



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrones de aparición de parásitos rizocéfalos en sus
hospederos decápodos**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

Gloria Giovanna Díaz del Toro



**DIRECTOR DE TESIS:
Doctor Fernando Álvarez Noguera
2015**

MÉXICO, 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.

Índice

Introducción

Infraorden Cirripedia

Orden Rhizocephala

Suborden Akentrogonida

Suborden Kentrogonida

Ciclo de vida los rizocéfalos

Larva nauplio

Larva cypris

Fase interna

Fase externa

Distribución de rizocéfalos

Desarrollo de larvas lecitotróficas.

Patrón de distribución de hospederos y parásitos

Distribución de hospederos

Hospederos decápodos

Castración parasítica

Infraorden Anomura

Infraorden Brachyura

INTRODUCCIÓN

Infraorden Cirripedia

El subphylum Crustacea (CITA) está compuesto por una gran diversidad de grupos, uno de éstos es el infraorden Cirripedia en el cual se encuentran los crustáceos denominados balanos. Los cirripedios son crustáceos que en su estado adulto son sésiles y se pueden encontrar adheridos al sustrato o a otros organismos. El caparazón, conocido como manto, se encarga de cubrir por completo el cuerpo del animal y en la mayoría se trata de un caparazón calcáreo. El cuerpo de los balanos ha pasado por una reducción evolutiva o pérdida de algunos caracteres como los ojos compuestos y el abdomen con apéndices. Este grupo se encuentra distribuido en todos los mares del mundo. La primera gran revisión de este grupo y en la que se basa su sistemática fue realizada por Darwin en 1851 (Newman, 1980).

La infraclase Cirripedia se compone de tres grupos: balanos que se alimentan a través de filtración, orden Thoracica, los que viven en galerías, orden Acrothoracica y los parásitos, orden Rhizocephala. Los primeros dos superórdenes, Thoracica y Acrothoracica, se alimentan de partículas (detritos) que se encuentran en el agua marina usando sus apéndices torácicos -seis pares de toracópodos- para capturarlas, mientras que los miembros de Rhizocephala son exclusivamente parásitos de otros crustáceos como camarones y cangrejos del orden Decapoda (Glennner y Bay, 2006).

Orden Rhizocephala

El orden Rhizocephala comprende alrededor de 260 especies distribuidas en nueve diferentes familias: Chthamalphilidae, Clistosaccidae, Duplorbidae, Polysaccidae, Lernaediscidae, Mycetomorphidae, Peltogastridae, Sacculinidae y Thompsoniidae (Ahyong *et al.*, 2011). De acuerdo con estudios realizados a lo largo de los últimos años se sabe que Rhizocephala es un grupo monofilético teniendo el mismo ancestro en común que los otros grupos de Cirripedia

(Thoracica y Acrothoracica) (Glennner y Bay, 2006). En décadas pasadas se consideró a los rizocéfalos como un grupo hermano de Maxillopoda y gracias a estudios de secuenciación de ADN se estableció que Rhizocephala es un taxón hermano de Thoracica, grupo perteneciente a la infraclase Cirripedia (Clare *et al.*, 1995).

Se encargan de parasitar otros crustáceos ejerciendo un amplio control en sus hospederos, afectándolos a niveles morfológicos, fisiológicos y conductuales (Glennner *et al.*, 2000); considerados castradores parasíticos de cangrejos de los infraordenes Anomura y Brachyura en ecosistemas acuáticos, interfiriendo con la reproducción del hospedero y de esta manera regulando la dinámica poblacional (Faria, 2007).

La morfología típica de un rizocéfalo adulto consiste en un saco externo que es el órgano reproductivo a nivel del abdomen del hospedero y un sistema que absorbe nutrientes denominado interna, en forma de raíces, que se encuentra dentro del cuerpo del hospedero (Glennner y Bay, 2006).

Los rizocéfalos se encuentran en los ambientes acuáticos en donde habitan también sus hospederos, incluyendo el mar profundo (Tsuchida y Lützen, 2006). Algunas especies parasitan cangrejos semiterrestres y otros cangrejos dulceacuícolas, por razones que aún se desconocen (Clare *et al.*, 1995).

En el ambiente marino existe gran cantidad de asociaciones biológicas que se encuentran ampliamente distribuidas en todo el mundo y de las que su biología general y especificidad son conocidas. Los rizocéfalos alcanzan un gran volumen corporal relativo al del hospedero, considerándose macroparásitos, y pueden ser agentes importantes en la determinación y/o regulación de las poblaciones de sus hospederos (Álvarez, 1993).

En el caso de los machos de cangrejos braquiuros, estos parásitos modifican principalmente su comportamiento; se ha observado que los organismos que presentan externas, observan el mismo comportamiento de las hembras ovígeras, así, éstos acicalan constantemente a la externa como si se tratara de

una masa ovígera, al mismo tiempo que mueven el abdomen para circular agua y de esta manera suministrar oxígeno a los supuestos huevos (Vázquez-López, 2000).

Los rizocéfalos presentan dos subórdenes: Kentrogonida y Akentrogonida, ambos se diferencian por la presencia o ausencia de una etapa después del establecimiento de la larva cypris femenina denominada kentrogon. En el caso de la larva cypris macho, la etapa que se presenta se denomina trichogon. En los organismos del suborden Akentrogonida el estadio infectivo es la cypris (Øksnebjerg, 2000).

Suborden Akentrogonida

El suborden Akentrogonida está compuesto por seis familias: Mycetomorphidae, Clistosaccidae, Polysaccidae, Thompsoniidae, Duplorbidae y Chthamalophilidae. Este grupo tiene una mayor variedad de hospederos en cuanto a su clasificación taxonómica, ya que no sólo pueden parasitar a los organismos del orden Decapoda como Brachyura, Anomura y Caridea y grupos como: Stomatopoda, Isopoda, Cumacea y Balanomorpha (Høeg, 1995). En el suborden Akentrogonida el material parasítico se transfiere al hospedero directamente a través de las anténulas de la larva cypris, sin que se lleve a cabo la metamorfosis a larva kentrogon. Las diferencias entre el modo de infección de hospederos son consideradas de importancia taxonómica y evolutiva dentro del grupo de los rizocéfalos. (Høeg, 1990; Lützen *et al.*, 1996; Glenner y Hay, 2006).

Suborden Kentrogonida

Este suborden se encuentra compuesto por tres familias: Peltogastridae, Lernaediscidae y Sacculinidae; las cuales infectan únicamente miembros de los infraórdenes Brachyura y Anomura. La larva kentrogon funciona únicamente como agente de infección (Høeg, 1995). Dentro de este suborden, la larva cypris, que se trata de una fase en común en todos los cirripedios, se establece en el caparazón de un hospedero crustáceo e inicia una metamorfosis que la convierte en una larva kentrogon, ésta última desarrolla una estructura hueca y reforzada con

cutícula que será apuntada hacia la región abdominal del hospedero. La estructura que diferencia a la larva cypris de la kentrogon se conoce como estilete y eventualmente llegará a penetrar la parte interior del tegumento del hospedero para poder inyectar el primordio celular o material parasítico al torrente de hemolinfa, conocido como vermigon (Clare *et al.*, 1995; Glenner y Bay, 2006). Dentro de este suborden existe una metamorfosis homóloga a la de la cypris femenina denominada larva tricogon (cypris masculina), aun así la larva kentrogon es mucho más compleja morfológicamente (Høeg, 1995).

Ciclo de vida de los rizocéfalos

Los rizocéfalos tienen un ciclo de vida muy complejo que incluye dos etapas principales: la primera de vida libre, periodo durante el cual se desarrollan las fases larvarias y la segunda etapa parasítica, después del proceso de infección (Figura 1); en esta última etapa, los organismos no muestran características morfológicas típicas de los artrópodos como se esperaría, se convierten en masas que contienen básicamente gónadas –externa- y un sistema de anclaje y obtención de nutrientes dentro del hospedero –interna-. El hecho de la complejidad de este ciclo de vida se debe a la forma de vida del parásito, esto les permite organizarse en colonias como resultado de la reproducción asexual por medio de gemación por parte de la interna en akentrogónidos, lo cual resulta en la formación de múltiples externas encargadas de la reproducción sexual (Korn *et al.*, 2004; Shukalyuk, 2005).

La parte masculina del parásito se ve reducida a tejido espermátogónico que se cultiva por parte e la externa y que consiste de receptáculos masculinos; tanto la interna como la externa son tejido femenino (Shukalyuk, 2002). El desarrollo de la fase parásita comienza cuando la larva cypris femenina se establece en la base de una seta plumosa en el caparazón o apéndices del hospedero.

Después de la fertilización, el desarrollo embrionario del parásito se lleva a cabo en la externa hasta la etapa de larva nauplio. La mayoría de los organismos

que pertenecen a los órdenes Acrothoracica y Rhizocephala tienen únicamente cuatro estadios de larvas nauplio, Thoracica normalmente presenta seis (Høeg, 1995). Los rizocéfalos son liberados de sus hospederos como larvas lecitotróficas en fase naupliar, las cuales presentan dimorfismo (Boone, 2004). Durante esta etapa, las larvas nadan de manera muy activa por un periodo relativamente corto, debido a que su fuente energética depende únicamente del vitelo contenido dentro del huevo del que emergen; éstas pasan a formar parte del plancton para continuar con su desarrollo en diferentes estadios de nauplio dependiendo de la especie para finalmente llegar a una larva llamada cypris que es el estadio infectivo del parásito (Isaeva, 2005); la duración de esta etapa larval depende de la temperatura del agua y puede durar desde dos días, en especies del género *Loxothylacus*, hasta más de tres semanas en aguas muy frías en el género *Briarosaccus*. Algunos rizocéfalos, incluyendo todo el suborden Akentrogonida, omiten los estadios de nauplio para eclosionar como larvas cypris totalmente desarrolladas (Høeg, 1995).

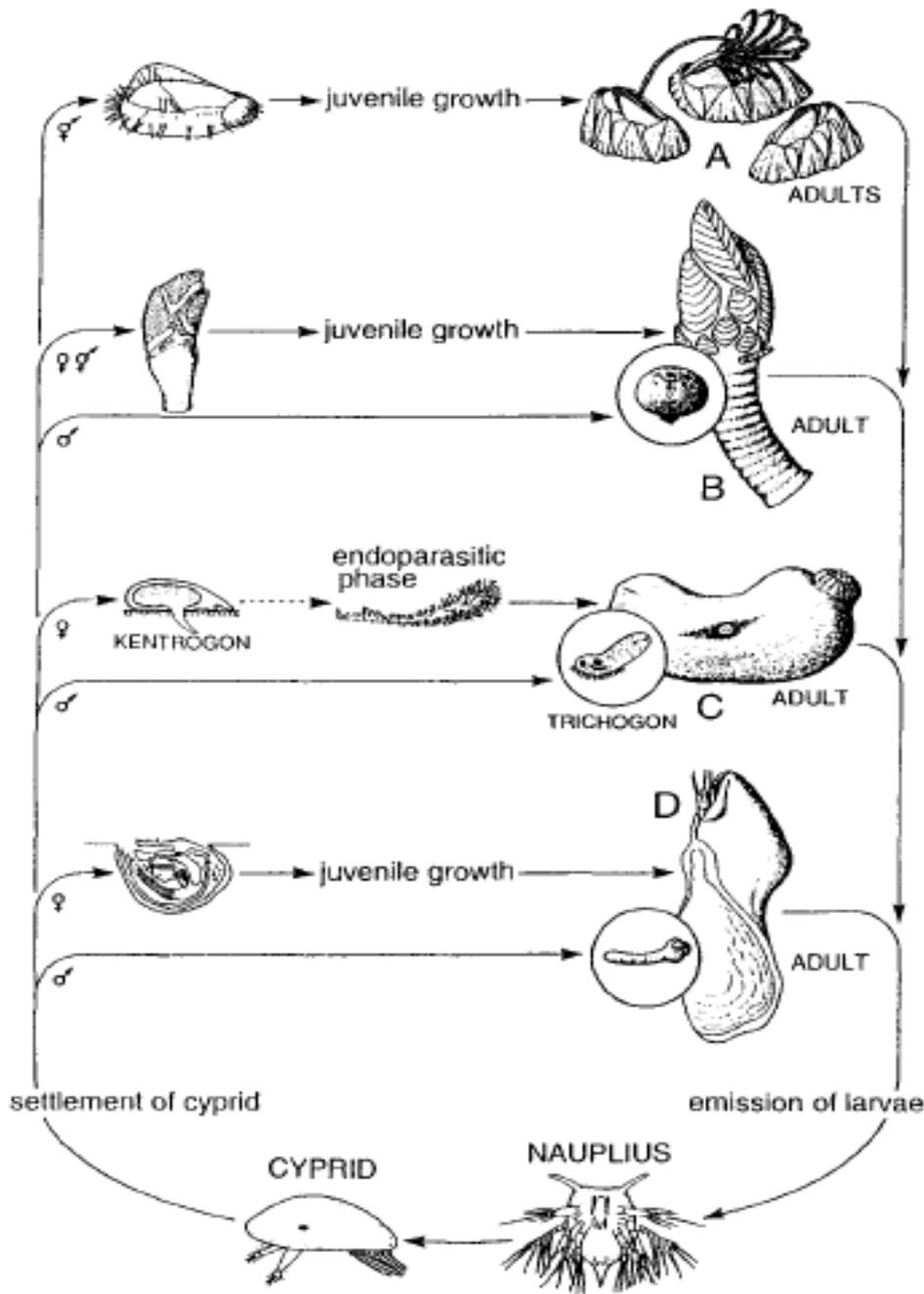


Figura 1. Ciclos de vida en el Infraorden Cirripedia. El diagrama señala las similitudes entre los órdenes Thoracica (A, B), Rhizocephala (C), y Acrothoracica (D). Todas las especies fertilizan y depositan los embriones en la cavidad del manto para que eventualmente surjan larvas nauplio (en algunos casos cypris). Las nauplios pelágicas mudan a cypris, las cuales comienzan a reclutarse en el sustrato (diferente entre especies) y a diferenciarse sexualmente. La cypris hembra o hermafrodita sufre una metamorfosis y comienza un desarrollo gradual hasta llegar al organismo adulto (excepto en Rhizocephala). Los rizocéfalos tienen una cypris que llevó a cabo la metamorfosis (kentrogon) y corresponde con los balanos juveniles en (A, B & D). La larva kentrogon invade al huésped para iniciar la fase endoparasítica que finaliza cuando el parásito emerge a la superficie del huésped con un cuerpo reproductivo (externa). La invasión del huésped y la rediferenciación de las células de kentrogon al primordio que formará la externa (línea punteada en C) representa la única etapa que distingue a los rizocéfalos de los otros órdenes. La mayoría de los representantes del orden Thoracica son hermafroditas, los adultos gregarios pueden llevar a cabo la fertilización cruzada (A). El dimorfismo sexual existe en organismos de Thoracica (B), en Rhizocephala (C) y Acrothoracica (D). Las larvas cypris que se establecen en las hembras o hermafroditas se convierten en “machos enanos” (circulados). El macho de rizocéfalo en C (trichogon) corresponde ontogenéticamente al kentrogon de la hembra. (Tomado de Høeg, 1995).

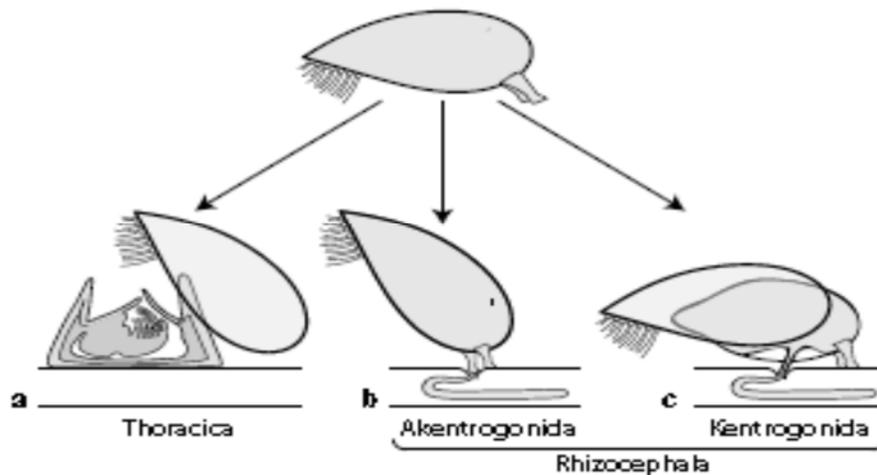


Figura 2. Metamorfosis de la larva cipris dentro de los órdenes (a) Thoracica, (b,c) Rhizocephala. Forma de establecimiento en un hospedero en (b) Akentronida y (c) Kentronida (Tomado de Glenner y Bay, 2006).

Larva cypris

El estadio larval de cypris presenta una duración variable, terminando con el establecimiento o la muerte del organismo (Høeg, 1995). Debe de pasar un periodo de tres a cuatro días para que el estadio infeccioso encuentre a un hospedero vulnerable y así poder establecerse (Boone, 2004).

La cypris es una larva que dentro del orden Rhizocephala puede tener modificaciones al momento de infectar a un hospedero; en Akentronida, inyecta la masa de células parasíticas directamente a la hemolinfa del hospedero, usando una de sus dos anténulas como tubo, mientras que, Kentronida tiene una metamorfosis y cambia a una larva kentron que desarrolla una estructura en su parte anterior (estilete) que permitirá penetrar la cutícula del hospedero e inyectar el primordio celular (Figura 2) (Glenner y Bay, 2006). El kentron se ha podido observar en la base de apéndices con un gran número de setas, branquias o en membranas intersegmentales; quedando adherida al exterior del hospedero al menos 60- 72 horas, a lo largo de este tiempo se lleva a cabo una reorganización del tejido de la hemolinfa; por último, una fase vermiforme alargada llamada vermigon entra al hospedero a través del estilete que ha penetrado el exoesqueleto (O'Brien, 1999).

Fase interna

La interna comienza en el momento en que la larva cypris o kentrogon, dependiendo del suborden de rizocéfalo que se trate, inyecta el primordio celular a través del estilete o la anténula dentro del hospedero. Durante esta etapa, se desarrolla un sistema enraizado (Figura 4) que consiste de canales tróficos y troncos transportadores de nutrientes (Shukalyuk, 2002). Durante la etapa de crecimiento se establece por completo el control del hospedero, este sistema enraizado tiene dos funciones principales: la primera, el control del hospedero a través de la perturbación de su sistema neuroendocrino y la segunda, la absorción de nutrientes directamente del cuerpo del hospedero. Los hospederos parecen no tener un mecanismo de defensa claramente establecido como respuesta al desarrollo del sistema enraizado, así como podría ser el envolver al invasor en tejido conectivo. El desarrollo de los parásitos dentro del hospedero en esta etapa tiene una función trófica importante, ya que los nutrientes que se encuentran en la hemolinfa del hospedero son utilizados por el parásito para llevar a cabo funciones específicas y necesarias como la ecdisis (Høeg, 1995).

El enraizado que compone a la interna consiste en una cutícula, epidermis y una capa debajo de ambas, compuesta por células axiales que comúnmente envuelven al lumen central; las "raíces" se observan con una cutícula de aproximadamente 0.5 μm de grosor. Ésta consiste de una capa interna totalmente homogénea con una estructura fibrosa y una capa externa muy delgada a partir de la cual una gran cantidad de proyecciones microcuticulares se extienden entre el espacio hemolinfático del hospedero. Estas proyecciones varían en complejidad dependiendo de la especie de rizocéfalo de la que se trate. Por debajo de la cutícula se encuentra el plasma epidérmico, las células epidérmicas están unidas por conexiones largas y septadas que exhiben las características de un epitelio con funciones de transporte (Bresciani, 2001).

Todos los recursos encontrados dentro del cuerpo del hospedero son consumidos por el parásito para favorecer su desarrollo y crecimiento de los

órganos reproductivos que llevarán a cabo la producción de nuevas larvas (Korn *et al.*, 2004).

Durante esta etapa de desarrollo, el parásito es completamente interno lo que permite, que el hospedero continúa mudando. En el caso de los machos, a cada una de las mudas van adquiriendo una morfología que se asemeja a las hembras, en donde el ancho del abdomen aumenta, este proceso beneficia al parásito pues representa una protección física para la fase externa (O'Brien, 1999).

Fase externa

La externa es una estructura simple que carece de segmentación y cualquier otra estructura morfológica característica en los crustáceos. Se comienza a desarrollar dentro del cuerpo del hospedero, posteriormente penetra a través del tegumento interno para emerger a la superficie. La función principal de esta fase es ser la estructura reproductora. La externa emerge en la parte del abdomen donde se encuentra comúnmente la masa ovígera del hospedero ya que esta posición le brinda soporte, protección y una ventilación adecuada. Este órgano está compuesto básicamente de un manto muscular que se encuentra alrededor de una cámara que contiene el material reproductivo y se comunica con el exterior a través de un orificio y un saco visceral con un ovario muy largo (Høeg, 1995).

La externa virgen contiene el ovario primordial del organismo, también existe una apertura en el manto y antes de que se lleve a cabo el proceso de fecundación, las larvas cypris macho se establecen alrededor de esta apertura (Figura 5). En el suborden Kentrogonida, la cypris masculina sufre una metamorfosis a una larva tricogon, se trata de la contraparte de la larva kentrogon en larvas cypris hembras, y de esta manera se implanta en uno de los dos receptáculos masculinos que hay en la externa, para que posteriormente las larvas entran a través de la apertura hacia la cavidad del manto de la externa (Walker, 2000). Una gran cantidad de larvas cypris se establecen en la externa pero

únicamente dos de éstas podrán obtener éxito al reproducirse, una en cada receptáculo. Las larvas cypris a través de la penetración antenular, introducen un gran número de células al tejido del manto de la externa virgen. Las células que se introducen se desarrollan para convertirse en espermatogonias. A comparación del suborden Kentrogonida, en Akentrogonida el número de machos que se implantan en la externa puede llegar a ser más de diez (Høeg, 1995). Después de uno a varios periodos de reproducción de la externa, ésta se puede desprender del hospedero dejando una cicatriz donde se encontraba la unión entre la fase interna y la externa (Lange, 1999).

La externa contiene un ovario con oogonias, oocitos y receptáculos masculinos con gran cantidad de células espermatogénicas (Korn *et al.*, 2004). Las larvas cypris masculinas sufren una metamorfosis a fase de tricogon, uno o dos de estos organismos migran a los receptáculos especializados dentro de cada externa donde se llevará a cabo la espermatogénesis (O'Brien, 1999).

Esta fase puede presentar varias etapas de acuerdo con el contenido celular que se desarrolle dentro de ésta en diferentes tiempos del ciclo: la etapa 1 o externa juvenil, se caracteriza por la ausencia de células espermatogénicas dentro de los receptáculos masculinos, la segunda, conocida también como externa inmadura, aún no contiene embriones en desarrollo en la cavidad del manto, las paredes del órgano se encuentran muy juntas por lo que esta cavidad es muy angosta; la tercera o externa madura se caracteriza por el desarrollo de embriones sin ojo naupliar en la cavidad del manto, los espermatozoides maduros fertilizan los oocitos liberados a través de los oviductos hacia la cavidad del manto; finalmente, la etapa 4, también conocida como externa madura, difiere de la etapa anterior por que se desarrollan embriones con ojos naupliares, dentro de esta etapa, se da el proceso de organogénesis en cada uno de los embriones que se diferencian de otras fases por el origen de tres pares de apéndices y un ojo naupliar que posteriormente se desarrolla por completo en las larvas (Korn *et al.*, 2004).

