarrollo de los huevecillos expulsados fue muy variable, puesto que en algunos se apreciaba un vitelo homogéneo sin división celular mientras que de otros eclosionaron larvas en menos de 24 horas. En los huevecillos que fueron expulsados antes de que iniciara la división celular se observaron dos cambios significativos pasando hasta 24 horas en un estado estable: inicia la división celular y su respectiva disminución de tamaño (Figs. 8-12), y a las 18 horas comienzan a aparecer puntos negros en los huevecillos que pueden ser los primordios de la mancha ocular (Figs. 10-12). En otros huevecillos expulsados con un mayor grado de desarrollo, se observó que las larvas empiezan a eclosionar hasta en un periodo de 24 horas. Se

encontró que el tiempo de aparición de la mancha ocular es variable pero se da en un intervalo de 6 horas. Al término de 24 horas (desde que inició la división celular), comienzan a eclosionar larvas denominadas nauplio I (Høeg y Lützen, 1985; Walker, 1985, 1988; y Walker y Lester, 1998), en este estadio al igual que en los huevecillos de los cuales se originaron, también se observan dos tamaños: 222 y 320  $\mu$  de largo. El proceso de eclosión, es decir, desde que se comienza a romper la membrana del huevo, hasta que la larva nada libremente, dura aproximadamente media hora en la mayoría de las larvas, observándose algunas que duran hasta 3 horas para poder eclosionar.

Las larvas de este estadio (ambas tallas), presentan cuernos anterolaterales, que en el caso de las larvas de mayor tamaño miden 27.57  $\mu$  y en las de menor tamaño registran 16.9  $\mu$ . En el extremo posterior presentan una espina furcal o furca caudal (Walker, 1985), que de igual modo, en las larvas de mayor tamaño mide 23.63  $\mu$  y en las larvas de menor tamaño 15.2  $\mu$ . En la región anterior se encuentra un ojo nauplio, un par de anténulas y gránulos de grasa (Figs. 13 y 14, 29-38).

Este estadio dura 24 horas, después de las cuales todas las larvas entran en un estado de excitación realizando movimientos rápidos e intermitentes lo cual da paso a un nuevo proceso de muda hacia un nuevo estadio (Figs. 15 y 16). Para el estadio de nauplio II, el proceso de muda dura 15 minutos en la gran mayoría de los organismos aunque algunos permanecen en este proceso por espacio de dos horas y media. Una vez que ha culminado, la única diferencia que se percibe en la morfología externa, con respecto del estadio anterior, es una marcada disminución en la longitud de la furca caudal (Figs. 17 y 18, 39-48), incluso se observó que en algunos ejemplares no aparece dicha furca. En este

estadio se siguen observando dos tallas, este episodio dura alrededor de 12 horas después del cual los "nauplio II" entran a un nuevo proceso de muda. Dentro de los viejos caparazones se observan organismos totalmente diferentes a los nauplios (Figs. 19-21).

Las larvas resultantes presentan una forma distinta denominada "cipris" (Høeg y Lützen, 1985, 1995; Walker, 1985, 1988; y Walker y Lester 1998). Estas nuevas formas también presentan dos tamaños: 228.5 y 325.4  $\mu$ , respectivamente. Estas carecen de cuernos anterolaterales y furca caudal, pero presentan cúmulos de grasa, una serie de apéndices torácicos, así como una musculatura a la cual se unen dichos apéndices. A esta musculatura también se une un apéndice caudal que se localiza al final o detrás de los apéndices torácicos. En ambas tallas larvales se aprecia un ojo nauplio, un par de anténulas que en el caso de las larvas cipris macho son más grandes y en cada una de estas se observa un aestetasco que es una estructura con funciones sensoriales (Figs. 22-28, 49-65). Se observó que ningún estadio larval se alimenta y que presentan las mismas características morfológicas que especies relacionadas de rizocéfalos. El desarrollo larval se completó en aproximadamente 60 horas desde la eclosión del primer estadio hasta la etapa de cipris y 84 horas desde la expulsión de los huevecillos.

Se observó que en una salinidad de 10 ‰ las externas no presentan actividad alguna aparte de contracciones rítmicas. Al elevar la salinidad en una unidad, las externas comienzan a producir huevecillos, éstos logran eclosionar pero las larvas resultantes (nauplio I) solo pueden sobrevivir menos de 24 y mueren. A medida que se incrementa la salinidad, las larvas (nauplio I) viven más tiempo, incluso pueden mudar al siguiente estadio. Cuando se alcanzan 15 ‰, las

larvas nauplio alcanzan el estadio de cipris sin ningún problema. El mismo resultado se obtiene con salinidades mayores, sin embargo, cuando se rebasan las 25 ‰ los huevecillos eclosionan pero las larvas resultantes no pasan al siguiente estadio y mueren a las pocas horas de haber nacido. Invariablemente, al emplear un intervalo salino comprendido entre 15 y 20 ‰, el resultado siempre es el mismo: se presentan el nauplio I, nauplio II y cipris.

En cuanto a la proporción sexual, ésta varió en todos los desoves (Tabla 2). Los huevecillos expulsados la penúltima ocasión no eclosionaron, por lo cual solo se reportan 13 proporciones sexuales. Las externas maduras que se pudieron medir presentaron un intervalo de volumen que estuvo entre 2.4 y 3.6 cm<sup>3</sup> (ver Tabla 3).

machos por hembra	hembras por macho
5:1	3:1
2:1	3:1
4:1	4:1
8:1	2:1
2:1	6:1
5:1	2:1
	4:1

Tabla 2. Proporción sexual de las larvas nauplio I de *L. texanus* parasitando a *C. rathbunae* en cada desove obtenido.

# de externa	Volumen de externa Madura (en cm <sup>3</sup> )	volumen promedio (en cm <sup>3</sup> )
1	2.5	
2	3.5	
3	3	2.84
4	2.5	
5	2.7	
6	3.6	
7	2.4	
8	2.5	
9	2.7	
10	3.1	
11	2.8	
12	3.0	

Tabla 3. Volumen (en cm<sup>3</sup>) de las diferentes externas maduras de *L. texanus* parasitando a *C. rathbunae*. La externa número 10 presentó 3 desoves.

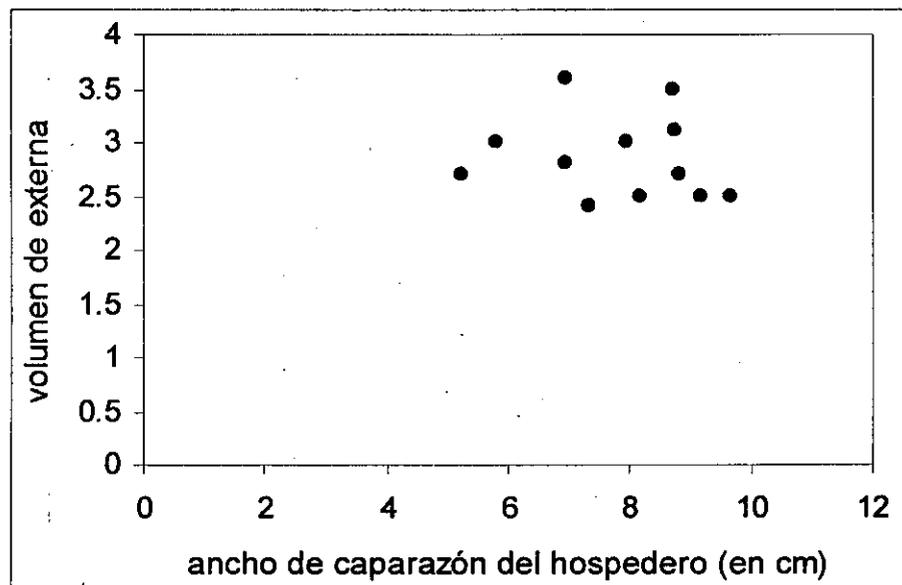


Fig. 5 a. Relación entre el ancho del caparazón de los hospederos y el tamaño (volumen) de las externas.

## ANALISIS Y DISCUSION

El presente estudio está basado en los resultados obtenidos con 20 cangrejos a pesar de que se recolectaron y transportaron al laboratorio un total de 399 jaibas, tanto con externas maduras como con externas vírgenes. Se decidió transportar al laboratorio tanto a las jaibas con externa madura, como a las que presentaban externa virgen porque había indicios de que algunos ejemplares aparentemente vírgenes habían alcanzado la madurez una vez alojados en el laboratorio (Alvarez, com. pers.), por lo que se deduce entonces que ya habían sido fertilizados en el medio natural. Siguiendo éste lineamiento, se observó que 4 externas presuntamente vírgenes cambiaron de tamaño en menos de dos semanas de haber llegado al laboratorio; no obstante, sus hospederos murieron a los pocos días. Se observó también que los organismos parasitados que presentan externa madura son más difíciles de transportar en comparación con los individuos que tienen externa inmadura o sanos, esto también ha sido observado por Alvarez y Villalobos al trasladar a *Callinectes sapidus* y *C. rathbunae* de diferentes tallas; parasitados con *L. texanus* (com. pers.). Se asume que el parásito representa una carga metabólica extra para el hospedero y que por esta razón, cualquier cambio de temperatura, salinidad o concentración de oxígeno disuelto en el agua, puede rebasar la capacidad de respuesta de la jaiba y al no poder adecuarse a las nuevas condiciones mueren. Robles et al. (2000), encontraron que el consumo de oxígeno de jaibas parasitadas con *L. texanus* maduros fue mayor que en los organismos control, sugiriendo que el parásito representa un costo metabólico significativo para el hospedero.

En todos los casos, las externas sobrevivientes expulsaron racimos de huevecillos; en todos los desoves solo se presentaron 2 tamaños: 142 y 174  $\mu$ .

Yanagimachi (1961a), observó la producción de huevecillos en *Peltogasterella gracilis*, y Høeg y Lützen (1985) mencionan una producción de huevecillos de dos tamaños en *Peltogasterella gracilis* y *Lernaeodiscus porcellanae*.

