



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**FECUNDIDAD DE CUATRO ESPECIES DE  
ISÓPODOS EPICARIDEOS DE LA COSTA CENTRO -  
SUR DE QUINTANA ROO, MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I O L O G O  
P R E S E N T A:**

**JORGE LUIS RIOS FLORES**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. RAMIRO ROMÁN CONTRERAS  
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

## Hoja de Datos del Jurado

### 1. Datos del alumno

Rios  
Flores  
Jorge Luis  
56 31 74 83  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de ciencias  
Biología  
301262297

### 2. Datos del tutor

Dr.  
Ramiro  
Román  
Contreras

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Fernando  
Álvarez  
Noguera

### 4. Datos del sinodal 2

Dr.  
José Luis  
Villalobos  
Hiriart

### 5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Jesús  
Romero  
Rodríguez

### 6. Datos del sinodal 4

Dra.  
Ana Margarita  
Hermoso  
Salazar

### 7. Datos del trabajo escrito

Fecundidad de cuatro especies de isópodos epicarideos de la costa centro – sur de Quintana Roo, México.

62 p  
2015

## **Dedicatoria**

A mis padres, José Luis y Ana, por siempre estar al tanto de mí, y por apoyarme incondicionalmente al decidir estudiar esta carrera.

A mis hermanos, Ana Luisa, Miguel Angel y David aunque tenemos pequeñas diferencias nos mantenemos unidos en lo más importante de nuestras vidas, nuestros padres, gracias por estar presentes.

A todos los familiares que han estado pendientes de mí y de toda la familia apoyándonos en todo momento. Gracias!

## **AGRADECIMIENTOS**

La realización del presente estudio no hubiera sido posible sin la colaboración de diversas personas, a quienes deseo manifestar mi reconocimiento y más profundo agradecimiento.

Al Dr. Ramiro Román Contreras por dedicarme su apoyo y paciencia para dirigir el presente trabajo, por las numerosas revisiones, correcciones, comentarios y sugerencias que enriquecieron esta tesis.

A los Integrantes del jurado: Dr. Fernando Álvarez Noguera, Dr. José Luis Villalobos Hiriart, Dr. Jesús Romero Rodríguez y Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar por las sugerencias y comentarios que enriquecieron el estudio.

Al M. en C. Mario Martínez Mayén (Laboratorio de Carcinoparasitología del ICMyL) por los comentarios, sugerencias y palabras de aliento durante la realización de esta investigación.

Al Dr. Manuel Ayón Parente (Laboratorio de Invertebrados Marinos, ICMyL – Mazatlán) por el apoyo en la identificación de algunos hospederos.

A las autoridades del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología que mediante al programa 136 - ICMyL, por las facilidades y apoyo otorgado para el desarrollo del presente trabajo.

A la Dirección General de Vida Silvestre de la SEMARNAP, por el permiso otorgado para la recolección del material biológico en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, y a su personal por las facilidades prestadas durante la realización de los muestreos.

Al Técnico Académico J. Andrés Reda Deara (Estación El Carmen – ICMYL), por su incomparable ayuda durante los muestreos y separación del material biológico.

A mis amigos de la facultad, con los cuales he tenido momentos muy gratos y me han enseñado a ver la vida de otra manera: Caro, Diana, Eugenia, Juanito, Mayra, Moffin y Susana; gracias por su ayuda en todo momento y por aceptarme como soy.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN.....</b>	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>4</b>
<b>ANTECEDENTES.....</b>	<b>10</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>13</b>
<b>ÁREA DE ESTUDIO.....</b>	<b>14</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODO.....</b>	<b>16</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>22</b>
Fecundidad.....	22
Relación entre la talla del parásito y talla del hospedero.....	27
Incremento en la talla del huevo y talla promedio de la larva epicaridium.....	30
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>31</b>
Fecundidad.....	31
Relación entre la talla del parásito y talla del hospedero .....	34
Incremento en la talla del huevo y talla promedio de la larva epicaridium.....	35
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>41</b>
<b>ANEXO FOTOGRAFICO.....</b>	<b>42</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>44</b>

## Resumen

El presente estudio tiene como objetivo generar información sobre la biología reproductiva, especialmente la fecundidad de *Bopyrinella thorii* y *Pseudionella markhami*, parásitos branquiales de *Thor manningi* y *Pagurus stimpsoni*; y de *Metaphrixus carolii* y *Diplophryxus siankaanensis*, parásitos abdominales de *Hippolyte zostericola* y *Cuapetes americanus*, respectivamente, de material procedente de Bahía de la Ascensión, Bahía del Espíritu Santo y laguna arrecifal de Mahahual, Quintana Roo, México.

Para alcanzar el objetivo se colectaron 1,239 camarones carideos y 187 cangrejos ermitaños parasitados, de los cuales solamente en 269 hospederos se ubicaron parásitos con huevos. La fecundidad promedio en las hembras de *P. markhami* fue de  $(223 \pm 210)$ ; en *B. thorii*  $(244 \pm 152)$ ; en *D. siankaanensis*  $(458 \pm 447)$ ; y en *M. carolii*  $(775 \pm 378)$ , siendo esta última la de mayor fecundidad promedio, mientras que *P. markhami* resultó ser la especie menos fecunda.

La relación entre la fecundidad y la talla de los parásitos fue positiva y significativa para el caso de *P. markhami* y *B. thorii*, ( $F_{(1,55)} = 336.8$ ;  $r^2 = 0.74$ ;  $P < 0.05$  y  $F_{(1,58)} = 61.9$ ;  $r^2 = 0.418$ ;  $P < 0.05$ , respectivamente); mientras que en *D. siankaanensis* y *M. carolii* no se observó relación aparente entre la fecundidad y talla de las hembras ( $F_{(1,25)} = 0.98$ ;  $r^2 = 0.33$ ;  $P > 0.05$  y  $F_{(1,62)} = 0.47$ ;  $r^2 = 0.27$   $P > 0.05$ , respectivamente). La longitud total de las cuatro especies de parásitos está relacionada con la talla de su hospedero, dado que la mayor correlación se obtuvo entre *P. stimpsoni* y *P. markhami* ( $F_{(1,69)} = 196.06$ ;  $r^2 = 0.74$ ); en que tanto la correlación más baja se obtuvo entre *H. zostericola* y *M. carolii* ( $F_{(1,81)} = 29.79$ ;  $r^2 = 0.27$ ).

El tamaño de los huevos varió desde la fase de huevo a embrión II en las cuatro especies de bopíridos; en *P. markhami* (0.12 a 0.21 mm), *B. thorii* (0.10 a 0.21 mm), *D. siankaanensis* (0.08 a 0.18 mm) y en *M. carolii* (0.08 a 0.17 mm). En cuanto al incremento de volumen, *P. markhami* fue la especie que presentó el mayor incremento (152 %), y *M. carolii* de menor valor (47 %).

Las tallas de las larvas epicaridium de los parásitos branquiales fueron mayores con respecto a los abdominales. Entre los parásitos branquiales la talla promedio de las larvas de *P. markhami* ( $0.23 \pm 0.04$ ) fue ligeramente mayor que de *B. thorii* ( $0.21 \pm 0.04$ ); mientras que en el caso de los parásitos abdominales, *D. siankaanensis* presenta mayor talla promedio ( $0.19 \pm 0.02$ ) con respecto de *M. carolii* ( $0.16 \pm 0.02$ ).

## Introducción

Los crustáceos han desarrollado diferentes estrategias de supervivencia que han permitido el éxito en una gran variedad de hábitats (Pinheiro y Fransozo 1995). Entre las más importantes en cuanto a aspectos reproductivos es la fecundidad (Sastry, 1983); la cual es definida como el número de huevos en cada puesta y que varía en cada especie según la talla de la hembra (Bauer, 2004); en tanto que el tamaño de los mismos es considerado como un factor tanto ecológico como evolutivo de importancia en la reproducción; esto se resume en cómo la hembra aprovecha los recursos disponibles en la producción de la descendencia (Clarke y Gore, 1992) ya que ambos aspectos ayudan a comprender la forma en que las poblaciones se renuevan de forma natural (Caddy, 1989).

En crustáceos acuáticos algunos factores que influyen en la fecundidad son la depredación, forma de alimentación, disponibilidad de alimento, profundidad, latitud, salinidad y temperatura del agua (Sastry, 1983; Hernáez-Bové, 2001); mientras que en los crustáceos terrestres intervienen el tipo de hábitat, ciclo de vida, depredación, vegetación y fotoperíodo, condiciones que varían en cada una de las especies de crustáceos (Ivanov, 2011).

Se estima que existen poco más de 67,000 especies de crustáceos (Brusca y Brusca, 2005) de las cuales 10,300 son especies de isópodos y de éstas el 7.7 % parasitan a los crustáceos, de las que aproximadamente 605 especies pertenecen a la familia Bopyridae, que utilizan crustáceos como hospederos intermediarios o definitivos (Williams y Boyko, 2012).

La familia Bopyridae contiene al menos el 90 % de las especies de los isópodos perteneciente a la superfamilia Bopyroidea, y es la familia más numerosa y mejor representada. Todas las

especies de bopíridos son holoparásitas y sus hospederos definitivos son crustáceos decápodos (Markham, 1986).

Los isópodos parásitos se pueden dividir en dos grupos de acuerdo con su localización en el hospedero. Los parásitos branquiales se adosan al branquiostegito del hospedero y provocan la deformación del cefalotórax. La mayoría de estos parásitos están asignados a la familia Bopyridae. El otro grupo pertenece a los parásitos abdominales que se localizan entre los pleópodos del hospedero confundiendo en algunas ocasiones con su masa ovígera; éstos pertenecen a las subfamilias Hemiarthrinae y Athelginae (Markham, 1985).

La mayoría de las hembras de los bopíridos muestran poca semejanza con los isópodos de vida libre, ya que presentan modificaciones producto de la vida parasitaria, como un cuerpo asimétrico, el cual en los parásitos branquiales les permite ajustarse al cefalotórax del hospedero. En los parásitos abdominales la larva cryptoniscus se adosa al branqueostegito del hospedero en donde permanece hasta que se transforma en una hembra juvenil, dejando la cámara branquial y migrando hacia los pleópodos donde terminara su desarrollo (Pike, 1960). Las hembras de la subfamilia Hemiarthrinae por lo general son asimétricas con el marsupio sesgado a un lado del cuerpo. En cambio las hembras en la subfamilia Athelginae a menudo son simétricas, pero con los pereópodos anteriores enrollados alrededor de la cabeza y el primer par de osteogitos se extienden más allá del margen de la misma (Williams y Boyko, 2012). Así mismo, ambos grupos presentan reducción de los apéndices locomotores y modificación en las estructuras bucales que les permiten alimentarse de la hemolinfa del hospedero y la mayor parte del cuerpo en las hembras está destinado a la producción de huevecillos. En cambio, tanto los machos como las larvas cryptoniscus se asemejan morfológicamente más a los isópodos de

vida libre. Los machos son simétricos, casi 25 veces de menor tamaño que las hembras, y por lo general se encuentran sujetos entre los pleópodos de las mismas (Schultz, 1969; Walker, 1977; Overstreet, 1983; Markham, 1986; Janssen y Brandt, 1994).

La zona costera del Atlántico americano desde el norte de Carolina, E.U.A., hasta el Caribe, es la segunda región más rica del mundo en bopíridos (Markham, 1986). Se ha observado que en zonas tropicales y subtropicales la mayoría de los parásitos se restringen a pocas especies hospederas, las cuales casi todas son congénicas o pertenecientes a una misma familia (Markham, 1986; Román-Contreras, 2004).

Al tener los epicarideos a diversas especies de crustáceos de importancia comercial como hospedero definitivo, pueden ocasionar importantes pérdidas en la industria acuícola. Al noroeste de Australia en la pesca comercial de penéidos se han estimado pérdidas de entre 1.5 a 2 millones de dólares australianos, debido a estos parásitos (Owens y Glazebrook, 1985).

El ciclo de vida en los bopíridos es complejo, ya que se encuentran con varias dificultades al pasar por varias especies hospederas, lo cual implica soportar micro y macroambientes diferentes para llegar al hospedero definitivo (Figura 1) (Poulin, 2007); el ciclo inicia cuando la larva epicaridium se libera del marsupio de la hembra y nada en busca del hospedero intermediario, por lo general un copépodo calanoideo (Anderson, 1975; Anderson y Dale, 1989). Una vez adosada al hospedero intermediario sufren una metamorfosis al segundo estado larval llamado microniscus, el cual es de cuerpo blando y se sujeta débilmente al copépodo por lo que se desprende con facilidad; esta larva no presenta capacidad motriz y puede morir con facilidad antes de completar su metamorfosis al último estadio larval conocido como cryptoniscus (Coyle

y Müller, 1981; Anderson y Dale, 1989), la cual infesta generalmente a especímenes juveniles del hospedero definitivo; esta larva es sexualmente indiferenciada, por lo que la primera en llegar al branquiostegito se transforma en hembra y la segunda en macho (Reinhard, 1949).

Al alcanzar la madurez sexual, la hembra deposita una masa ovígera en el marsupio que posteriormente es fecundada por el macho, la cual permanece en el mismo hasta que los huevecillos eclosionan como larvas epicaridium dando inicio al ciclo nuevamente (Anderson, 1975; Beck, 1980c; Janssen y Brandt, 1994; Masunari et al., 2000; Román-Contreras, 2004).