En los hospederos se puede observar más de una externa que puede deberse a dos factores: una infección múltiple (Krüger, 1912) o una reproducción asexual por gemación a partir de una sola interna (Smith, 1906), esta característica está restringida a pocas especies en solo dos familias del suborden Kentrogonida y tres familias del suborden Akentrogonida (Høeg and Lützen, 1985).

La larva cypris hembra se establece en algún posible hospedero dando lugar a una nueva interna, las larvas cypris macho se establecen en la externa juvenil o virgen y proceden a fecundarla cerrando así el ciclo de vida (Korn *et al.*, 2004).

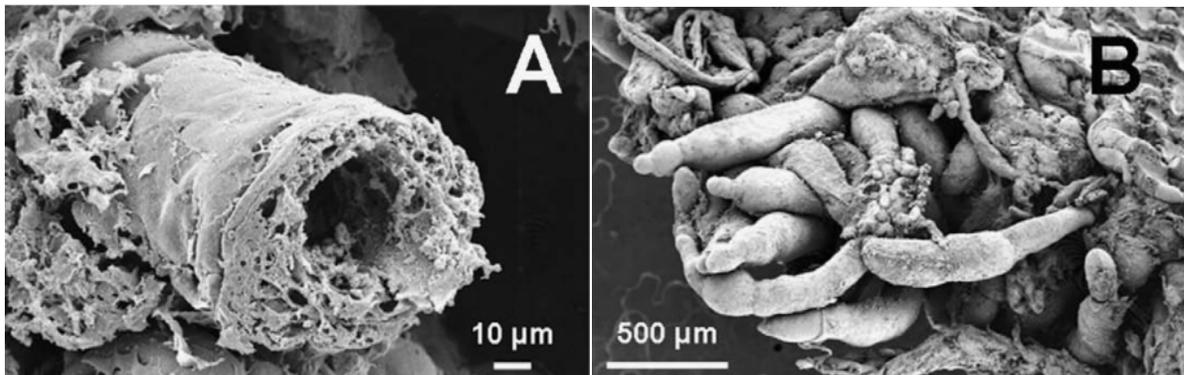


Figura 3. Microfotografías en Microscopía Electrónica de Barrido del sistema de raíces del rizocéfalo *Loxothylacus texanus* parasitando a la jaiba azul *Callinectes sapidus*: (A) vista de una raíz que ha desarrollado un lumen; (B) vista de los “meristemos” de algunas raíces. (Tomado de Álvarez y Bortolini, 2008)

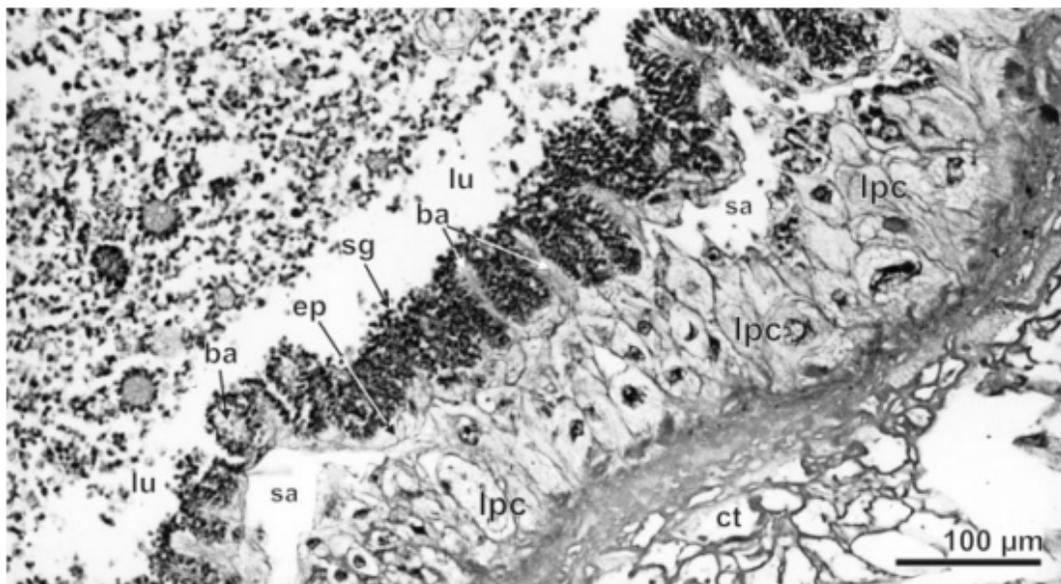


Figura 4. Receptáculo masculino: ct, tejido conectivo; lpc, células poligonales alargada; lu, lumen del receptáculo; ba, barra del epitelio (ep) extendiéndose hasta el lumen; ep, epitelio probablemente del macho “implantado”; sa, espacio entre el tejido masculino y el tejido femenino; sg, espermatogonia. (Tomao de Álvarez *et al.*, 2010)

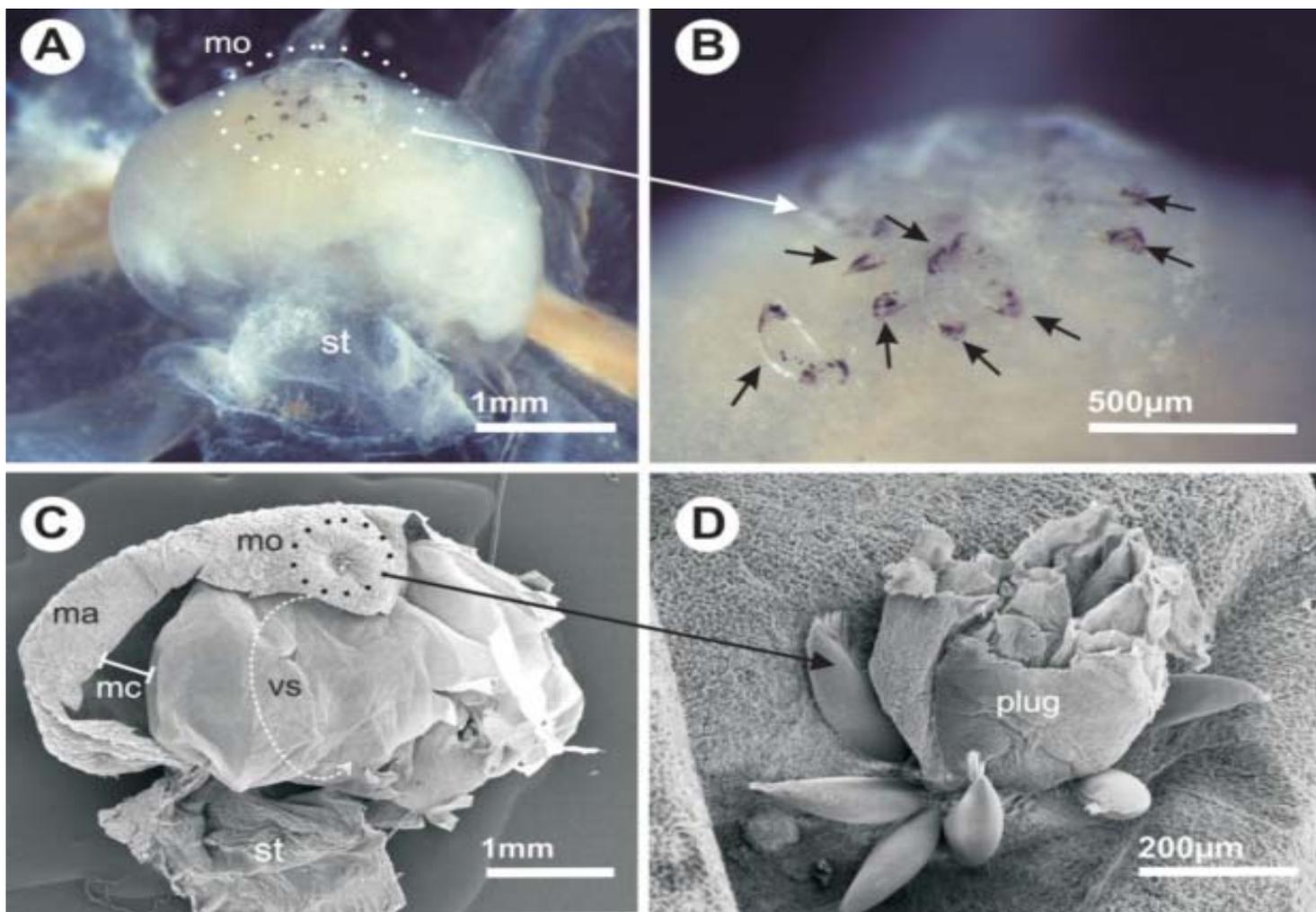


Figura 5. Externa virgen con cypris masculinas estableciéndose. (A) Micrografía clara de la externa virgen femenina. (B) A en detalle. Numerosas cypris macho (flechas) estableciéndose en la abertura del manto. Las cypris se encuentran vacías lo que indica que han llevado a cabo una metamorfosis a la fase de trichogons. (C) Micrografía en Microscopía Electrónica de Barrido de externa virgen. El manto ha sido parcialmente removido, exponiendo el saco visceral que contiene la abertura del manto y la abertura del ducto del receptáculo (no visible en la figura). (D) C en detalle. Cypris macho aferradas a la "crevice" entre la superficie del manto y la "plug" central de la cutícula quedando en la abertura del manto, ma, manto; mc, cavidad del manto; mo, abertura del manto; st, "stalk"; vs, saco visceral. (Tomado de Álvarez *et al.*, 2010)

Orden Decapoda

El primero en recopilar todos los géneros y especies conocidas de crustáceos decápodos a partir de un sistema de almacenamiento de archivos que aún se mantiene en el Museo Nacional de Historia Natural de los Estados Unidos de América, fue Chace en 1951. El estimado de especies conocidas en ese entonces fue de 8,321 distribuidas aproximadamente en 1,000 géneros. En uno de los últimos estudios se reportó el número total de especies del orden Decapoda como 14,756 organizadas en 2,725 géneros incluyendo las especies fósiles (\approx 3,300) (De Grave *et al.*, 2009).

Hospederos decápodos

La resistencia a los parásitos tiene implicaciones importantes dentro de la conservación, la ecología y la evolución. Este término es relevante debido a que es necesario al considerar la eficacia y seguridad al usar parásitos como controles de plagas de determinadas especies (Rigby, 2002).

Los organismos del orden Rhizocephala, provocan efectos en el hospedero, éstos pueden ser 1) cambios en los caracteres sexuales (castración parasítica, feminización de los machos) y 2) cambios en el desarrollo y ciclo de mudas. En la mayoría de los organismos parasitados por especies pertenecientes a Kentrogonida, la anatomía interna el huésped como gónadas y sistema nervioso central deben de soportar modificaciones en su morfología, debido que ésta se encuentre en contacto con las raíces de la interna (Høeg, 1995).

Castración parasítica

La castración parasítica es conocida como una manera especializada de depredación. Cada castrador causa la muerte reproductiva del hospedero al que invade el parásito (Kuris, 1974).

Es un proceso mediante el cual el parásito provoca la atrofia total o parcial de las gónadas del hospedero, modifica caracteres sexuales secundarios como los gonópodos o el ensanchamiento del abdomen, por lo que los hospederos pierden

la posibilidad de reproducirse (Figura 8) (Clare *et al.*, 1995; Álvarez y Calderón, 2006).

Este fenómeno comienza cuando las gónadas de los cangrejos parasitados no maduran por la presencia del parásito y consecuentemente no se pueden reproducir (Reinhard, 1956). El efecto que este fenómeno se puede describir como el control total del huésped, que actúa como un robot, que únicamente se encarga de servir a las necesidades del parásito (O'Brien, 1999).

En la mayoría de las interacciones con rizocéfalos la infección resulta en la esterilización de forma completa del hospedero. Por ejemplo, los hospederos hembra, nunca cargan una masa ovígera y los gonópodos en ambos sexos pueden degenerar y desaparecer por completo. La “esterilización parasítica” describe el estado del organismo, una gran parte de los hospederos tienen gónadas más pequeñas que los cangrejos sanos y presentan un avanzado estado de degeneración. Muchos parásitos no sólo esterilizan a su hospedero, sino que también feminizan a los machos en términos morfológicos, patrón de crecimiento y conducta. Este proceso de feminización se lleva a cabo a través de las numerosas mudas que sufre el hospedero desde el momento de la infección hasta antes de que la externa virgen surja a través de la epicutícula. Se cree que la castración parasítica por parte de los organismos del orden Rhizocephala evolucionó originalmente para obtener un cuidado parental por parte del huésped hacia el parásito, pero se puede decir que este fenómeno se adaptó desde un principio para que posteriormente diera lugar a lo que se le conoce como feminización (Høeg, 1995).

Se han encontrado dos fragmentos proteínicos (conocidos como “P-p”) en la sangre de los cangrejos que se encuentran infectados, éstos no están presentes en organismos sanos. Ambos fragmentos presentan la misma movilidad electroforética. Se cree que este fragmento proteínico es producido por el cangrejo que se encuentra bajo la influencia del parásito como un mecanismo de defensa, para establecer un cambio en el metabolismo del huésped o puede ser una señal de que el parásito se está expandiendo dentro del huésped (Herberts, 1982).

La especificidad del huésped es un concepto clave y de suma importancia para entender la organización del parásito a nivel comunidad, la evolución de los mecanismos de defensa del huésped y los riesgos de transmisión de algunos agentes infecciosos (Kuris *et al.*, 2007).

De acuerdo con Euzet y Combes (1980), Holmes (1987) y Combes (2001) los estadios infectivos en un parásito deben pasar por un “filtro” para llegar a un huésped potencial (Figura 10).

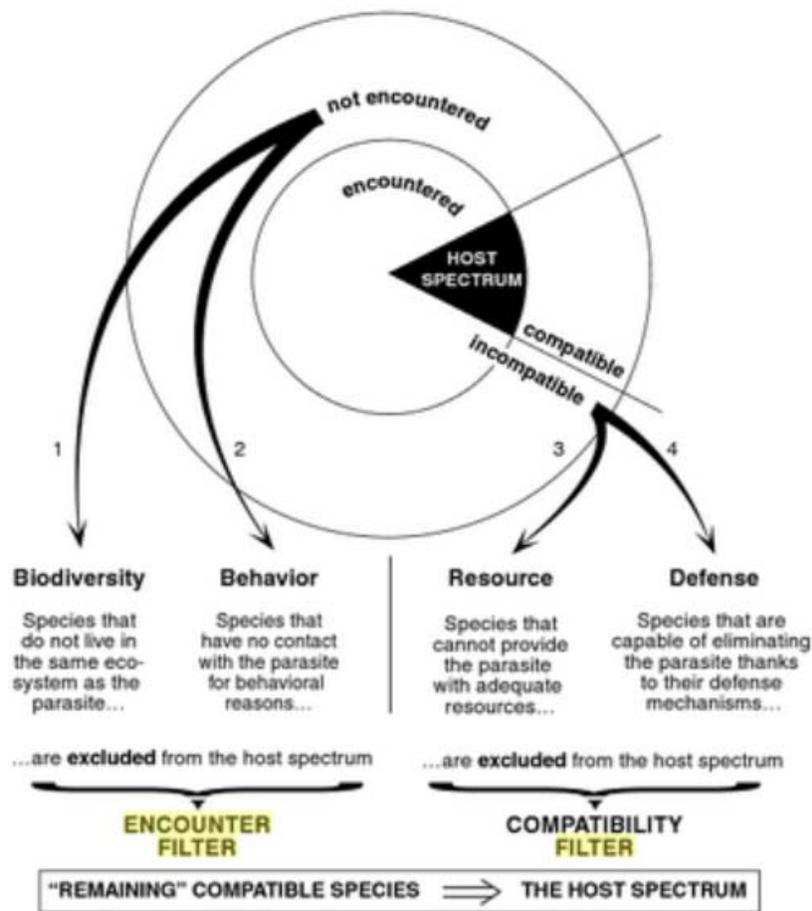


Figura 6. Formación del “espectro del hospedero” (basado en la propuesta de Euzet y Combes, 1980). La intersección de los encuentros entre hospederos compatibles constituye el *espectro del hospedero* (en negro). 1 y 2: especies que no se encuentran debido a que nunca están juntas (1) o porque el comportamiento del hospedero hace que el encuentro no se lleve a cabo. (2); 3 y 4: especies en las que el parásito no se desarrolla debido a su incompatibilidad y la falta de recursos (3) o los mecanismos de defensa del hospedero (Tomado de Combes, 1995).

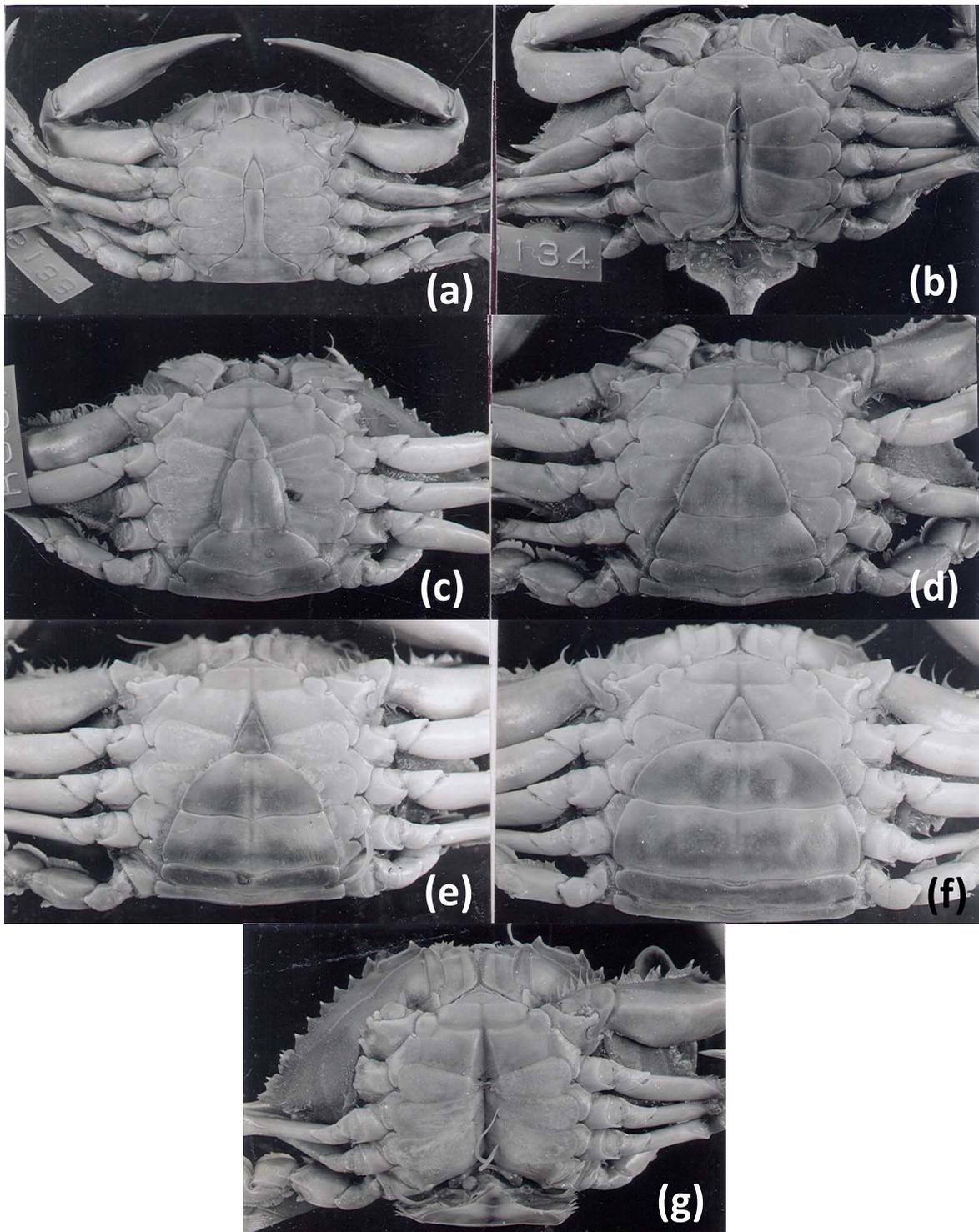


Figura 8a. Ejemplares de *Callinectes rathbunae* (a) macho normal, (b) gonópodos de macho normal, (c) macho parasitado en proceso de feminización, (d) macho parasitado, (e) macho parasito feminizado, (f) macho parasitado altamente feminizado, (g) gonópodos de macho parasitado.

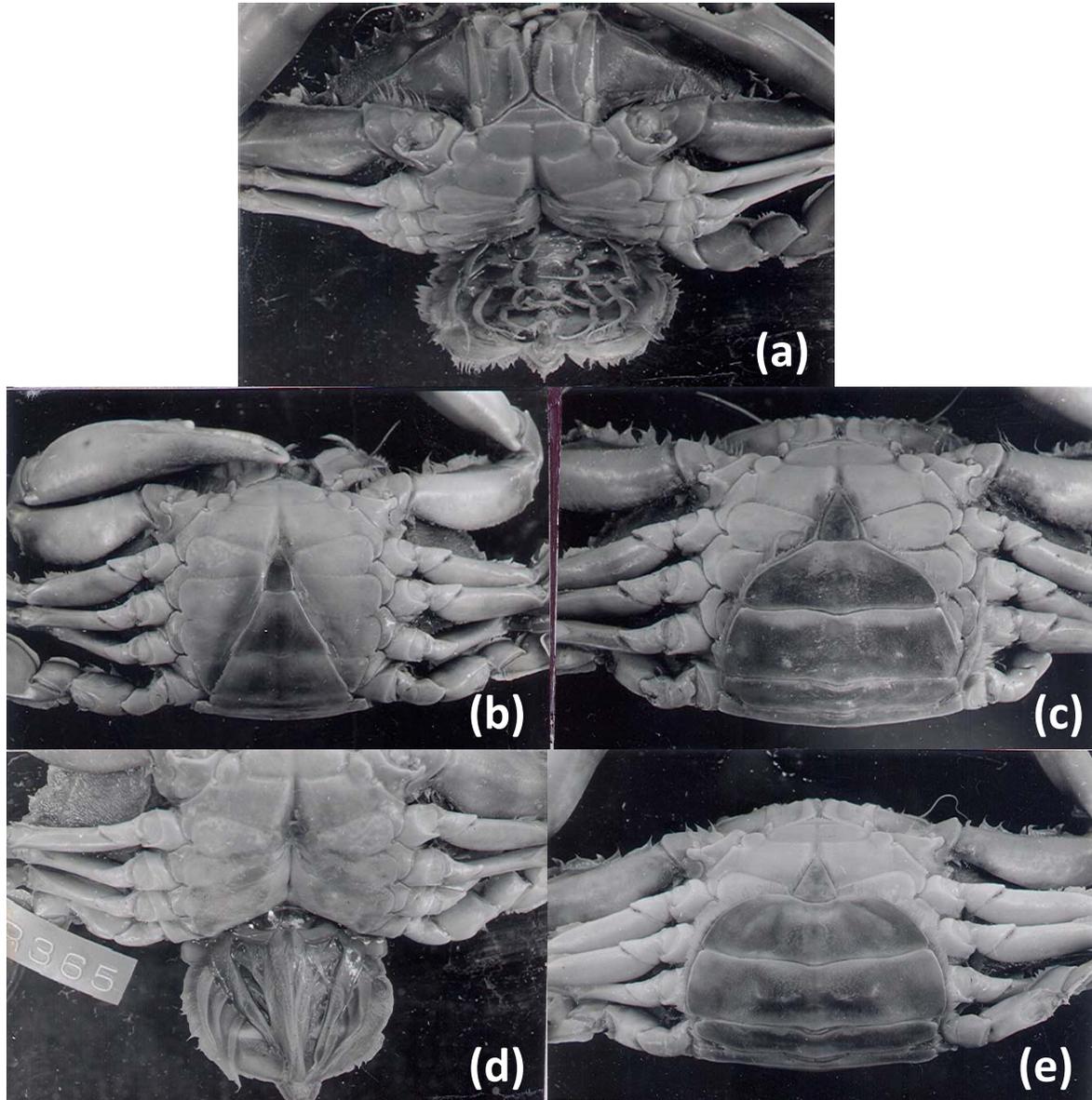


Figura 8b. Diferentes vistas del abdomen de hembras parasitadas y no parasitadas de la especie *Callinectes rathbunae* pertenecientes a la familia Portunidae: (a) hembra parasitada, (b) hembra juvenil inmadura, (c) hembra parasitada, (d) hembra normal, (e) hembra normal.