Høeg y Lützen (1995) establecen que el intervalo de tamaño de los huevecillos de los rizocéfalos está comprendido entre 50 y aproximadamente 400 micras, pero el 90% de las especies investigadas presentan un intervalo de 125 a 175 micras; por lo tanto, las mediciones aquí presentadas se encuentran dentro de dichos límites. Høeg y Lützen (1995), mencionan que el número de huevecillos producidos por los rizocéfalos en cada desove va desde unos pocos cientos como en los pequeños thompsonidos, hasta quizá millones en el gigante *Briarosaccus callosus* que parasita cangrejos litódidos. Para el presente trabajo se cuantificaron cantidades que oscilan entre 8000 y 160000 huevecillos (ver Tabla 1), estos valores se consideran dentro del intervalo esperado para un rizocéfalo de la talla de *L. texanus* en condiciones de laboratorio. No se encontró una relación significativa entre el tamaño de la externa y la cantidad de huevos producidos (Tabla 4). Las externas maduras con las que se trabajó presentaron volúmenes entre 2.4 y 3.6 cm<sup>3</sup>; mientras que los desoves tuvieron tamaños variables que exceden la variación encontrada en el volumen de la externa (Tabla 4, Figs. 5 y 5 a). Asimismo, se observaron externas que desovaron más de una vez y la diferencia entre el número de huevecillos producidos entre uno y otro desove fue de más de 10000 huevecillos/larvas (Tabla 4, Fig. 5 b).

número de jaiba	volumen de externa (en cm <sup>3</sup> )	huevos producidos (en miles)
1	2.5	51000
2	3.5	8000
3	3.0	110000
4	2.5	96000
5	2.7	29800
6	3.6	12800
7	2.4	156000
8	2.5	12960
9	2.7	57860
10	3.1	160000
10	3.1	8067
10	3.1	12000
11	2.8	140000
12	3.0	76800

Tabla 4. Relación existente entre el volumen de las externas y la cantidad de huevos producidos por desove. La externa número 10 produjo tres desoves los cuales distan de ser similares.

En la Figura 5 b, se aprecia claramente el patrón irregular de producción de huevecillos/larvas. Høeg y Lützen (1995) establecen que en pocas especies se ha encontrado una relación directa entre el tamaño de la externa y el número de huevos producidos como en el caso de *Lernaeodiscus porcellanae*, en el que una externa de 3-4 mm expulsa 1000 huevos y una externa de 9-10 mm genera en cada desove 17000. No obstante, estas observaciones se han realizado para especies de aguas del Mar del Norte y zonas de Escandinavia, no precisando cuales especies presentan esta relación.

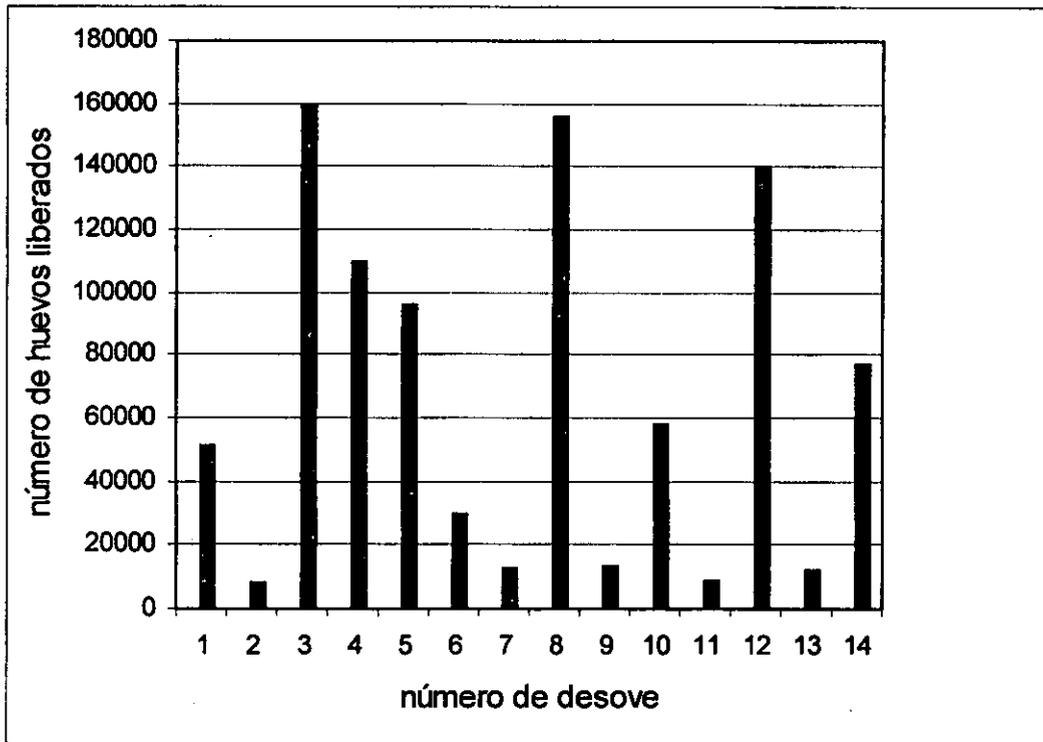


Fig. 5 b. Número de huevos producidos por *L. texanus* parasitando *C. rathbunae* en condiciones de laboratorio. Los desoves 3, 11, y 13 pertenecen a la misma externa.

Reisser y Forward (1991), encontraron que las externas de *Loxothylacus panopaei* expulsan nauplios vivos pero no registran la expulsión de huevos. Así mismo, Walker y Clare (1994), mencionan que en todos sus experimentos se obtuvieron nauplios, pero tampoco establecen la presencia de huevecillos antes de la aparición de las larvas. Alvarez (1993) y Alvarez et al. (1995), no registran la expulsión de huevecillos en los desoves de *L. panopaei* parasitando *Panopeus lacustris* en Florida, EUA. Sin embargo, coincidiendo con este estudio, Alvarez (1993), encuentra tendencias débiles que relacionan el tamaño de la externa de *L. panopaei* con el número de larvas por desove cuando parasita a *Panopeus lacustris*, *Eurypanopeus depressus* y *Rhithropanopeus harrisi*. Walker y Lester

(1998), mencionan que las externas maduras de *Heterosaccus lunatus* expulsan larvas vivas, también señalan que cuando un parásito moría (en los experimentos realizados), la externa era extirpada, los huevos se colocaban en pequeños contenedores y estos eclosionaban a los pocos minutos. Cabe destacar que en los experimentos realizados por estos autores la salinidad fue manipulada hasta obtener resultados favorables.

Høeg y Lützen (1995), mencionan que solo en unas pocas especies de rizocéfalos las externas expulsan nauplios y no huevos, lo cual está estrechamente relacionado con otros cirripedios pero no especifican los experimentos llevados a cabo. En las referencias consultadas se establece que en las externas fecundadas se aprecian claramente cambios de color conforme avanza el desarrollo de los embriones y que éstos van del amarillo claro al café, debido a la presencia o formación de un ojo nauplio en los huevos/larvas. En este trabajo no se observaron dichos cambios, siempre se vió un color amarillo pálido en todas las externas maduras. O'Brien (com. pers.), al trabajar con *L. texanus* parasitando a *C. sapidus* en las costas de Mississippi, encontró que al mantener en obscuridad absoluta a los organismos parasitados siempre se obtienen larvas y no huevos. Por su parte, Høeg (com. pers.) menciona que la expulsión de huevos se debe a que los organismos están sujetos a estrés continuo. No obstante, ambos investigadores han trabajado con organismos de zonas templadas y frías, respectivamente, y no con especies de aguas tropicales. Una serie de observaciones personales indican que cuando hembras grávidas de jaibas, langostinos y acociles son sometidas a cambios bruscos de salinidad o son manipuladas, estas liberan sus masas de huevos no importando el grado de desarrollo de éstos, los cuales ya no eclosionan. En este estudio se esperaría que

los huevecillos expulsados por las externas maduras no fueran viables, no obstante se observó que ocurre la división celular y la mayoría llega a producir larvas.

Con relación al primer estadio larval encontrado, las larvas de ambos sexos presentan las estructuras típicas ya descritas para los estadios de nauplio (Figs. 13-14, 29-38). Høeg y Lützen (1985), quienes realizaron el primer estudio amplio sobre el Orden Rhizocephala, establecen que la larva nauplio I de *Saccullna carcini* (Fig. 66) y *Peltogasterella sulcata* (Fig. 67), presentan un ojo nauplio, un cuerno anterolateral a cada lado, una furca caudal y apéndices antenulares. La diferencia más notable es que en estas larvas la furca caudal es más larga que en *Loxothylacus texanus* aunque no especifican si su figura corresponde a un macho o una hembra nauplio. Para el caso de la primera especie citada, la talla total es 331.25  $\mu$ , la furca caudal mide 61.1 $\mu$  y el cuerno anterolateral presenta 18.2 $\mu$ ; para su ejemplar mostrado de *Peltogasterella sulcata*, los autores tampoco indican el sexo ni el estadio naupliar; no obstante, su talla es 348  $\mu$ , la furca caudal registra 42.4 $\mu$  y el cuerno anterolateral mide 34.3 $\mu$ . Walker y Lester (1998), describen estas mismas estructuras para *Heterosaccus lunatus* (Figs. 68 y 69) en ambos sexos, pero para el estadio de nauplio II, en donde la larva macho presenta una talla de 253 $\mu$ , la furca caudal mide 27.7 $\mu$  y los cuernos anterolaterales miden 18.3 $\mu$ ; las medidas correspondientes para las mismas estructuras de la hembra son 202.4, 25.4 y 13 $\mu$ , respectivamente. Høeg (1992), solo menciona la presencia de un ojo nauplio tripartita y cuernos laterales asociados a glándulas, esto para larvas de *Peltogasterella sulcata*. En las Figuras 29 y 36 se ven las furcas caudales del primer estadio de *L. texanus* para

ambos sexos, estas registraron 23.63 y 15.2 $\mu$ , respectivamente, las cuales son similares en longitud con las de *Heterosaccus lunatus*.

Para el caso de los cuernos anterolaterales (Figs. 30 y 34), las larvas más grandes de *L. texanus* presentan 27.57 $\mu$  y las más chicas 16.9, por lo cual son comparables con los de *S. carcini* y *H. lunatus*, ya que *P. sulcata* presenta una longitud un poco mayor (34.3 $\mu$ ). En cuanto al ojo nauplio, los autores (Høeg y Lützen, 1985, 1995; Walker et al., 1992), solo hacen alusión a éste. Algunos autores como Walker y Clare (1994) y Høeg y Lützen (1995), no encontraron diferencias morfológicas entre sexos para el caso del nauplio I, con excepción del tamaño larval; por lo tanto, las larvas que presentaron un promedio de 320 $\mu$  corresponden a machos y las más chicas (222 $\mu$ ), a hembras (Figs. 13 y 14).