Algunos de los efectos que los parásitos bopíridos ocasionan a sus hospederos son: la alteración de los caracteres sexuales secundarios, el retraso en la madurez sexual, modificación e involución del desarrollo gonadal y retraso en el crecimiento del hospedero (Reinhard, 1956; Baudoin, 1975; Beck, 1980a; Schuldt y Rodríguez-Capítulo, 1985; Schuldt y Damborenea, 1989; Jay, 1989; McDermott, 2002; y Calado. et al., 2005; Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2011).

En cuanto que aspectos como la fecundidad y la relación con la talla de la hembra, así como el tamaño y el incremento del volumen de los huevos ó embriones son escasamente conocidos para la mayoría de las especies, aun cuando estos aspectos son importantes para el mejor entendimiento de la biología reproductiva de las especies, por lo que el presente trabajo pretende generar información sobre la fecundidad de *Bopyrinella thorii* (Richardson, 1904), *Pseudionella markhami* (Adkinson y Heard, 1978), *Metaphrixus carolii* (Nierstraz y Brender á Brandis, 1931) y *Diplophryxus sinankaanensis* (Richardson, 1904), procedentes del Caribe mexicano.

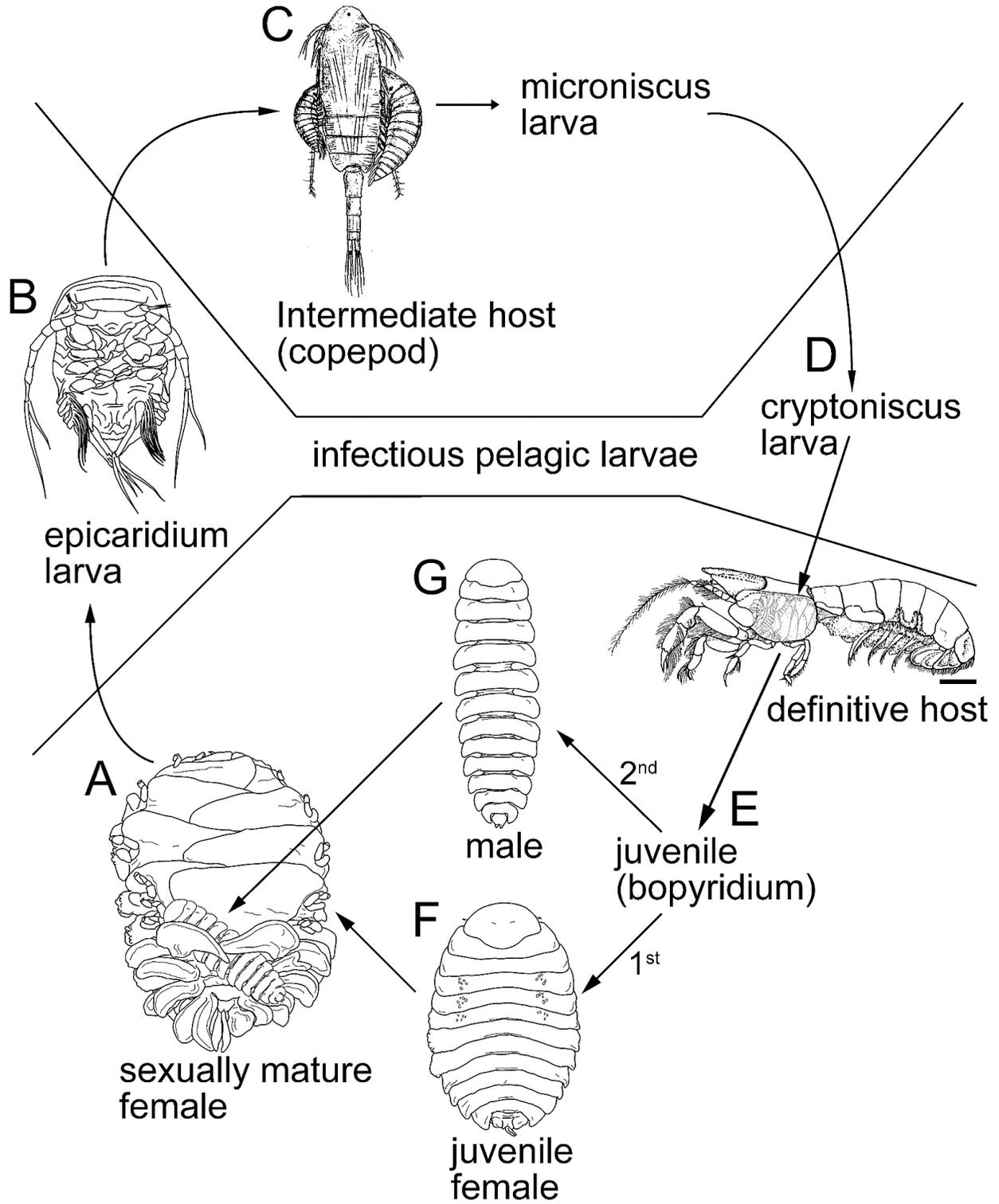


Figura. 1. Ciclo de vida general de los bopíridos (Tomado de Williams y Boyko, 2012).

## Antecedentes

La mayoría de los trabajos realizados con isópodos parásitos están enfocados principalmente a su taxonomía y distribución (Anderson, 1975; Ayub-Ahmed, 2004; Williams y Boyko, 2012), sin embargo, otros aspectos de los bopíridos también han sido sujeto de estudios.

Poulin (1995) revisó la influencia de la evolución en el tamaño del cuerpo y concluyó que tanto el modo de vida y el ambiente que rodea a los Isópodos afecta el tamaño del cuerpo. Encontró también que al hacer la transición de vida libre al parasitismo resulta tanto en una reducción de la talla del cuerpo como de algunas estructuras (modificación de pleópodos y estructuras bucales); aparentemente los bopíridos han evolucionado para alcanzar altas fecundidades a pesar de no alcanzar grandes tallas corporales como las de sus ancestros de vida libre.

En relación con el desarrollo del huevo, se han realizado estudios detallados en las especies *Parapenaeon japonica* (citado como *Epipenaeon japónica*) (ver Hiraiwa, 1936) y en *Bopyroides hippolytes*, *Hemiarthus abdominalis* y *Pseudione crenulata* (ver Strömberg, 1971) en los cuales proporcionan información sobre el desarrollo, el tipo de segmentación, el tiempo de crecimiento y la talla del huevo de cada una de las especies antes mencionadas; se observó que el desarrollo de los huevos en el marsupio presentan una sincronía a causa de la fertilización externa en los bopíridos. Más aun, Hiraiwa (1936) proporciona medidas tanto de la hembra y el macho de *Parapenaeon japonica*. Reverberi y Pittoti (1942) y Reinhard, (1949) determinaron que las larvas cryptoniscus son indiferenciadas sexualmente, y que tienen la posibilidad de transformarse tanto en hembra como en macho, si bien se ha discutido que la determinación del sexo se puede dar por mecanismos genéticos o epigaméticos (Reinhard, 1949; Owens y

Glazebrook, 1985), se ha observado que en la mayoría de las especies de bopíridos es epigamética (Reinhard, 1949), la cual consiste en que la primera larva en establecerse se transforma en hembra y la segunda en macho.

Se han realizado trabajos sobre el metabolismo (Anderson, 1975) y la localización sobre el hospedero en larvas de *Probopyrus pandalicola* (ver Beck, 1980c); Anderson (1975) menciona que el consumo de oxígeno en las larvas no está en función de la talla, sino que su ritmo metabólico depende del modo existencia de cada estadio (si es de vida libre o parasita); además de que el sexo del hospedero influye en el ritmo metabólico de la larva para concluir su desarrollo. Beck (1980c) menciona que las larvas *cryptoniscus* pueden adosarse a cualquier parte del hospedero y que éstas pueden eventualmente encontrar otro, ya que pueden sufrir infecciones de 2 a 11 larvas, lo que limita las oportunidades de concluir su desarrollo en el hospedero ó la posibilidad de establecerse en un lugar apropiado para continuar con su desarrollo.

Otro rasgo en los bopíridos, es que los machos pueden cambiar de sexo de la misma manera que los cymotoideos ya que son protándricos hemafroditas (Brusca, 1978 a,b). Dreyer y Wägele (2001) señalan que tanto cymotoideos como bopíridos comparten un ancestro en común, con características afines entre ambas líneas, aunque esto no se ha demostrado definitivamente en muchas especies (Reinhard, 1949). Muñoz, (2001) observó en condiciones de laboratorio que machos de *lone ovata* pueden dejar a su hospedero inicial é ir en busca de otro hospedero no parasitado sobre el cual puedan transformarse en hembra, como estrategia para prolongar la longevidad y maximizar la producción de la descendencia.

Otro aspecto que se ha estudiado en los epicarideos es la relación entre la sincronía del período reproductivo del parásito con el período reproductivo del hospedero, lo cual se ha reportado en el parásito *Probopyrus pandalicola* y los hospederos *Palaemon pugio* (citado como *Palaemonetes pugio*) (ver Walker, 1977) y *Palaemon paludosus* (citado como *Palaemonetes paludosus*) (ver Beck 1980b), en la cual ambos autores reportan que el período reproductivo es influenciado por el hospedero. Beck (1980b) hace mención que el período reproductivo de los bopíridos presentan una estacionalidad marcada y que es mayor ó igual a la de su hospedero.

En el Caribe mexicano la asociación parásito-hospedero de los isópodos bopíridos se ha reportado previamente en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo (Markham y Donath-Hernández, 1990). También se han realizado estudios taxonómicos y de distribución, así como la descripción de nuevas especies y registros de bopíridos en el Atlántico mexicano (Markham, 1978, 1985, 2003; Markham et al., 1990; Román-Contreras y Martínez-Mayén, 2011).

Con referencia a la fecundidad, diversos autores concuerdan que el número de huevos (fecundidad) está directamente relacionado con la talla de la hembra parasita ó indirectamente con la talla del hospedero (Hiraiwa, 1936; Strömberg, 1971; Jay, 1989; Owens y Glazebrook, 1985; Muñoz, 2001; Román-Contreras, 2004; Cericola y William, 2014; Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2008, 2013, 2014).

En tanto que Muñoz (2001) realizó un estudio sobre las diferencias entre las historias de vida de *Ione ovata* y *Ionella agassizii*, donde proporciona datos sobre la fecundidad y las diferencias entre las distintas estrategias reproductivas de ambas especies; Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2008, 2014) publicaron datos sobre los aspectos reproductivos tales como época de

reproducción, talla media de reproducción, fecundidad y prevalencia de *Bopyrinella thorii* y *Bopyrina abbreviata*, respectivamente. Asimismo, Cericola y William (2014) realizaron un estudio sobre el parásito abdominal *Athelges takanoshimensis*, del cual reportan datos de fecundidad, prevalencia y comportamiento; además de proporcionar una detallada descripción tanto del macho , hembra y el primer estadio larval utilizando microscopia electrónica de barrido (SEM).

## Objetivos

### Objetivo general

Generar información sobre la biología reproductiva, especialmente la fecundidad de los isópodos bopíridos *Bopyrinella thorii*, *Pseudionella markhami*, *Metaphrixus carolii* y *Diplophryxus siankaanensis*, procedentes de las costas de Quintana Roo, México.

### Objetivos particulares

- Estimar la fecundidad de *Bopyrinella thorii*, *Pseudionella markhami*, *Metaphrixus carolii*, y *Diplophryxus siankaanensis*.
- Estimar la relación entre la talla de los parásitos y la talla de los hospederos.
- Evaluar la relación entre la talla de los parásitos y su fecundidad.
- Determinar el tamaño de los huevos y estimar las variaciones de volumen en los distintos estado de desarrollo del embrión en las cuatro especies de bopíridos.
- Estimar la talla de la larva epicaridium para cada especie parásita.

## Área de estudio

La Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an se encuentra en la costa este de la península de Yucatán, frente al mar Caribe. La Reserva cubre un área de aproximadamente 4,500 km<sup>2</sup> de los cuales 1,200 km<sup>2</sup> corresponden a lagunas y ambientes marinos; el litoral marino se extiende por más de 100 km y un sistema de arrecifes casi contínuo se encuentra a lo largo de la reserva y hacia el Sur de esta (Jordán-Dahlgren et al., 1994).

Incluidas en la reserva se encuentran la Bahía de la Ascensión (19° 19' 60" latitud norte, 87° 55' longitud oeste), que es una bahía somera cuya profundidad promedio es de 3.5 m; y la Bahía del Espíritu Santo (19° 19' 60" latitud norte, 87° 34' 60" longitud oeste) (Figura 2). Estas bahías constituyen la mayor característica geomorfológica al este del márgen continental, en el cual predominan rocas sedimentarias con playas arenosas (Jordán-Dahlgren et al., 1994).

Al Sur de los límites de la reserva, a 50 km aproximadamente de Punta Herrero, se encuentra la laguna arrecifal de Mahahual, que se localiza a 18°43' latitud norte y 87°41' longitud oeste (Figura 2); es una laguna somera con profundidad máxima de 1.5 m y ancho de 50 a 100 m, los canales tienen una profundidad de 7 m y el arrecife anterior de 9 a 11 m (Castellanos-Osorio y Suárez-Morales, 1997). Aunque esta laguna comparte muchas de las características con la bahía del Espíritu Santo y de la Ascensión en cuanto a vegetación, clima y tipo de suelo, se diferencia en que es una playa con alta influencia urbana y turística (Cinner, 2000; Calva-Benítez y Torres-Alvarado, 2011).