Distribución de rizocéfalos

Desarrollo de larvas lecitotróficas

Los decápodos tienen fases larvales que usualmente son de hábitos pelágicos, es decir, viven en la columna de agua por largos periodos sobreviviendo por medio de alimentación de otros organismos que forman parte del plancton también. En crustáceos, la mayoría de las especies marinas producen un gran número de huevos de tamaño pequeño, lo que conduce a un desarrollo larval planctotrófico, donde el tiempo antes de la eclosión es un periodo corto; una vez que las larvas eclosionan son capaces de alimentarse del plancton presente en la columna de agua. En contraste, otro pequeño número de organismos producen pocos huevos con gran cantidad de vitelo que permite la alimentación independiente del organismo a través de la reserva de energía, a lo que se le conoce como lecitotrofia o desarrollo lecitotrófico. La duración de la fase larval en los crustáceos tiende a ser mucho más corta en larvas lecitotróficas que en las planctotróficas (Anger, 1995). Lecitotrofia se refiere a que la larva posee únicamente una cantidad de energía finita para poder completar su desarrollo y llegar a la metamorfosis. En el orden Rhizocephala, las larvas pequeñas tienen mayores oportunidades de invadir al hospedero haciendo a un lado todo su sistema de defensa (Høeg, 1995).

Patrón de distribución de hospederos y parásitos

La capacidad de dispersión de los invertebrados marinos resulta de la combinación de un complejo número de variables, la más importante es la duración del periodo larval. El reclutamiento de más organismos de una población para que ésta no desaparezca por causa del parasitismo depende de la capacidad de dispersión de las larvas, la capacidad de reproducción en poblaciones de hospederos y la distribución de especies de hospederos (Álvarez, 1993).

La prevalencia es la fracción de hospederos parasitados, en el caso de los rizocéfalos, esta fracción representa el número de hospederos que tienen externa,

es decir, no se consideran a los hospederos que podrían estar infectados solo con la interna (Øksnebjerg, 2000).

Es difícil pero no imposible tratar de llegar a conclusiones acerca de los mecanismos biológicos que generan un patrón de distribución particular, examinando la distribución de parásitos por hospedero (Anderson y May, 1978). La investigación acerca de los decápodos que realizan el papel de hospederos de parásitos rizocéfalos es de suma importancia debido a que muchas especies de hospederos son indispensables en aspectos tanto económicos como ecológicos. El estudio de la distribución de estos organismos nos puede ayudar a conocer las fluctuaciones de las poblaciones de parásitos y hospederos y las relaciones que resultan de la castración parasítica. Además la distribución de los rizocéfalos con respecto a sus hospederos se ha estudiado durante muchos años pero aún no se ha comprobado la existencia de un patrón específico que soporte esta interacción aparentemente tan inestable sin que ambas poblaciones se extingan.

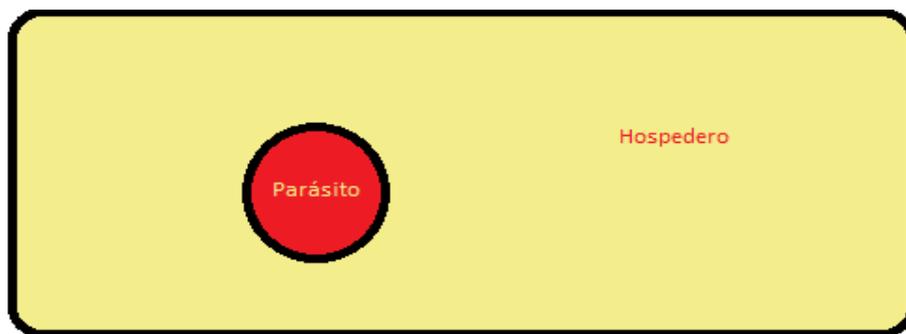


Figura 9. Posible patrón de distribución de parásitos y hospederos que permite una interacción inestable conservando ambas poblaciones.

En este estudio se plantea la posibilidad de que las variables relacionadas con la historia de vida de los hospederos se encuentren ampliamente ligadas a la infección de los rizocéfalos en estas especies. Variables como el rango geográfico, tamaño del adulto, tamaño del huevo, número de estadíos larvales y diferentes tamaños larvales son sólo algunas en las que podría existir alguna relación. Por

ejemplo, se espera que en especies parasitadas por rizocéfalos el rango de distribución sea más amplio y el número de estadios larvales sea mayor; a diferencia de los decápodos que no son parasitados, en este caso se esperaría que el rango de distribución sea menor, al igual que el número de estadios larvales. Esta hipótesis está estrechamente relacionada con la historia de vida tanto en hospederos como en parásitos ya que únicamente los hospederos que presenten amplios rangos de distribución acompañados de mayor número de estadios larvales serán capaces de soportar una interacción con un parásito altamente virulento.

ANTECEDENTES

El orden Rhizocephala es un grupo que tiene gran importancia en el estudio de la parasitología, ecología y biogeografía debido a que las relaciones hospedero-parásito que presentan, se distinguen porque el parásito castra al hospedero, a lo que se le conoce comúnmente como castración parasítica.

Álvarez (1993), publicó su tesis doctoral titulada: "The interaction between a parasitic barnacle, *Loxothylacus panopaei* (Cirripedia, Rhizocephala), and three of its host crab species (Brachyura, Xanthidae) along the East Coast of North America". Este trabajo está compuesto por cuatro capítulos diferentes en los que se realizan análisis de diferentes interacciones de los hospederos pertenecientes al orden Decapoda y rizocéfalos. En el capítulo cuatro, se discuten algunos posibles patrones de distribución del hospedero y el parásito. Dentro de este mismo capítulo se encuentra una tabla de especies de decápodos de los infraórdenes Brachyura y Anomura, que son los hospederos más comunes para los rizocéfalos, de la cual se distinguen nueve variables que se utilizan para analizar el desarrollo larval en relación con la distribución geográfica de los hospederos, teniendo como objetivo describir un patrón de infección que hace que los miembros del orden Rhizocephala sean viables en zonas muy restringidas y permite a los hospederos decápodos no extinguirse en un área determinada. Estas variables se obtuvieron a partir de bases de datos e información acerca del desarrollo larval en los infraórdenes Brachyura y Anomura. En total se trataron 107

especies de decápodos, distinguiendo a las especies que pueden estar parasitadas por rizocéfalos para posteriormente analizar las posibles diferencias con especies no parasitadas. Este estudio de Álvarez (1993) es la parte central del presente trabajo, cuya base de datos original se revisó y se duplicó el número de especies de decápodos a analizar. Otros antecedentes relevantes son los que a continuación se presentan:

Herberts (1982), comprobó la existencia de una fracción proteínica en la sangre de los cangrejos que se encuentran infectados por rizocéfalos, misma que no se encuentra presente en los cangrejos sanos.

Walker (1985), observó el reclutamiento de las larvas cypris hembra del rizocéfalo *Sacculina carcini* y de esta manera demostró que el periodo de infección *in vitro* es corto. Desde que ocurre la metamorfosis de la larva cypris a kentrogon hasta la infección del hospedero pasan aproximadamente 72 horas.

Høeg (1995) recopiló información acerca del orden Rhizocephala, incluyendo: biología y ciclo de vida, la relación parásito-huésped y algunas hipótesis que explican la posible evolución y filogenia de este grupo de crustáceos parásitos.

Clare *et al.* (1995), describieron el ciclo de vida completo de los rizocéfalos pertenecientes al suborden Kentrogonida y comentaron algunos de los procesos que deben llevarse a cabo para que el parásito logre infectar a un decápodo.

Lázaro-Chávez *et al.* (1996), proporcionaron datos acerca de la prevalencia de *Loxothylacus texanus* en las jaibas del género *Callinectes* en donde se contabilizó el número de parásitos externos por hospedero de una muestra significativa y se llegó a la conclusión que en la laguna de Tamiahua existe una prevalencia alta de parásitos rizocéfalos comparado con valores reportados para otras áreas a lo largo del Golfo de México.

Walker (2001), recopiló datos generales y particulares sobre el orden Rhizocephala, que incluyen: ciclo de vida, biología de estadios larvales y los

efectos que causa el parasitismo en sus hospederos. Se discuten algunas características que diferencian a los subórdenes Kentrogonida y Akentrogonida.

Glennner (2001), describió la metamorfosis de la larva cypris, inyección del primordio celular y el desarrollo temprano de la interna en el rizocéfalo *Loxothylacus panoapei* (Kentrogonida).

Glennner *et al.* (2003), proporcionaron evidencia morfológica y molecular de la existencia de un clado monofilético formado por rizocéfalos que se pueden reproducir asexualmente, formando un nuevo género: *Polysacascus*.

Boone *et al.* (2004), analizaron la posibilidad de que cada especie de rizocéfalo se pueda establecer en uno o más hospederos diferentes, es decir, reducir la especificidad en la infección de un hospedero y de esta manera ampliar el rango de infección a más especies como una ventaja evolutiva que desarrollan estos parásitos.

Isaeva *et al.* (2005), analizaron la importancia ecológica, comercial y económica que tienen estos parásitos como reguladores de las poblaciones de hospederos.

Vázquez y Álvarez (2006), recopilaron datos acerca de la morfología y el ciclo de vida de *Loxothylacus texanus*, describiendo el proceso de la castración parasítica y algunas de sus consecuencias.

Nascimento y Bustos (2006) estudiaron las relaciones entre dos especies con castración parasítica específica y encontraron relaciones entre las hembras parasitadas y el parásito. Uno de los estudios más recientes por Tsuchida y Lützen (2006), es un análisis sistemático sobre la infección de parásitos del género *Sacculina* en crustáceos de la familia Grapsidae y cómo es que las tres especies de *Sacculina* estudiadas presentan simpatría.

Glennner y Bay (2006), realizaron un análisis del infraorden Cirripedia y una comparación filogenética entre cada uno de sus órdenes y sus relaciones en cuestiones de desarrollo larval y ciclo de vida.

Kuris *et al.* (2007), demostraron de manera experimental la especificidad entre los braquiuros *Carcinus maenas*, que cumple el papel de hospedero del rizocéfalo *Sacculina carcini* y *Pachygrapsus marmoratus*, que no es hospedero de *Sacculina carcini*, comprobando así que tanto en la naturaleza como en condiciones controladas de laboratorio los filtros de encuentro y compatibilidad parásito-hospedero se encuentran cerrados cuando el parásito no es específico para cierta especie de hospedero, provocando que no se lleve a cabo el proceso de infección en éste.

Bortolini y Álvarez (2008), realizaron un estudio histológico del hepatopáncreas de *Callinectes sapidus* parasitado por el rizocéfalo *Loxothylacus texanus* con el objetivo de encontrar una relación entre el grado de desarrollo del sistema enraizado del parásito y su proceso de maduración.

Høeg *et al.* (2009), compararon los ciclos de vida de los diferentes órdenes del infraorden Cirripedia (Thoracica, Acrothoracica y Rhizocephala) proporcionando datos de importancia acerca del ciclo de vida de los rizocéfalos y como éste tiene similitudes con los otros dos órdenes dentro de Cirripedia.

Álvarez *et al.* (2010), describieron la anatomía de la externa virgen y la externa madura de *Loxothylacus texanus* (Kentrogonida), enfocándose en el establecimiento de los machos en el manto de la externa, así como en la histología de los órganos reproductores femeninos.

HIPÓTESIS

Debido al alto impacto que tienen los rizocéfalos sobre sus hospederos, infligiendo una muerte evolutiva al impedir que puedan reproducirse y alcanzando prevalencias muy altas, se requiere que una fracción importante de la población de hospederos esté libre de parásitos para poder mantener una interacción estable. A través del análisis de variables que describen el patrón de reproducción y la distribución, se plantea que las especies que son hospederas de rizocéfalos tienen una alta fecundidad, muchas etapas larvales, un desarrollo larval largo y un área de distribución grande. En contraste, las especies que no son hospederas de

rizocéfalos pueden tener una baja fecundidad, pocas etapas larvales, desarrollo larval reducido y áreas de distribución restringidas.

Los parásitos obviamente no pueden elegir especies hospederas basados en estas variables, pero si llegan a parasitar una especie que no mantenga áreas libres de parásitos y la capacidad para repoblar áreas con alta prevalencia de parásitos, la interacción se volverá inestable y desaparecerá. Lo que se plantea entonces es que las interacciones decápodos-rizocéfalo actuales han sobrevivido porque los patrones demográficos de los hospederos lo permiten, siendo éstos los que presentan: alta fecundidad, muchas etapas larvales, un desarrollo larval largo y un área de distribución grande.

OBJETIVO GENERAL

Describir el patrón de infección de los rizocéfalos en crustáceos del orden Decapoda tomando como base variables que describen el desarrollo larval y la distribución tanto de especies hospederas como de especies que no son parasitadas.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Caracterizar en cuanto a tipo de desarrollo larval, fecundidad, tamaño corporal y área de distribución a especies de los principales grupos de decápodos que son parasitados por rizocéfalos.
2. Determinar por medio de análisis de correlación si las especies que son parasitadas por rizocéfalos se pueden distinguir de las que no son parasitadas.
3. Determinar a través de un análisis de componentes principales si el conjunto de variables consideradas distingue entre el grupo de especies parasitadas del que no lo son.

MATERIAL Y MÉTODO

Se recopilaron de casi 200 especies de decápodos de los infraórdenes Brachyura y Anomura las siguientes variables: tamaño del huevo, duración del periodo larval, número de estadios larvales, número de huevos por puesta, tamaño del primer estadio larval, tamaño del último estadio larval, tamaño del adulto, tamaño del rango geográfico y número de puestas anuales. Estas variables se obtuvieron a partir de la literatura disponible en bibliotecas digitales, tratándose sobre todo de artículos relacionados con el desarrollo larval, fecundidad y descripciones morfológicas de varias especies de decápodos.

El dato del tamaño del rango geográfico se obtuvo utilizando el programa Google Earth para trazar la ruta correspondiente y aproximar en kilómetros el rango de distribución de cada especie.

En cuanto al tamaño de los estadios larvales y del adulto, se utilizaron datos que generalmente son promedios estimados en milímetros. Si no se encontraba el dato pero sí los esquemas de las larvas o el adulto, se midió tomando en cuenta la escala indicada en cada caso. Los datos de fecundidad y tamaño del huevo se obtuvieron a partir de los promedios que se tienen para algunas especies. En caso de que no fuera de esa manera se recopilaba el dato disponible en la literatura, aunque fuera en un sólo caso, es decir, el número de huevos correspondiente a la puesta de una sola hembra. Para el tamaño del huevo se consideró el diámetro de éste cuando aún no presentan ojos naupliares, tiempo antes de la eclosión. Los datos se registraron en los programas Excel y Access de Office para un mejor manejo de éstos.

La información sistemática, como por ejemplo, la familia correspondiente, se corroboró y/o actualizó con la clasificación del orden Decapoda realizada por De Grave *et al.* (2009); y se respeta este mismo orden para los datos presentados en la tabla de especies. La tabla principal se dividió entre especies de decápodos parasitadas y no parasitadas, realizando una comparación con cada una de las

variables utilizando gráficas de “caja y bigote” elaboradas por medio del programa “R”.

Se hicieron pruebas de t Student para comparar valores promedio de las variables entre especies parasitadas y control. Posteriormente los datos recopilados se revisaron a través de la elaboración de matrices de correlación (Spearman) y un análisis de componentes principales (ACP), así como análisis canónico y de jerarquización. Para realizar el ACP se aplicó un tratamiento a los datos recopilados debido a que únicamente dos variables se lograron completar para todas las especies, esto significa que había una gran cantidad de celdas vacías. El tratamiento que se aplicó se encuentra basado en las medias de cada una de las variables. Todos los datos se analizaron utilizando el programa “R” versión 3.1.0.

RESULTADOS

Los datos que se generaron para realizar los análisis incluyen 16 familias, 29 géneros y 43 especies de hospederos de rizocéfalos (Tabla 1). Asimismo, se obtuvieron datos de 37 familias, 87 géneros y 149 especies de decápodos que no son parasitadas por rizocéfalos (Tabla 1). Los resultados muestran que los rizocéfalos están presentes tanto en braquiuros como anomuros. En algunas familias se detectó una mayor prevalencia del parasitismo, lo que sugiere que los rizocéfalos tienen preferencia por ciertos grupos que tienen mayor número de etapas larvales y hábitos más generalistas. En el infraorden Anomura las familias de hospederos con mayor número de especies parasitadas fueron Lithodidae y Diogenidae, con 6 especies cada una, mientras que en Brachyura fue Portunidae con 5 especies registradas.

Como una primera aproximación, se graficaron los intervalos de variación, mediante diagramas de caja y bigote de cada variable (Fig. 13). Del total de las variables consideradas, solamente 2, tamaño del intervalo geográfico de distribución y talla del adulto, muestran diferencias “significativas”. El número de puestas anuales es una variable que no se consideró debido a que la varianza en

los datos obtenidos es casi nula variando de 1 a 2, lo que provoca que esta variable no proporcione información sobre la diferencia que puede existir entre especies parasitadas y control.

Las figuras 14 y 15 son matrices de correlación generadas a partir de los datos en especies parasitadas y control. Estas matrices despliegan diagramas de dispersión en el panel inferior y en el superior el coeficiente de correlación. Los coeficientes que presentan un mayor tamaño son considerados significativos, mientras que los de menor tamaño no se consideran relevantes ya que no proporcionan información acerca de las relaciones. De acuerdo a los valores de significancia los valores que se pueden considerar de esta manera en los datos de organismos parasitados son aquellos cuya $p > 0.288$, mientras que para organismos control se consideran los datos cuya $p > 0.159$.

Con los datos proporcionados por las figuras 14 y 15 se realizaron diagramas de dispersión para las correlaciones más estrechas. Los diagramas de dispersión que se realizaron fueron los que se muestran en las figuras 16, 17 y 18. La figura 16 es el diagrama de dispersión entre tamaño del adulto y fecundidad, cuya correlación es la más estrecha de todas ya que ambos coeficientes de correlación resultan ser los más altos en las dos matrices. La figura 17 se trata del diagrama entre el tamaño del huevo y el tamaño del primer estadio larval, mientras que la figura 18 compara la duración del periodo larval con el número de estadios larvales tanto en especies parasitadas como en especies control.

El ACP muestra, de acuerdo con la hipótesis, que existe un cierto grado de diferencia entre los datos de especies parasitadas y especies no parasitadas (Fig. 19), aunque no se puede considerar de importancia ya que es mínimo. La diferencia es muy limitada entre ambos grupos, la mayoría de los puntos se sobrelapan con una pequeña zona en donde se separan tomando en cuenta los primeros componentes. Estas dos zonas distintas se encuentran marcadas por dos elipses: una de color azul y otra de color verde.

La figura 20 presenta a las variables analizadas, representadas con líneas de color rojo, dentro de los dos primeros componentes. El primer componente explica el 27.24% de la varianza, mientras que el segundo componente el 20.58%. Se puede apreciar que todas las variables analizadas se encuentran en la parte positiva de la figura. El tamaño de la línea en la que se encuentra cada variable representa la importancia de esa variable en el análisis, es decir, se trata de una jerarquización. Las variables de mayor importancia en el estudio de acuerdo al análisis son la fecundidad, el tamaño del primer y último estadio larval, así como el tamaño del adulto. Variables de menor importancia serían el rango geográfico y la duración del periodo larval.

Tabla 1. Valores de las características del desarrollo larval y la distribución de 193 especies de cangrejos braquiuros y anomuros (A = tamaño del huevo, B = duración del periodo larval, C = número de estadios larvales, D = número de huevos por puesta, E = tamaño del primer estadio larval, F = tamaño del último estadio larval, G = tamaño del adulto, H = tamaño del rango geográfico, I = número de puestas al año). Los asteriscos indican las especies que pueden ser parasitadas por rizocéfalos.