Para el estadio de nauplio II solo se tiene la referencia de *Heterosaccus lunatus* (hembra y macho) (Figs. 68 y 69 respectivamente), citado por Walker y Lester (1998). Sin embargo, las estructuras citadas para el nauplio II, corresponden a un nauplio I como el encontrado para el presente estudio (Figs. 13 y 14).

Walker et al. (1992) presentaron un nauplio IV de *Loxothylacus panopaei* (Fig. 70), que también presenta las mismas estructuras que el estadio II aquí presentado (Figs. 17 y 18). La furca caudal se presenta tan reducida en este estadio como lo encontrado en el presente trabajo (Figs. 40 y 41). Aunado a lo anterior, Høeg y Lützen (1995) no encontraron diferencias morfológicas entre los nauplios de *Briarosaccus tenellus*, *B. callosus*, *Peltogasterella gracilis* y *Lernaeodiscus porcellanae*, con excepción de la talla; para estos autores las larvas más chicas y redondeadas son hembras mientras que las más grandes y alargadas corresponden a machos.

Basándose en las observaciones hechas por diversos autores, se determinó que la siguiente etapa larval observada corresponde a la larva cipris (ver Figs. 23-28 y 71-78) (Høeg y Lützen, 1985; Walker, 1985; Reisser y Forward, 1991; Walker et al., 1992; Walker y Clare, 1994; Høeg, 1995; y Walker y Lester, 1998). Esta larva es totalmente diferente de las larvas nauplio. Posee un caparazón comprimido lateralmente que es más ancho en la parte frontal que en la parte posterior (Figs. 21-28, 60), a diferencia de los estadios anteriores en donde el caparazón presenta una forma poco comprimida dorsoventralmente (Figs. 13-18). En los estadios de nauplio se aprecian un par de anténulas y un par de antenas asociadas a la cabeza (Figs. 13-18) como únicos apéndices de natación. En el caso de las cipris (para ambos sexos), se observan apéndices caminadores pero solo en la parte del tórax; en la parte correspondiente a la cabeza solo se ve un par de antenas modificadas cuyas funciones principales son las de adherirse al hospedero e inyectar el primordio infectivo, en el caso de las hembras, y adherirse y fecundar a la externa virgen, en el caso de las cipris macho (Høeg y Lützen, 1985, 1995).

En el caso de las cipris se observaron dos tamaños:  $326\mu$  para machos y  $228\mu$  para hembras. Este dimorfismo sexual ha sido observado por Høeg (1984), quien señala que en *Sacculina carcini* se da adicionalmente una variación estacional en cuanto a talla, encontrándose que las larvas grandes median en agosto  $278\mu$  y en mayo-junio del siguiente año  $296\mu$ , mientras que las larvas chicas midieron  $244$  y  $260\mu$ , respectivamente. Høeg (1992), menciona que en los rizocéfalos los machos son más grandes que las hembras y que en algunas especies la diferencia entre sexos es marcada. Walker y Lester (1998), encontraron que las cipris de *Heterosaccus lunatus* presentan dos tamaños (205

y 328 $\mu$ ), argumentando que las más chicas son hembras (Fig.76) y las más grandes machos (Fig.75). En el presente trabajo también se encontraron dos tamaños para este estadio, 228 $\mu$  para hembras (Figs. 23 y 25) y 326 $\mu$  para machos (Figs. 24,26-28). En las anténulas de las larvas de ambos tamaños se aprecian aestetascos (estructuras sensoriales localizadas en la porción distal de las antenas, los cuales están más desarrollados en los machos) (Figs. 58, 59, 62 y 63), que comparados con los de *Loxothylacus panopaei* (Walker et al., 1992), presentan una longitud similar. *Heterosaccus lunatus* (Walker y Lester, 1998), tiene estas estructuras aún más desarrolladas. Hasta el momento además de los trabajos de Høeg y Lützen (1985), Høeg (1987) y Høeg y Rybakov (1995-96) no se encontraron más trabajos que hagan alusión a la estructura de las anténulas de los rizocéfalos. Høeg y Rybakov (1995/96), señalan que "comparado con el aumento sobre literatura concerniente al modo de adhesión de las cipris, muy pocos trabajos han empleado microscopio electrónico para examinar las anténulas de las cipris y la mayoría de estos trabajos se refieren a una o dos especies de balanomorfos". Así mismo, establecen que estos estudios enfocan su atención al órgano de adhesión localizado en el tercer segmento de la anténula porque es más importante durante la selección del sustrato y durante la adhesión al hospedero, tal órgano también es visible en las larvas de ambos sexos (Figs. 53, 55,58-60 y 62).

El ojo nauplio (Fig. 31, 35 y 52) está presente en cada uno de los estadios como en la mayoría de las especies de rizocéfalos, salvo en algunas como *Peltogaster paguri*, en donde ningún estadio presenta un ojo nauplio, el cual se asume que ha sido cambiado por un halo que sirve como flotador para compensar el fototropismo en los nauplios (Figs. 73-74, 79-80) (Høeg y Lützen, 1985). Los

apéndices torácicos de *L. texanus* (Figs. 23-28, 60 y 65), son tan largos como en *Sacculina carcini* (Fig. 71) (Høeg y Lützen, 1985) y *Arcturosaccus kussakini* (Fig. 81) (Høeg y Rybakov, 1995/96). En todas las larvas revisadas se observó que los apéndices torácicos se encuentran unidos a una musculatura (Figs. 23-28, 57, 60-61), la cual es muy visible (Figs. 60 y 61, 56, 64), y en ambos sexos se aprecia que guarda la misma proporción con el tamaño del cuerpo. Finalmente las cipris de *Loxothylacus texanus* (ambos sexos), presentan un apéndice caudal (Figs. 24,26, 54 y 60) que es similar en forma y tamaño al presentado por *Arcturosaccus kussakini* (Fig. 81) (Høeg y Rybakov, 1995/96), ya que *Duplorbis* sp. (Fig. 82) y *Cryptogaster cumacel* (Fig. 83) (Høeg y Rybakov, 1995/96), presentan este apéndice de diferente tamaño y forma. En *L. texanus* dicho apéndice está formado por dos espinas y orientado hacia atrás, mientras que en *Duplorbis* sp. también presenta dos espinas pero tienen forma curva hacia delante (Fig. 82); *C. cumacel* tiene un apéndice formado por cuatro espinas y la orientación es hacia abajo (Fig. 83).

Para el presente trabajo se observó que ningún estadio se alimenta; ninguna larva examinada presentó estructuras que indicaran que tienen una función en la alimentación, lo cual confirma que *L. texanus* presenta un desarrollo lecitotrófico. Esta apreciación concuerda con lo citado por Høeg y Lützen (1985), quienes mencionan que “todas las especies de rizocéfalos presentan un desarrollo completamente lecitotrófico, pero que un gran contenido de vitelo proporciona los nutrientes necesarios para completar el desarrollo desde la eclosión hasta la invasión (en el caso de las hembras), o la implantación dentro de una externa (en el caso de los machos)”. Los mismos autores establecen que dentro de las cipris se encuentran grandes células llenas de lípidos, mismas que fueron observadas

en este estadio y más claramente en los estadios de nauplio que en las cipris (Figs. 13-18).

Los diferentes autores establecen que en el Orden Rhizocephala se presentan varios estadios de nauplio antes de pasar a la etapa de cipris. Høeg y Lützen (1985), Walker (1988) y Høeg y Lützen (1995), mencionan que generalmente se presentan cuatro estadios de nauplio. Reisser y Fordward (1991), solo mencionan que "hay un número de estadios de nauplio antes de la larva cipris". Walker y Lester (1998), encontraron cuatro estadios de nauplio en *Loxothylacus panopaei*. Høeg (com. pers.), recientemente argumentó que por lo menos se presentan siete estadios de nauplio para especies de zonas frías antes de pasar al estadio de cipris. En todos los experimentos llevados a cabo en este estudio se observó que la externa madura expulsa huevos, los cuales son capaces de dividirse y eclosionar, atraviesan por dos estadios de nauplio para finalmente alcanzar al estadio de cipris.

En la Figura 84 se presenta el ciclo de vida de *L. texanus* y su hospedero *C. rathbunae*, en el que se aprecia cada uno de los estadios larvales. El desarrollo larval de *L. texanus* desde la expulsión de los huevos hasta eclosionar como cipris se completa en 84 horas. Høeg y Lützen (1995), encontraron que *Sacculina carcini* (parásito de *Carcinus maenas*) completa su desarrollo entre 4 y 5 días en un intervalo de temperatura de 12 a 18°C. En *Sacculina gregaria* este es desconocido (Høeg y Lützen, 1995) y *Loxothylacus panopaei* necesita 2 días para completar su desarrollo, sin embargo estos autores no precisan la temperatura empleada (Tabla 5) (Høeg y Lützen, 1995).

En la literatura relevante los autores hablan de más de dos estadios de nauplio antes de pasar al estadio de cipris; no obstante, en ningún trabajo se

ilustran dichos estadios. En la mayoría de los casos se limitan a mencionar un estadio y establecen que se trata de "los primeros estadios" (Høeg y Lützen, 1985), o "los últimos estadios" (Walker y Lester, 1998). Para el presente estudio se cuenta con material fotográfico y de video sobre cada uno de los aspectos del desarrollo larval de la especie desde la eclosión de la primera larva hasta la etapa de cipris.

hospedero	número de huevos producidos por desove	número de días en alcanzar el estadio de cipris desde la eclosión	temperatura registrada en el periodo de incubación (°C)
<i>Sacculina carcini</i>	114500-288000	14-46	6-18
<i>Sacculina gregaria</i>	¿?	¿?	¿?
<i>Peltogaster paguri</i>	9800-28000	5-10	10-16
<i>Peltogasterella sulcata</i>	¿?	¿?	¿?
<i>Peltogasterella gracilis</i>	¿?	5	13-20
<i>Briarosaccus callosus</i>	¿?	20	6-8
<i>Loxothylacus panopaei</i>	¿?	2	25

Tabla 5. Se desconocen varios aspectos del ciclo de vida de la mayoría de las especies de rizocéfalos (modificado de Høeg y Lützen, 1995).