Las costas de las bahías, lagunas y ensenadas del estado de Quintana Roo están bordeadas por manglares bien desarrollados (Jordán-Dahlgren et al., 1994), la vegetación acuática que

predomina en Bahía de la Ascensión, Bahía del Espíritu Santo y la laguna arrecifal de Mahahual incluyen gran variedad de vegetación acuática que se encuentran presentes en las lagunas salobres y pantanos del litoral, siendo la más abundante el mangle rojo *Rhizophora mangle*, y el pasto marino *Thalassia testudinum* (Merino-Ibarra y Ortero-Dávalos, 1991).

El clima en la reserva de la Biósfera Sian Ka'an, y en general en las costas de Quintana Roo es tropical, con vientos alisios en primavera y verano y “nortes” en otoño e invierno (Merino-Ibarra y Ortero-Dávalos, 1991); con temperatura media anual de 26.5°C, el 70 % de la precipitación anual ocurre entre los meses de mayo a octubre siendo septiembre el mes más lluvioso, con 208.1 mm promedio; y marzo el mes más seco, con 29.4 mm; las aguas de las costas presentan un pH que varía de entre los 7.5 y 9.0, con salinidad promedio anual de 34.2 ups variando de 31.6 a 35.7 ups, las zonas costeras y arrecifales muestran salinidad promedio de  $36.0 \pm 0.2$ , mientras que las lagunares con influencia de aguas continentales presentan salinidades menores (26.3 ups) (Álvarez-Cadena, et al. 2007).

## Material y métodos

### Trabajo de campo

El material biológico analizado en el presente estudio provino de colectas realizadas en diferentes fechas en Bahía de la Ascensión (15 y 16 de nov. de 2000; 20 de nov. de 2001, 3 de mayo de 2002; 29 de enero de 2003; y 3 de mayo de 2005). Bahía del Espíritu Santo (30 de mayo de 2000 y 30 de mayo de 2001); y laguna arrecifal de Mahahual, Quintana Roo (15 de nov. de 2006) (Figura. 2).

Las estaciones de muestreo se distribuyeron en zonas donde la vegetación sumergida formaba extensos parches representados principalmente por praderas de *Thalassia testudium*. En cada una de las estaciones se obtuvieron muestras de epifauna con una red de patín tipo Colman-Seagrove, de 0.70 m de ancho por 1.20 m de largo compuesta por dos redes con distintas aberturas de malla; una red interior con una abertura de 1/2 pulgada y la red exterior con una abertura de 800  $\mu\text{m}$  que termina en un copo de PVC (Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2013).

Los arrastres en Bahía de la Ascensión y Bahía del Espíritu Santo se hicieron con apoyo de una lancha con motor fuera de borda a una velocidad de 2 nudos, en tanto que en la laguna arrecifal de Mahahual los arrastres se realizaron a pie. Cada arrastre tuvo una duración de cinco minutos y todos los muestreos se realizaron durante el día.

El material biológico recolectado fue fijado con una solución de formaldehído al 10% para su traslado al laboratorio, donde se trasvasó a alcohol al 70% para su conservación y manejo.

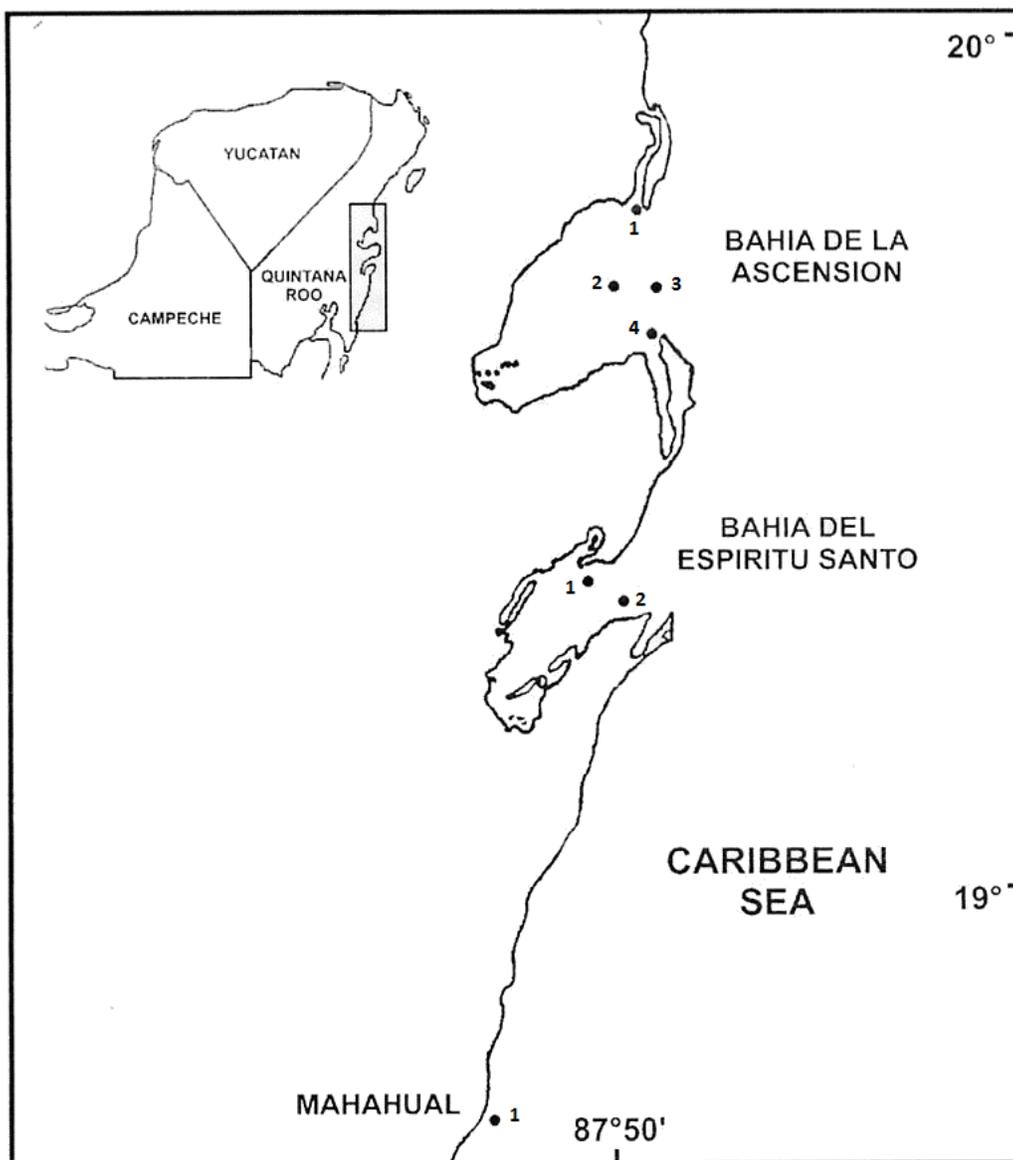


Figura 2. Ubicación del área de estudio y estaciones de colecta (Bahía de la Ascension: 1. Punta Allen, 2. Cayo Culebra, 3. Cayo Valencia, 4. Punta Hualoxtoc, Cuatro Mogotes\*, San Pinocho\*, Cayo Centro\*; Bahía del Espíritu Santo: 1. Punta Nilut, 2. Isla Chal, Isla Pobre\*; Mahahual: Laguna Arrecifal de Mahahual). \*No se cuenta con la ubicación exacta (Modificado de Román-

Contreras y Martínez-Mayén, 2010).

## Trabajo de gabinete

Los organismos parasitados fueron separados de manera individual en viales para evitar la pérdida de los parásitos si éstos llegaran a desprenderse de la cámara branquial o del abdomen de los hospederos. La separación e identificación de los hospederos se llevó a cabo con la ayuda de un microscopio estereoscópico modelo Olympus SZ40 equipado con una reglilla graduada, y con base en las características taxonómicas propuestas por Chace (1972) y Williams (1984). De cada individuo se registró la talla, con base en el siguiente criterio:

- En cangrejos ermitaños se consideró la longitud del escudo (LE), desde la base del acículo ocular hasta la parte posterior del escudo (Hazlett, 1968; Fotheringham, 1976) (Figura 3A)
- En los carideos se consideró la longitud del cefalotórax (LC) desde la base del pedúnculo ocular hasta el borde posterior medio dorsal del cefalotórax (Corey y Reid, 1991) (Figura 3B).

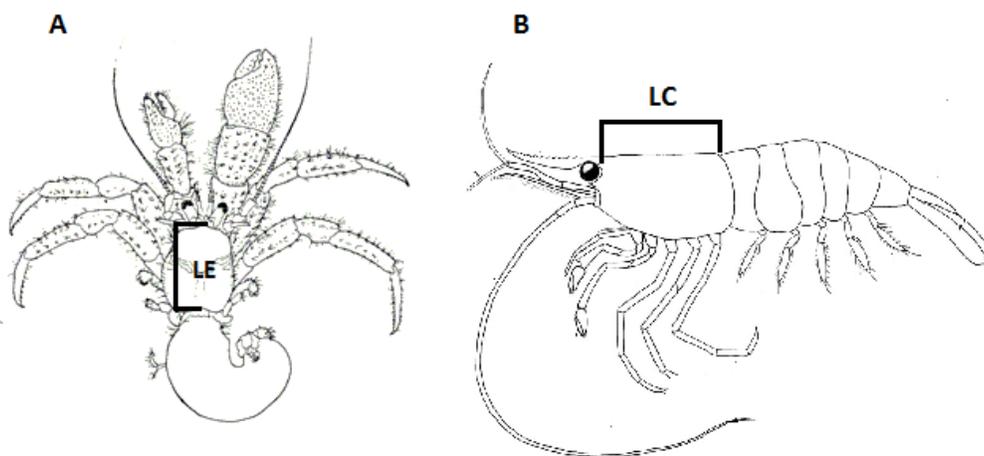


Figura 3. Medidas realizadas a los hospederos. A, cangrejos ermitaños; B, carideos.

La identificación de los parásitos se realizó de acuerdo con los criterios taxonómicos propuestos por Adkison y Heard (1978) y Markham (1972, 1985, 1988), y se registró la longitud total (LT) de las hembras asimétricas, tomando solo en cuenta las hembras ovígeras, con un microscopio estereoscópico modelo Leica MZ12<sub>5</sub> equipado con una cámara y el programa Motic Image plus 2.0, tomando en cuenta las siguientes medidas:

- En los parásitos branquiales la longitud total fue medida desde la hendidura entre el primer pereómero y la cabeza del lado convexo hasta la parte media del pleotelson (Cash y Bauer, 1993) (Figura 4A).
- En el caso de los parásitos abdominales se midió el largo de la cabeza (1), y de la base de la misma hasta la parte media del pleotelson (2); dichas medidas se sumaron para obtener la LT (Figura 4B).

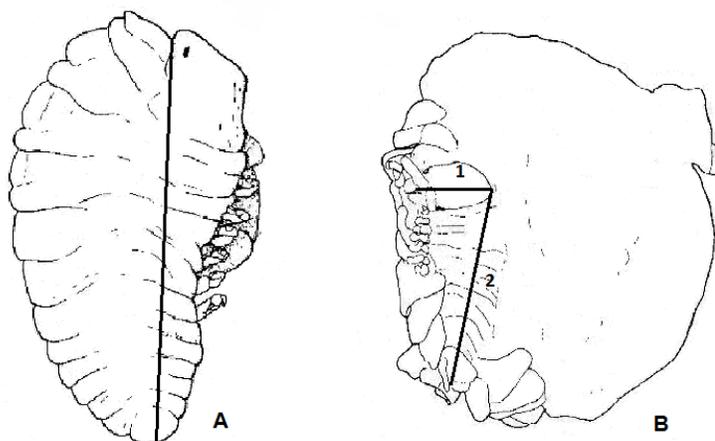


Figura 4. Longitud total considerada en los parásitos branquiales (A) y abdominales (B)

(modificado de Markham, 1985).

La fecundidad de cada una de las hembras con huevos registradas se obtuvo separando el contenido de la masa ovígera en una caja de Petri, y se cuantificó el número de huevos por conteo directo con ayuda de un contador manual; únicamente se consideraron las hembras cuya masa ovígera fuera lo más compacta posible tanto en los parásitos branquiales como abdominales (Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2008). Al mismo tiempo se clasificaron los estadios de desarrollo presentes en la masa ovígera (Figura 5), tomando como base la clasificación propuesta por Beck (1980b) para *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879), la cual establece cuatro estadios:

- Huevo.- De forma esférica y de color blanco.
- Embrión I.- De forma oblonga.
- Embrión II.- De forma oblonga donde se aprecian apéndices externos a través de la membrana, y
- Larva epicaridium.- Que presenta los apéndices externos bien desarrollados.