Tabla 1. Nueve variables de importancia en el desarrollo larval.									
Taxa	A	B	C	D	E	F	G	H	I
ANOMURA									
Diogenidae									
<i>Dardanus insignis</i> ^[21]		37	9	100	1.78	9.56	3.78	4539	
<i>Troglopagurus manaarensis</i> ^[55]	0.55	23	5		1.37	1.46	90.0	2007	
<i>Clibanarius aequabilis</i>	0.40	22	5						
<i>Clibanarius albidigitus</i>				300					
<i>Clibanarius chapini</i>	0.40			646					
<i>Clibanarius longitarsis</i>				500					
<i>Clibanarius olivaceus</i>				210					
<i>Clibanarius senegalensis</i>	0.40			504					
<i>Clibanarius signatus</i>		30	5						
<i>Clibanarius tricolor</i>	0.48			299					
<i>Clibanarius vittatus</i> ^[2]	0.30	83	6	9291	1.00	1.40	17.4	17000	
<i>Clibanarius erythropus</i> *	0.48						15.5	6500	
<i>Paguristes spinipes</i>		42	4	30	1.40	1.50	9.5	4000	
<i>Paguristes turgidus</i>		6	4		1.60	1.30	25.0		
<i>Paguristes tortugae</i>	0.80	14	4	240	1.00	0.60	5.0	5500	
<i>Paguristes erythropus</i>	0.70	14	4	1028	1.70	1.10	10.2		
<i>Paguristes sericeus</i>		13	3	175	3.40	2.80	5.9	3000	
<i>Paguristes frontalis</i>	1.80		1	345	0.00	1.80	28.0		
<i>Diogenes planimanus</i>		22	4		0.96				
<i>Diogenes pugilator</i> *	0.41						11.0	15700	
<i>Trizopagurus magnificus</i>		56	5	800	1.50	1.30			
<i>Petrochirus diogenes</i>	0.58	60	7	500	1.40	1.90	20.0	16000	
<i>Calcinus tibicen</i>	0.55	57	8	1500	1.3	1.5	9.0	10500	
Coenobitidae									

<i>Coenobita compressus</i> ^[19]	29	6		1.92	4.00	12.70	11395		
<i>Coenobita clypeatus</i>	31	6		1.40	1.80				
<i>Coenobita purpureus</i>	28	6							
<i>Coenobita scaveola</i>	47	8		1.10	1.44				
<i>Coenobita rugosus</i>	29	6		1.30	1.30				
<u>Galatheidae</u>									
<i>Galathea amboinensis</i> ^[25]	0.42	15	5	390	2.58	3.37	30.00	690	
<i>Munida subrugosa</i> ^[34] *	0.53	83	7	74	2.90	5.89	9.50	27162	
<i>Munidopsis polymorpha</i>	1.80		3	4				173	
<i>Munidopsis tridentata</i> ^[6, 35]	1.65	49	4	30	5.81	6.40	23.90	1818	
<i>Sadayoshia edwardsii</i> ^[50]	1.15	17	5	8.0	2.46	3.80	4.60	10511	
<i>Galathea intermedia</i> *	0.50								
<i>Galathea rostrata</i>		52	6		1.00	2.17	9.6	5250	
<i>Munida iris</i> *				7900			44.0	15600	
<i>Munida longipes</i> *	0.58			6010			22.0	4500	
<i>Munida microphthalma</i>	0.67			3085			16.7	7700	
<i>Munida valida</i> *	0.56			32333			49.0	8500	
<u>Hippidae</u>									
<i>Emerita holthuisi</i> ^[22]	1.20	52	7	1205	1.56	2.98	12.00	11940	
<u>Hapalogastridae</u>									
<i>Hapalogaster dentata</i> ^[28]		21	5	50	1.81	3.00	8.00	7158	1
<u>Lithodidae</u>									
<i>Paralomis granulosa</i> *	1.9	19	3	5800	2.1	2.3	57.00	2424	2
<i>Paralomis hystrix</i>		17	3	310000	6.00	3.16	75.00	15336	
<i>Paralithodes camtschat</i> *	1.00	80	5	151500	1.50		125.0		
<i>Paralithodes platypus</i> *	1.20			62500	1.60		96.0		
<i>Paralomis granulosa</i> ^[8] *		34	3	8200	2.70	2.00	70.0	2800	
<i>Lithodes aequispina</i> *	2.40		5	27000	2.00	3.00	114.0	7500	
<i>Lithodes antarcticus</i>	2.20	42	4					4500	
<i>Lithodes couesi</i>	2.30			4329			80.9	10100	
<i>Lithodes ferox</i> *	1.97			8000			113.0	8700	
<i>Cryptolithodes typicus</i>	0.95	24	5	215	1.40	2.00	40.0	4800	
<u>Paguridae</u>									
<i>Pagurus alatus</i> ^[38, 81]		41	5	573	2.56	3.04	5.6	7805	2
<i>Pagurus annulipes</i> ^[39, 82] *		15	5	238	2.20	2.95	3.35	4847	
<i>Pagurus pollicaris</i> ^[39, 82]		15	5		2.80		18.35	4863	
<i>Pagurus mclaughlinae</i> *	0.36	13	5	96	0.60	0.70	3.3		
<i>Pagurus beringanus</i>		40	5		1.20	0.80	20.0		
<i>Pagurus bernhardus</i> *	0.70	30	5	13000		1.17	20.0	4500	
<i>Pagurus cuanensis</i> *	0.80						7.9	18500	
<i>Pagurus longicarpus</i> ^[82]		25	5	4054	1.05	1.13	2.4	4000	
<i>Pagurus prideauxii</i> *	0.80						20.0	10500	
<i>Pagurus miamensis</i>	0.57						20.0		
<u>Porcellanidae</u>									
<i>Clastocheilus nodosus</i> ^[18]		21	3		1.92	2.59	8.00	5538	
<i>Pachycheles pubescens</i> ^[7]	0.54	37	3	67	1.62	1.85	11.25	6039	
<i>Pachycheles rudis</i> ^[7, 76, 83]	0.54	35	3	250	1.49	0.80	19.00	7609	
<i>Porcellana sayana</i> ^[48]		14	4	108	2.71	3.20		21622	
<i>Megalobrachium soriatum</i>	0.47	21	4	25	1.00	1.00	2.3	7000	
<i>Pachycheles monolifer</i>	0.63	19	4	936	1.40	1.70	2.2		

<i>Petrolisthes zaca</i> *	0.61	45	4	592	1.40	1.50	6.7			
<i>Polyonyx gibbesi</i>	0.50	31	4	888	1.20	1.00	9.7	18300		
<i>Porcellana sigsbeiana</i>	0.41	33	4	408	1.20	2.25	9.9	5800		
<i>Neopisosoma angustifrons</i>	0.69	36	3	112	1,80	1.40	4.8			
BRACHYURA										
<u>Bellidae</u>										
<i>Heterozius rotundifrons</i> ^[75, 80, 85]	0.87	35	3	1600	2.39	1.12	25.00	5450	2	
<u>Calappidae</u>										
<i>Mursia gaudichaudii</i> ^[36]	0.35		5	19000	1.77	3.73	35.25	18207		
<i>Calappula saussurei</i>	0.32			5850			22.50	1707		
<u>Cymonomidae</u>										
<i>Cymonomus bathamae</i> ^[79]	1.40		2	26			5.00	5340		
<u>Dromiidae</u>										
<i>Petalomera wilsoni</i>	1.12		3	3500			45.40	30027	2	
<i>Hypoconcha digueti</i>	0.59			775			17.50	2745		
<u>Carcinidae</u>										
<i>Portumnus latipes</i>	0.27	35	5		0.54	1.79	22.6			
<i>Carcinus maenas</i> *	0.41	58	6	190000	1.40	1.30	79.0	3100	1	
<u>Gecarcinidae</u>										
<i>Gecarcinus lateralis</i> ^[26]	0.20	20	7	65000	1.63	5.30	48.00	8070		
<i>Johngarthia planatus</i> ^[30]		31	6	2000	1.28	4.26	65.60	18588		
<i>Cardisoma guanhumii</i>	0.33	42	6	233689	0.35	0.98	98.0	6000	2	
<u>Sesarmidae</u>										
<i>Armases miersii</i> ^[14, 77, 78]	0.51	20	4	2625	1.52	1.84	18.65	7000		
<i>Sesarma bidens</i> ^[51, 87]	0.31	10	5	104	0.82	1.27	3.50	6477		
<i>Sesarma curacaoense</i> ^[52, 69]	0.65	20	3	811	2.28	2.04	13.50	9900		
<i>Armases angustipes</i> ^[12, 73]	0.51		5	2625	1.06	1.67	11.15	16100		
<i>Armases benedicti</i> ^[13]		26	5	200	0.82	1.44	15.40	7024		
<i>Geosesarma noduliferum</i>	2.00			50			9.70	1392		
<i>Perisesarma fasciatum</i> ^[44, 86]		24	5		0.64	1.15		12843		
<i>Sesarma bidentatum</i>	1.80		3				23.30	582		
<i>Sesarma fossarum</i> ^[53, 74]	1.40	15	3	334	1.69	2.00	19.00	582		
<i>Sesarma guttatum</i>	0.37	23	6	4500	0.70	1.40	15.00	11580	10	
<i>Aratus pisonii</i> *	0.24	30	6	10602	0.40	0.63	24.5	13300	2	
<i>Sesarma cinereum</i>	0.33	29	5	4676	0.25	0.60	20.2	5000	2	
<i>Sesarma reticulatum</i> ^[70]	0.46	11	4	9000	0.48	0.75	28.0	4200	2	
<i>Metopaulias depressus</i> ^[74]	1.45	9	3	80	1.78	1.88	21.0	80	1	
<u>Varunidae</u>										
<i>Chasmagnathus granulata</i> ^[17, 65, 71, 72]	0.32	25	6	49500			12.08	11240	2	
<i>Cyrtograpsus affinis</i> ^[20]		19	6		1.09	2.28	11.20	4272		
<i>Eriocheir sinensis</i> ^[66] *	0.39	25	6	920000	0.79	1.71	6.50	8480		
<i>Hemigrapsus nudus</i>	0.43		6	22317	0.64	1.37	34.0	4663	1	
<i>Hemigrapsus oregonensis</i>	0.33	32	6	9130	0.45	0.97	34.0	5105	2	
<u>Grapsidae</u>										
<i>Geograpsus lividus</i> ^[27] *	0.38	60	9		1.19	2.68	14.00	5734		
<i>Metopograpsus latifrons</i> ^[32, 88]		25	6		1.05	3.75	40.00	27487		
<i>Metopograpsus maculatus</i> ^[33]		38	6	200	0.51	1.50	3.10	5232		

<i>Pachygrapsus crassipes</i> *	0.30	150	6	50000	0.48	1.02	36.5	4100	2
<u>Inachidae</u>									
<i>Macropodia parva</i>	0.60	7	3		1.45	2.00		12890	
<i>Stenorhynchus seticornis</i>	0.48	23	3	1124	0.75	1.05	22.2	10774	2
<i>Inachus dorsettensis</i> *	0.48	19	3		0.95	1.25		14070	2
<u>Macropipidae</u>									
<i>Bathynectes superba</i> ^[16]		38	5	750	1.84	3.19		5096	
<u>Epiplatidae</u>									
<i>Acanthonyx lunulatus</i> ^[10]		12	3		0.84	2.59	14.00	11060	
<i>Pisa tetraodon</i> ^[47]	0.98	10	3	2245	2.61	2.46	22.50	17051	
<i>Apiomithrax violaceus</i> ^[11, 67]		21	3		2.13	2.59	23.25	14597	
<i>Pugettia producta</i> *	0.53	42	3	61000	0.84	1.07	84.0	3500	2
<i>Pugettia richii</i>	0.45	28	3	2397	0.62	0.94	32.0	3200	2
<i>Libinia emarginata</i>	0.53	15	3	70851	0.76	1.10	70.3	6300	2
<i>Libinia dubia</i>	0.51	9	3		0.81	0.97	64.0	4864	2
<i>Mimulus foliatus</i>	0.43	31	3	1626	0.60	0.91	33.0	3377	2
<i>Scyra acutifrons</i>	0.28	39	3	9934	0.70	0.98	28.0	4422	2
<u>Majidae</u>									
<i>Macrocoeloma diplacanthum</i> ^[5, 31, 58]		7	3		1.68	2.82	23.30	53411	
<i>Goniopugettia sagamiensis</i>	1.14	33	3	600			41.95	8164	
<i>Mithrax spinosissimus</i>	1.00	6	4	60639	1.00	1.00	122.8	5400	3
<i>Mithrax pleuracanthus</i>		14	3		0.96	1.40	19.0	4663	2
<i>Microphrys bicornutus</i> *	0.50	10	3	3000	0.66	0.82	20.0	2400	2
<u>Cancridae</u>									
<i>Cancer antenarius</i>	0.33	51	6	1156000	0.57	1.32	145.0	2700	2
<i>Cancer anthonyi</i>	0.31	45	6	2208000	0.46	0.97	150.0	2000	3
<i>Cancer borealis</i>	0.43	50	6	652300	0.48	1.50	124.0	2800	1
<i>Cancer gracilis</i>	0.39	45	7	454000	0.42	1.21	86.0	3300	2
<i>Cancer irroratus</i>	0.40	50	6	205200	0.38	1.40	67.0	4500	1
<i>Cancer magister</i>	0.42	120	7	1600000	0.64	2.80	181.0	5000	4
<i>Cancer oregonensis</i>	0.40	90	6	20540			35.0	4000	2
<i>Cancer pagurus</i> *	0.40	40	6	1408000	0.60	1.40	211.0	10854	1
<i>Cancer productus</i>	0.37	120	6	877300			118.0	4400	2
<u>Inachoididae</u>									
<i>Paradasygyius depressus</i> ^[41, 62]		15	3	1528	1.88	2.05	27.20	8270	
<u>Menippidae</u>									
<i>Pseudocarcinus gigas</i> ^[49, 68]		54	7	1665000	1.84	5.26	173.00	8853	
<i>Menippe mercenaria</i>	0.41	27	6	435000	0.47	1.41	116.0	9970	2
<i>Menippe nodifrons</i>	0.37	47	6	132000	0.55	1.55	69.0	14000	2
<u>Ocyropodidae</u>									
<i>Uca annulipes</i> ^[63]	0.26		6	4300	0.35	0.80	13.00	16136	
<i>Uca burgersi</i> ^[64]	0.36	40	7	1782	1.77	3.10	10.00	20773	
<i>Uca lactea</i>	0.28		6	10645	0.39	1.35	14.00	1648	
<i>Uca longisignalis</i> ^[59]	0.25		6	19100			21.00	5055	
<i>Uca panacea</i>	0.28			13300	0.70	1.04	20.00	5100	
<i>Uca rapax</i> ^[60]	0.24			22300			20.50	12159	
<i>Uca subcylindrica</i>	0.25	8	3	580	1.22	1.42	20.00	5055	
<i>Uca tangeri</i> ^[57]	0.25	37	7	59000		1.47	27.00	10450	

<i>Uca triangularis</i>	0.24		6	3990	0.32	1.00	10.00	32996		
<i>Ocypode quadrata</i>		60	6		0.58	2.63	45.0	11980	2	
<i>Uca pugilator</i>	0.26	34	6	11007	0.41	0.90	19.0	3899	2	
<i>Uca pugnax</i>	0.29	33	6	7334	0.38	0.83	18.0	1889	2	
<i>Uca subcylindrica</i> ^[61]	0.99	7	3	580	1.22	1.30	20.0	603	2	
<i>Uca minax</i>	0.27		6	300000					2	
<u>Oziidae</u>										
<i>Ozius rugulosus</i> ^{[37]*}		20	5		0.43	2.20				
<i>Ozius truncatus</i> ^[80]	0.70		4							
<u>Panopeidae</u>										
<i>Eurypanopeus canalensis</i> ^[23]		14	5	300	0.36	1.47				
<i>Hexapanopeus caribbaeus</i> ^[3]		18	5		1.40	9.40				
<i>Hexapanopeus paulensis</i> ^[29]		52	5		0.91	2.02				
<i>Panopeus bermudensis</i> ^[40]		16	5		0.96	1.65				
<i>Eurytium limosum</i> ^[24]		15	5		1.18	2.01				
<i>Eurypanopeus depressus</i> *	0.30	15	5	4000	0.41	0.69	24.0	18200		
<i>Rhithropanopeus harrisii</i> *	0.33	10	5	2000	0.49	3.90	16.0	7500	3	
<i>Panopeus herbstii</i>	0.31	35	5	55000	0.45	0.92	48.0	1600	2	
<i>Neopanope sayi</i> *	0.29	25	6	11600	0.42	0.73	17.2	3000	5	
<i>Lophopanopeus bellus</i>	0.33	35	5	3500	0.53	1.09	24.0	3095		
<i>Lophopanopeus leucoman</i>	0.34	42		3100	0.56	1.04	24.0	1608	2	
<u>Xanthidae</u>										
<i>Micropanope sculptipes</i>		27	5	80	0.47	1.25	9.3	8700		
<u>Parthenopidae</u>										
<i>Parthenope serrata</i> ^[43]		27	7	3900	1.12	2.08	17.20			
<u>Pilumnidae</u>										
<i>Heteropanope serratifrons</i> ^{[80, 84]*}	0.45		4	2000				8		
<i>Pilumnus limosus</i>		18	5		0.79	1.86				
<u>Pilumnoididae</u>										
<i>Pilumnoides hassleri</i> ^[45]		28	6		1.20	3.46				
<u>Pinnotheridae</u>										
<i>Austinixa bragantina</i> ^[1, 15]		28	6		0.76	2.01				
<i>Pinnixa gracilipes</i> ^[46]		24	6		0.65	1.74				
<i>Pinnixa longipes</i> ^[47]		27	6		0.75	1.39				
<i>Tunicotheres moseri</i> ^[9, 56]		7	3		0.77	1.44				
<i>Pinnotheres ostreum</i>	0.26	25	5	4746	0.38	0.78	11.0	11457	2	
<u>Platyxanthidae</u>										
<i>Homalaspis plana</i> ^[4]		32	5		2.05	3.65				
<u>Portunidae</u>										
<i>Thalamita crenata</i> ^{[54]*}	0.38	25	6	74000	0.80	2.68	47.00			
<i>Arenaeus cribrarius</i>		30	9		1.09	3.71				
<i>Portunus spinicarpus</i>	0.35		8	32204	1.23	1.72	19.00			
<i>Callinectes sapudius</i> *	0.25	50	8	1300000	0.38	0.83	143.0	19300		
<i>Callinectes similis</i>	0.29		9	986400	0.20	1.00	102.0	7800	2	
<i>Portunus pelagicus</i> *	0.37	17	5	1300000	0.75	0.73	140.0	14000		
<i>Scylla serrata</i> *	0.28	34	6		0.47	1.49	250.0	26533	2	

<u>Aethridae</u>									
<i>Osachila lata</i>	0.32		1050			15.35	4955		
<u>Leucosiidae</u>									
<i>Randallia americana</i>	0.27		850			8.80	2745		
<i>Iliacantha schmitti</i>	0.38		2900			19.50	2771		
<u>Ethusidae</u>									
<i>Ethusa lata</i>	0.32		4800			11.25	3063		
<u>Oregoniidae</u>									
<i>Chionoecetes bairdii</i>	0.55		3	123046	0.80	1.04	106.0	4824	2
<i>Chionoecetes opilio</i>	0.68	71	3	65000	0.87	1.20	85.0	8442	
<i>Hyas araneus</i> *	0.71	46	3		1.02	1.23	64.0	10854	
<i>Hyas coarctatus</i> *	0.59	47	3	8000	0.88	1.06	35.0	22512	2

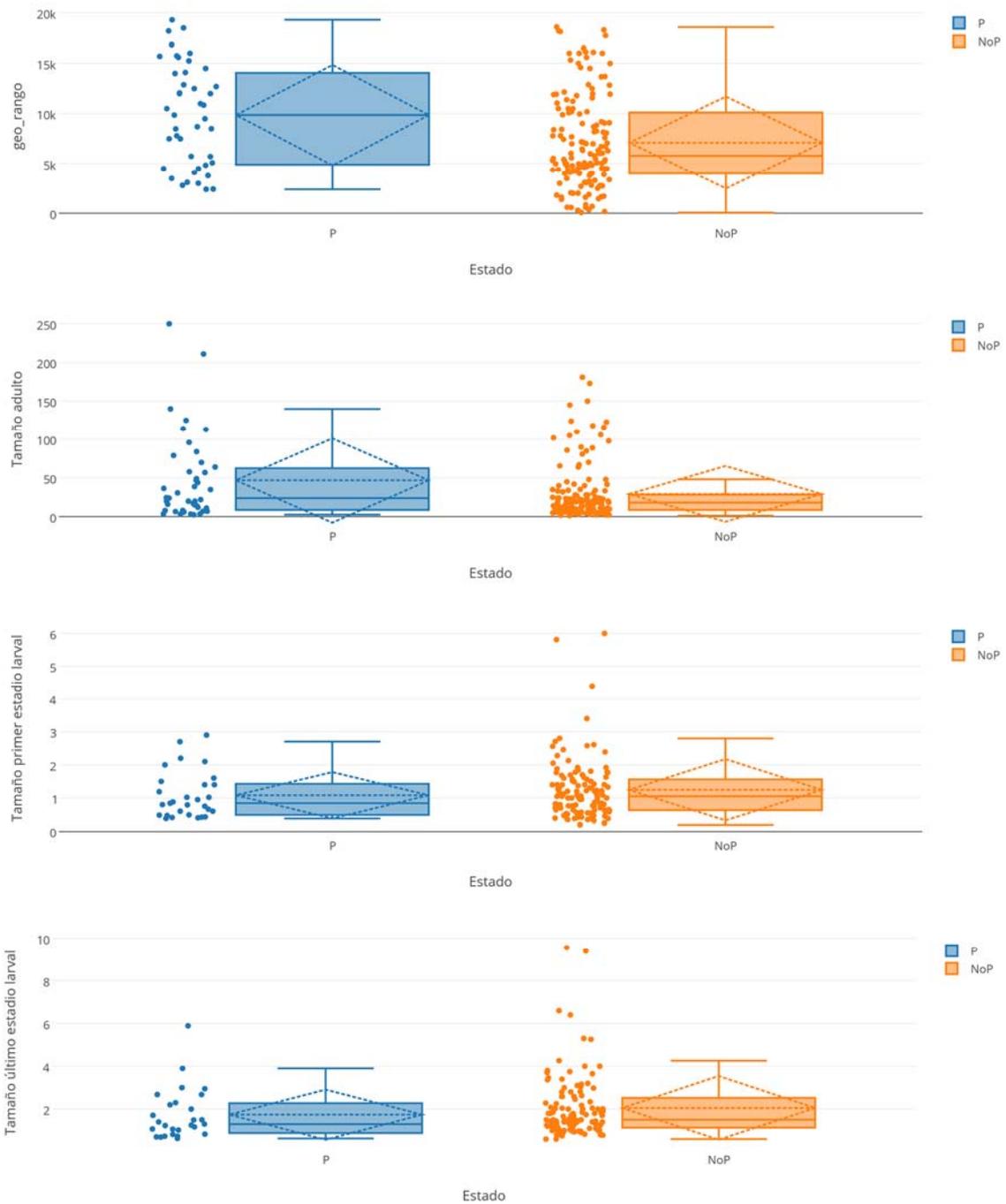


Figura 13. Diagramas de caja y bigote de las siguientes variables: tamaño del rango geográfico (A), tamaño del adulto (B), tamaño del primer estadio larval (C) y tamaño del último estadio larval (D). Se comparan y contrastan las especies parasitadas de las no parasitadas.