En cuanto a la proporción sexual, se observan claras variaciones (Tabla 2) entre uno y otro desove, pero no se aprecia una relación que indique la influencia de algún parámetro fisicoquímico para que se produzcan más larvas de un determinado sexo, ya que si esto hubiera ocurrido, al emplear la misma temperatura en todos los experimentos (27°C) se habrían cuantificado en el total de los desoves el predominio de alguno de los sexos. Algún patrón similar habría ocurrido con la salinidad empleada; no obstante, tampoco se observó que al emplear una determinada salinidad (intervalo de 10 a 25 ‰) se produjeran más larvas de un sexo, o que todas las larvas producidas en un desove fueran machos o hembras. Estos resultados sugieren que el sexo de las larvas está determinado

genéticamente y no por factores externos como en el caso de los reptiles, en donde al manipular la temperatura se puede generar un determinado sexo. Yanagimachi (1961a), trabajando con *Peltogasterella gracilis*, encontró que sus desoves estaban constituidos normalmente por hembras o por machos, pero también observó desoves que presentaban ambos sexos, y concluyó que el sexo de las larvas está determinado genéticamente. Ritchie y Høeg (1981), siguieron los desoves de ejemplares de *Lernaeodiscus porcellanae* encontrando que estos organismos liberan alternadamente hembras y machos pero que en la transición de un sexo a otro se producen desoves de ambos sexos. Posteriormente, Lützen (1984) menciona que en algunas especies de zonas templadas la aparición de externas nuevas solo se da en un momento preciso del año. Observó que la proporción sexual era diferente a lo largo del año pero el número de machos aumentaba al aparecer las nuevas externas. Høeg (1984), así como Walker (1985, 1988), encontraron que más del 60% de los desoves de *Sacculina carcini* presentan larvas de ambos sexos. Høeg (1987) encontró en los desoves de *Lernaeodiscus porcellanae* larvas de ambos sexos. Walker (1988) observó que en el Canal Inglés en las poblaciones de *Sacculina carcini* a finales de primavera e inicio de verano, predominan las larvas macho cuando hay un gran porcentaje de externas recién emergidas. Lo anterior tiene una explicación lógica en términos ecológicos. Krebs (1985) y Miller (1994), establecen que las zonas tropicales presentan condiciones estables o con cambios apenas perceptibles a lo largo del tiempo, al contrario de lo que ocurre en zonas templadas en donde cada época del año está bien marcada, por lo cual la influencia de cada época del año es determinante y los cambios ambientales son constantes a través del tiempo.

Se esperaría entonces, que las especies de cangrejos hospederos para rizocéfalos de zonas templadas se reproduzcan en una temporada del año adecuada a sus necesidades, por lo que los parásitos deben sincronizarse para poder parasitar el mayor número de hospederos potenciales. Esta actividad es realizada por las cipris hembra (Høeg y Lützen, 1985, 1995), en un momento en que no se requiere de cipris macho para llevar a cabo la fecundación porque tal vez no están presentes las externas vírgenes. En las siguientes temporadas una vez emergidas dichas externas, solo se requerirá la presencia de larvas cipris macho para fecundarlas y las hembras no tendrán ninguna función, porque los hospederos potenciales aparecerán hasta la siguiente temporada y así sucesivamente. Esto puede explicar lo observado por Yanagimachi (1961a), Ritchie y Høeg (1981) y Lützen (1984), quienes trabajaron con especies de zonas templadas. *C. rathbunae* es una especie que se localiza en zonas tropicales y se reproduce durante gran parte del año. Rocha et al. (1997), establecen que existe un reclutamiento constante de larvas de cangrejos del género *Callinectes* al interior de los ambientes lagunares. Este fenómeno provoca entonces, que a lo largo del tiempo se encuentren hospederos potenciales en los primeros estadios que son los más susceptibles a ser parasitados (Høeg y Lützen, 1985, 1995; Alvarez et al., 1995; Lázaro-Chávez et al., 1996; Alvarez y Calderón, 1996; Alvarez et al., 1999). En este tipo de ambientes se requiere forzosamente la presencia de larvas cipris de ambos sexos, pues mientras las hembras parasitan nuevos reclutas que ingresan a las lagunas, las cipris macho buscan las externas vírgenes emergidas en la misma temporada, lo cual explicaría la aparición de desoves presentando larvas de ambos sexos.

Aunque esta explicación en términos ecológicos interpreta adecuadamente lo que ocurrió con las proporciones sexuales encontradas en este estudio, no existen trabajos ecológicos que aborden el ciclo de vida completo de poblaciones de crustáceos y en particular de cangrejos. Dreux (1994) encontró que los estudios sobre poblaciones animales son escasos y los datos con que se cuenta están incompletos y las únicas series completas de datos son de poblaciones humanas.

Con relación al tamaño de las larvas, se observó que en cada estadio se da un incremento en talla en ambos sexos. Crisp (1986) y Walker (1988), establecen que en los rizocéfalos el aumento en volumen es mínimo entre estadios por presentar un desarrollo completamente lecitotrófico. Høeg y Lützen (1995) mencionan que en la muda del último nauplio a cipris se observa una importante disminución en talla, lo cual no ocurrió en el presente trabajo, ya que las larvas cipris registraron un aumento de tamaño en comparación con el estadio anterior, aunque éste fue de 5 micras para ambos sexos. Las larvas comienzan a eclosionar cuando se emplea una salinidad de 11 ‰ pero al rebasar las 25 ‰ se observa lo mismo que ocurre al usar 11 ‰, es decir, los huevos eclosionan pero las larvas resultantes sobreviven menos de 24 horas. En el intervalo salino de 12 a 24 ‰ y una temperatura del agua de 27°C, el desarrollo larval se completa satisfactoriamente y siempre se observan los mismos estadios larvales.

More (1969), reporta que en áreas del norte del golfo de México y el sureste de Florida, se dan condiciones para que se den brotes de *L. texanus* en poblaciones de *Callinectes sapidus*. Encontró además que en las zonas más salinas del sureste de Texas la incidencia de parasitismo es mayor (5-8%) en el estuario del río Sabine, el porcentaje disminuye (1%) y no encontró organismos

parasitados cerca del río Sabine. Ragan y Matherne (1974), encontraron una prevalencia de 30% de *L. texanus* en salinidades de 24‰ aumentando a 37% en aguas con salinidad promedio de 14‰ y no encontraron organismos parasitados en salinidades menores a 3‰, el hospedero también fue *C. sapidus*. Wardle y Tirpak (1991), llevaron a cabo un estudio sobre un brote infeccioso de *L. texanus* en la bahía de Galveston, Texas, encontrando que las áreas con salinidades entre 10 y 19‰, presentaron una incidencia de infección del 39.2%, mientras que la incidencia en zonas con salinidad entre 20 y 25‰ fue del orden de 38.1% y de 19.5% en zonas con salinidad entre 25 y 32‰. Cabe mencionar que los trabajos antes citados se realizaron en el campo, y confirman que *L. texanus* se desarrolla preferentemente en salinidades mayores a 10‰ pero menores a 25‰. Por otro lado, Walker y Lester (1998) establecen que *Heterosaccus lunatus* es un rizocéfalo cuyo ciclo de vida se lleva a cabo fuera de lagunas costeras y zonas estuarinas ya que persiste en salinidades de 35‰. *L. texanus*, en cambio, es un organismo estuarino exclusivo de aguas cercanas a las desembocaduras de los ríos y todo su ciclo de vida lo debe completar dentro de aguas con salinidades mayores a 10‰ pero menores a 25‰.

Como se sabe, la dinámica de cada cuerpo de agua es diferente, cada laguna costera del golfo de México se comporta de manera distinta de acuerdo a los aportes que recibe de ríos y el flujo de agua marina; así, autores como Raz-Guzmán et al. (1992), Franco (com. pers.) y Rocha (com. pers.), mencionan que en el caso particular del sistema lagunar de Alvarado, existe una marcada heterogeneidad a lo largo del tiempo y el espacio por lo que las condiciones en cuanto a salinidad cambian constantemente. Posiblemente esta condición determina que las larvas de *L. texanus* presenten un desarrollo más abreviado

que otras especies de rizocéfalos para reducir el riesgo de enfrentarse a condiciones cambiantes y desfavorables. Høeg (com. pers.) menciona que existen especies de zonas frías que presentan hasta siete estadios larvales. Los pescadores locales del área de Alvarado, Veracruz, han observado que la incidencia de cangrejos parasitados es mayor cerca de la desembocadura del río Papaloapan y va disminuyendo en dirección al interior de la laguna de Buen País. Villalobos et al. (1966) registraron en época de secas (marzo a mayo), salinidades de hasta 19 ‰ en la desembocadura del río Papaloapan, mientras que simultáneamente se daba un gradiente hasta un mínimo de 3‰ en las lagunas de Buen País y Tlalixcoyan; por otra parte, para la época de lluvias registraron salinidades máximas de 16 ‰ cerca de la desembocadura de Alvarado (Figs. 85 y 86); por lo tanto, se puede decir que *L. texanus* presenta un patrón de dispersión restringido que no va más allá de algunas zonas determinadas dentro de los estuarios. Otra explicación al corto desarrollo larval del parásito es que tal vez las larvas de *L. texanus*, por presentar una cantidad finita de reservas alimenticias, no pueden dirigir su gasto energético en un número mayor de mudas porque al pasar de un estadio a otro, existe un gasto elevado de éste.

Aunado a lo anterior, se observó que los estadios de *L. texanus* no tienen una dispersión amplia, sino que permanecen en un área pequeña y solo presentan movimientos intermitentes. Esto es coherente si se toma en cuenta que tanto estadios juveniles de *C. rathbunae* como de *C. sapidus* se encuentran a lo largo del año en la laguna de Alvarado (Figs. 87 y 88). De esto se desprende que, probablemente, el efecto del parásito es local y distinto para cada estuario.

## CONCLUSIONES

- El rizocéfalo *Loxothylacus texanus* presenta dos estadios de nauplio (nauplio I y nauplio II) antes de pasar a la etapa de cipris.
- Los estadios larvales presentan características morfológicas semejantes a otras especies relacionadas de rizocéfalos resaltando solo la disminución de la furca caudal al pasar del nauplio I al nauplio II.
- *L. texanus* es una especie gonocorística en la que la única diferencia morfológica externa entre sexos es el tamaño en los estadios de nauplio, mientras que en la cipris además de la talla, hay diferencias en los aestetascos.
- El estadio de nauplio I dura 24 horas y el nauplio II tiene una duración de 12 horas.
- El desarrollo es completamente lecitotrófico.
- El desarrollo larval se completa en 60 horas desde la eclosión de las larvas hasta alcanzar el estadio de cipris, y en 84 horas a partir de la expulsión de los huevos.
- El desarrollo larval se completa en un intervalo salino de 12 a 24 ‰; salinidades menores o mayores a este intervalo son inadecuadas para el desarrollo del parásito.