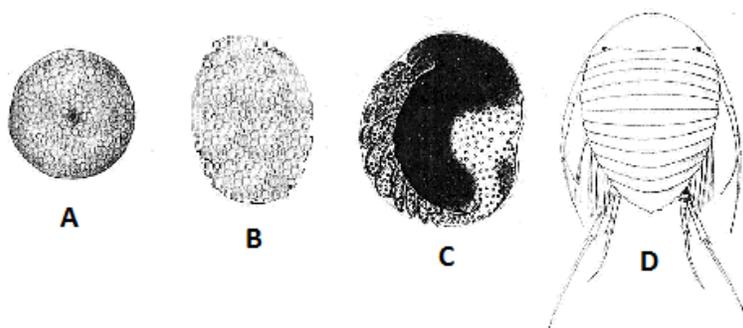


Figura 5. Clasificación de los estadios de desarrollo. A) huevo, B) embrión I, C) embrión II y D) larva epicaridium (Modificado de Hiraiwa, 1936).

## **Análisis de datos**

Para estimar las relaciones entre la longitud de los hospederos y la longitud total de los parásitos, así como la relación entre número de huevos y talla de los parásitos se realizaron análisis de regresión lineal simple. La fecundidad de los parásitos se consideró como el número total de huevos o embriones que se encontraron presentes en la masa ovígera.

Se eligieron cinco hembras de cada especie de las cuales se obtuvo una muestra de 30 huevos de cada estadio y el volumen ( $V$ ) fue calculado con las fórmulas propuestas por Turner y Lawrence (1979),  $V=1/6(\pi d^3)$  para el huevo, donde  $d$  es el diámetro, y  $V=1/6(\pi d_1^2 \times d_2)$  para los embriones I y II, donde  $d_1$  es el largo y  $d_2$  es el ancho; el incremento en volumen entre los diferentes estadios fue estimado por el método propuesto por Martínez-Mayén y Román Contreras (2014). Por otra parte, para las larvas epicaridium solamente se registró la longitud total, desde el margen anterior de la cabeza hasta el margen posterior de pléon.

Para comprobar posibles diferencias estadísticas entre los diferentes estadios de desarrollo se aplicó un ANOVA de una sola vía (Martínez-Mayén y Román-Contreras, 2003). Todas las pruebas estadísticas se realizaron con un  $\alpha = 0.05$ , con el paquete STATISTICA.

## Resultados

### Fecundidad

Se colectaron 1,239 carideos y 187 cangrejos ermitaños parasitados, de los cuales solamente en 269 hospederos se registraron parásitos con huevos (Tabla 1). Se identificaron dos especies de parásitos branquiales: *Bopyrinella thorii* y *Pseudionella markhami*, y dos especies de parásitos abdominales: *Metaphrixus carolii* y *Diplophryxus siankaanensis* (Anexo, Figuras 1 a 4).

Tabla 1. Número de organismos colectados por especie.

Especie	Ubicación	Especímenes infestados	Parásitos con masa ovígera
Parásito - Hospedero			
<i>Metaphrixus carolii</i> - <i>Hippolyte zostericola</i>	Abdominal	247	83
<i>Diplophryxus siankaanensis</i> - <i>Cuapetes americanus</i>	Abdominal	407	36
<i>Bopyrinella thorii</i> - <i>Thor manningi</i>	Branquial	585	79
<i>Pseudionella markhami</i> - <i>Pagurus stimpsoni</i>	Branquial	187	71
Total		1426	269

Con respecto a los parásitos branquiales, la fecundidad en hembras de *P. markhami* varió de 18 a 1,047; mientras que en *B. thorii* fue de 61 a 773. Por otra parte en los parásitos abdominales *D. siankaanensis* varió de 38 a 2,331; mientras que en *M. carolii* se obtuvo un intervalo de

fecundidad de 153 a 1,757, siendo *M. carolii* la especie de mayor número de huevos promedio, y *P. markhami*, la especie menos fecunda (Tabla 2).

Las hembras ovígeras con las longitudes totales más pequeñas encontradas por especie fueron de 0.89 mm en *P. markhami*, de 1.30 mm en *M. carolii*, de 1.40 mm en *D. siankaanensis*, en tanto que en *B. thorii* fue de 1.70 mm.

Tabla 2. Fecundidad de las cuatro especies de epicarideos analizadas, d.e. (desviación estándar)

Especie	N° promedio de huevos $\pm$ d. e.
<i>Metaphrixus carolii</i>	775 $\pm$ 378
<i>Diplophryxus siankaanensis</i>	458 $\pm$ 447
<i>Bopyrinella thorii</i>	244 $\pm$ 152
<i>Pseudionella markhami</i>	223 $\pm$ 210

Para el caso de *P. markhami* y *B. thorii* se obtuvo que la relación entre la fecundidad y la talla de los parásitos fue positiva y significativa ( $F_{(1,55)} = 336.8$ ;  $P < 0.05$  y  $F_{(1,58)} = 61.9$ ;  $P < 0.05$ , respectivamente), (Figura. 6); mientras que en los parásitos abdominales *D. siankaanensis* y *M. carolii* no se registró relación entre la fecundidad y la talla de las hembras ( $F_{(1,25)} = 0.98$ ;  $P > 0.05$  y  $F_{(1,62)} = 0.47$ ;  $P > 0.05$ , respectivamente) (Figura 7).

En los parásitos branquiales se observó que el número de huevos fue mayor conforme incrementan la talla, no obstante, este aumento no fue siempre progresivo debido que la fecundidad varió entre hembras de tamaño similares; además, en algunas hembras tanto de *B.*

*thorii* (Figura 6b), *Diplophryxus siankaanensis* (Figura 7a), y *Metaphrixus carolii* (Figura 7b) de tallas pequeñas, se registraron mayor número de huevos que en hembras de mayor tamaño.

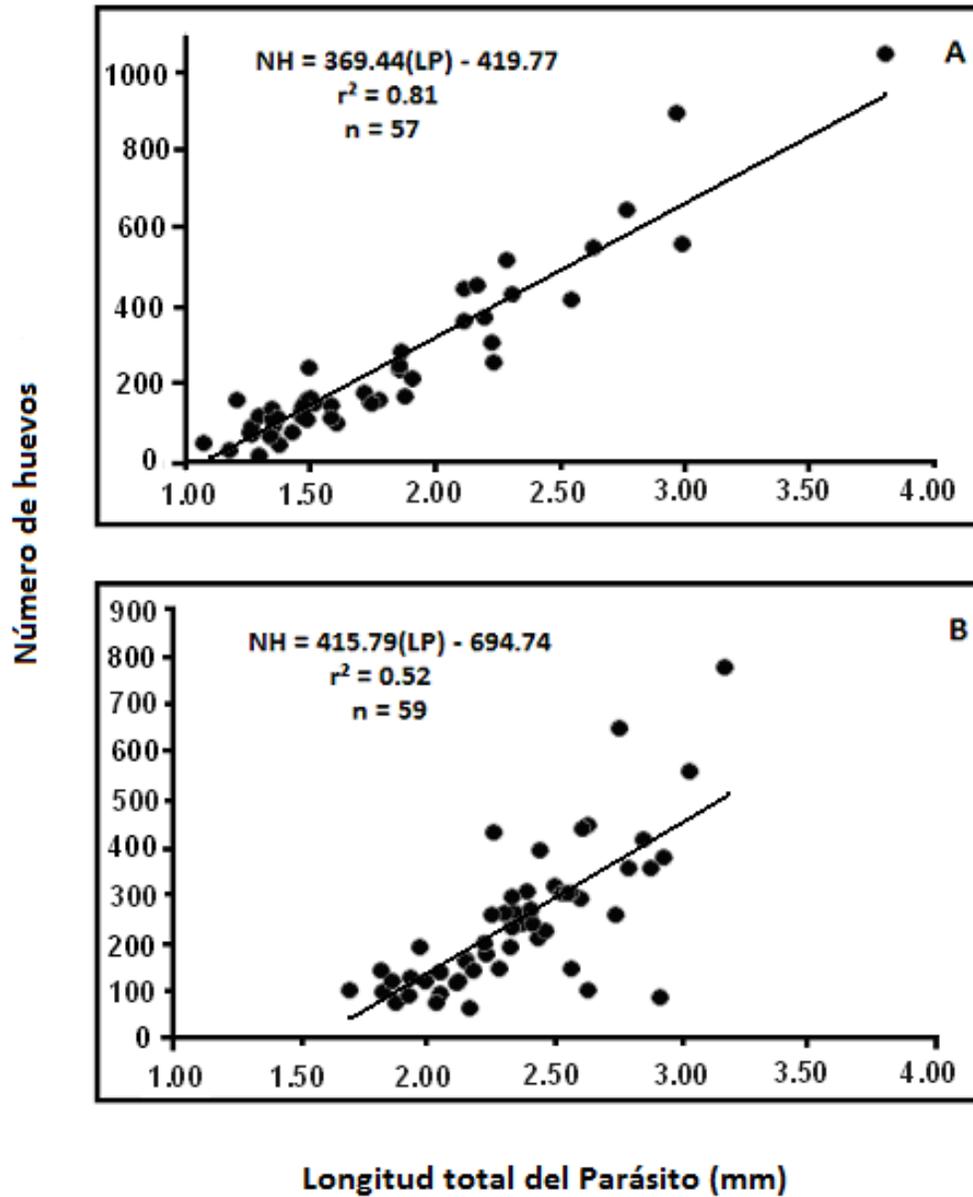


Figura 6. Relación entre la longitud total (LP) y el número de huevos (NH); A, *Pseudionella markhami*; B, *Bopyrinella thorii*.

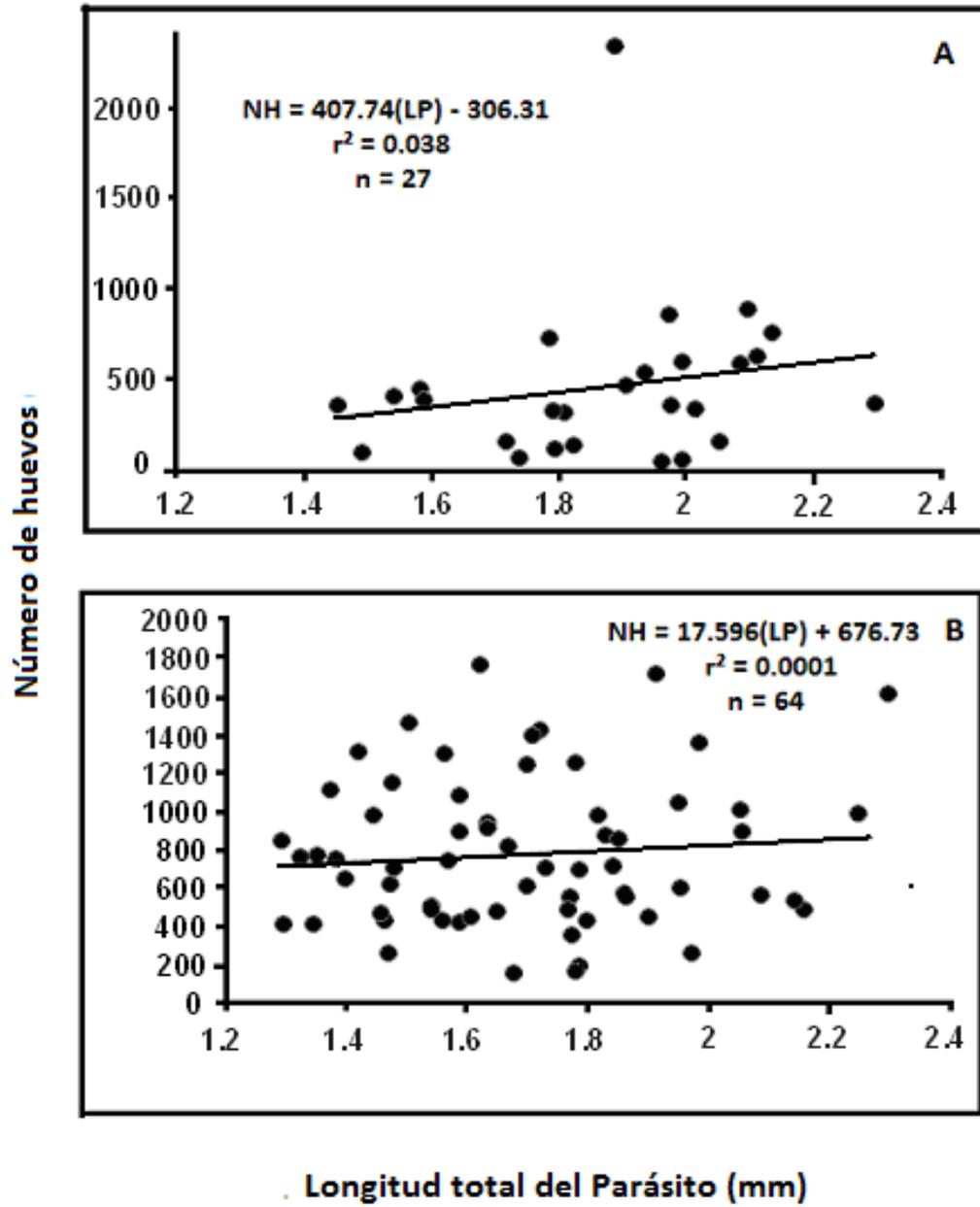


Fig. 7. Relación entre la longitud total (LP) y el número de huevos (NH). A, *Diplophryxus siankaanensis*; B, *Metaphrixus carolii*.