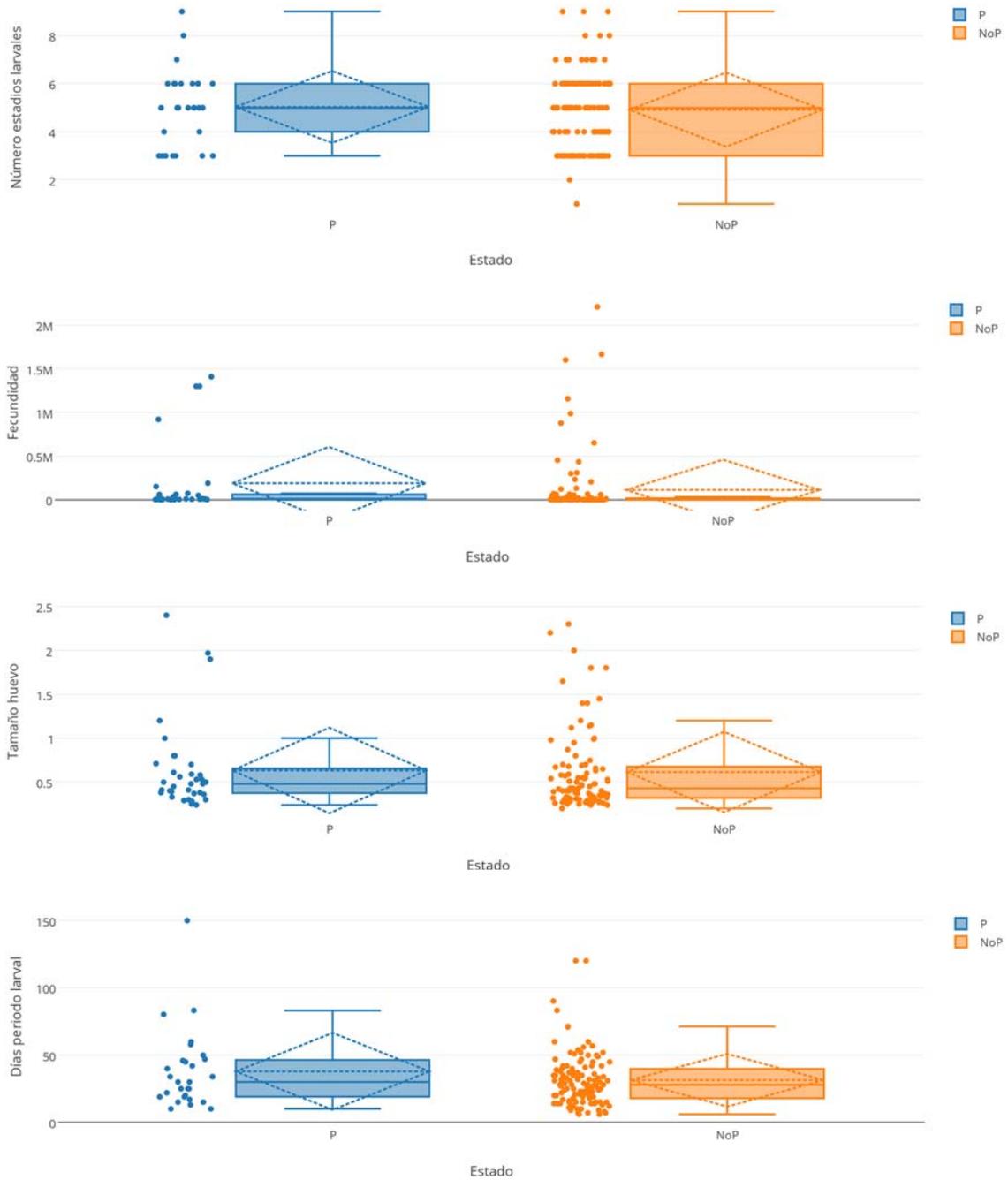


Figura 13 (continuación). Diagramas de caja y bigote de las siguientes variables: (E) número de estadios larvales, (F) número de huevos por puesta (fecundidad), (G) tamaño del huevo, (H) duración del periodo larval. Se comparan y contrastan las especies parasitadas de las no parasitadas.

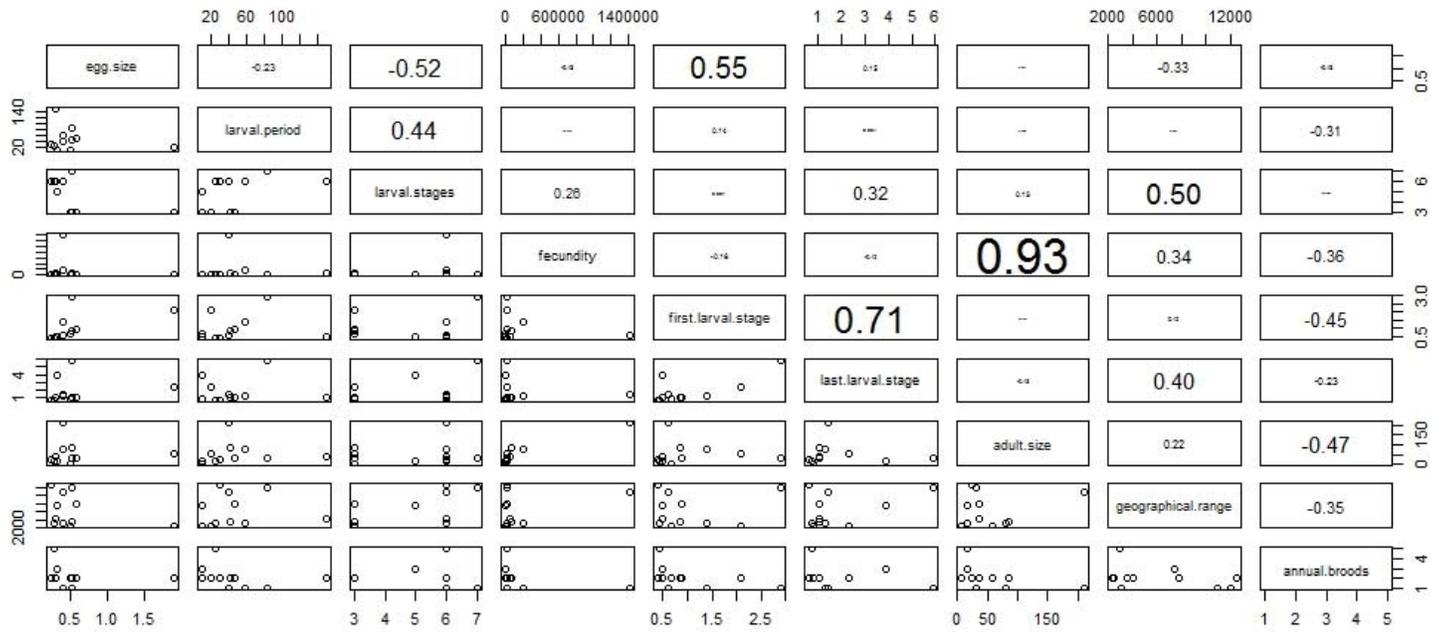


Figura 14. Matriz de correlación generada a partir de los datos de organismos parasitados.

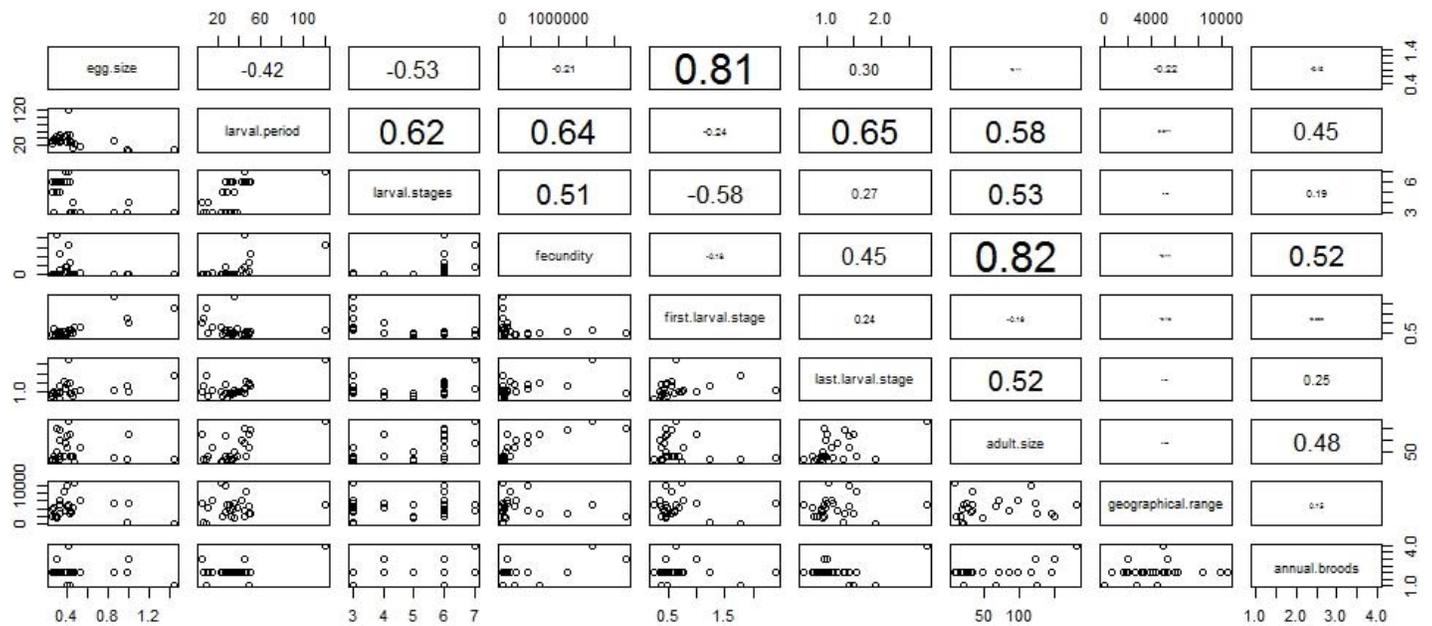


Figura 15. Matriz de correlación generada a partir de los datos de organismos control.

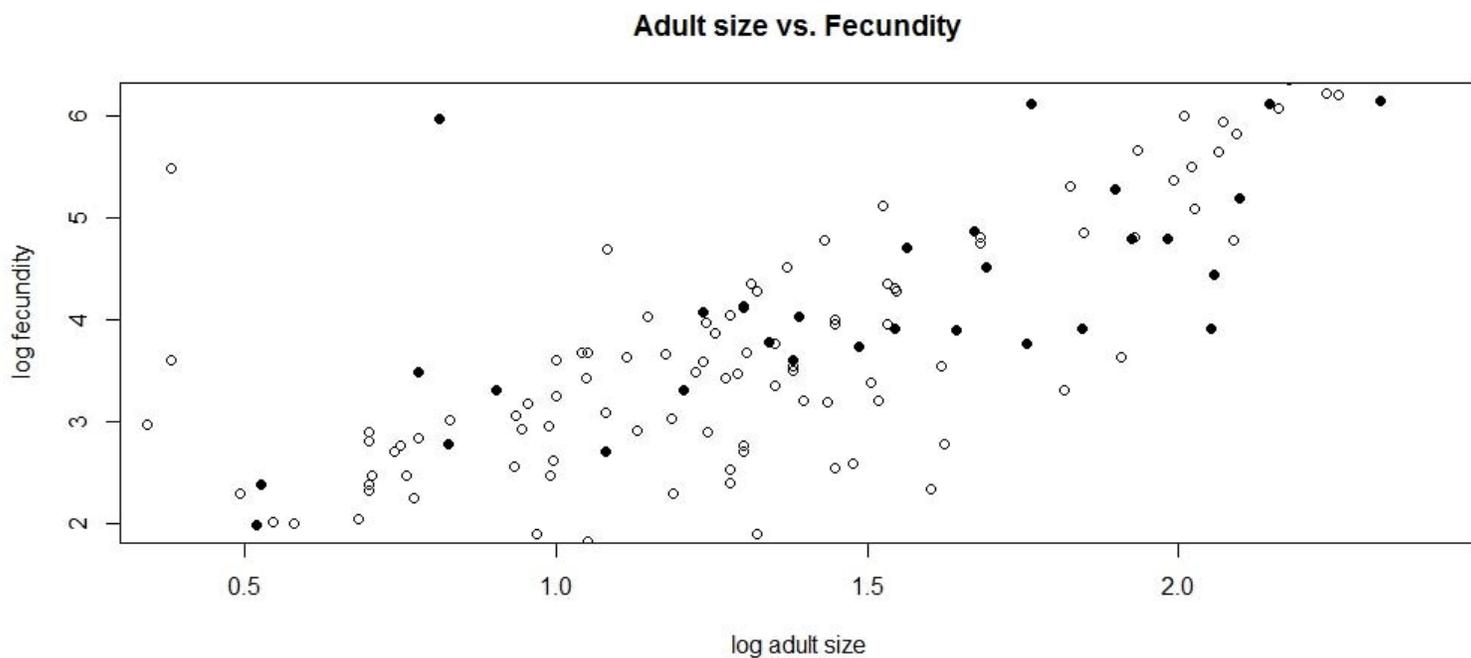


Figura 16. Diagrama generado a partir de la correlación significativa ($p=0.159$ control, $p=0.288$ parasitados) entre tamaño del adulto y fecundidad. Parasitados (negro), control (blanco).

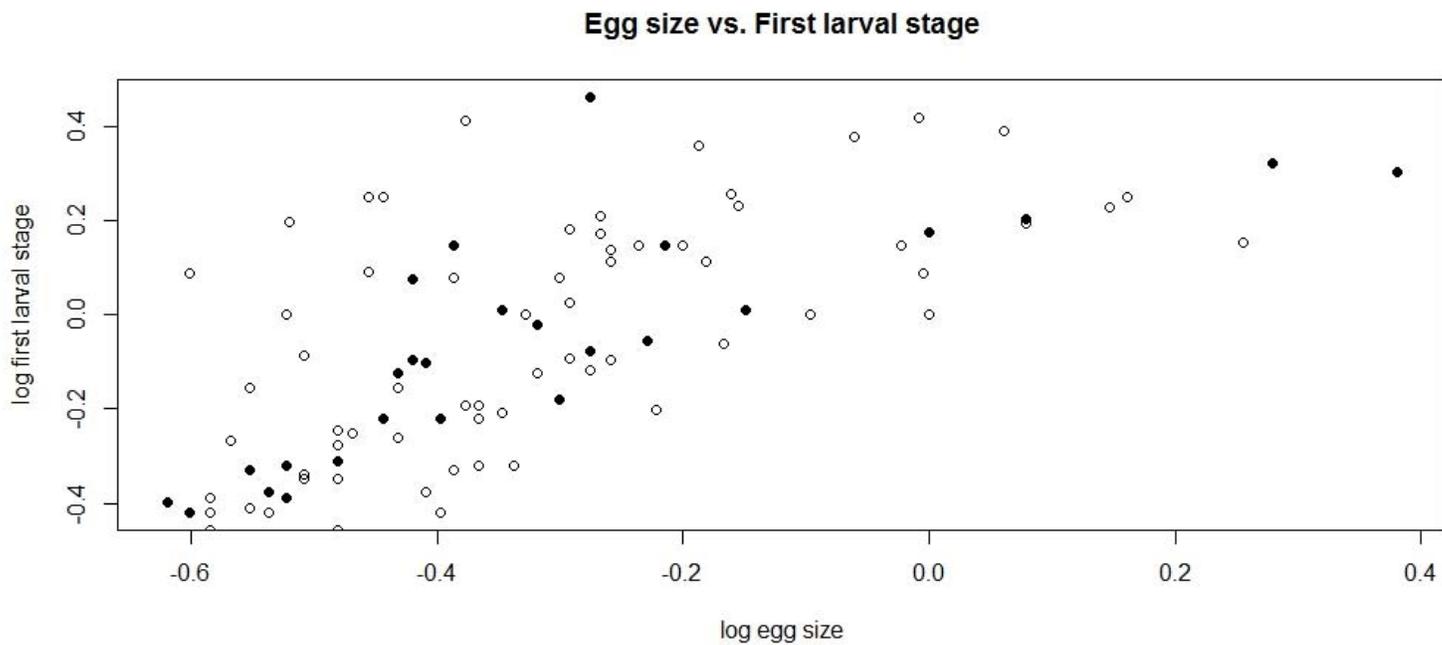


Figura 17. Diagrama generado a partir de la correlación significativa ($p=0.159$ control, $p=0.288$ parasitados) entre tamaño del huevo y tamaño del primer estadio larval. Parasitados (negro), control (blanco).

Larval period vs. Larval stages

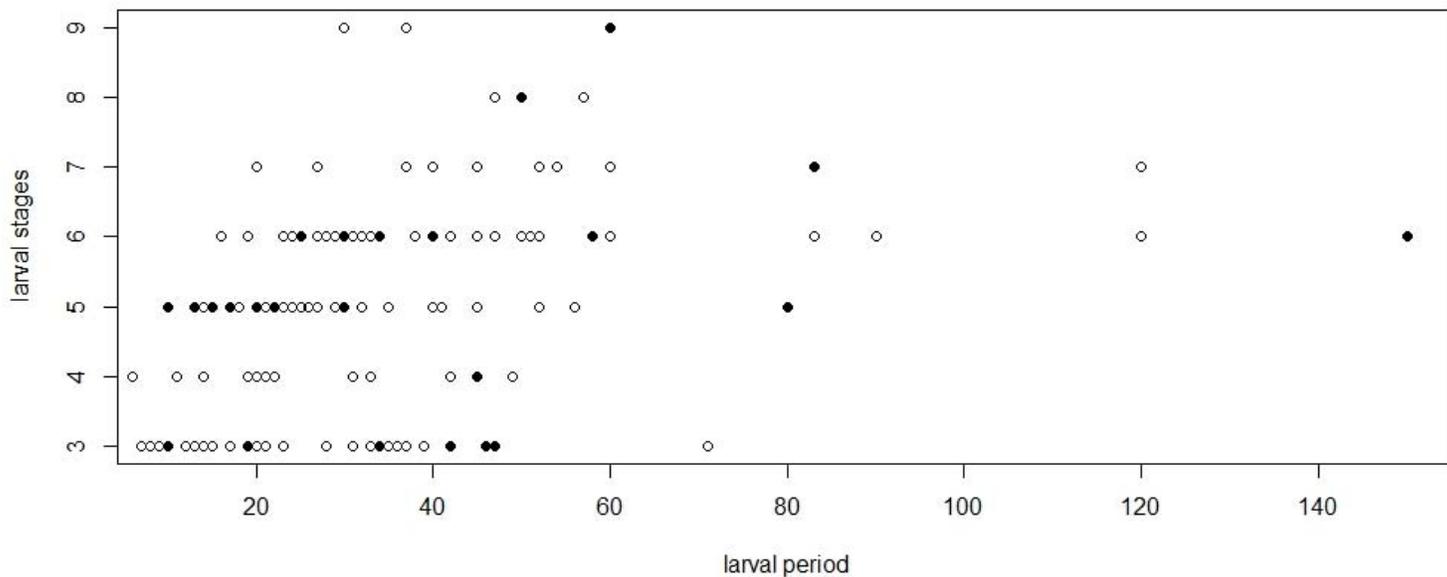


Figura 18. Diagrama generado a partir de la correlación significativa ($p=0.159$ control, $p=0.288$ parasitados) entre duración del periodo larval y número de estadios larvales. Parasitados (negro), control (blanco).

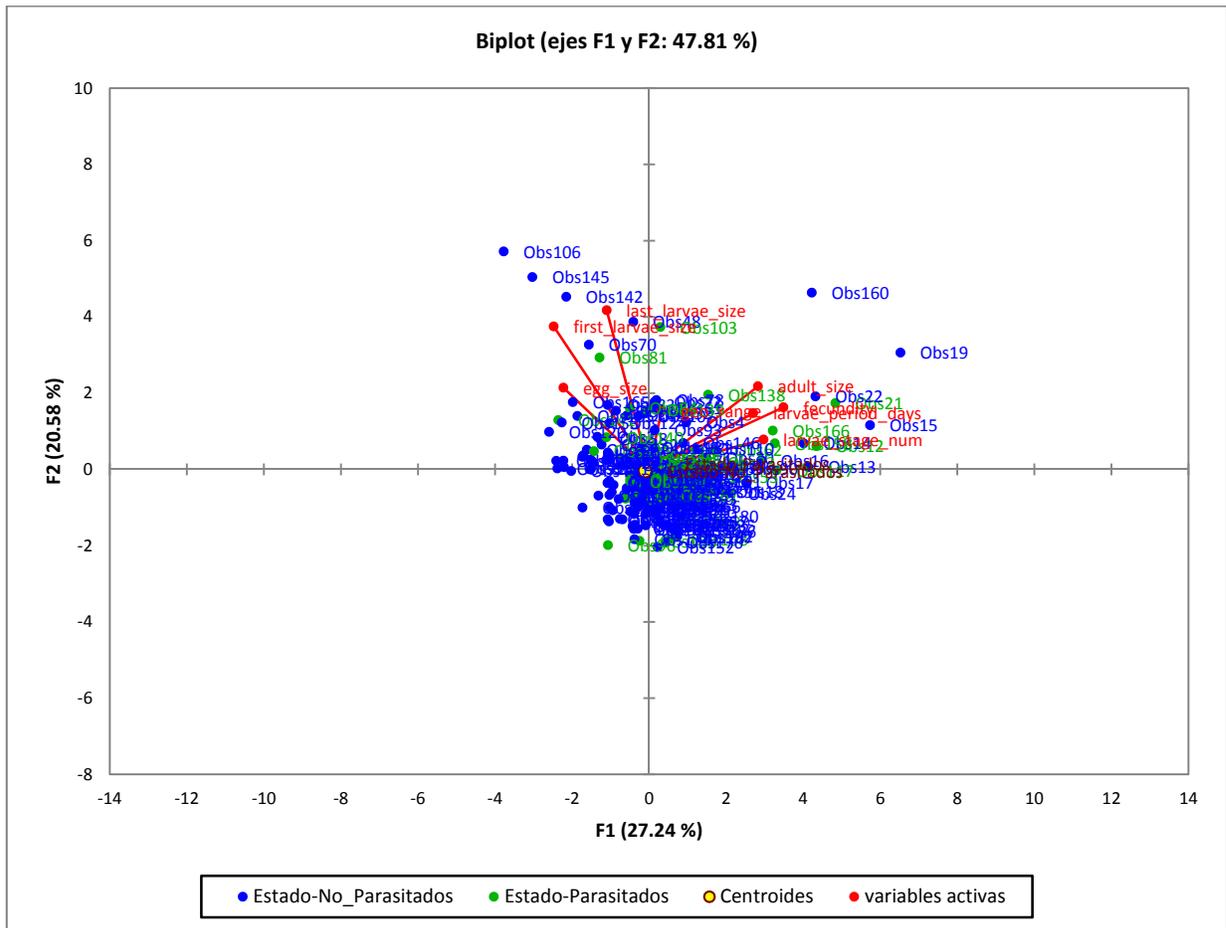


Figura 19. Análisis de componentes principales. En rojo se muestran ocho de las nueve variables dentro de los dos primeros componentes, explicando el 47.81% de los datos obtenidos. En verde se encuentran todas las especies parasitadas (43 observaciones) y en azul todas las especies no parasitadas (149 observaciones). En rojo se observa cada una de las variables en representación lineal dentro de las dos dimensiones.