- Daugherty, F. M. 1952. The blue crab investigation, 1949-50. *Texas Journal of Science* 4 :77-84.
- De Vries, M. C., D. Rittschof and R. B. Forward. 1989. Response by rhizocephalan-parasitized crabs to analogues of crab larval-release pheromones. *Journal of Crustacean Biology* 9(4):517-524.
- Dreux, P. 1994. *Introducción a la Ecología*. Ed. Alianza, Madrid, España. pp 99-102.
- Eckert, R., D. Randall y Augustine, G. 1990. *Fisiología Animal*. 3ª edición, Ed. Interamericana-McGraw-Hill, España. pp 331-340.
- Hines, A. H., F. Alvarez and S. A. Reed. 1997. Introduced and native populations of a marine parasitic castrator: variation in prevalence of the Rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* in xanthid crabs. *Bulletin of Marine Science* 61(2):197-214.
- Hochberg, R. J., T. M. Bert, P. Steele, and S. D. Brown. 1992. Parasitization of *Loxothylacus texanus* on *Callinectes sapidus*: aspects of population biology and effects on host morphology. *Bulletin of Marine Science* 50:117-132.
- Høeg, J. T. 1984. Size and settling behaviour in male and female cypris larvae of the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (76):145-156.
- Høeg, J. T. 1985. Cypris settlement, kentrogon formation and host invasion in the parasitic barnacle *Lernaeodiscus porcellanae* (Müller) (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Acta Zoologica* 66(1):1-45.
- Høeg, J. T. and J. Lützen. 1985. *Crustacea Rhizocephala, Marine Invertebrates of Scandinavia*, Norwegian University Press, Norway. Vol 6, 92p.
- Høeg, J. T. 1987. Male cypris metamorphosis and a new male larval form, the trichogon, in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 317:47-63.
- Høeg, J. T. 1987. The relation between cypris ultrastructure and metamorphosis in male and female *Sacculina carcini* (Crustacea, Cirripedia). *Zoomorphology* 107:299-311.
- Høeg, J. T. 1991. Functional and Evolutionary Aspects of the Sexual System in the Rhizocephala (Thecostraca: Cirripedia). Eds. R. Bauer and J. Martin. *Crustacean Sexual Biology*. New York, Columbia University Press. pp 208-227.
- Høeg, J. T. 1992. *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Crustacea*. Ed. Wiley-Liss. Incorporation. Vol 9, pp 313-345.

Høeg, J. T. and J. Lützen. 1995. Life cycle and reproduction in the Cirripedia Rhizocephala. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review* 33:427-485.

Høeg, J. T. and V. A. Rybakov. 1995-96. Cypris ultrastructure in *Arcturosaccus kussakini* (Rhizocephala) and the homology of setae on the fourth antennular segment in Rhizocephalan and Thoracican cyprids. *Zoologischer Anzeiger* 234:241-251.

Huner, J. V., J. G. Kowalczyk and J. W. Avault. 1978. Postmolt calcification in subadult red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard) (Decapoda: Cambaridae). *Crustaceana* 34(3):275-280.

INEGI. 1988. Síntesis geográfica, nomenclatura y anexo cartográfico del estado de Veracruz, México. pp29-32.

Krebs, C. J. 1985. *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. 2ª edición. Ed. Harla, México, D. F. pp 168-171, 260-263.

Kurata, H. and K. Midorykawa. 1975. Larvae of Brachyura of Arasaki, Samgami Bay, swimming crabs of the subfamily Portunus. *Biological Bulletin* 4:8-39.

Lankford, R. R. 1977. Coastal lagoons of México. Their origin and classification. Ed. Academic Press Incorporation. New York. pp 182-215.

Lázaro-Chávez, E., F. Alvarez and C. Rosas. 1996. Records of *Loxothylacus texanus* (Cirripedia: Rhizocephala) parasitizing the blue crab *Callinectes sapidus* in Tamiahua Lagoon, México. *Journal of Crustacean Biology* 16(1):105-110.

Lorán, R. M., A. J. Valdez y F. Escudero. 1993. Algunos aspectos poblacionales de las jaibas *Callinectes spp.* en lagunas de Alvarado, Veracruz. *Ciencia Pesquera* 10:15-32.

Lützen, J. 1984. Growth, reproduction and life span in *Sacculina carcini* Thompson (Cirripedia: Rhizocephala) in the Isefjord, Denmark. *Sarsia* 69:91-106.

Lützen, J. 1985. Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia) from the deep sea. *Galathea Reports* 16: 99-112.

McConnaughey, H. B. 1974. *Introducción a la Biología Marina*. Ed Acribia. Zaragoza, España. pp 7-8, 132-136.

Miller, G. T. 1994. *Ecología y Medio Ambiente*. Ed. Grupo Editorial Iberoamericana, S.a de C.v, México, D. F. pp 164-167.

More, W. R. 1969. A contribution to the biology of the blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) in Texas, with a description of the fishery. Texas Parks and Wildlife Department, Technical Series 1:1-31.

- Mueller, M. P. 1991. Estudio sobre la abundancia y distribución de las jaibas (*Callinectes* spp) en seis cuerpos de agua costeros del estado de Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, 80 p.
- Nielsen, S. O. 1970. The effects of the rhizocephalan parasites *Peltogaster paguri* Rathke and *Gemmosacus sulcatus* (Lilljeborg) on five species of paguridan hosts (Crustacea: Decapoda). *Sarsia* 42:17-32.
- O'Brien, J. and P. Van Wyk. 1984. Effects of crustacean parasitic castrators (epicaridean isopods and rhizocephalan barnacles) on growth of crustacean hosts. *Crustacean Issues* 3:191-218.
- Parra, A. C. 1993. Descripción de las primeras zoeas de *Uca* (Minuca), *Rapax rapax* (Smith), *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) y *Sesarma* (Sesarma) *reticulatum* (Say) (Crustacea: Brachyura) del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 57p.
- Park, J. 1969. A preliminary study of the blue crabs in Biscayne Bay. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 32:12-20.
- Ragan, J. G. and B. A. Matherne. 1974. Studies of *Loxothylacus texanus*. Proceedings of the 1974 Gulf Coast Regional Symposium on Diseases of Aquatic Animals. pp 185-203.
- Ramírez, G. M. S. 1988. Investigación biológico-pesquera para la obtención de jaiba suave *Callinectes sapidus* en Alvarado, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 34 p.
- Ramírez, G. J. y T. I. Hernández. 1990. Obtención de jaiba suave *Callinectes* spp. en flotadores de madera en Alvarado, Veracruz. Secretaría de Pesca, México. 22 p.
- Raz-Guzmán, A., A. J. Sánchez y L. A. Soto. 1992. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros (Crustacea) de la laguna de Alvarado, Veracruz, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 51p.
- Reinhard, G. E. 1950. An analysis of the effects of a sacculinid parasite on the external morphology of *Callinectes sapidus* Rathbun. *Biology Bulletin* 98:277-288.
- Reinhard, G. E. 1956. Parasitological reviews (Parasitic Castration of Crustacea). *Parasitology* 5:79-107.
- Reisser, C. E. and R. B. Forward, Jr. 1991. Effect of salinity on osmoregulation and survival of a Rhizocephalan parasite, *Loxothylacus panopaei*, and its crab host, *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuaries* 14(1):102-106.

Ritchie, L. E. and J. T. Høeg. 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. *Journal of Crustacean Biology* 1(3):334-347.

Robles, R., F. Alvarez and G. Alcaraz. 2000. Lack of effects of *Loxothylacus texanus* on osmoregulatory capability of *Callinectes rathbunae*. Abstract. The Crustacean Society 2000 Summer Meeting.

Rocha, A., S. Cházaro y H. Vázquez. 1997. Producción de jaiba suave: una alternativa en el manejo de la pesquería. *Informar* (41): 21-23.

Ruiz, M. F. 1978. Recursos Pesqueros de las Costas de México. Ed. LIMUSA, México, D.F., pp 63-65.

Secretaría de Pesca. 1994a. Desarrollo científico y tecnológico del cultivo de la langosta de agua dulce *Cherax quadricarinatus*. Convenio Sepesca/UAMI, México, D.F., 87 p.

Secretaría de Pesca. 1994b. Biotecnología para el cultivo de la jaiba. Convenio Sepesca/UNAM, México, D. F., 95 p.

Travis, D. F. 1965. The deposition of skeletal structures in the crustacea. *Acta Histochemical*. 20:193-222.

Vázquez, L. H. 1996. Cultivo de las jaibas *Callinectes sapidus*, *C. similis* y *C. rathbunae* bajo condiciones de laboratorio. Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 67 p.

Villalobos, F. A., C. J. Suarez, S. Gómez, G. De la Lanza, M. Acevez, F. Manrique and J. Cabrera. 1966. Considerations on the hydrography and productivity of Alvarado Lagoon, Veracruz, México. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute, nineteenth annual session*. pp75-85.

Walker, G. 1985. The cypris larvae of *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93:131-145.

Walker, G. 1988. Observations on the larval development of *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68:377-390.

Walker, G., A. S. Clare, D. Rittschof and D. Mensching. 1992. Aspects of the life-cycle of *Loxothylacus panopaei* (Gissler), a sacculinid parasite of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): a laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157:181-193.

Walker, G. and A. S. Clare. 1994. The effect of salinity on the development of *Loxothylacus panopaei* larvae (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Estuaries* 17 (1b): 276-282.

Walker, G. and J. G. Lester. 1998. Effect of salinity on development of larvae of *Heterosaccus lunatus* (Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Crustacean Biology* 18(4):650-655.

Wardle, W. J. and A. J. Tirpak. 1991. Occurrence and distribution of an outbreak of infection of *Loxothylacus texanus* (Rhizocephala) in blue crabs in Galveston Bay, Texas, with special reference to size and coloration of the parasite's external reproductive structures. *Journal of Crustacean Biology* 11:553-560.

Williams, A. B. 1974. The swimming crabs of the genus *Callinectes*. *Fishery Bulletin* 72 (3):685-798.

Williams, A. B. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. 550 p.

Yanagimachi, R. 1961a. Studies on the sexual organisation of the Rhizocephala. III. The mode of sex-determination in *Peltogasterella*. *Biology Bulletin* 120:272-283.