### Relación entre la talla del parásito y talla del hospedero

En cuanto a la talla de los parásitos, *B. thorii* presentó la mayor talla promedio en tanto que en los especímenes de *M. carolii* se observaron las tallas promedio más pequeñas (Tabla. 3)

Tabla 3. Longitud promedio de las cuatro especies de bopíridos.

Especie	Rango (mm)	Longitud promedio del parásito $\pm$ d. e
<i>Metaphrixus carolii</i>	1.30 a 2.39	1.72 $\pm$ 0.25
<i>Diplophryxus siankaanensis</i>	1.46 a 2.33	1.92 $\pm$ 0.22
<i>Bopyrinella thorii</i>	1.70 a 3.49	2.40 $\pm$ 0.344
<i>Pseudionella markhami</i>	0.89 a 3.81	1.79 $\pm$ 0.62

Respecto a la talla de los hospederos, *Cuapetes americanus* presentó un intervalo que va de 2.00 a 2.63 mm de LC; para *Hippolyte zostericola* las tallas fueron de 1.4 a 4.17 mm de LC; en *Thor manningi* el intervalo fué de 1.17 a 2.69 mm de LC; mientras que en *Pagurus stimpsoni* se observaron tallas de 0.71 a 2.20 mm de LE. La relación de la talla del parásito y el hospedero fue significativa para las cuatro especies (Figuras 8 y 9); la mayor correlación se obtuvo entre *P. stimpsoni* y *P. markhami* (Figura 8a); en tanto la correlación más baja se obtuvo entre *H. zostericola* y *M. carolii* (Figura 9B). Además, se registró que algunos parásitos de *B. thorii* fueron de talla mayor con respecto a la cavidad cefalotorácica de su hospedero (*Thor manningi*).

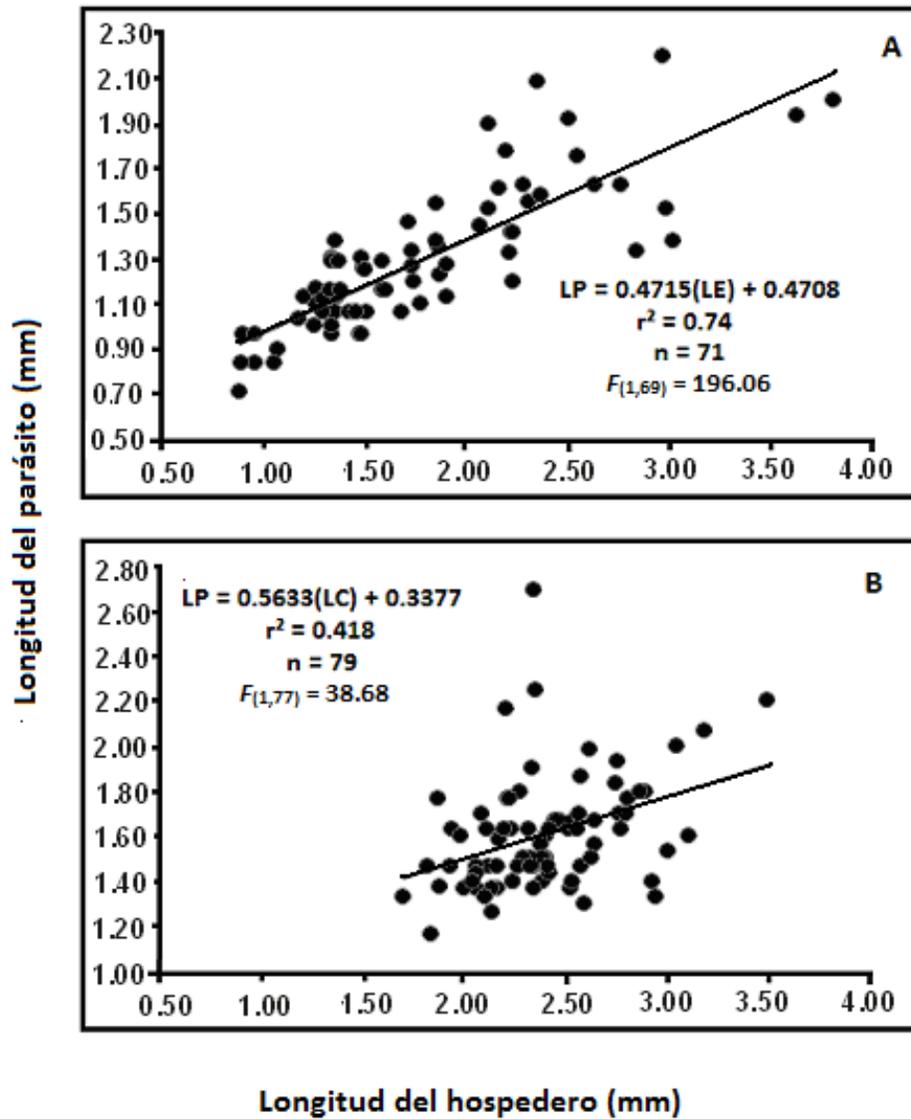


Figura 8. Relación entre la talla del hospedero y la longitud total del parásito; A, *Pagurus stimpsoni* parasitado por *Pseudionella markhami*; B, *Thor manningi* parasitado por *Bopyrinella thorii*. LE representa la longitud del escudo y LC la longitud cefalotorácica.

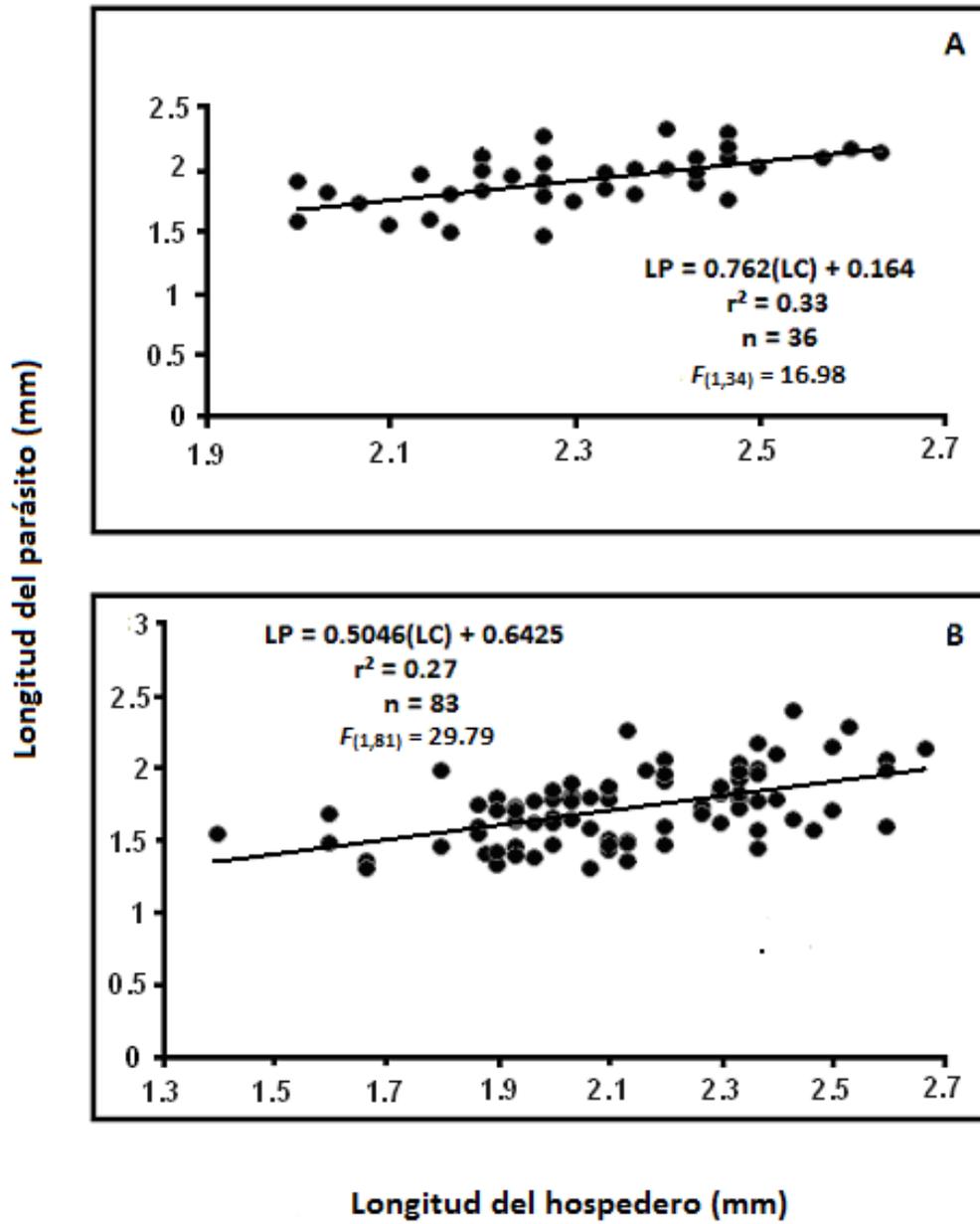


Figura 9. Relación longitud cefalotoracica del hospedero (LC) y la longitud total del parásito; A, *Cuapetes americanus* parasitado por *Diplophryxus siankaanensis*; B, *Hippolyte zostericola* parasitado por *Metaphrixus carolii*.

### Incremento en la talla del huevo y talla promedio de la larva epicaridium

La forma de los huevos observados fue esférica en la fase de huevo y ovoide en las fases embrión I y II. Las tres fases de desarrollo presentaron una coloración blanquecina, mientras que las larvas epicaridium mostraron una tenue coloración amarilla y se observaron los apéndices y ojos desarrollados.

El tamaño de los huevos varió desde la fase de huevo a embrión II en las cuatro especies de epicarideos. En *P. markhami* varió de 0.12 mm a 0.21 mm; para *B. thorii* fue de 0.10 mm a 0.21 mm; y de 0.08 mm hasta 0.18 mm en *D. siankaanensis*; mientras que en *M. carolii* su intervalo fue de 0.08 mm a 0.17 mm.

El volumen del huevo mostró diferencias significativas en todas las especies, siendo *P.markhami* la especie que presentó el mayor incremento y *M.carolii* la especie con el menor incremento (Tabla 3).

Tabla 3. Incremento en el volumen del huevo durante su desarrollo. \* Estadísticamente significativo.

Especies	Volumen promedio (mm <sup>3</sup> )		Incremento (%)	P < 0.05
	Huevo	Embrión II		
<i>P. markhami</i>	0.00093	0.0023	152	$F_{(1,298)} = 50.12^*$
<i>B. thorii</i>	0.0011	0.0018	69	$F_{(1,298)} = 32.95^*$
<i>D. siankaanensis</i>	0.00077	0.0011	50	$F_{(1,298)} = 4.77^*$
<i>M. carolii</i>	0.00053	0.00078	47	$F_{(1,298)} = 258.75^*$

En cuanto a las tallas de las larvas epicaridium, *P. markhami* presentó tallas que abarcaron desde 0.156 mm hasta 0.291 mm, *B. thorii* desde 0.144 mm a 0.337 mm, en *D. siankaanensis* la talla de la larva varió de 0.199 mm a 0.246 mm, y en *M. carolii* fue desde 0.129 mm hasta 0.213 mm. En general, la talla media de las larvas de los parásitos branquiales fue mayor con respecto a los abdominales; la talla promedio de las larvas en parásitos branquiales fue mayor para *P. markhami* a diferencia de *B. thorii*, mientras que en parásitos abdominales *D. siankaanensis* presenta mayor talla promedio con respecto de *M. carolii* (Tabla 4).

Tabla 4. Talla promedio de las larvas epicaridium en las cuatro especies de bopíridos.

Especie	Longitud promedio $\pm$ desviación estándar
<i>Metaphrixus carolii</i>	0.16 $\pm$ 0.02
<i>Diplophryxus siankaanensis</i>	0.19 $\pm$ 0.02
<i>Bopyrinella thorii</i>	0.21 $\pm$ 0.04
<i>Pseudionella markhami</i>	0.23 $\pm$ 0.04

## DISCUSIÓN

### Fecundidad

En isópodos bopíridos el número de huevos está relacionado directamente con el tamaño de la hembra é indirectamente con la talla del hospedero, por lo que los hospederos de mayor talla permiten un mayor crecimiento de los parásitos; y por lo tanto, un mayor número de huevos (Beck, 1979, 1980b; Jay, 1989; McDermott, 2002; Cericola y Williams, 2014).

En el caso de los parásitos branquiales, *Pseudionella markhami* y *Bopyrinella thorii*, la relación entre el tamaño de la hembra y el número de huevos concuerda con lo reportado en otros bopíridos por diversos autores (Wenner y Windsor, 1979; Beck, 1980b; Cash y Bauer, 1993; Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2008,2013). Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2008) mencionaron también que el incremento del número de huevos no siempre es gradual respecto de la talla de la hembra, ya que observaron variabilidad en el número de huevos aun en organismos de la misma talla, característica también observada en este estudio.

Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2008) reportaron que la fecundidad para *Bopyrinella thorii* varía de 83 a 1,036 huevos; en el presente trabajo esta especie mostró una fecundidad menor (Tabla 5), tal variación podría deberse a que dichos autores reportan a *B. thorii* parasitando especímenes de *Thor floridanus* de tallas ligeramente mayores a las obtenidas en este estudio para *Thor manningi*; cabe señalar que Beck (1979) sugirió que la variación en el número de huevos en isópodos parásitos branquiales pudiera deberse al tamaño de la protuberancia producida por el parásito en el caparazón del hospedero, lo cual implicaría que la fecundidad se vea afectada debido a que el caparazón limitaría el espacio para albergar mayor número de huevos (Beck, 1980b).