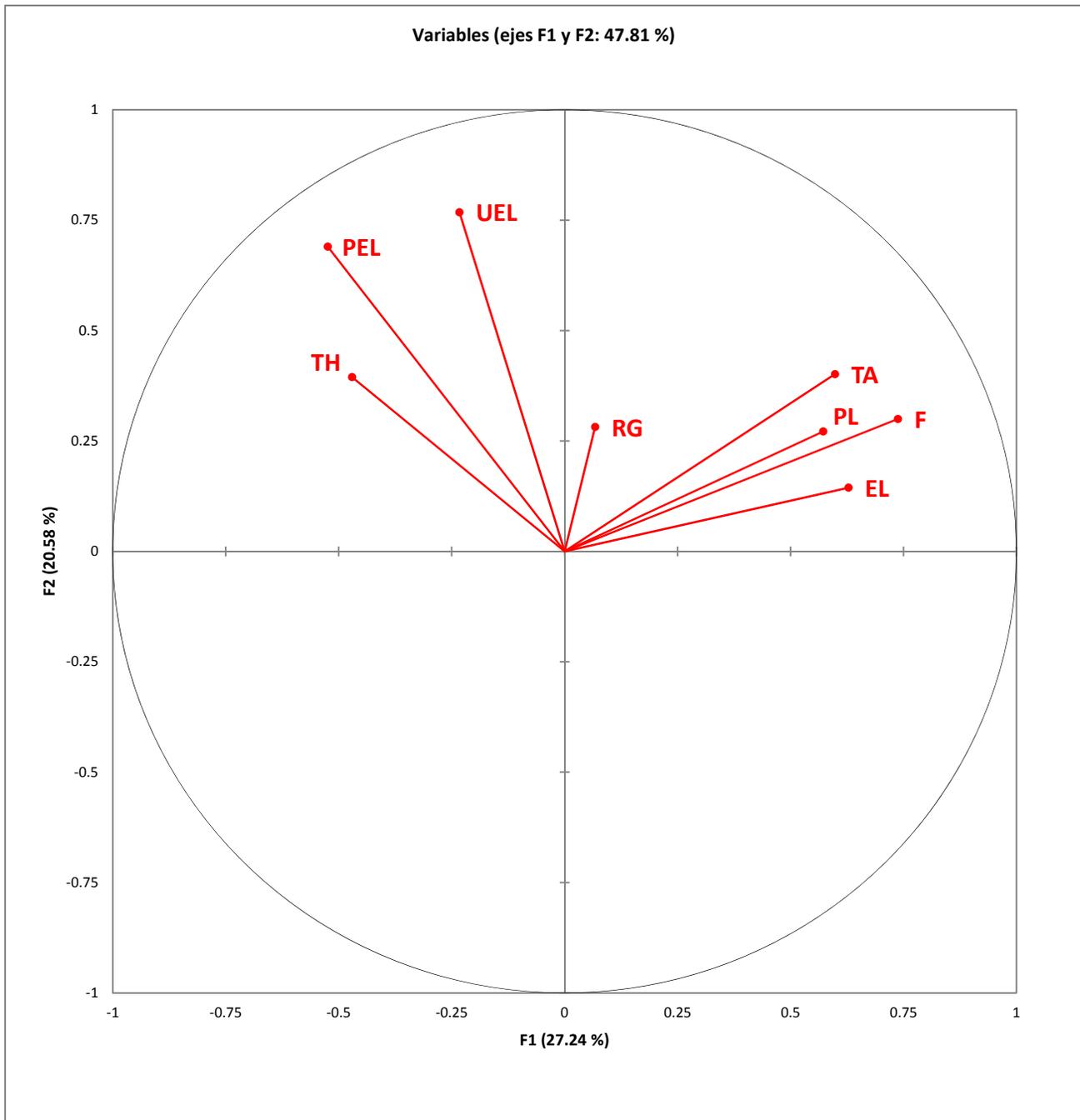


Figura 20. Representación bidimensional de las 8 variables que se describen a través del ACP: Tamaño del huevo (TH), tamaño del primer estadio larval (PEL), tamaño del último estadio larval (UEL), tamaño del rango geográfico (RG), tamaño del adulto (TA), duración del periodo larval (PL), número de huevos por puesta (F) y número de estadios larvales (EL). El primer componente explica el 27.24% de los datos, mientras que el segundo componente el 20.58%.

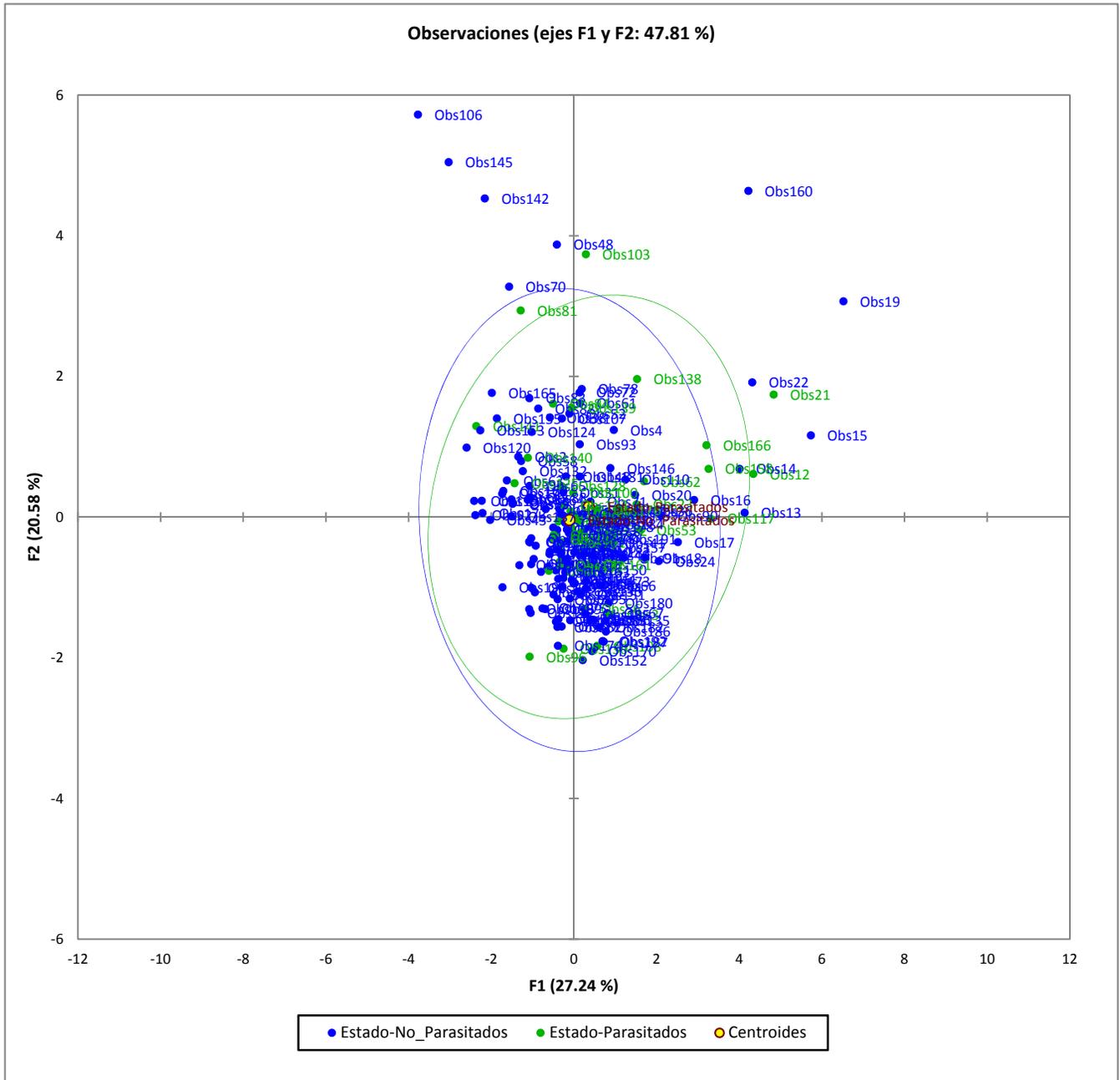


Figura 21. Mapa de factores individuales de especies parasitadas (verde) y no parasitadas (azul) por rizocéfalos. Las elipses muestran la aglomeración de especies parasitadas y no parasitadas.

DISCUSIÓN

Evolución de la virulencia

Los parásitos deben evolucionar de una manera en la que puedan lograr una coexistencia benigna con sus hospederos. Ewald (1994) proporciona ideas en las que plantea que la selección natural favorece las características que incrementan la transferencia génica que codifican para estas mismas características. Es decir, si la replicación de un virus, por ejemplo, es más rápida dentro de una persona esto incrementa la transferencia génica de la información genética que codifican para una replicación más rápida. De esta manera la tasa de replicación aumentará, a pesar de que el crecimiento acelerado de un virus en un huésped causa que éste desarrolle la enfermedad provocando que el virus se encuentre en riesgo, ya que si el huésped muere, el virus también. En términos de selección natural el número de genes que se transfieren a la siguiente generación de organismos es el más importante. Por tal razón, la selección natural tiende a eliminar las especies de elevada capacidad patógena y favorece la supervivencia de aquellas de baja virulencia que pueden convivir con el huésped sin producirle un daño grave (Neghme, 1971).

Una de las razones principales por la que es importante entender los mecanismos de patogenicidad de muchos parásitos es que la mayoría de las especies que habitan el planeta son parásitos (Ewald, 1994). En las infecciones parasitarias influyen tres factores que a la vez se encuentran relacionados entre sí: el parásito, el huésped y el ambiente. La resistencia o susceptibilidad a la infección de un hospedero depende de los factores inmunitarios naturales o adquiridos que determinan condiciones bioquímicas y biofísicas favorables o desfavorables (Neghme, 1971).

Los rizocéfalos presentan un mecanismo de infección muy similar al de algunos virus altamente peligrosos como son los del VIH y el ébola. Al comparar algunas de las formas de infección y la interacción hospedero-parásito que presentan los rizocéfalos se advierte que no matan al hospedero de manera

inmediata porque eso resultaría en una gran desventaja para poder llegar a la parte más importante de la infección que asegurará la transferencia de su genoma a las siguientes generaciones, la reproducción sexual. El dimorfismo sexual que presentan las larvas de estos parásitos se puede interpretar como una ventaja evolutiva en términos de reproducción sexual, que favorece la variabilidad genética. Además, el gasto de energía disminuye al tener una forma de reproducción alterna en la que no se necesita una cópula para que se dé la fecundación. La forma en la que el parasitismo por rizocéfalos atrofia al hospedero sugiere que esta infección es parecida a la de ciertos tipos de virus con alta patogenicidad, así como la forma en la que los hospederos interactúan con ellos.

Se pueden plantear dos líneas principales para estudiar la interacción parásito-hospedero en el sistema rizocéfalo-decápodo que son: a nivel inmunológico y a nivel poblacional. Siendo que a nivel inmunológico ha habido muy pocos avances y no se ha determinado con claridad cuál es la relación que el parásito provoca en el hospedero y no se ha identificado que exista una respuesta inmune clara; en este estudio se explora la segunda posibilidad. El objetivo de este estudio es explorar si a nivel poblacional, tomando en cuenta una serie de características de historia de vida, es posible inferir qué elementos le han permitido al parásito desarrollar un método de infección tan sofisticado y una alta virulencia.

Características de especies parasitadas vs. especies no parasitadas

Los diagramas de caja y bigote mostraron que solamente el tamaño del intervalo geográfico de distribución y el tamaño del adulto pueden ser diferentes entre especies parasitadas y no parasitadas. Es claro que estas dos variables se relacionan con una serie más amplia de atributos, como por ejemplo el tamaño de las larvas y la duración de la etapa larval; sin embargo, en el resto de las variables analizadas no se aprecian diferencias. De acuerdo con la hipótesis planteada, los organismos parasitados deberían presentar periodos larvales largos en los que los primeros estadios larvales tuvieran una mayor capacidad de dispersión, lo cual aseguraría el establecimiento de una especie en zonas muy diversas. El valor

máximo en las especies parasitadas es de aproximadamente 150 días, este valor es el más alto en ambos tipos de organismos para la misma variable. Aún así la mayoría de los datos se encuentran por debajo de los 50 días de duración del periodo larval, esto podría explicar por qué no existe una diferencia significativa entre ambos tipos de organismos.

En cuanto al tamaño del huevo, asociado al tipo de desarrollo larval, se esperaría que las hembras de especies parasitadas presentarían un mayor número de huevos de menor tamaño para que hubiera un mayor establecimiento en zonas muy diversas o alejadas. Por esta razón se esperaría también que el tamaño del huevo en especies parasitadas fuera menor que en especies no parasitadas. Descriptivamente, el dato más alto para tamaño de huevo se encuentra en especies parasitadas pero se trata de un dato que se sale de la distribución de los datos en el diagrama. A grandes rasgos, en especies parasitadas se presentan huevos pequeños, menores a los 1.5 mm, mientras que en especies no parasitadas la variación es mayor. De acuerdo con la distribución de datos que se presenta se puede determinar que la mayoría de los huevos en especies parasitadas son de menor tamaño.

La fecundidad es una variable que se encuentra altamente relacionada con la capacidad reproductiva de una especie, por lo tanto de acuerdo a la hipótesis planteada, las hembras de especies parasitadas presentarían una mayor cantidad de huevos para asegurar la supervivencia de la especie. Si nos enfocamos únicamente al diagrama de caja de especies parasitadas (para fecundidad) se puede notar que los datos recopilados se encuentran por debajo de los valores para especies no parasitadas. En general, las especies no parasitadas presentan una distribución mayor de datos para fecundidad, aunque en ambos casos la mayoría de éstos se encuentran por debajo de los 5000 huevos. Contrario a lo que se plantea anteriormente, la fecundidad es mayor en especies no parasitadas. En un principio se podría pensar que las especies parasitadas deberían tener una mayor capacidad reproductiva para asegurar el establecimiento de la misma especie en diversos lugares, y no al contrario como sucede.

Con respecto al número de estadios larvales que presentan especies parasitadas y no parasitadas, se exploró la posibilidad de que los organismos parasitados tuvieran un mayor número de estadios larvales, ligando estrechamente esta variable con la duración del periodo larva. Los resultados muestran una distribución muy uniforme en la que el rango más amplio se encuentra en las especies no parasitadas. Aún así, es importante notar que en las especies parasitadas no existen datos por debajo de los tres estadios larvales y esto puede corroborar, aunque parcialmente, lo que se planteó, que las especies parasitadas requieren de mayor número de estadios larvales para que las diferentes larvas se distribuyan en diferentes zonas de un mismo hábitat evitando de esta manera que la infección por rizocéfalos sea devastadora para toda la población.

La distribución de datos del tamaño del adulto muestra una tendencia en la que los organismos parasitados llegan a presentar mayores tamaños, el máximo de la muestra de datos para esta variable es el tamaño de una especie parasitada, *Scylla serrata*. *Cancer pagurus* es otra de las especies que presentan mayor tamaño en toda la muestra de datos y sobresalen al ser especies parasitadas. En este caso es posible que no se esté seleccionando directamente el tamaño del adulto, pero si el potencial reproductivo que es mayor a mayores tallas (Hines, 1991).

El tamaño del intervalo geográfico de distribución es una variable importante ya que refleja la suma de una serie de atributos. Con respecto a la interacción parásito-hospedero, su importancia radica en que una gran área de distribución puede mantener zonas que no se encuentren infectadas por rizocéfalos. Los resultados obtenidos muestran que ambos grupos se distribuyen de una forma casi homogénea, pero se advierte que para organismos parasitados los datos se encuentran por arriba de los 2500 km de rango, mientras que en organismos no parasitados este valor se acerca mucho al cero. Este sesgo marca una diferencia significativa en la distribución de organismos parasitados y no parasitados, lo que comprueba la hipótesis planteada en un principio ya que

efectivamente los organismos parasitados presentan un rango de distribución mayor al de los de organismos no parasitados.

El tamaño del primer y último estadio larval son variables que se encuentran correlacionadas entre sí. Esto quiere decir que si una aumenta lo más seguro es que la segunda también lo haga. En decápodos del infraorden Brachyura el primer estadio larval se trata de la zoea I, mientras que el último estadio larval es la megalopa; en anomuros el primer estadio larval siempre es la zoea I y el último estadio larval tiene el nombre de glaucothoe. En el diagrama de caja y bigote se puede apreciar que para ambas variables los mayores tamaños se presentan en organismos no parasitados lo cual nos proporciona información sobre la historia de vida de los huéspedes. Se esperaría que los mayores tamaños se presentaran en los organismos no parasitados debido a que de acuerdo a la hipótesis planteada, los organismos parasitados presentan mayores tamaños ya que el número de estadios larvales en estos es mayor, esto genera que los decápodos adultos alcancen tamaños más grandes.

Las matrices de correlación para organismos parasitados y control (figs. 14 y 15) despliegan coeficientes de correlación muy altos para algunas variables. Se decidió tomar en cuenta aquellos coeficientes altos para ambos grupos de datos. Las correlaciones que se representaron posteriormente en diagramas de dispersión separando los datos para especies parasitadas y control, fueron las siguientes: tamaño del adulto vs. fecundidad, tamaño del huevo vs. tamaño del primer estadio larval y duración del periodo larval vs. número de estadios larvales. Los diagramas de dispersión (figs. 16, 17 y 18) muestran distribuciones variadas en ambos grupos de datos. La correlación que nos llamó especialmente la atención fue aquella entre tamaño del adulto y fecundidad (fig.16). Se presentó un coeficiente de correlación de 0.93 para organismos parasitados, representados por círculos de color negro y 0.82 para controles, representados por círculos de color blanco. En ambos ejes (x, y) la escala es logarítmica debido a que los datos presentaban un rango de variación sumamente alto. Se puede observar en esta representación de los datos que los organismos parasitados son ligeramente más

grandes que los organismos control y además que al ser más grandes, las hembras tendrán puestas más grandes con mayor número de huevos en ellas. Se podrían considerar variables directamente proporcionales, en el diagrama se aprecia que una nube de datos se encuentra ligeramente por arriba de la otra. Esto no quiere decir que las especies control no puedan presentar grandes tallas también, pero por el efecto del parasitismo los otros organismos deben de alcanzar cierto número de talla y de huevos en su puesta para asegurar que exista una amplia distribución de los estadios larvales.

La relación entre el tamaño del huevo y el primer estadio larval (fig. 17) se consideró significativa debido a que el coeficiente de correlación para especies parasitadas fue de 0.55, mientras que el de especies control fue de 0.81. En el diagrama de dispersión se puede apreciar como los datos se distribuyen de forma similar, aunque se puede puntualizar que los datos más altos son ambos para organismos parasitados. Esto nos podría sugerir que la relación es positiva, es decir, mientras más grandes sean los huevos de la puesta el primer estadio larval presentará mayor talla y estos datos serían a la vez directamente proporcionales, ya que si el tamaño del huevo aumenta, así también lo hará la talla de la primera larva.

En el tercer diagrama de dispersión (fig. 18) se representa la relación entre el número de estadios larvales y la duración del periodo larval. En este caso no se utilizó la escala logarítmica, ya que los datos presentan una distribución que permite interpretar fácilmente la relación. En organismos parasitados el coeficiente de correlación fue de 0.44 y en controles fue de 0.62. Las especies parasitadas efectivamente presentan mayor número de estadios larvales, aunque la distribución de valores en ambos grupos de datos se puede considerar muy similar. Si se observa con detenimiento la tabla 1 que presenta todos los datos, podremos distinguir una amplia diferencia en la duración del periodo larval para especies parasitadas y para especies control. Por lo general, las especies parasitadas tendrán periodos larvales más amplios y por lo tanto esto les permitirá producir mayor cantidad de estadios larvales. Esta última relación, no es tan

estrechamente marcada como las anteriores, pero no deja de ser importante porque va de la mano con las otras.

Se realizó la prueba de t-Student a tres variables de forma independiente: tamaño del adulto, fecundidad y rango geográfico para corroborar su significancia. Para tamaño del adulto ($t=11.0637$, $df=190$, $p\text{-value}<2.2e-16$) se tiene que la hipótesis se cumple por lo que la variable se considera significativa. Para el tamaño del rango geográfico ($t = 22.1393$, $df = 190$, $p\text{-value} < 2.2e-16$) al igual que para el tamaño del adulto la variable resulta ser estadísticamente significativa. Por último se realizó la misma prueba para la variable de fecundidad o número de huevos por puesta, ya que en las matrices de correlación resulta ser una variable que presenta asociaciones muy estrechas y positivas, ($t = 4.1188$, $df = 136$, $p\text{-value} = 6.578e-05$) de acuerdo con la prueba los datos referentes a fecundidad son estadísticamente significativos.

Análisis multivariado

En el ACP (Figs. 15 y 16) se aprecia que la relación que se pretende describir no se distingue de la manera que se esperaba ya que los datos se agrupan de manera similar en el centro de las dimensiones representadas, aún así las elipses se encuentran levemente diferenciadas una de otra (Fig. 16). Esta evidencia sugiere que habrá que analizarse de manera separada y hacer comparaciones para que se pueda demostrar el patrón planteado. Asimismo, se debe de jugar con la presencia y ausencia de las nuevas variables para verificar que no exista una variable que se correlacione tanto con las otras que mantenga a la mayoría de las observaciones en el centro de la figura. Se debe de tener en cuenta que los datos obtenidos pasaron por un tratamiento de datos basados en las medias de estos mismos, generando así valores para las celdas vacías con el propósito de eliminar los sesgos que quedaban en la matriz de datos y obtener resultados con un grado de fineza mayor.

La interpretación del ACP sugiere que las variables de mayor relevancia en el estudio y por lo tanto, las que describen este patrón de una mejor manera son la fecundidad, el tamaño del último y primer estadio larval, así como el tamaño del adulto. Si tenemos en cuenta el análisis de las matrices de correlación que se presentaron anteriormente, entonces podremos llegar al mismo conjunto de variables que resultan ser estadísticamente significativas.

La figura 15 presenta dos grandes grupos de variables. En el primer cuadrante (superior izquierdo) se encuentran las siguientes variables: tamaño del huevo, tamaño del primer estadio larval y tamaño del último estadio larval. Estas tres variables se encuentran representadas únicamente por el componente 2 y no el 1. Mientras tanto, el cuadrante 2 (superior derecho) presenta el resto de las variables: tamaño del rango geográfico de cada especie, tamaño del adulto, duración del periodo larval, fecundidad y número de estadios larvales. Estas 5 variables se encuentran representadas tanto en el componente 1 como en el componente 2, esto quiere decir que en ambos componentes se agrupa la varianza para estas 5 variables analizadas.

Las figuras que hacen alusión al análisis multivariado (Fig. 14, 15 y 16) proporcionan información similar de cada una de las variables. La figura 14 representa a cada una de las observaciones analizadas con el programa, éstas se grafican en alguno de los cuatro cuadrantes que forman los ejes “x” y “y” que son los dos primeros componentes principales. Se esperaría que hubiera diferencias muy marcadas entre especies parasitadas y no parasitadas, entonces los puntos deberían de agruparse de manera distinta, formando dos nubes de puntos que se distribuyan de forma distinta en los dos componentes principales. Esto estaría diferenciando entre especies paraistadas y no parasitadas, en la figura 14 no se forman dos nubes de datos, por lo que se puede concluir que una o más variables podrían estar influyendo en esta distribución tan centralizada.

CONCLUSIÓN

Todos los casos las especies parasitadas muestran un alto potencial reproductivo y alta capacidad de dispersión; mientras que no hay especies de distribución y dispersión restringidas que estén parasitadas por rizocéfalos. Las consecuencias evolutivas de esta interacción parásito-hospedero resultan en una posible especificidad entre ambos, aunque los estudios no proporcionan la información suficiente para hacer esta afirmación. Se sabe que la especificidad de parásito y hospedero no es tan marcada como en otras especies de parásitos, ya que una sola especie puede parasitar varias especies de hospederos relacionados, por ejemplo varias especies del mismo género.

Por lo anterior se puede concluir que los rizocéfalos presentan un patrón de distribución marcado. Los parásitos prevalecen en áreas restringidas en las que se puedan desplazar las larvas en poco tiempo, mientras que los hospederos se distribuyen en áreas más amplias debido al desarrollo planctotrófico que presentan durante su ciclo de vida.