Yanagimachi, R. 1961b. The use of cetyl alcohol in the rearing of the rhizocephalan larvae. *Crustaceana* 1:37-39.

Yanagimachi, R. 1961c. The life-cycle of *Peltogasterella* (Cirripedia, Rhizocephala). *Crustaceana* 2:183-186.

# FIGURAS

**LAMINA 2 (Figs. 13-20)**

Fig.13. Larva hembra nauplio I, se aprecian claramente el ojo nauplio (on), un par de cuernos anterolaterales (cal), un par de anténulas (ant) y una furca caudal compuesta por dos espinas (fc).

Fig.14. Larva macho nauplio I, se observan las mismas estructuras que en la figura anterior.

Fig.15. Hembra nauplio I en proceso de muda (vista dorsal).

Fig.16. Macho nauplio I en proceso de muda (vista lateral).

Figs.17 y 18. Hembra y macho nauplio II respectivamente, en este momento las larvas tienen 24 horas de haber nacido.

Fig.19. Hembra nauplio II en proceso de muda, se puede apreciar que los apéndices torácicos (ap) están aún dentro del viejo caparazón, también se observan las anténulas (ant) del nauplio II.

Fig. 20. Macho nauplio II en estado avanzado de muda, los apéndices torácicos (apt) han comenzado a salir del viejo caparazón.

### LAMINA 3 (Figs. 21-28)

Fig. 21. Larva hembra nauplio II en proceso de muda.

Fig. 22. Cipris macho recién mudado, se puede apreciar una gran anténula (ant) en la parte anterior.

Figs. 23 y 25. Cipris hembras, se puede apreciar que las hembras son más pequeñas que los machos y del mismo modo se aprecia que sus anténulas (ant) están más reducidas.

Figs. 24, 26, 27 y 28. Larvas cipris machos, se observan claramente un ojo nauplio (on), un par de anténulas (ant) en la parte anterior y en la parte posterior se aprecian apéndices torácicos (apt) unidos a una musculatura (mus), más al extremo posterior se ve un par de apéndices caudales (apc). Notese el gran tamaño de éstas larvas en comparación con las hembras (en la Figura 26 se aprecia además un aestetasco (aeste)).

**LAMINA 4 (Figs. 29-31)**

**Fig. 29.** Extremo posterior de una larva macho nauplio I. Se observa una furca caudal (fc) compuesta por dos espinas.

**Fig. 30.** Extremo anterior de una larva macho nauplio I. Se puede ver un cuerno anterolateral (cal) el cual muestra una espina en el extremo.

**Fig. 31.** Ojo nauplio de una larva macho nauplio I. Notense varias setas alrededor del ojo.

LAMINA 5 (Figs. 32 y 33)

Fig. 32. Antena (an) de una larva nauplio I macho.

Fig. 33. Anténula (ant) de una larva nauplio I macho.

**LAMINA 6 (Figs. 34-38)**

**Fig. 34.** Cuerno anterolateral (cal) de una larva nauplio I hembra.

**Fig. 35.** Ojo nauplio (on) de una larva hembra nauplio I.

**Fig. 36.** Parte posterior de una larva hembra nauplio I. Se aprecian claramente las espinas que componen la furca caudal (fc).

**Figs. 37 y 38.** Antena (an) y anténula (ant) de una larva hembra nauplio I respectivamente.

**LAMINA 7 (Figs. 39-41)**

Fig. 39. Cuerno anterolateral (cal) de un macho nauplio II, se aprecia una espina en su extremo igual que en el estadio anterior (Fig. 30).

Fig. 40. Furca caudal (fc) de una larva macho nauplio II, las espinas que la componen están muy reducidas (vista dorsal).

Fig. 41. Furca caudal (fc) de un nauplio macho II, las espinas fueron tomadas por la parte ventral.

**LAMINA 8 (Figs. 42 y 43)**

**Figs. 42 y 43. Se observan setas en la parte frontal de un macho nauplio II.**

LAMINA 9 (Fig. 44)

Fig. 44. Anténula (ant) y antena (an) de un macho nauplio II.

**LAMINA 10 (Figs. 45-48)**

**Fig. 45. Cuerno anterolateral (cal) de una hembra nauplio II.**

**Fig. 46. Ojo nauplio (on) de una hembra nauplio II.**

**Fig. 47. Furca caudal (fc) de una hembra nauplio II.**

**Fig. 48. Anténula (ant) de nauplio II hembra.**

**LAMINA 11 (Figs. 49-51)**

Fig. 49. Nauplio II, hembra en proceso avanzado de muda a larva cipris. Se ven tanto los apéndices torácicos (apt) como los apéndices propios del nauplio II.

Fig. 50. Apéndices torácicos (apt) y apéndices caudales (apc) aún dentro del viejo caparazón.

Fig. 51. Apéndices propios del nauplio II.

LAMINA 12 (Figs. 52-55)

Fig. 52. Ojo de cipris macho (on). Observese la gran cantidad de puntos negros que lo componen.

Figs. 53 y 55. Anténulas (ant) de larva macho cipris.

Fig. 54. Apéndices caudales (apc) de una larva cipris macho.

LAMINA 13 (Figs. 56-59)

Fig. 56. Musculatura (mus) a la cual se unen los apéndices torácicos (apt) de las larvas cipris, la presente fotografía pertenece a una larva macho.

Fig. 57. Apéndices torácicos de (apt) una larva macho cipris.

Figs. 58 y 59. Aestetascos (aeste) de cipris macho.

**LAMINA 14 (Figs. 60-62)**

Fig. 60. Larva cipris hembra, se distinguen el ojo nauplio (on), anténulas (ant), aestetascos (aeste), musculatura (mus), apéndices torácicos (apt), y los apéndices caudales (apc).

Figs. 61 y 62. Se observan mejor los apéndices caudales (apc) y los aestetascos (aeste), respectivamente (hembra cipris).

**LAMINA 15 (Figs. 63-65)**

**Fig. 63.** Anténula (ant) de cipris hembra mostrando claramente los aestetascos (aeste).

**Fig. 64.** Musculatura (mus) a la que se insertan los apéndices torácicos (apt), (hembra cipris).

**Fig. 65.** Apéndices torácicos (apt) y apéndices caudales (apc) de hembra cipris.



Fig. 66. Nauplio de *Sacculina carcini*, se aprecian un ojo nauplio (on), anténulas (ant), cuernos anterolaterales (cal), antenas (an) y una furca caudal (fc). Modificado de Høeg y Lützen (1985).

Fig. 67. Nauplio de *Peltogasterella sulcata*, los autores no establecen el sexo de la larva. Se aprecian las mismas estructuras que en la figura anterior. Modificado de Høeg y Lützen (1985).

Fig. 68. Nauplio macho y Fig. 69. Nauplio hembra de *Heterosaccus lunatus*. Se observa que ambas larvas muestran las mismas estructuras, es decir, un ojo nauplio (on), cuernos anterolaterales (cal), anténulas (ant), antenas (an) y una furca caudal. Solo se diferencian por el tamaño. Modificado de Walker y Lester (1998).

Fig. 70. Nauplio IV de *Loxothylacus panopaei*, notese su gran parecido con el nauplio II encontrado en el presente trabajo (Figs. 13 y 14). Modificado de Walker et al. (1992).

Fig. 71. Cipris de *Sacculina carcini*. Se aprecian la musculatura (mus), un ojo nauplio (on), un apéndice caudal (apc), así como apéndices torácicos (apt), no se observan las anténulas, los autores no establecen si se trata de una larva macho o hembra. Modificado de Høeg y Lützen (1985).

Fig. 72. Cipris de *Peltogasterella sulcata*. Observese que el ojo es más pequeño que en *S. carcini*, los autores no establecen el sexo de la larva. Modificado de Høeg y Lützen (1985).

Fig. 73. Cipris de *Peltogaster paguri* macho y Fig. 74. Cipris de *P. paguri* hembra. Nótese la ausencia de ojo nauplio, solo se aprecian los apéndices torácicos y la musculatura asociada a estos, el macho es más alargado y grande mientras que la hembra es más chica y redondeada. Modificado de Høeg y Lützen (1985).

Fig. 75. Cipris de *Heterosaccus lunatus* macho, en el que se aprecian unas anténulas muy robustas (ant), aestetascos (aeste) y apéndices torácicos muy reducidos (apt). A la derecha (Fig. 76), se aprecia una hembra de la misma especie mostrando unas anténulas (ant) menos vigorosas que las del macho, también se muestra un apéndice caudal (apc), el cual no es visible en el macho. Modificado de Walker y Lester (1998).

Fig. 77. Cipris macho de *Loxothylacus panopaei*; se observan anténulas (ant) enormes en comparación con las de la hembra así mismo se observa un apéndice caudal (apc) más grande. Modificado de Høeg y Lützen, 1985.