En los parásitos abdominales, *Metaphrixus carolii* y *Diplophryxus siankaanensis* no se estimó relación entre el número de huevos y la talla de la hembra, a diferencia de *Stegias clibanarii* parasitando al cangrejo ermitaño *Clibanarius tricolor* (ver McDermott, 2002) y *Athelges takanoshimensis* parasitando a *Pagurus angustus* (ver Cericola y Williams, 2014) donde la relación en ambas especies fue significativa. Esto podría deberse a diferencias en la metodología, ya que Cericola y Williams (2014) no encontraron relación entre la longitud total

del cuerpo de la hembra de *A. takanoshimensis* y su fecundidad pero sí con el largo del pereón de las mismas, puesto que al fijarse los organismos se contraen, especialmente el pléon y los osteogitos que se extienden más allá de la cabeza, por lo que la longitud total del cuerpo podría ser menos exacta y a su vez la relación talla del parásito – fecundidad puede verse afectada, especialmente en los parásitos abdominales, a diferencia del pereón que es menos propenso a contracciones y es el estimador más acorde para obtener la relación .

La fecundidad de los parásitos abdominales en el presente trabajo fue menor a la reportada tanto por McDermott (2002) como por Cericola y Williams (2014); esto puede deberse a que los organismo en dichos trabajos fueron de mayor talla que los registrados en el presente trabajo, lo que les permitiría presentar una fecundidad mayor (Tabla 5).

Los isópodos bopíridos pueden producir miles de huevos (Tabla 5) a diferencia de otros isópodos parásitos como los cymotoideos que producen entre 300 a 600 huevos (Brusca, 1981). Muñoz (2001) reporta que *lone ovata* presenta mayor mortalidad en los estadios larvales que *lonella agassizii*. Esta mortalidad es compensada con una mayor fecundidad y un mayor número de desoves, aunque esto implicaría producir huevos de menor tamaño. Poulin (1995) menciona que los epicarideos aparentemente han evolucionado para alcanzar altas fecundidades a pesar de no presentar una talla corporal grande a diferencia de los demás isópodos parásitos.

### **Relación entre la talla del parásito y talla del hospedero**

La asociación entre la talla del parásito y el hospedero ha sido observada previamente por diversos autores (Truesdale y Mermilliod, 1977; Beck, 1980b; Schuldt y Rodríguez-Capítulo, 1985; Campos-González y Campos-Favela, 1987; Campos y Campos, 1989; Jay, 1989; Cash y Bauer, 1993; Allen, 1996; Cericola y Williams, 2014; Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2013, 2014). Esta relación en las cuatro especies de bopíridos tratadas en el presente estudio fue significativa, lo cual indica que el crecimiento en el caso de ambos grupos, tanto parásitos abdominales como branquiales, coincide con el planteamiento sobre el crecimiento del parásito y el hospedero son simultáneas (Campos-González y Campos-Favela, 1987; Wenner y Windsor, 1979; Beck, 1980b; Jay, 1989; Cash y Bauer, 1993; McDermott, 2002; Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2013, 2014).

La relación entre la talla de *B. thorii* y *T. floridanus* fue reportada por Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2014); en el presente trabajo, el hospedero fue *T. manningi* infestado fue por el mismo parásito; ambas asociaciones fueron positivas y significativas, aunque con valores ligeramente menores en el presente trabajo.

Verdi y Schuldt (1988) señalaron que cuando una misma especie de bopírido infesta diferentes hospederos, la talla máxima que el parásito puede alcanzar depende de la talla del hospedero sobre el cual se encuentra, esto podría explicar las diferencias encontradas en el presente trabajo con respecto a los datos de Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2014), ya que *T. manningi* presentó tallas menores en comparación con *T. floridanus*.

### **Incremento en el volumen del huevo y talla promedio de la larva epicaridium**

Diversos autores (Thorson ,1950; Steele y Steele, 1975; Wenner y Windsor, 1979; Beck, 1980b; Jay, 1989; Cash y Bauer, 1993; Clarke, 1993; Levitan, 2000; McDermott, 2002; Ramírez-Llodra, 2002;) mencionaron que el tamaño de los huevos esta correlacionados con distintos factores, como la duración del desarrollo embrionario, el número de camadas producidas por unidad de tiempo el número de huevos por camada (ya que el número de huevos disminuye cuando incrementan su tamaño), la calidad y disponibilidad del alimento, temperatura, salinidad, el tiempo en que son fecundados y la cantidad vitelo.

En el caso de *B. thorii*, Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2008) reportaron tamaños de huevo de 0.113 mm a 0.175 mm, mientras que Strömberg (1971) mencionó que los huevos de *M. carolii* son de aproximadamente 0.1 mm; los datos obtenidos en este trabajo para estas especies fueron mayores en ambos casos (Tabla 5). Los parásitos abdominales *M. carolii* y *Diplophryxus siankaanensis* presentaron huevos pequeños y mayor fecundidad con respecto a los parásitos branquiales *Pseudionella markhami* y *Bopyrinella thorii* que tuvieron huevos de mayor tamaño pero fueron menos fecundos, esto podría deberse a que los huevos de los parásitos abdominales contienen menor cantidad de vitelo y un desarrollo embrionario de mayor duración comparado con los branquiales.

Beck (1980b) menciona que los parásitos branquiales tienen una limitante de espacio que afecta tanto el número como el tamaño de los huevos que estos pueden producir, a diferencia de los parásitos abdominales que no presentan esta limitante puesto que el marsupio que contiene los huevos excede el tamaño el cuerpo de la hembra parásita, produciendo una mayor cantidad de

huevos pero a su vez de menor talla. Smith y Fretwell (1974) y McGinley et al. (1987) mencionaron que en un momento dado la cantidad de energía disponible para que un organismo pueda invertir en la reproducción es limitada, esto puede afectar la cantidad de huevos producidos y/o el tamaño de los mismos.

En el presente trabajo las especies que presentaron la talla máxima del huevo fueron *Pseudionella markhami* y *Bopyrinella thorii* (0.21 mm) similar al tamaño máximo de huevo reportado por Miyashita (1940) para *Entoniscooides okadai* (Tabla 5), lo que concuerda con Strömberg (1971) en el sentido de que los huevos de los epicarideos son pequeños en comparación con otros isópodos los cuales alcanzan tallas mayores a 0.3 mm de diámetro; esta diferencia en la talla podría deberse al modo de vida parasitaria y la complejidad del ciclo de vida que los bopíridos presentan (Strömberg, 1971).

Respecto del incremento en el volumen de los huevos de los parásitos, se observaron aumentos desde 45 % en *M. carolii* hasta de 152 % para *P. markhami*. El incremento del volumen o talla de los huevos se debe a la disponibilidad de alimento y a la cantidad de vitelo que éstos puedan almacenar, así como al crecimiento del embrión, pero también es posible que la temperatura tenga un efecto en los mismos (Clarke y Gore, 1992; Clarke, 1993). Ramírez -Llodra (2002) apunta que el tipo de fertilización y la composición química de los huevos también podrían afectar su volumen, y recomienda que tales factores deben ser estudiados con mayor profundidad.

La talla de las larvas epicaridium fue diferente para las cuatro especies analizadas (tabla 5); para *B. thorii* Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2008) reportaron tallas que van de 0.17 a 0.21 mm, mientras que en el presente trabajo se obtuvieron tallas entre 0.14 mm y 0.33 mm, similares a la reportadas por Beck (1980a) para *Probopyrus pandalicola* (Tabla 5).

Thorson (1950) menciona que los huevos de tallas grandes generalmente producen larvas de tallas grandes. Levitan (2000) sugiere que la cantidad de vitelo en el huevo es un factor que afecta el desarrollo de las larvas. Es de mencionar que las larvas pequeñas tienen una baja tasa de asimilación de nutrientes a diferencia de las larvas de tamaño grande lo que se traduce en un desarrollo embrionario más largo, puesto que en este estadio requieren mayor cantidad de alimento. Otro factor que puede afectar el crecimiento de los embriones es el grosor y la resistencia del corión la cual limita el crecimiento del huevo durante el desarrollo. Sin embargo, la mayoría de los estudios describen el desarrollo larval sin considerar el tiempo de incubación y volumen del huevo, lo cual impide saber qué tipo de estrategia siguen las hembras durante un periodo reproductivo determinado (Hernández y Palma, 2003); ya que al conocer dicha información, nos ayudaría a comprender mejor las diferentes estrategias reproductivas empleadas por los organismos.

La variación en la talla de la larva en una misma especie se debe a la depredación, latitud y profundidad en que se encuentran distribuidas, el ritmo metabólico ó simplemente podrían ser variaciones intraespecíficas de las larvas parásitas, pero también la metodología empleada en su medición. (Thorson, 1950; Strömberg, 1971; Steele y Steele, 1975; Anderson, 1975; Beck, 1980b; Ramirez-Llodra, 2002)

Otro factor que pudiese afectar tanto el tamaño de los huevos y por consiguiente el de las larvas del parásito, es la energía que los hospederos invierten en la producción de huevos. Corey y Reid (1991) reportan que *T. manningi* invierte mayor cantidad de energía en la producción de huevos a diferencia de *T. floridanus*; puesto que al ser parasitados por bopíridos, estos provocan una castración en el hospedero causando tanto una deficiencia nutricional como una alteración del sistema endócrino (Anderson, 1977; Baudoin, 1975; Beck 1980a; McDermott, 2002); por lo que la energía que el hospedero destina a la reproducción sea aprovechada por el parásito hembra, en la producción de huevos de mayor tamaño y por consiguiente, larvas de mayor talla; o también podría ser debido a variaciones intraespecíficas de los parásitos sobre los diferentes hospederos

Tabla 5. Cuadro comparativo sobre aspectos biológicos en diferentes especies de bopíridos. A, Abdominal, B, Branquial.\*, Interno

Especie	Ubicación del parásito en el hospedero	Rango de Fecundidad	Fecundidad Promedio	Longitud total de la hembra (mm)	Talla del huevo reportado (mm)	Talla de larva Epicaridium (mm)	Referencia
<i>Anathelges hyptius**</i>	A	1,149-3,437	-	3.91- 6.56	-	-	McDermott, 1998
<i>Anuropodione carolinensis</i>	B	9,500-28,000	-	5 - 16	0.140-0.147	0.20 - 0.25	Wenner y Windsor, 1979
<i>Argeia pugettensis</i>	B	1,600-38,300	-	3.9 - 9.1	-	-	Jay, 1989
<i>Athelges takanoshimensis</i>	A	1,078-5,031	2858	4.0 - 14.0	0.144	0.262	Cericola y Williams, 2014
<i>Bopyrina abbreviata</i>	B	131-1,548	637	1.35 - 2.3	0.10 - 0.12	-	Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2013
<i>Bopyrinella thorii</i>	B	83 - 1,036	309	1.07 -3.52	0.11 - 0.17	0.17 - 0.21	Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2008
<i>Bopyrinella thorii</i>	B	61 - 773	244	1.07 - 3.0	0.10 - 0.21	0.14 - 0.33	Presente trabajo
<i>Diplophryxus Siankaanensis</i>	A	38 - 2,331	458	1.4 - 2.3	0.08 - 0.18	0.11 - 0.24	Presente trabajo
<i>Entoniscoides okadai</i>	*	-	-	-	0.2	-	Miyashita, 1940

Especie	Ubicación del parásito En el hospedero	Rango de Fecundidad	Fecundidad Promedio	Longitud total de la hembra (mm)	Talla del huevo reportado (mm)	Talla de larva Epicaridium (mm)	Referencia
<i>Ionella agassizii</i>	B	110-12,800	5,500	-	-	-	Muñoz, 2001
<i>lone ovata</i>	B	650-64,000	22,183	-	-	-	Muñoz, 2001
<i>Metaphrixus carolii</i>	A	-	-	-	0.1	-	Strömberg, 1971
<i>Metaphrixus carolii</i>	A	153-1,757	775	1.29 - 2.2	0.08 - 0.17	0.12 - 0.21	Presente trabajo
<i>Parapenaeon japonica**</i>	B	-	-	-	0.110	-	Hiraiwa, 1983
<i>Probopyrus pandalicola</i>	B	350-11,850	-	3 - 7.5	-	0.25-0.30	Beck,1980b
<i>Pseudione giardi</i>	B	-	-	-	0.13 - 0.15	-	Strömberg, 1971
<i>Pseudionella markhami</i>	B	18-1,047	222	0.77 - 3.5	0.12 - 0.21	0.15-0.29	Presente trabajo
<i>Stegias clibanarii</i>	A	191-667	409	-	0.157 0.176	- 0.27	McDermott, 2002

\*\*Especies que cambiaron de género: *Epipenaeon japónica* ahora es *Parapenaeon japónica*; *Stegophryxus hyptius* cambio a *Anathelges hyptius*.