LITERATURA CONSULTADA

- A. Raz-Guzmán y A. J., Sánchez. 1992. Registros Adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) del Sistema lagunar de Alvarado, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 63(2): 273-277. ^[158]
- Abele, L. G. y W. Kim. 1989. The Decapod Crustaceans of the Panama Canal. *Smithsonian Contributions to Zoology*, Smithsonian Institution Press. Number 482. ^[154]
- Abrams, P. A. 1987. An analysis of competitive interactions between 3 crab species. *Oecologia*, 72: 233-247. ^[138]
- Abrunhosa, F.A., M.A. Melo y J.P. Abrunhosa. 2003. Development and functional morphology of the foregut of larvae and postlarva of *Ucides cordatus* (Decapoda, Ocypodidae). *Nauplius* 11(1): 37-43.

- Al-Aidaros, A. y D. I. Williamson. 1989. Larval development of the land hermit crab *Coenobita scaevola* (Forsk., 1775) (Crustacea: Anomura: Coenobitidae) reared in the laboratory. *Journal of Natural History* 23: 111-128. ^[95]
- Álvarez, F. 1993. The interaction between a parasitic barnacle, *Loxothylacus panopaei* (Cirripedia, Rhizocephala), and three of its crab host species (Brachyura, Xanthidae) along the east coast of North America. Doctoral Dissertation. Faculty of the Graduate School. University of Maryland. 188 pp.
- Álvarez, F., Bortolini J. L., and J. T. Høeg. 2010. Anatomy of virgin and mature externae of *Loxothylacus texanus*, parasitic on the dark blue crab *Callinectes rathbunae* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae). *Journal of Morphology*, 271: 190-199.
- Álvarez, F., Vázquez-López H. y J. Franco-López. 2006. First Record of Larval Development of the Cirripedian Parasite *Loxothylacus texanus* (Cirripedia-Rhizocephala) Under Laboratory Conditions in Mexico. *International Journal of Zoological Research* 2: 91-99.
- Alves, D. F. R., Carvalho, M. C. R., Barros-Alves, S. de P. y V. J., Cobo. 2012. Brachyuran crabs (Decapoda, Brachyura) associated with the green sponge *Amphimedon viridis* (Demospongiae) from Itaguá beach, south-eastern coast of Brazil. *Crustaceana*, 85(4-5): 497-512. ^[157]
- Ambrosio, L. J. y W. R. Brooks. 2011. Recognition and use of ascidian hosts, and mate acquisition by the symbiotic pea crab *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918): the role of chemical, visual and tactile cues. *Symbiosis*, 53: 53-61. ^[115]
- Ameyaw-Akumfi, C. 1975. The breeding biology of two sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, *Clibanarius chapini* and *C. senegalensis*. *Marine Biology*, 29: 15-28. ^[123]
- Anderson, T. J. C., Blouin, M. S. y R. N., Beech. 1998. Population biology of parasitic nematodes: applications of genetic markers. *Advances in Parasitology* 41:219-283.
- Anger, K. 1987. The D₀ threshold: a critical point in the larval development of decapods crustaceans. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 108: 15-30.

- Anger, K. 1995. Developmental biology of *Armases miersii* (Grapsidae), a crab breeding in supratidal rock pools. I. Facultative lecithotrophy of larval stages. *Marine Ecology Progress Series* 117: 75-81. ^[78]
- Anger, K. 1995. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 119-145.
- Anger, K. 2005. The early life history of *Sesarma fossarum*, an endemic freshwater crab from Jamaica. *Invertebrate Reproduction and Development* 47(1): 63-72. ^[53]
- Anger, K., D. Schreiber y M. Montú. 1995. Abbreviated larval development of *Sesarma curacaoense* (Rathbun, 1897) (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory. *Nauplius* 3: 127-154. ^[52]
- Anger, K., Lovrich G., Thatje S. y J. Calcagno. 2004. Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 306: 217-230.
- Anger, K., Thatje S., Lovrich G. y J. Calcagno. 2003. Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes. *Marine Ecology Progress Series* 253: 243-251. ^[8]
- Araújo, M.S.L.C. y S.D. Castiglioni. 2012. Population Biology of the Crab *Armases angustipes* (Dana, 1852) (Sesarmidae) at Ariquindá River Mangrove, Brazilian Tropical Coast. *Geosciences Meeting (Brazil-Texas A&M University) (Abstract)*.^[73]
- Ayón-Parente, M. y M. E., Hendrickx. 2010. Species richness and distribution of hermit crabs of the family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Eastern Pacific. *Nauplius*, 18(1): 1-12. ^[133]
- Bach, C., Hazlett, B. y D., Rittschof. 1976. Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*. 57(3): 579-586. ^[132]
- Barker, D. E., Marcogliese, D. J. y D. K, Cone. 1996. On the distribution and abundance of eel parasites in Nova Scotia: local versus regional patterns. *Journal of Parasitology* 82: 697-701.
- Barnard, K. H. 1950. Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea (crabs and shrimps). *Ann. S. Afr. Mus.* 38: 1-837.

- Bastida-Izaguirre, D., Ayón-Parente, M., Salgado-Barragán, J., Galván-Villa, C. M. y E., Ríos-Jara. 2013. Nuevos registros de cangrejos ermitaños (Crustacea: Decapoda: Paguroidea) del Santuario Islas de Bahía Chamela, Jalisco, México: con comentarios sobre el uso de conchas vacías como hábitat. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 782-791. ^[137]
- Bertini, G., F. Adilson y G. A. S. De Melo. 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of Sao Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 2185-2207. ^[67]
- Bertini, G., Fransozo, A. y G. A. S. De Melo. 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Biodiversity in Conservation*, 13: 2185-2207. ^[163]
- Bertness, M. D. 1981. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 40(2): 197-205. ^[121]
- Biagi, R. y F. L. M., Mantelatto. 2006. Relative growth and sexual maturity of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Anomura, Diogenidae) from South Atlantic. *Hydrobiologia* 559: 247-254. ^[135]
- Blouin, M. S, Yowell, C. A., Courtney, C. H. y J. B., Dame. 1995. Host movement and the genetic structure of populations of parasitic nematodes. *Genetics* 141: 1007-1014.
- Bolaños, J., Cuesta J. A., Hernández G., Hernández J. y Felder D. L. 2004. Abbreviated larval development of *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918) (Decapoda: Pinnotheridae), a rare case of parental care among brachyuran crabs. *Scientia Marina* 68(3): 373-384. ^[9, 56]
- Bolaños, J., Cuesta, J. A., Hernández, G., Hernández, J. y D. L. Felder. 2004. Abbreviated larval development of *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918) (Decapoda: Pinnotheridae), a rare case of parental care among brachyuran crabs. *Scientia Marina*, 68(3): 373-384. ^[113]
- Bookhout, C.G. 1972. Larval Development of the Hermit Crab, *Pagurus alatus* Fabricius, Reared in the Laboratory (Decapoda, Paguridae). *Crustaceana* 22(3): 215-238. ^[38]
- Boone, E., Boettcher A. A., Sherman T. D. y O'Brien, J. J. 2004. What constrains the geographic and host range of the rhizocephalan *Loxothylacus texanus* in the wild? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 309: 129-139.

- Bortolini, J. L., F. Álvarez. 2008. Hepatopancreas alteration of the blue crab *Callinectes sapidus* by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 99(2008): 354-356.
- Boschma, H. 1955. Rhizocephala from New Guinea. II Peltogastridae. *Ministerie Van Onderwijs, Kunsten en Wetenschappen, Zoologische Mededelingen*. Deel XXXIV, No. 4: 51-66.
- Bousquette, G.D. 1980. The larval development of *Pinnixa longipes* (Lockington, 1877) (Brachyura: Pinnotheridae), reared in the laboratory. *The Biological Bulletin* 159: 592-605. ^[47]
- Bresciani, J. y J. T. Høeg. 2001. Comparative ultrastructure of the root system in Rhizocephalan barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Morphology*, 249 (1): 9-42.
- Brodie, R. y A.W. Harvey. 2001. Larval development of the land hermit crab *Coenobita compressus* H. Milne Edwards reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 21(3): 715-732. ^[19]
- Campos, E. y A.-R. de Campos. 2012. The intertidal brachyuran crabs from estuaries of the west coast Baja California, Mexico (Crustacea: Brachyura). *Marine Biodiversity Records*, 5: 1-7. ^[164]
- Cannici, S., Dahdouh-Guebas, F., Anyona, D. y M. Vannini. 1996. Natural diet and feeding habits of *Thalamita crenata* (Decapoda: Portunidae). *Journal of Crustacean Biology* 16(4): 678-683. ^[104]
- Carlson, D.B. y J.P. Ebersole. 1995. Life-History Variation Among three temperate Hermit Crabs: the importance of Size in Reproductive Strategies. *Biological Bulletin* 188:329-337. ^[82]
- Chace, F.A. 1951. The number of species of decapod and stomatopod Crustacea. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 41(11): 370-372.
- Chávez, E., Álvarez F. y Rosas C. 1996. Records of *Loxothylacus texanus* (Cirripedia: Rhizocephala) parasitizing the blue crab *Callinectes sapidus* in Tamiahua Lagoon, Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 16(1): 105-110.
- Chilton, N. B. y C. M., Bull. 1986. Size-related selection of two intertidal gastropods by the reef crab *Ozius truncatus*. *Marine Biology*, 93: 475-480. ^[143]
- Clare, A. S., Walker G. y J. T. Høeg. 1995. The Rhizocephala: A model system for studies on the chemical basis of barnacle settlement. *Environs* 14: 3-5.

- Clark, P.F. y P.K.L. Ng. 2008. The lecithotrophic zoea of *Chirostylus ortmanni* Miyake & Baba, 1968 (Crustacea: Anomura: Galatheoidea: Chirostylidae) described from laboratory hatched material. *The Raffles Bulletin of Zoology* 56(1): 85-94.
- Coelho, P. A. 2005. Descrição de *Austinixa bragantina* sp. Nov. (Crustacea, Decapoda, Pinnotheridae) do litoral do Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(3): 552-555. ^[162]
- Cohen, A.N. y J. T. Carlton. 1997. Transoceanic Transport Mechanisms: Introduction of the Chinese Mitten Crab, *Eriocheir sinensis*, to California. *Pacific Science* 51(1): 1-11. ^[66]
- Combes, C. 2001. Parasitism: The Ecology and Evolution of intimate interaction. The University of Chicago Press, p. 48.
- Cone, D. K., Marcogliese, D. J., Barse, A. M. y M. D. B., Burt. 2006. The myxozoan fauna of *Fundulus diaphanus* (Cyprinodontidae) from freshwater localities in Eastern North America: prevalence, community structure, and geographic distribution. *Journal of Parasitology* 92: 52-57.
- Crane, J. 1937. The Templeton Crocker Expedition. 7. Oxystomatous and dromiaceous crabs from the Gulf of California and the west coast of Lower California. *Zoologica* 22(7): 97-108.
- Criscione, C. D. y M. S., Blouin. 2004. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution* 58: 198-202.
- Crofton, H. D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* 62: 179-193.
- Cuesta, J.A. y K. Anger. 2001. Larval morphology of the sesarmid crab *Armases angustipes* Dana, 1852 (Decapoda, Brachyura, Grapsoidea). *Journal of Crustacean Biology* 21(3): 821-838. ^[12]
- Cuesta, J.A., Guerao G., Schubart C. D. y Anger K. 2011. Morphology and growth of the larval stages of *Geograpsus lividus* (Crustacea, Brachyura), with the descriptions of new larval characters for the Grapsidae and an undescribed setation pattern in extended developments. *Acta Zoologica* 92: 225-240. ^[27]
- Cuesta, J.A., M.U. García-Guerrero y M.E., Hendrickx. 2007. The complete larval development of *Johngarthia planatus* (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae) described from laboratory reared material, with notes on the

affinity of *Gecarcinus* and *Johngarthia*. *Journal of Crustacean Biology* 27(2): 263-277. ^[30]

Cuesta, J.A., Schuh M., Diesel R. y C. D. Schubart. 1999. Abbreviated development of *Armases miersii* (Grapsidae: Sesarminae), a crab that breeds in supralittoral rock pools. *Journal of Crustacean Biology* 19(1): 26-41. ^[14]

D. L. Massart, B. M. G. Vandeginste, L. M. C. Buydens, S. de Jong, P. J. Lewi y J. Smeyers-Verbeke. 1997. Handbook of Chemometrics and Qualimetrics: Part A, Elsevier. Amsterdam.

De Grave, S. y Pentcheff D. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustacean. *Raffles Bulletin of Zoology*, National University of Singapore 21: 1-109.

Diesel, R., Schubart C. D. y M. Schuh. 2000. A reconstruction of the invasion of land by Jamaican crabs (Grapsidae: Sesarminae). *The Zoological Society of London* 250: 141-160. ^[74]

Domingues, M. y N.J. Hebling. 1989. *Ucides cordatus cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Decapoda). Complete larval development under laboratory conditions and its systematic position. *Revista Brasileira de Zoologia* 6(1): 147-166.

Ewald, P. W. 1994. Evolution of infectious disease. Oxford University Press. 298 p.

Fage, L. y T. Monod. 1936. Biospeologica. LXII. La faune marine du jameo de agua. Lac souterrain de l'île de Lanzarote (Canaries). *Arch. Zool. Exp. Gén.* 78: 97-113.

Fagetti, E. 1970. Desarrollo Larval en el Laboratorio de *Homalaspis plana* (Milne Edwards) (Crustacea Brachyura; Xanthidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 14(2): 20-49. ^[4]

Falciai, L. y R. Minervini. 1995. Guía de los Crustáceos Decápodos de Europa. Editorial Omega. Barcelona. ^[146]

Faria, F.C.R., C.B. Boyko y F.L. Mantelatto. 2007. Parasitization of the white spotwrist hermit crab, *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852) (Decapoda, Anomura), by the rhizocephalan barnacle *Peltogasterella socialis* (Müller, 1863) (Cirripedia, Rhizocephala) from southeastern Brazil. *Animal Biology* 57(3): 315-327.

- Fotheringham, N. 1980. Effects of shell utilization on reproductive patterns in tropical hermit crabs. *Marine Biology*, 55: 287-293. ^[125]
- Fransozo, A., F.L. Medina-Mantelatto y M.L. Negreiros-Fransozo. 1991. Larval development of *Hexapanopeus paulensis* Rathbun, 1930 (Crustacea, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions. *Revista Brasileira de Zoologia* 7(1-2): 31-45. ^[29]
- Fratini, S., Vannini, M., Cannicci, S. y C. D., Schubart. 2005. Tree-climbing mangrove crabs: a case of convergent evolution. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 219-233. ^[160]
- Fujita, Y. y S. Shokita. 2005. The complete larval development of *Sadayoshia edwardsii* (Miers, 1884) (Decapoda: Anomura: Galatheididae) described from laboratory-reared material. *Journal of Natural History* 39(12): 865-886. ^[50]
- Fujita, Y., K. Baba y S. Shokita. 2003. Larval development of *Galathea amboinensis* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) under laboratory conditions. *Crustacean Research* 32: 79-97. ^[25]
- Gallardo, M.A. y A. Mujica. 2010. Desarrollo larval de *Mursia gaudichaudi* (Milne Edwards 1837) (Decapoda, Brachyura, Calappidae). *Gayana* 74(1): 37-46. ^[36]
- Garcia, R. B. y F. L. M., Mantelatto. 2001. Population dynamics of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Diogenidae) from Anchieta Island, southern Brazil. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81: 955-960. ^[134]
- García-Guerrero, M. U., Hendrickx, M. E., Cuesta, J. A. y A. Rodríguez. 2005. The complete larval development of *Pilumnus limosus* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pilumnidae) described from laboratory reared material. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 865-876. ^[149]
- García-Guerrero, M. U., Rodríguez, A., Cuesta, J. A. y M. E. Hendrickx. 2005. The complete larval development of *Eurypanopeus canalensis* Abele and Kim, 1989 (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) described from laboratory-reared material. *Scientia Marina*, 69(3): 355-368. ^[23]
- García-Guerrero, M. y M. E. Hendrickx. 2004. Fecundity traits of seven species of brachyuran crabs (Decapoda: Brachyura) from the Pacific coast of Mexico. pp. 79-87, *in*: Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este 3. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 245 pp. ^[62]

- García-Guerrero, M.U. y M. E. Hendrickx. 2005. The complete larval development of *Pilumnus limosus* (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pilumnidae) described from laboratory reared material. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85: 865-876.
- García-Madrigal, M. S. 2000. Cangrejos braquiuros (Brachyura) de la bahía de Maruata, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(1): 181-191. [150]
- Gardner, C. 1998. The Larval and Reproductive Biology of the Giant Crab *Pseudocarcinus gigas*. *Doctor of Philosophy*, University of Tasmania. 333 pp.^[68]
- Gardner, C. y R. Quintana. 1998. Larval development of the Australian giant crab *Pseudocarcinus gigas* (Lamarck, 1818) (Decapoda: Oziidae) reared in the laboratory. *Journal of Plankton Research* 20(6): 1169-1188. [49]
- Gherardi, F. 1996. Effects of shell status and social context on the Agonistic behavior of the tropical hermit crab, *Clibanarius signatus*. *Journal of Ethology*. 14: 111-121. [130]
- Gherardi, F. y P. A. McLaughlin. 1994. Shallow-water hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura: Paguridea) from Mauritius and Rodrigues Islands, with the descripción of a new species of *Calcinus*. *Raffles Bulletin of Zoology* 42(3): 613-656. [99]
- Giménez, L. 2003. Potential effects of physiological plastic responses to salinity on population networks of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata*. *Helgoland Marine Research* 56: 265-273. [72]
- Giménez, L. y K. Anger. 2001. Relationships among salinity, egg size, embryonic development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260: 241-257. [17]
- Giménez, L. y K. Anger. 2003. Larval performance in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, is a consequence of both larval and embryonic experience. *Marine Ecology Progress Series* 249: 251-264. [71]
- Glenner, H. 2001. Cypris metamorphosis, injection and earliest internal development of the rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* (Gissler). Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae. *Journal of Morphology*, 249: 43-75.

- Glenner, H. y M. Bay. 2006. Phylogeny and evolution of life history strategies of the Parasitic Barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 528-538.
- Glenner, H., Høeg J. T., O'Brien J. J. y T. D. Sherman. 2000. Invasive vermigon stage in the parasitic barnacles *Loxothylacus texanus* and *L. panopei* (Sacculinidae): closing of the rhizocephalan life-cycle. *Marine Biology* 136: 249-257.
- Glenner, H., Lützen, J. y T. Takahashi. 2003. Molecular and morphological evidence for a monophyletic clade of asexually reproducing Rhizocephala: Polyascus, new genus (Cirripedia). *Journal of Crustacean Biology*, 23(3): 548-557.
- Gonor, S.L. y J.J. Gonor. 1973. Descriptions of the Larvae of four North Pacific Porcellanidae (Crustacea: Anomura). *Fishery Bulletin* 71(1): 189-223.
- González-Gordillo, J. I. y A., Rodríguez. 2001. The complete larval development of the spider crab, *Macropodia parva* (Crustacea, Decapoda, Majidae) from laboratory culture. *Invertebrate Reproduction and Development*, 39(2): 135-142. ^[145]
- González-Gordillo, J.I. y A. Rodríguez. 2001. The complete larval development of the spider crab, *Macropodia parva* (Crustacea, Decapoda, Majidae) from laboratory culture. *Invertebrate Reproduction and Development* 39(2): 135-142.
- Gore, R. H. 1975. *Petrolisthes zaca* Haig, 1968 (Crustacea, Decapoda, Porcellanidae): The Development of Larvae in the Laboratory. *Pacific Science*, 29(2): 181-196. ^[112]
- Guerao, G. y P. Abelló. 1996. Larval development of *Acanthonyx lunulatus* (Brachyura, Majidae, Epialtinae). *Journal of Plankton Research* 18(7): 1185-1200. ^[10]
- Guerao, G., Anger K. y U. W. E. Nettelmann. 2004. Complete larval and early juvenile development of the mangrove crab *Perisesarma fasciatum* (Crustacea: Brachyura: Sesarmidae) from Singapore, with a larval comparison of *Parasesarma* and *Perisesarma*. *Journal of Plankton Research* 26(12): 1389-1408. ^[44]
- Gotelli, N. J. y A. M. Ellison. 2004. A primer of ecological statistics. United States of America. Sinauer Associates, Inc. 510 p.

- Guevara, M.J. 2009. Descripción Morfológica del cangrejo violinista *Uca marguerita* Thurman, 1981 cultivado en condiciones de laboratorio. *Biología, Ciencia y Tecnología* 2(4): 21-37.
- Gurney, R. 1938. The larvae of the decapods Crustacea. Palaemonidae and Alpheidae. *Brit. Mus. Great Barrier Reef Exped. Rept.* 6: 1-60.
- Gurney, R.H., Rybakov A. V., Høeg J. T. y A. M. Kuris. 2006. *Sacculina nectocarcini*, a new species of rhizocephalan (Cirripedia: Rhizocephala) parasitizing the red rock crab *Nectocarcinus integrifrons* (Decapoda: Brachyura: Portunidae). *Zootaxa* 1332: 37-50.
- Hanski, I. y M. E., Gilpin. 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, London.
- Hartnoll, R. G. 1971. *Sesarma cookei* n.sp., a grapsid crab from Jamaica (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 20: 257-262.
- Hazlett, B. A. 1975. Individual distance in the hermit crabs *Clibanarius tricolor* and *Clibanarius antillensis*. *Behaviour* 52(3/4): 253-265. ^[131]
- Hebling, N.J. y C.B. Mansur. 1995. Desenvolvimento larval de *Dardanus insignis* (Saussure) (Crustacea, Decapoda, Diogenidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia* 12(3): 471-491. ^[21]
- Herberts, C. 1982. Host-Parasite relation between the shore crab *Carcinus maenas* and *Sacculina carcini* (Rhizocephala): Identification and characterization of a specific fraction correlated with parasitism. *Journal of Invertebrate Pathology* 39: 60-65.
- Hernández, G., Graterol K., Álvarez A. y J. Bolaños. 1998. Larval development of *Porcellana sayana* (Leach, 1820) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae) under laboratory conditions. *Nauplius* 6:101-118. ^[48]
- Hernández, G., Magán I. y K. Graterol. 2003. Larval development of *Clastocheuchus nodosus* (Streets, 1872) (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae), under laboratory conditions. *Scientia Marina* 67(4): 419-428. ^[18]
- Hill, B. J. 1976. Natural Food, foregut clearance-rate and activity of the crab *Scylla serrata*. *Marine Biology*, 34: 109-116. ^[105]
- Hines, A. H. 1991. Fecundity and reproductive output in nine species of Cancer crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48(2): 267-275.