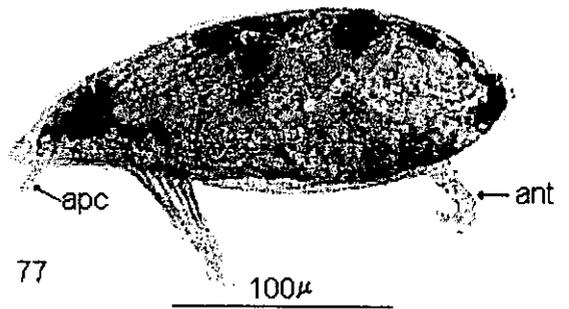
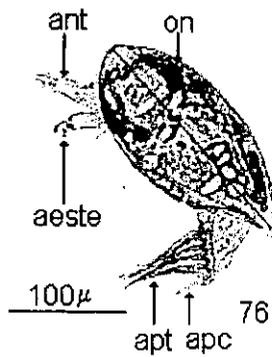
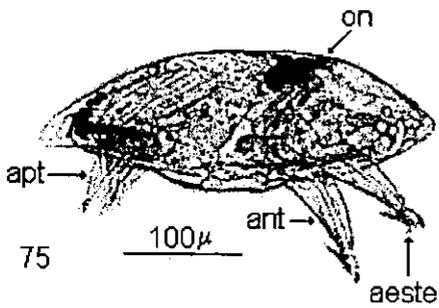
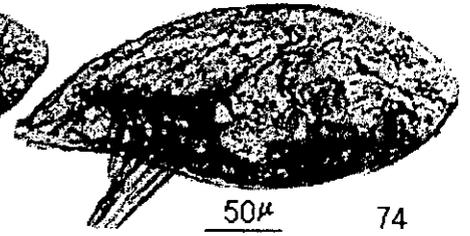
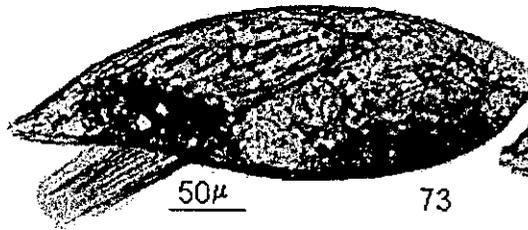
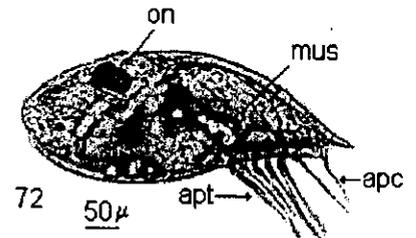
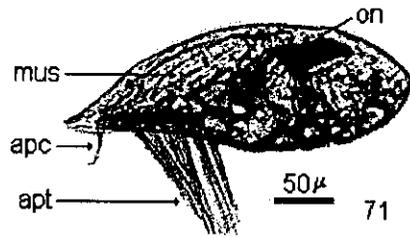
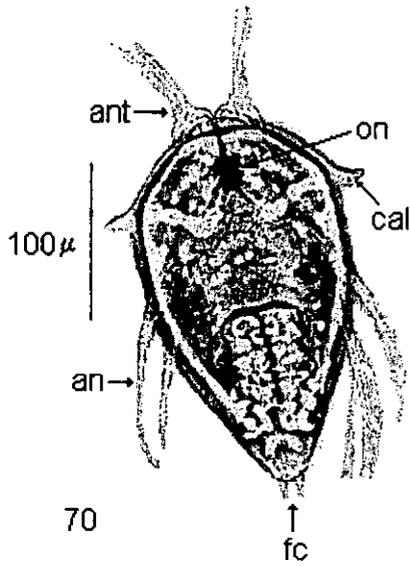
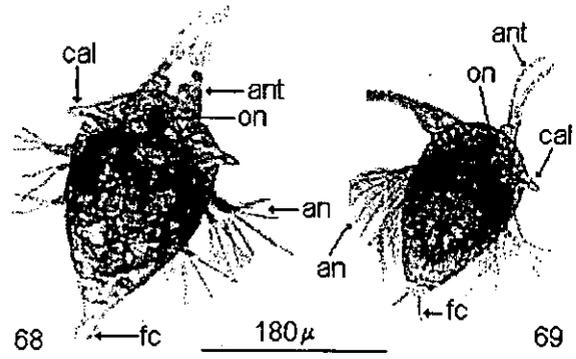
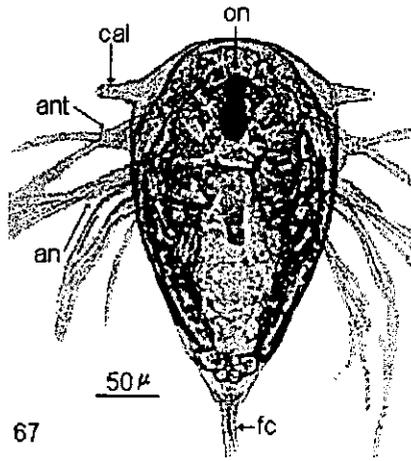
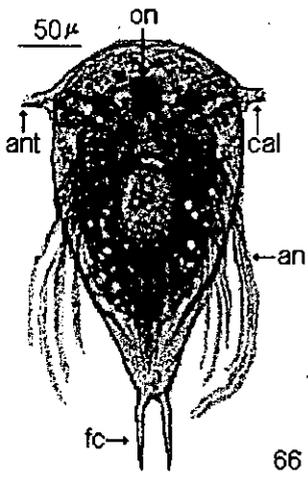
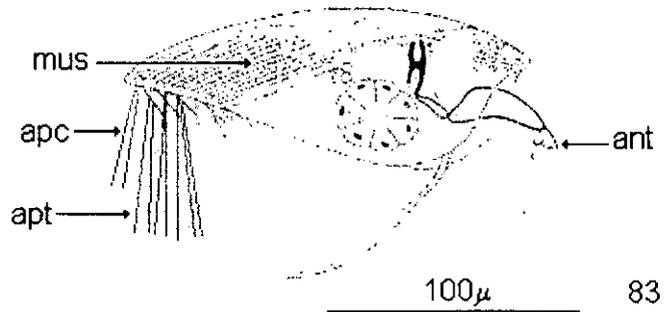
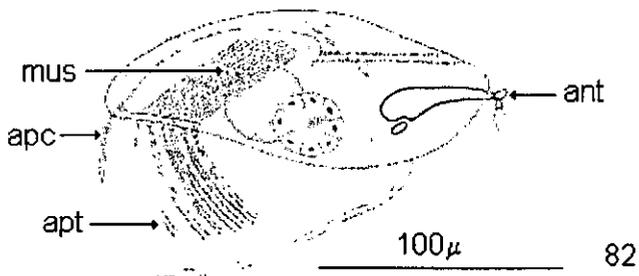
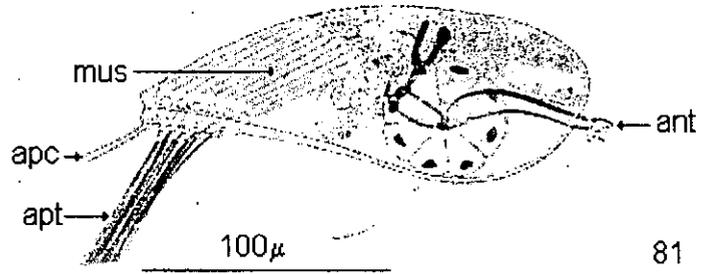
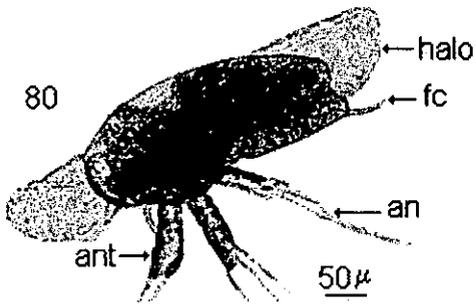
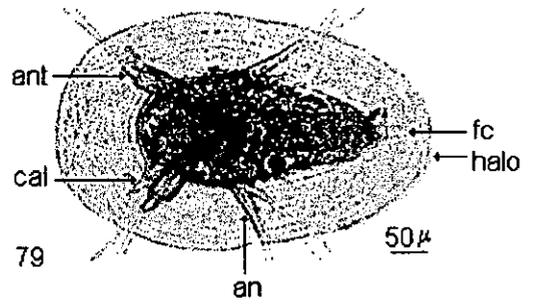
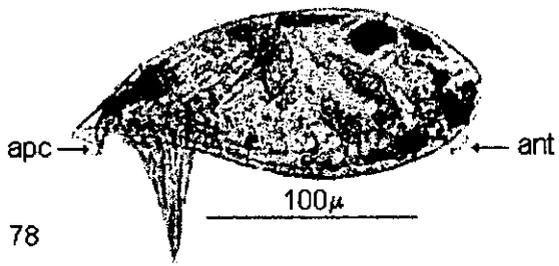


Fig. 78. Cipris hembra de *Loxothylacus panopaei*; se aprecia que tanto las anténulas (ant) como el apéndice caudal (apc) son más pequeños que en el macho. Modificado de Hoeg y Lützen, 1985.

Fig. 79. Ultimo nauplio de *Peltogaster paguri* en vista dorsal. En primer lugar se aprecia un gran collarín o halo que sirve a la larva como flotador para compensar la ausencia de un ojo nauplio y poder mantenerse en la columna de agua, se observan también las otras estructuras típicas del nauplio. Fig. 80. vista lateral del mismo nauplio en la que se puede apreciar la furca caudal (fc), el halo, anténulas (ant) y las antenas (an). Modificado de Høeg y Lützen, 1985.

Fig. 81. Vista lateral de una larva cipris de *Arcturossacus kussakini*. Se puede apreciar que tanto el apéndice caudal (apc), como los apéndices torácicos (apt), son similares a las estructuras correspondientes de *L. texanus* (Figs. 23-28). Modificado de Høeg y Rybakov, 1995-96.

Fig. 82. Larva cipris de *Duplorbis* sp en vista lateral (izquierda), el apéndice caudal (apc) se encuentra orientado hacia delante, en tanto que en *Cryptogaster cumacei* (Fig. 83), este apéndice se orienta en línea recta hacia abajo como en *L. texanus* , no obstante en *C. cumacei*, se encuentra formado por cuatro setas. Modificado de Høeg y Rybakov, 1995-96.