## CONCLUSIONES

- *Diplophryxus siankaanensis* presentó el mayor número de huevos, el cual varió de 38 a 2,331, mientras que en *Bopyrinella thorii* se observó la menor fecundidad con 61 a 773 huevos.
- La relación talla del parásito y el número de huevos se correlacionó en los casos de *Pseudionella markhami* y *Bopyrinella thorii*, mientras que *Diplophryxus siankaanensis* y *Metaphrixus carolii* no presentaron una correlación aparente.
- Se presentó una relación entre la longitud total de *Bopyrinella thorii*, *Pseudionella markhami*, *Metaphrixus carolii* y *Diplophryxus siankaanensis* y la talla de sus respectivos hospederos, lo que es congruente con lo reportado en la literatura para otras especies.
- *Bopyrinella thorii* y *Pseudionella markhami* presentaron los huevos de mayor tamaño.
- La talla promedio de las larvas *epicaridium* varió entre los parásitos branquiales y los abdominales, siendo mayor las larvas de *Bopyrinella thorii* y *Pseudionella markhami*.
- El presente estudio presenta el primer reporte sobre la fecundidad, tamaño e incremento de volumen del huevo de *Pseudionella markhami*, *Metaphrixus carolii* y *Diplophryxus siankaanensis*.

## Anexo fotográfico



Figura 1. Hembra (A) y macho (B) de *Bopyrinella thorii*. Barra de escala (A) = 1.0 mm; (B) = 0.5 mm.

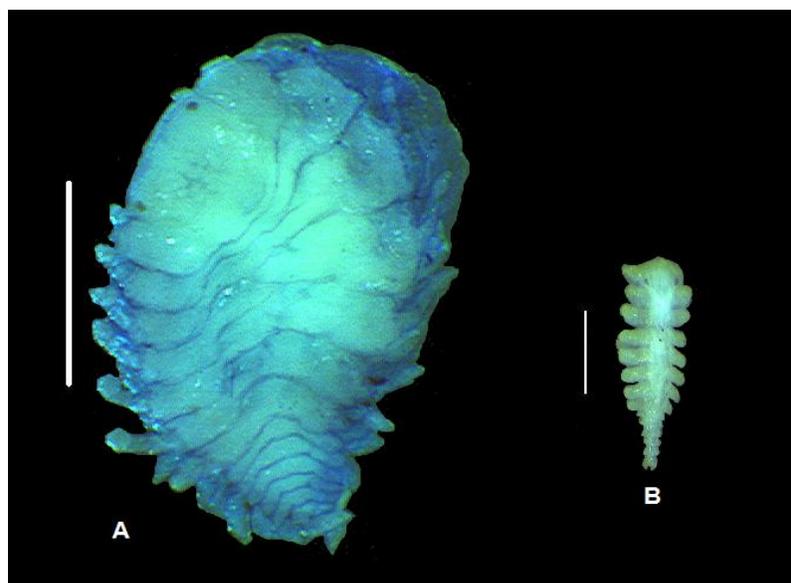


Figura 2. Hembra (A) y macho (B) de *Pseudionella markhami*. Barra de escala (A) = 1.0 mm; (B) = 0.5 mm.

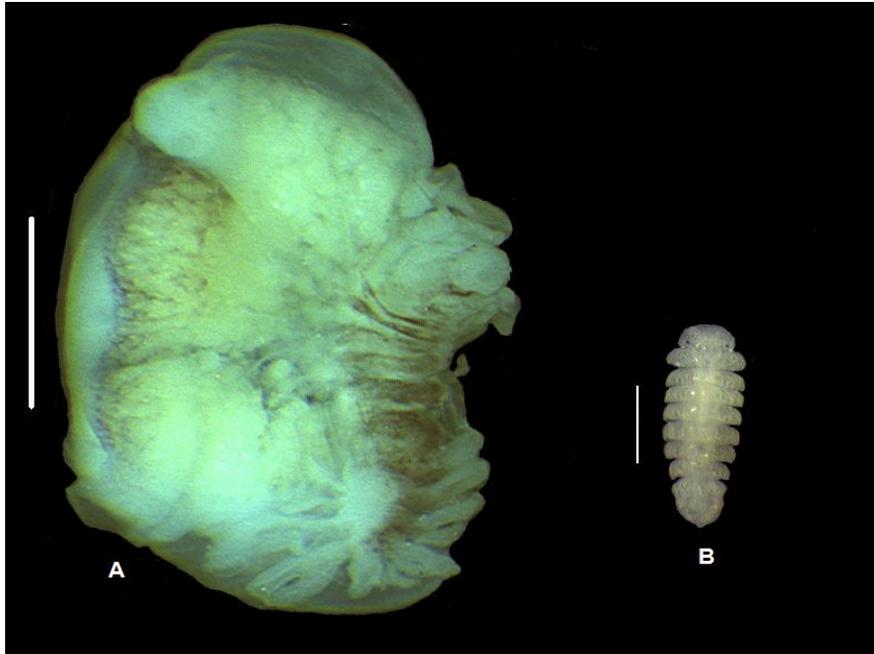


Figura 3. Hembra (A) y macho (B) de *Diplophryxus siankaanensis*. Barra de escala (A) = 1.0 mm; (B) = 0.5 mm.

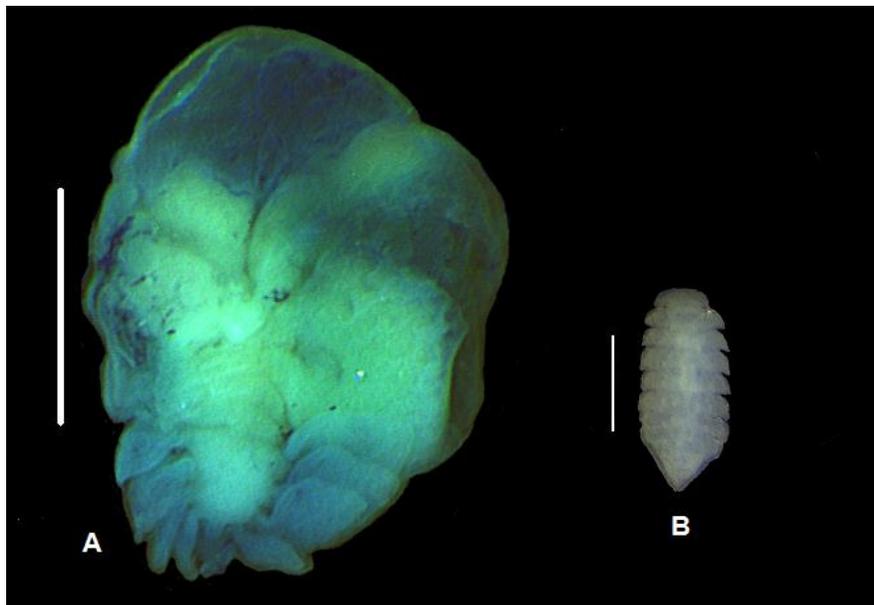


Figura 4 Hembra (A) y macho (B) de *Metaphrixus carolii*. Barra de escala (A) = 1.0 mm; (B) = 0.5 mm.

## Literatura citada

- Adkison, D. L. y R. W. Heard, 1978. Description of a new genus and species of Pseudioninae (Isopoda: Bopyridae) parasite of the hermit crab *Pagurus annulipes* (Stimpson) from North Carolina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 91: 408-417.
- Allen, J. A., 1996. Notes on the relationship of the bopyrid parasite *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) with its host. *Crustaceana*, 10(1): 1-6.
- Álvarez-Cadena, J. N., U. Ordóñez-López, A. R. Almaral-Mendivil, M. Ornelas Roa y A. Uicab-Sabido, 2007. Larvas de peces del litoral arrecifal del norte de Quintana Roo, Mar Caribe de México. *Hidrobiológica*, 17(2): 139-150
- Anderson, G., 1975. Larval metabolism of the epicaridian isopod parasite *Probopyrus pandalicola* and metabolic effects of *P. pandalicola* on its copepod intermediate host *Acartia tonsa*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 50(A): 747-751.
- Anderson, G., 1977. The effects of parasitism on energy flow through a laboratory shrimp population. *Marine Biology*, 42(3): 239-251.
- Anderson, G. y W. E. Dale, 1989. *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda: Epicaridea), swimming responses of cryptoniscus larvae in water conditioned by host, *Palaemonetes pugio* Holthuis (Decapoda: Palaemonidae). *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 130: 9-18.

- Ayub, Z. y M. Ahmed, 2004. Study on the host-parasite relationship of *Parapenaeopsis styliifera* (H. Milne Edwards) (Decapoda: Penaeidae) and *Parapenaeon japonica* (Thielemann) (Isopoda:Bopyridae). *Hydrobiologia*, 523(1-3): 225-228.
- Baudoin, M., 1975. Host castration as a parasitic strategy. *Evolution*, 29(2): 335-352.
- Bauer, R. T., 2004. Remarkable Shrimps: Adaptations and natural history of the carideans, University of Oklahoma press. Norman. 282 Pp.
- Beck, J. T., 1979. Population interactions between a parasitic castrator, *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae), and one of its freshwater shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus* (Decapoda: Caridea). *Parasitology*, 79: 431-449.
- Beck, J. T., 1980a. The effect of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus*. *Biological Bulletin, Woods Hole*, 158(1): 1-15.
- Beck, J. T., 1980b. Life history relationships between the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* and one of its caridean shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *American Midland Naturalist*, 104(1): 135-154.
- Beck, J. T., 1980c. Larval and adult habitats of a branchial bopyrid *Probopyrus pandalicola* on one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *Crustaceana*, 38(3): 265-270.
- Brusca, R. C., 1978a. Studies of the cymothoid fish symbionts of the Eastern Pacific (Isopoda, Cymothoidae). I. Biology of *Neocila californica*. *Crustaceana* 34: 141–159.

- Brusca, R. C., 1978b. Studies of the cymothoid fish symbionts of the Eastern Pacific (Isopoda, Cymothoidae). 2. Systematics and biology of *Lironeca vulgaris*. Allan Hancock Found Occas Papers 0(2): 1-19.
- Brusca, R. C., 1981. A monograph on the Isopoda Cymothoidae (Crustacea) of the eastern Pacific. Zoological Journal of the Linnean Society, 73: 117-199.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca, 2005. Invertebrados, 2ª edición. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid .1005 Pp.
- Cash, C. E. y R. T. Bauer, 1993. Adaptations of the branchial ectoparasite *Probopyrus pandalicola* (Isopoda:Bopyridae) for survival and reproduction related to ecdysis of host, *Palaemonetes pugio* (Caridae:Palaemonidae). Journal of Crustacean Biology, 13(1): 111-124.
- Caddy, F. J., 1989. Marine invertebrate fisheries. Their assessment and management. John Wiley and sons. New York, 752 Pp.
- Calado, R., C. Bartilotti, y L. Narciso, 2005. Short report on the effect of parasitic isopod on the reproductive performance of a shrimp. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 321(1): 13-18.
- Calva-Benítez, L. G. y R. Torres-Alvarado, 2011. Carbono orgánico y características texturales de sedimentos en áreas del pasto marino *Thalassia testudinum* en ecosistemas costeros del sureste del Golfo de México. Universidad y Ciencia Trópico Húmedo, 27(2): 133-144

- Campos, E. y A. R. Campos, 1989. Epicarideos de Baja California: distribución y notas ecológicas de *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) en el Pacífico oriental. *Revista de Biología Tropical*, 37(1): 29-36.
- Campos-González, E. y J. R. Campos-Favela, 1987. Epicarideos de Baja California I. Primer registro y notas bioecológicas de dos Bopyridae y un Cryptoniscidae (Crustacea, Isópoda) para México. *Ciencias Marinas*, 13(3): 39-48.
- Castellanos-Osorio, I. A. y E. Suárez-Morales, 1997. Observaciones sobre el zooplancton de la zona arrecifal de Mahahual, Quintana Roo (mar Caribe Mexicano). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología*, 68(2): 237-252.
- Cericola, M. J. y J. D. Williams, 2014. Prevalence, reproduction and morphology of the parasitic isopod *Athelges takanoshimensis* Ishii, 1914 (Isopoda: Bopyridae) from Hong Kong hermit crabs. *Marine Biology Research*, DOI: 10.1080/17451000.2014.928415
- Chace, F. A. Jr., 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 98: 1-179.
- Cinner, J., 2000. Socioeconomic Influences on Coastal Resource Use in Mahahual, México. Tesis para obtener el grado de maestría en artes marinas en asuntos marinos. University of Rhode Island. 110 Pp.
- Clarke, A., 1993. Egg size and egg composition in polar shrimps (Caridea; Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology*, 168: 189-203.

- Clarke, A. y D. J. Gore, 1992. Egg size and composition in *Ceratoserolis* (Crustacea: Isopoda) from the Weddell Sea. *Polar Biology*, 12: 129-134.
- Corey, S. y D. M. Reid, 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans I. the fecundity of thirty- three species on nine families of caridean shrimps. *Crustaceana*, 60(3): 270-294.
- Coyle, K.O. y G.J. Müller, 1981. Larval and juvenile stages of the isopod *Holophryxus alaskensis* (Epicaridea, Dajidae) parasitic on decapods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1438-1443.
- Dreyer, H. y J. W. Wägele, 2001. Parasites of crustaceans (Isopoda: Bopyridae) evolved from fish parasites: molecular and morphological evidence. *Zoology (Jena)*, 103: 157-178.
- Fotheringham, N., 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 57: 570-578.
- Hazlett. B. A., 1968. Size relationships and aggressive behavior in the hermit crab *Clibanarius vittatus*. *Ethology*, 25(5):608-614.
- Hernández-Bové, P., 2001. Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulosus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: Una comparación latitudinal. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 29(1): 73-81.
- Hernández, P. y S. Palma, 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda: Porcellanidae). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 31(2): 35-46.