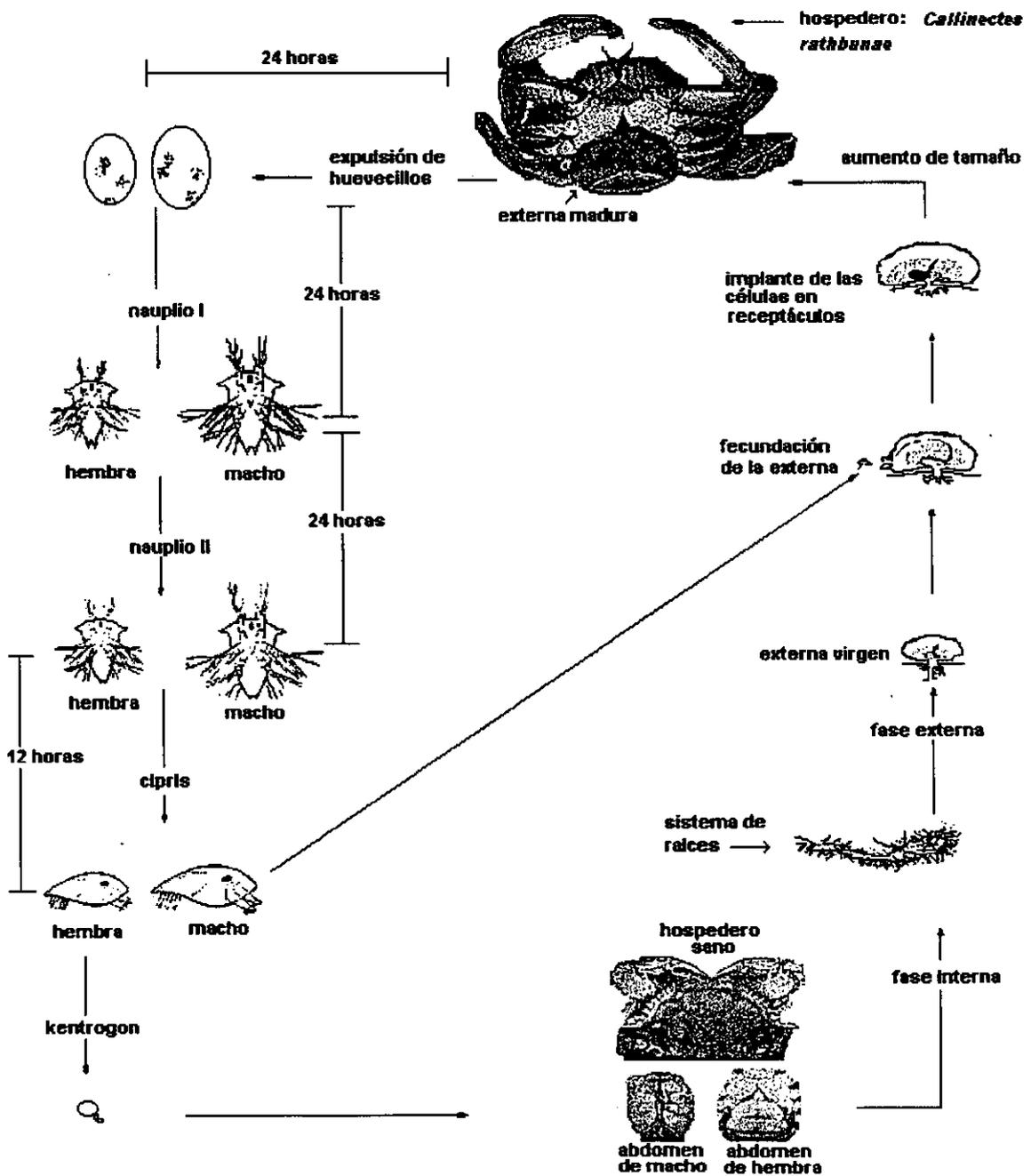


Fig. 84. Ciclo de vida propuesto para *L. texanus* y su hospedero *C. rathbunae*.

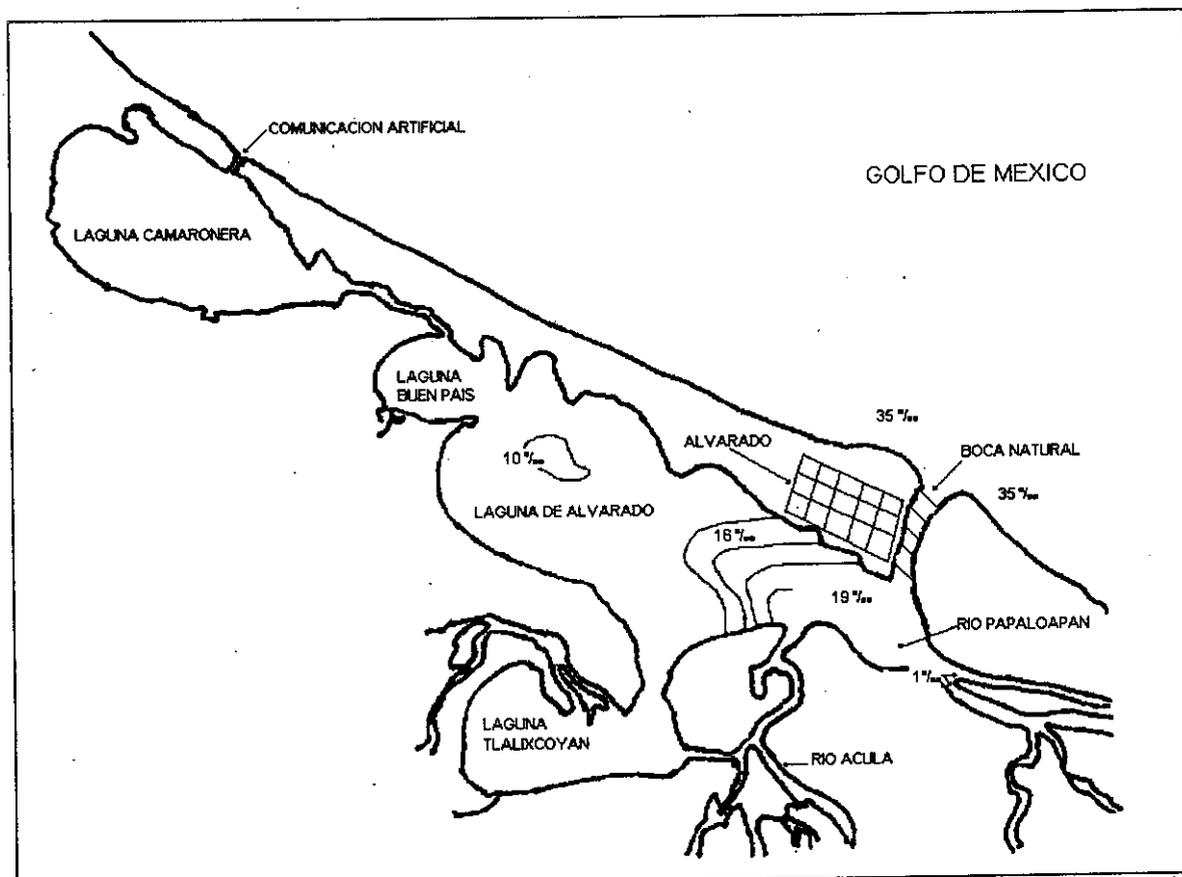


Fig. 85. Salinidades registradas en época de secas en la laguna Camaronera. Cerca de la desembocadura natural se observan las mayores salinidades, a medida que el agua marina avanza hacia laguna Buen País, la salinidad disminuye hasta cerca de  $10\text{‰}$  (tomado y modificado de Villalobos et al., 1966).



Fig. 86. En la época de lluvias, la salinidad disminuye hasta alcanzar valores menores a  $1\text{‰}$  en los subsistemas Camaronera y Buen Pais, mientras que las salinidades mayores ( $16\text{-}17\text{‰}$ ), se registran en las áreas cercanas a la desembocadura natural por la influencia de esta.



Fig. 87. Principales zonas de pesca de jaiba dentro del sistema lagunar de Alvarado a lo largo del año (marcadas en rectángulos). En círculos se muestran las áreas en donde se han recolectado en mayor número organismos parasitados con *L. texanus*. Se observa que la incidencia de organismos parasitados es mayor en las zonas de mayor salinidad (ver Figs. 85 y 86).

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

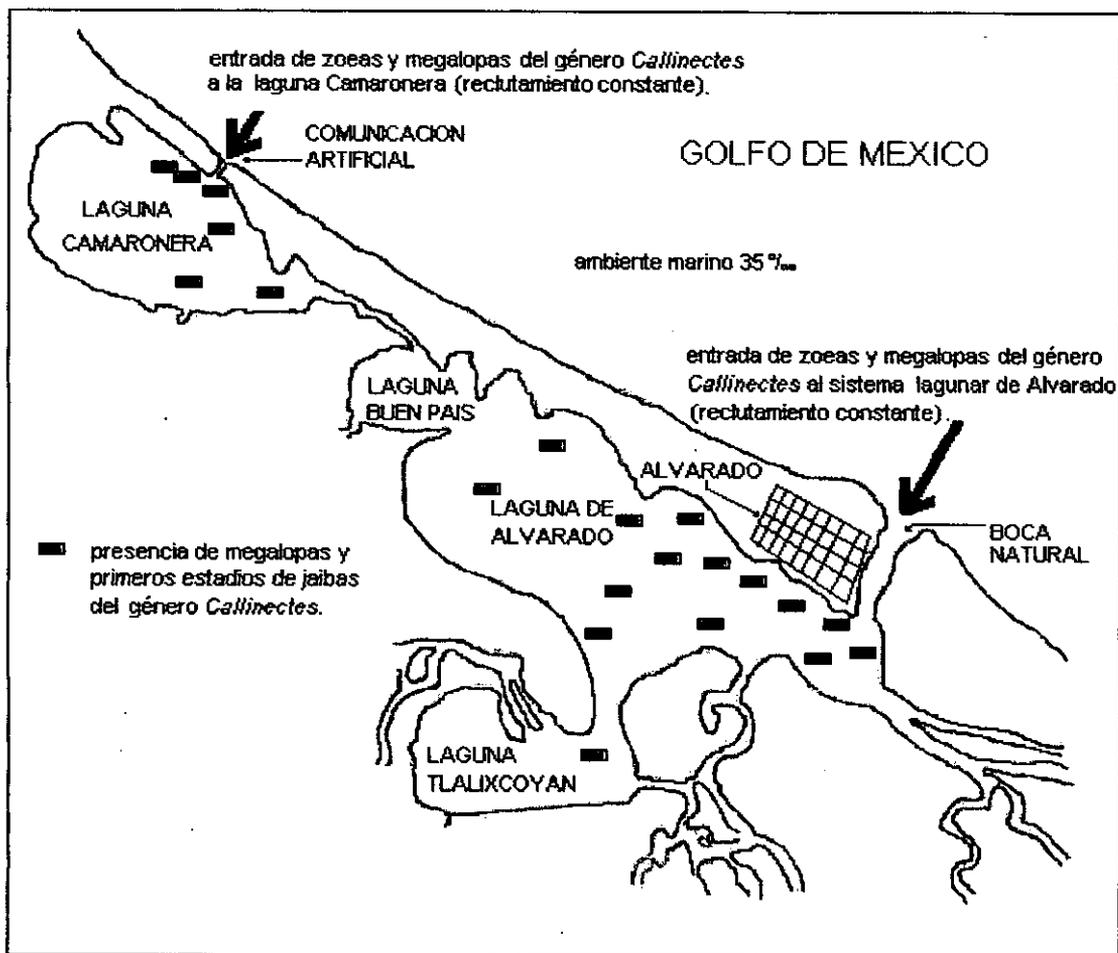


Fig. 88. El mayor aporte de larvas del género *Callinectes* al sistema lagunar de Alvarado, se da a través de la boca natural de Alvarado, mientras que una cantidad mucho menor de larvas ingresa por la comunicación artificial del sistema localizada en el subsistema Camaronera. El reclutamiento larval es constante a lo largo del año (Rocha et al., 1997).