- Hiraiwa, Y. K., 1936. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. III. Development and life-cycle. With special reference to the sex differentiation in the bopyrid. Journal of Science of the Hiroshima University, Series B, Div. 1, Vol. 4, Art. 8: 101-141
- Ivanov, F. M., 2011. Reproductive parameters of *Porcellium collicola* (Verhoeff, 1907) and *Trachelipus arcuatus* (Buddelund, 1885) (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) in south Romania. Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa, 54(2): 365–377.
- Janssen, H. H. y A. Brandt, 1994. *Heterocephon marginatum* (Shiino, 1936) (Crustacea: Isopoda: Epicaridae: Bopyridae) a new hyperparasite from the Philippines, and a short review of the biology of Bopyridae. The Philippine Scientist, 31: 5-31.
- Jay, C. V., 1989. Prevalence, size and fecundity of the parasitic Isopod *Argeia pugettensis* on its host shrimp *Crangon franciscorum*. American Midland Naturalist, 121(1): 68-77.
- Jordán-Dahlgren, E., M. Martín-Chávez, M. S. Segura y A. González de la Parra, 1994. The Sian Ka'an Biosphere Reserve Coral Reef System, Yucatan Peninsula, Mexico. Atoll Research Bulletin, 423: 1-31.
- Levitan, D. R., 2000. Optimal egg size in marine invertebrates: Theory and phylogenetic analysis of the critical relationship between egg size and development time in echinoids. The American Naturalist, 156(2): 175-192.

Markham, J. C., 1972. Two new genera of the western Atlantic abdominally parasiting Bopyridae (Isopoda, Epicaridea), with a proposed new name for their subfamily. *Crustaceana*, suppl. 3: 39-56.

Markham, J. C., 1978. Bopyrid isopods parasitizing hermit crabs in the northwestern Atlantic Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 28(1): 102-117.

Markham, J. C., 1985. A review of the bopyrid isopods infesting caridean shrimps in the northwestern Atlantic Ocean, with special reference to those collected during the Hourglass cruises in the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 7(3): 1-156.

Markham, J. C., 1986. Evolution and zoogeography of Isopoda Bopyridae, parasite of Crustacea Decapoda. 143-164 pp. En: R.H. Gore y K.L Heck (eds.) *Crustacean Biogeography*. Crustacean, Issues 4. A.A. Balkema. 292 Pp. (Boston, Mass.).

Markham, J. C., 1988. Descriptions and revisions of some species of Isopoda Bopyridae of the north western Atlantic Ocean. *Zoologische Verhandelingen*, 246: 1-63.

Markham, J. C., 2003. A world list of hermit crab and their relatives (Anomura: Paguroidea) reported as host of Isopoda Bopyridae. *Memoirs of Museum Victoria*, 60(1): 71-77.

Markham, J. C., y F. E. Donath-Hernández, 1990. Crustacea of Sian Ka'an, including orders Nectiopoda, Stomatopoda, Thermosbaena, Mysidacea, Cumacea, Tanaidacea, Isopoda and Decapoda, 239-256 pp, En: L. D. Navarro y J. G. Robinson (eds.) *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*, Vol. 1, Centro de Investigaciones de Quintana Roo. 865 Pp

- Markham, J. C., F. E. Donath-Hernández, J. L. Villalobos-Hiriart y A. C. Díaz-Barriga, 1990. Notes on the shallow-water marine crustacean of the Caribbean Coast of Quintana Roo, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología*, 61(3): 405-446.
- Martínez-Mayén, M. y R. Román- Contreras, 2003. Reproduccion de *Potimirim glabra* (Kingsley, 1878) (Crustacea: Decapoda: Atyidae) en el río Coyuca, Guerrero, México, 103-115 pp. En: M. E. Hendrickx (ed.) *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacifico Este 2* Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 303 Pp.
- Martínez-Mayén, M. y R. Román-Contreras, 2014. Sexual maturity, fecundity, and embryo loss in the Pontoniine shrimp *Cuapetes americanus* (Kingsley, 1878) (Decapoda: Palaemonidae) in Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México, *Journal of Crustacean Biology*, 34(3): 342-348.
- Masunari, S. A., C. Da Silva y E. Oliveira, 2000. The population structure of *Probopyrus floridensis* (Isopoda, Bopyridae) a parasite of *Macrobrachium potiuna* (Decapoda; Palaemonidae) from the Perequé River, Paranaguá Basin, Southern Brazil. *Crustaceana*, 73(9): 1095-1108.
- McDermott, J. J., 1998. Prevalence of two epicaridean isopods (Bopyridae and Entoniscidae) associated with the hermit crab *Pagurus longicarpus* Say, 1817 (Anomura) from the New Jersey coast (U.S.A.). *The Journal of Parasitology*, 84(5): 1042-1045.

- McDermott, J. J., 2002. Relationships between the parasitic isopods *Stegias clibanarii* Richardson, 1904 and *Bopyrissa wolffi* Markham, 1978 (Bopyridae) and the intertidal hermit crab *Clibanarius tricolor* (Gibbes, 1850) (Anomura) in Bermuda. *Ophelia*, 56(1): 33-42.
- McGinley, M. A., D. H. Temme y M. A. Geber, 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *The American Naturalist*, 130(3): 370-398.
- Miyashita, Y., 1940. On an entoniscid with abbreviated development, *Entoniscoides okadai*, n.g. n. sp. *Annot. Zool. Japon.*, 19(2): 149-156.
- Muñoz, G., 2001. Diferencias en las historias de vida de dos especies de isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) que parasitan al nape *Neotrypae uncinata* (Milne-Edwards, 1873) (Decapoda: Thalassinidea). *Revista Chilena de Historia Natural*, 74: 755-761.
- Overstreet, M. R., 1983. Metazoan symbionts of crustacean. En: J. A. Provezano, Jr. (ed.). *The Biology of Crustacea*. Vol. 6. Parasitology. Academic Press, New York. Pp 219-226.
- Owens, L. y J. S., Glazebrook, 1985. The biology of isopods parasitic on commercial penaeid prawns in northern Australia 105-113 pp. En: P.C. Rothlisberg, B. S. itill y D.J. Staples (eds.), *Second Australian National Prawn Seminar*. Cleveland, Qld. 368Pp. Cleveland Australia).

- Pike, R. B., 1960. The biology and postlarval development of the bopyrid parasite *Pseudione affinis* G. O. Sars and *Hermiarthrus abdominalis* (Kroyer) [= *Phryxus abdominalis* Kroyer]. *Journal of the Linnean Society of London (zoology)*, 44: 238-251.
- Pinheiro, M. A. y A. Fransozo, 1995. Fecundidade de *Pachycheles haigae* Rodriguez Da Costa, 1960 (Crustacea, Anomura, Porcellanidae) em Ubatuba (SP), Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55(4): 623–631.
- Poulin, R., 1995. Evolutionary influences on body size in free-living and parasitic isopods. *Biological Journal of the Linnean society*, 54: 231-244.
- Poulin, R., 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University press. 325 Pp.
- Ramirez-Llodra, E., 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 43: 87-170.
- Reinhard, E. G., 1949. Experiments on the determination and differentiation of sex in the bopyrid *Stegophryxus hyptius* Thompson. *Biological Bulletin, Woods Hole*, 96: 17-31.
- Reinhard, E. G., 1956. Parasitic castration of crustacea. *Experimental Parasitology*, 5: 79-107.
- Reverberi, G. y M. Pittoti, 1942. Ciclo biológico e la determinazione fenotípica del sesso di *Ione thoracica* Montagu, Bopyride parassita si *Callianassa laticauda* Otto. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 19(2): 111-184.
- Román-Contreras, R., 2004. The genus *Probopyrus* Giard and Bonnier, 1888 (Crustacea: Isopoda: Bopyridae) in the eastern Pacific region and seven new records for Mexico. 153-168 pp.

En: M. E Hendrickx (ed.), Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico Este 3. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 245Pp.

Román-Contreras, R. y R. Bourdon, 2001. *Probopyrus insularis*, a new species (Isopoda: Bopyridae), a parasite of *Macrobrachium faustinum* (Saussure de, 1857) (Decapoda: Palaemonidae), with criteria to differentiate species of *Probopyrus*. Proceedings of the Biological Society of Washington, 114(4): 918-982.

Román-Contreras, R. y M. Martínez-Mayén, 2010 Notes on marine shallow-water carideans (Pasiphaeidae, Gnathophyllidae, and Processidae) from Quintana Roo, Mexico. *Crustaceana*, 83(8): 957-970.

Román-Contreras, R. y M. Martínez-Mayén, 2011. Registros nuevos de parásitos epicarideos (Crustacea: Isopoda) en México y suroeste del Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1145-1153.

Romero-Rodríguez, J. y R. Román-Contreras, 2008. Aspects of the reproduction of *Bopyrinella thorii* (Richardson, 1904) (Isopoda, Bopyridae) a branquial parasite of *Thor floridanus* Kingsley, 1878 (Decapoda, Hippolytidae) in Bahía de la Ascensión, Mexican Caribbean. *Crustaceana*, 81(10): 1201-1210.

Romero-Rodríguez, J. y R. Román-Contreras, 2011. Changes in secondary sexual characters of males of *Thor floridanus* (Decapoda, Hippolytidae), infested by *Bopyrinella thorii* (Isopoda, Bopyridae). *Crustaceana*, 84(9): 1041-1050.

- Romero-Rodríguez, J. y R. Román-Contreras, 2013. Prevalence and reproduction of *Bopyrina abbreviata* (Isopoda, Bopyridae) in Laguna de Terminos, SW Gulf of Mexico, *Journal of Crustacean Biology*, 33(5): 641-650.
- Romero-Rodríguez, J. y R. Román-Contreras, 2014. Relationships of the branchial parasite *Bopyrinella thorii* (Isopoda, Bopyridae) and its host *Thor floridanus* (Decapoda, Hippolytidae). *Crustaceana*, 87(4): 463 – 475.
- Sastry, A. N., 1983. Ecological aspects of reproduction, 179-270 pp. En: Vernberg F. J Y W. B. Vernberg (eds.) *The biology of the crustacean*. Vol. 8. Academic Press. 383 Pp (New York, E. U.)
- Schuldt, M. y M. C. Damborenea, 1989. Infección de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae) con *Probopyrus cf. oviformis* (Crustacea, Bopyridae) en el Canal Villa Elisa (Selva Marginal de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina). I. Estructura poblacional del consorcio, interacción y fluctuación. *Biota* (Osorno, Chile), 5: 21-53.
- Schuldt, M. y A. Rodrigues-Capitulo, 1985. Biological and pathological aspects of parasitism in the branquial chamber of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) by infestation with *Probopyrus cf. oviformis* (Crustacean: Isopoda). *Journal of Invertebrate Pathology*, 45: 139-146.
- Schultz, G. A., 1969. *How to know the marine isopods Crustaceans*. WM. C. Brown Company Publishers, Dubuque Iowa. 359 p.

- Smith, C. C. y S. D. Fretwell, 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108: 499-506.
- Steele, D. H. y V. J., Steele, 1975. Egg size and duration of embryonic development in crustacea. *International Review of Hydrobiology*, 60(5): 711-715.
- Strömberg, J. O., 1971. Contribution to the embriology of bopyrid isopods with special references to *Bopyroides*, *Hemiarthus*, and *Pseudione* (Isopoda, Epicaridea). *Sarsia*, 47: 1-46.
- Thorson, G., 1950. Reproduction and larval development of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25: 1-45.
- Truesdale, M. F. y J. W. Mermilliod, 1977. Some observations on the host-parasite relationship of *Macrobrachium ohione* (Smith) (Decapoda, Palaemonidae) and *Probopyrus bithynis* Richardson (Isopoda, Bopyridae). *Crustaceana*, 32(2): 216-220.
- Turner, R. L. y J. M. Lawrence, 1979. Volume and composition of echinoderm eggs; implications for the use of egg size in life history models. 25-40 pp. En: S.E. Stancyk, (ed.) *Reproductive ecology of marine invertebrates*. University of South Carolina Press. 283 Pp.
- Verdi, A. C. y M. Schuldt, 1988. Descripción y biología de *Probopyrus ringueleti* n. sp. (Crustacea, Epicaridea, Bopyridae). Efectos sobre el hospedador *Palaemonetes argentinus* Nobili (Crustacea, Caridae, Palemonoidae). *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 218: 15-26.

- Walker, S. P., 1977. Characterization of molt synchrony between *Palaemonetes pugio* and the ectoparasite, *Probopyrus pandalicola*. *American Zoologist*, 17: 967.
- Wenner, E. L. y N. T. Windsor, 1979. Parasitism of galatheid crustaceans from the Norfolk Canyon and middle Atlantic Bight by bopyrid isopods. *Crustaceana*, 37(3): 293-303.
- Williams, A. B., 1984. Shrimps, lobster, and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. 550p.
- Williams J. D. y C. B. Boyko, 2012. The global diversity of parasitic isopods associated with crustacean hosts (Isopoda Bopyroidea and Cryptoniscoidea). *PLoS ONE*, 7(4). e35350.