- 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. 1995. The Biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75: 517-550.
- Høeg, J. y J. Lützen. 1985. Crustacea Rhizocephala. *Marine Invertebrates of Scandinavia*, 6: 1-92.
- Høeg, J.T. 1990. Aketrogonid host invasion and an entirely new type of life-cycle in the rhizocephalan parasite *Clistosaccus paguri* (Theostraca, Cirripedia). *Journal of Crustacean Biology* 10: 37-52.
- Høeg, J.T., Pérez-Losada M. y H. Glenner. 2009. Evolution of Morphology, Ontogeny and Life Cycles within the Crustacea Thecostraca. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 67(2): 199-217.
- Hsueh, P. y J. Huang. 1996. A new record of *Clistocoeloma sinense* Shen, 1933, from Taiwan (Decapoda, Brachyura, Grapsidae, Sesarminae), with notes on its distribution and ecology. *Crustaceana* 69(1): 63-70. ^[87]
- Imazu, M. y A., Asakura. 1994. Distribution, reproduction and Shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific coast of Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 184(1994): 41-65. ^[124]
- Isaeva, V.V., S.M. Dolganov y A.I. Shukalyuk. 2005. Rhizocephalan Barnacles-Parasites of Commercially Important Crabs and Other Decapods. *Russian Journal of Marine Biology* 31(4): 215-220.
- Jones, M.B. 1978. Aspects of the biology of the big-handed crab, *Heterozius rotundifrons* (Decapoda: Brachyura), from Kaikoura, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 5: 783-794. ^[75, 85]
- Jordão-Guimarães, F. y M. L. Negreiros-Fransozo. 2005. Juvenile development and growth patterns in the mud crab *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions. *Journal of Natural History*, 39(23): 2145-2161. ^[155]
- Juarez-Rieger, P. 1998. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burgersi* Holthius (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia* 15(3): 727-756. ^[64]

- Kakati, V.S. 1982. Larval development of the Indian grapsid crab, *Metopograpsus latifrons* H. Milne Edwards *in vitro*. *Indian Journal of Marine Sciences* 11: 311-316. ^[32]
- Kakati, V.S. y V.N. Nayak. 1977. Larval development of the Xanthid Crab, *Ozius rugulosus rugulosus* Stimpson (Decapoda, Brachyura) under Laboratory Conditions. *Indian Journal of Marine Sciences* 6: 26-30. ^[37]
- Khan, S. A. y R. Natarajan. 1981. Metamorphosis of an estuarine hermit crab *Clibanarius olivaceus* Henderson in the laboratory (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Mahasagar-Bulletin of the National Institute of Oceanography*, 14(4): 265-276. ^[127]
- Konishi, K. 1986. Larval development of the stone crab, *Hapalogaster dentata* (De Haan, 1844) (Crustacea: Anomura: Lithodidae) Reared in the laboratory. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI Zoology* 24(3): 155-172. ^[28]
- Konishi, K. y H. Taishaku. 1994. Larval Development of *Paralomis hystrix* (De Haan, 1846) (Crustacea, Anomura, Lithodidae) under Laboratory Conditions. *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture* 23: 43-54.
- Konishi, K. y T. Saito. 2000. Larvae of the Deep-Sea Squat Lobsters, *Agonida incerta* (Henderson, 1888) and *Munida striola* Macpherson and Baba, 1993 with Notes on Larval Morphology of the Family (Crustacea: Anomura: Galatheididae). *Zoological Science* 17: 1021-1029.
- Korn, O. M., Kornienko, E. S. y Komai, T. 2008. A. reexamination of adults and larval stages of *Diogenes nitidimanus* (Crustacea: Decapoda: Anomura: Diogenidae). *Zootaxa* 1693: 1-26. ^[90]
- Korn, O.M., Shukalyuk A. y A. V. Trofimova. 2004. Reproductive Stage of the Life Cycle in the Rhizocephalan Barnacle *Polyascus polygenea* (Crustacea: Cirripedia). *Russian Journal of Marine Biology* 30(5): 328-340.
- Krishnan, T. y T. Kannupandi. 1987. Larval Development of the mangrove crab *Sesarma bidens* (De Haan, 1853) in the laboratory (Brachyura: Grapsidae: Sesarminae). *Mahasagar – Bulletin of the National Institute of Oceanography* 20(3): 171-181. ^[51]
- Krishnan, T. y T. Kannupandi. 1990. Laboratory cultured zoeae, megalopa and first crab of the estuarine crab *Thalamita crenata* (Latr.) A. Milne Edwards 1861 (Brachyura: Portunidae). *Mahasagar* 23(2): 139-152. ^[54]

- Krüger, P. 1912. Über ostasiatische Rhizocephalen. Anhang: Über einige Vertreter der Cirripedia Thoracia. –Abhandlungen der math. –phys. Klasse der K. Bayer. Akademie der Wissenschaftern II, Suppl.: 1-8.
- Kurata, H., R.W. Heard y J.W. Martin. 1981. Larval Development under laboratory conditions of the xanthid mud crab *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura: Xanthidae) from Georgia. *Gulf Research Reports* 7(1): 19-25. [24]
- Kuris, A.M. 1974. Trophic Interactions: Similarity of Parasitic Castrators to Parasitoids. *The Quarterly Review of Biology* 49(2): 129-148.
- Lange, S. 1999. Rhizocephala (Crustacea, Cirripedia) of the Faroe Islands. *Sarsia* 84: 79-83.
- Lemaitre, R. 1981. Shallow-water crabs (Decapoda, Brachyura) collected in the southern Caribbean near Cartagena, Colombia. *Bulletin of Marine Science* 31(2): 234-266. [58]
- Lewis, S. M. y R. D. Rotjan. 2009. Vacancy chains provide aggregate benefits to *Coenobita clypeatus* hermit crabs. *Ethology*, 115(2009): 356-365. [120]
- Lima, J.F. 2009. Larval development of *Austinixa bragantina* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) reared in the laboratory. *Zoologia* 26(1): 143-154. [1]
- Lima, J.F. 2009. Larval development of *Austinixa bragantina* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) reared in the laboratory. *Zoologia* 26(1): 143-154. [15]
- Lima, J.F. y F. Abrunhosa. 2006. The complete larval development of *Armases benedicti* (Rathbun) (Decapoda, Sesarmidae), from the Amazon region, reared in the laboratory. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(2): 460-470. [13]
- Lima, J.F., F. Abrunhosa y P.A. Coelho. 2006. The larval development of *Pinnixa gracilipes* Coelho (Decapoda, Pinnotheridae) reared in the laboratory. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(2): 480-489. [46]
- Litulo, C. 2004. Fecundity of the Pantropical Fiddler Crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) (Brachyura: Ocypodidae) at Costa do Sol Mangrove, Maputo Bay, Southern Mozambique. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 3(1): 87-91. [63]

- López, L.S. y E.M. Rodríguez. 1998. Somatic growth in juveniles of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Brachyura, Grapsidae), under laboratory conditions. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 26: 127-135. ^[65]
- López-Greco, L. S., Bolaños, J., Rodríguez, E. M. y G. Hernández. 2001. Survival and molting of the pea crab larvae *Tunicotheres moseri* Rathbun 1918 (Brachyura, Pinnotheridae) Exposed to Copper. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 40: 505-510. ^[114]
- Luppi, T.A., N. Farías y E.D. Spivak. The larval development of *Pilumnoides hassleri* (Decapoda: Brachyura: Pilumnoididae) reared in the laboratory, with a review of pilumnoidid systematic using larval characters. *Scientia Marina* 74(1): 7-24. ^[45]
- Lützen, J., J. Høeg J. y A. Jespersen. 1996. Spermatogonia implantation by antennular penetration in the aketrogonid rhizocephalan *Diplothylacus sinensis* (Keppen, 1877) (Crustacea: Cirripedia). *Zoologische Anzeiger* 234: 201-207.
- Macmillan, F.E. 1972. The Larval Development of Northern California *Porcellanidae* (Decapoda, Anomura), I. *Pachycheles pubescens* Holmes in comparison to *Pachycheles rudis* Stimpson. *The Biological Bulletin* 142: 57-70. ^[7]
- Marques, F.P.L., G.W. Pohle y L. Vrbova. 2003. On the Larval Stages of *Macrocoeloma diplacanthum* (Decapoda: Brachyura: Majidae), and a Review of Mithracine Phylogenetic aspects. *Journal of Crustacean Biology* 23(1): 187-200. ^[5, 31]
- Martin, J.W., F.M. Truesdale y D.L. Felder. 1985. Larval development of *Panopeus bermudensis* Benedict and Rathbun, 1891 (Brachyura, Xanthidae) with notes on zoeal characters in xanthid crabs. *Journal of Crustacean Biology* 5(1): 84-105. ^[40]
- McCoy, K. D., Boulinier, T., Tirard, C. y Y. Michalakis. 2003. Host-dependent genetic structure of parasitic populations: differential dispersal of seabird tick host races. *Evolution* 57: 288-296.
- McLay, C. L. 1991. A small collection of deep water sponge crabs (Brachyura, Dromiidae) from French Polynesia, including a new species of *Sphaerodromia* Alcock, 1899. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 13(3-4): 457-481. ^[142]

- McLay, C.L. 1991. A small collection of deep water sponge crabs (Brachyura, Dromiidae) from French Polynesia, including a new species of *Sphaerodromia* Alcock, 1899. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* section A (3-4): 457-481.
- McLay, C.L. 1993. Crustacea Decapoda: The sponge crabs (Dromiidae) of New Caledonia and the Philippines with a review of the genera, *in*: A. Crosnier (ed.), *Résultats des Campagnes MUSORSTOM* Volume 10, *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 156: 111-251.
- Medina, M., F. L. y R, G., Biagi. 1999. Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, Sao Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 19(2): 268-275. ^[129]
- Meher, F. 2000. Shell utilization by the hermit crab, *Diogenes planimanus* Anomura Diogenidae from Karachi coast, Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology*, 39(4): 233-238. ^[91]
- Milne Edwards, A. y E. L. Bouvier. 1897. Descriptions des Crustacés de la famille des Galathéidés recueillis pendant les Expéditions du "Blake" et du "Hassler". *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard* 19: 1-141.
- Moniruzzaman, S., Sirajul I. y U. Tsuyoshi. 2009. Artificial Insemination and Early Embryonic Development of the Mangrove Crab *Perisesarma bidens* (De Haan) (Crustacea: Brachyura). *Zoological Studies* 48(5): 607-618. ^[86]
- Morales, C. y T., Antezana. 1983. Diet selection of the chilean stone crab *Homalaspis plana*. *Marine Biology*, 77: 79-83. ^[144]
- Morris, H. 1969. Larval development of *Bathynectes superba* (Costa) reared in the laboratory. *The Biological Bulletin* 137: 338-351. ^[16]
- Mouton, E. C. y D. L. Felder. 1995. Reproduction of the Fiddler Crabs *Uca longisignalis* and *Uca spinicarpa* in a Gulf of Mexico Salt Marsh. *Estuaries* 18(3): 469-481. ^[59]
- Mura, M., F. Orrú y A. Cau. 2006. Reproduction strategy of the deep-sea hermit crabs *Pagurus alatus* and *Pagurus excavates* of the Central-Western Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 557: 51-57. ^[81]
- Nakasone, Y. 2001. Reproductive Biology of three land hermit crabs (Decapoda: Anomura: Coenobitidae) in Okinawa, Japan. *Pacific Science* 55 (2): 157-169. ^[89]

- Nayak, V.N. y V.S. Kakati. 1980. Larval development of the hermit crab *Troglopagurus manaarensis* Henderson (Decapoda, Anomura, Diogenidae) observed in the Laboratory. *Progress in Invertebrate Reproduction and Aquaculture, University of Madras, Department of Zoology* 227-238 págs. ^[55]
- Neghme, A. y R., Silva. 1971. Ecología del parasitismo en el hombre. *Boletín de la oficina sanitaria panamericana*, 313-328.
- Newman, W.M. y D. P. Abbott. 1980. Cirripedia: the barnacles in R. H. Morris, D. P. Abbot, and E. C. Harderlie, Intertidal invertebrates of California, 504-535 p. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Nyblade, C.F. 1970. Larval development of *Pagurus annulipes* (Stimpson, 1862) and *Pagurus pollicaris* Say, 1817 reared in the laboratory. *The Biological Bulletin* 139: 557-573. ^[39]
- O'Brien, J.J. 1999. Limb Autotomy as an Investigatory Tool: Host Molt-Stage Affects the Success Rate of Infective Larvae of a Rhizocephalan Barnacle. *American Zoologist* 39: 580-588.
- Øksnebjerg, B. 2000. The rhizocephala (Crustacea: Cirripedia) of the Mediterranean and Black seas: Taxonomy, Biogeography, and Ecology. *Israel Journal of Zoology*, 46:1-102.
- Pasupathi, K., y T., Kannupandi. 1986. Laboratory reared larval stages of the mangrove grapsid crab, *Metopograpsus maculatus* H. Milne Edwards. *Mahasagar – Bulletin of the National Institute of Oceanography*. 19(4): 233-244. ^[33]
- Paula, J. 1988. The larval and post-larval development of pennant's swimming crab, *Portumnus latipes* (Pennant) (Brachyura, Portunidae), reared in laboratory. *Crustaceana*, 55(2): 202-216. ^[151]
- Pérez-Barros, P., Thatje, S., Calcagno, J. A. y G. A., Lovrich. 2007. Larval development of the subantarctic squat lobster *Munida subrugosa* (White, 1847) (Anomura: Galatheididae), reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352: 35-41. ^[34]
- Pérez-Losada, M., Harp, M., Høeg, J. T., Achituv, Y., Jones, D., Watanabe, H. y K. A. Crandall. 2008. The tempo and mode of barnacle evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 328-346.
- Pohle, G. y F. Marques. 2000. Larval stages of *Paradasygyius depressus* (Bell, 1835) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) and a phylogenetic

- analysis for 21 genera of Majidae. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113(3): 739-760. ^[41]
- Provenzano, A. J. 1961. Pagurid crabs (Decapoda Anomura) from St. John, Virgin Islands, with descriptions of three new species. *Crustaceana*, 3(2): 151-166. ^[139]
- Provenzano, A. J. 1962. The Larval development of the tropical land hermit *Coenobita clypeatus* (Herbst) in the laboratory. *Crustaceana*, 4(3): 207-228. ^[119]
- Provenzano, A. J. 1967. The zoeal stages and glaucothoe of the Tropical Eastern Pacific hermit crab *Trizopagurus magnificus* (Bouvier, 1898) (Decapoda; Diogenidae), reared in laboratory. *Pacific Science* XXI: 457-473. ^[136]
- Rabalais, N.N. y J.N. Cameron. 1983. Abbreviated development in *Uca subcylindrica* (Stimpson, 1859) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 3: 519-141.
- Rahayu, D. L. 2000. Hermit crabs from the South China Sea (Crustacea: Decapoda: Anomura: Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae). *The Raffles Bulletin of Zoology*. 8: 377-404. ^[103]
- Rathnavathy, C. K. 1941. The spermatogenesis of *Clibanarius olivaceous*, Henderson. *The Indian Academy of Sciences, Bangalore*, 483(41): 379-421. ^[126]
- Reid, D. M. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans, II. The Fecundity of fifteen species of anomuran and brachyuran crabs. *Crustaceana*, 61(2): 175-189. ^[117]
- Reinhard, E.G. 1956. Parasitic castration of Crustacea. *Experimental Parasitology* 5: 79-107.
- Reshmi, R. y A. Bijukumar. 2010. First report of the hermit crabs *Coenobita brevimanus* and *Coenobita rugosus* (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the Indian coast. *Marine Biodiversity Records* 3: 1-4.
- Rigby, M.C., R.F. Hechinger y L. Stevens. 2002. Why should parasite resistance be costly? *TRENDS in Parasitology* 18(3): 116-120.
- Rodríguez, A. 1997. Larval and postlarval development of *Pisa tetraodon* (Pennant, 1777) (Decapoda: Majidae) reared in the laboratory. *Journal of Plankton Research* 19(1): 29-41. ^[47]

- Rodríguez, A. y E. D., Spivak. 2001. The larval development of *Panopeus margentus* (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*, 21(3): 806-820. ^[156]
- Romero, M. C, G. A. Lovrich y F. Tapella. 2006. Seasonal changes in somatic energy content of *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Shellfish Reserach*, 25(1): 101-106. ^[147]
- Romero, M. C., F. Vanella, F. Tapella y G. A. Lovrich. 2006. Assimilation and oxygen uptake associated with two different feeding habits of *Munida gregaria* (= *M. subrugosa*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333(1): 40-48. ^[148]
- Sallam, W. S. 2012. Egg production and shell relationship of the land hermit crab *Coenobita scaevola* (Anomura: Coenobitidae) from Wadi El Gemal, Red Sea, Egypt. *The Journal of Basic & Applied Zoology* 65: 133-138. ^[94]
- Salmon, M. y K. Horch. 1973. Vibration reception by the fiddler crab, *Uca minax*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 44A: 527-541. ^[161]
- Samuelsen, T.J. 1972. Larvae of *Munidopsis tridentata* (Esmark) (Decapoda, Anomura) reared in the laboratory. *Sarsia* 48: 91-98. ^[6,35]
- Sant'Anna, B.S., Christofolletti, R. A., Zangrande, C. M. y A. L. D., Reigada. 2008. Growth of the Hermit Crab *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Crustacea, Anomura, Diogenidae) at São Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51(3): 547-550. ^[2]
- Santana, W., Pohle, G. y F. Marques. 2004. Larval development of *Apiomithrax violaceus* (A. Milne Edwards, 1868) (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Pisidae) reared in laboratory conditions, and a review of larval characters of Pisidae. *Journal of Natural History* 38: 1773-1797. ^[11]
- Scelzo, M. A. 2001. First record of the portunid crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea: Brachyura: Portunidae) in marine waters of Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 114(3): 605-610. ^[152]
- Schubart, C.D. y J. A. Cuesta. 1998. First zoeal stages of four *Sesarma* species from Panama, with identification keys and remarks on the American Sesarminae (Crustacea: Brachyura: Grapsidae). *Journal of Plankton Research* 20(1): 61-84. ^[69]
- Schuh, M. y R. Diesel. 1995. Effects of salinity, temperature, and starvation on the larval development of *Armases* (= *Sesarma*) *miersii* (Rathbun, 1897), a

- semiterrestrial crab with abbreviated development (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology* 15(2): 205-213. ^[77]
- Serene, R. y C. L. Soh. 1970. New Indo-Pacific Genera allied to *Sesarma* Say 1817 (Brachyura, Decapoda, Crustacea). *National Biological Institute Museum Zoologicum Bogoriense* 27(4): 387-416. ^[70]
- Shaw, M. E. 1928. A contribution to the study of relative growth of parts in *Inachus dorsettensis*. *The Journal of Experimental Biology*, 6: 145-160. ^[108]
- Shirley, S.L., Peter K. L. y Leo W. H. T. 1986. The complete Larval Development of *Pilumnopus eucratoides* Stimpson, 1858 (Decapoda, Brachyura, Pilumnidae) in the Laboratory. *Crustaceana* 50(3): 265-277. ^[84]
- Shukalyuk, A.I. 2002. Organization of Interna in *Sacculina polygenea* (Crustacea: Rhizocephala). *Russian Journal of Marine Biology* 28(5): 329-335.
- Shukalyuk, A.I., Isaeva V., Kizilova E. y S. Baiborodin. 2005. Stem cells in the reproductive strategy of colonial rhizocephalan crustaceans (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Invertebrate Reproduction and Development* 48: 41-53.
- Siddiqi, F.A. y F.S. Ghory. 2005. Complete Larval Development of *Emerita holthuisi* Sankolli, 1965 (Crustacea: Decapoda: Hippidae) Reared in the Laboratory. *Turkish Journal of Zoology* 30: 121-135. ^[22]
- Siddiqui, F. A., McLaughlin, P. A. y J. A. Crain. 1993. Larval development of the hermit crab *Clibanarius albidigitus* (Crustacea: Anomura: Diogenidae) reared under laboratory conditions. *Marine Biology*, 116: 603-613. ^[122]
- Silva-Castiglioni, D. y M. L. Negreiron-Fransozo. 2004. Somatic growth of the mudflat fiddler crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura: Ocypodidae) from two subtropical mangroves in Brazil. *Universidad y Ciencia* 20(39): 15-22. ^[60]
- Smith, G. W. 1906. Rhizocephala. –Fauna and Flora des Golfes von Neapel, 29: 1-123, pls.
- Spivak, E. D. 1997. Los Crustáceos decápodos del Atlántico sudoccidental (25°-55°S): distribución y ciclos de vida. *Investigaciones Marinas de Valparaíso*, 25: 69-91. ^[153]
- Spivak, E.D. y J.A. Cuesta. 2000. Larval development of *Cyrtograpsus affinis* (Dana) (Decapoda, Brachyura, Varunidae) from Rio de la Plata estuary, reared in the laboratory. *Scientia Marina* 64(1): 29-47. ^[20]

- Spivak, E.D. y J.A. Cuesta. 2009. The effect of salinity on larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Brachyura: Ocypodidae) and new findings of the zoeal morphology. *Scientia Marina* 73(2): 297-305. ^[57]
- Stevens, B. G. 2006. Timing and duration of larval hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850 held in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 26 (4): 495-502. ^[110]
- Stevens, B. G. y K. M. Swiney. 2005. Post-settlement effects of habitat type and predator size on cannibalism of glaucothoe and juveniles of red king crab *Paralithodes camtschaticus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 321: 1-11. ^[111]
- Subramaniam, M. K. y R. G. Aiyar. 1936. On the possible effect of the environment on the cytoplasmic inclusions in the oocytes and oogonia of *Dasychone cingulate*, *Salmacis bicolor*, and *Clibanarius olivaceus*. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Section B* 3(3): 175-194. ^[128]
- Thresher, R.E., Werner M., Høeg J. T., Svane I., Glenner H., Murphy N. E. y C. Wittwer. 2000. Developing the options for managing marine pests: specificity trials on the parasitic castrator, *Sacculina carcini*, against the European crab, *Carcinus maenas*, and related species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254: 37-51.
- Thurman, C. L. II. 1985. Reproductive Biology and population structure of fiddler crab *Uca subcylindrica* (Stimpson). *Biological Bulletin* 169: 215-229. ^[61]
- Torchin, M. E., Lafferty, K. D. y A. M. Kuris. 2002. Parasites and marine invasions. *Parasitology*, 124: S137-S151.
- Van Wyk, P.M. 1982. Inhibition of the growth and reproduction of the porcellanid crab *Pachycheles rudis* by the bopyrid isopod, *Aporobopyrus muguensis*. *Parasitology* 85: 459-473. ^[76, 83]
- Vázquez-López, H. 2000. Desarrollo Larval del cirripedio parásito *Loxothylacus texanus* en condiciones de laboratorio. *Tesis de Maestría*, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vázquez-López, H. y F. Álvarez. 2008. Efectos del rizocéfalo *Loxothylacus texanus* Boschma 1933, sobre *Callinectes rathbunae*, Contreras, 1930. *Revista BIOCY (Biología, Ciencia y Tecnología)* 1(1): 1-6.
- Vieira, R.R.R. y F.J. Rieger. 2004. Larval development of *Hexapanopeus caribbaeus* (Stimpson, 1871) (Crustacea, Decapoda, Xanthoidea,

- Panopeidae) reared under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research* 26(10): 1175-1182. ^[3]
- Vinuesa, J. H. 1984. Sistema reproductor, ciclo y madurez gonadal de la centolla (*Lithodes antarcticus*) del canal Beagle. *Instituto Nacional de Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar de la Plata*. 1984: 75-95. ^[118]
- 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. 1985. The cypris larvae of *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93: 131-145.
- Walker, G. 2001. Introduction to the Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia). *Journal of Morphology*, 249: 1-8.
- Walker, G. y R.J.G. Lester. 2000. The cypris larvae of the parasitic barnacle *Heterosaccus lunatus* (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala): some laboratory observations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254: 249-257.
- Wanson, S. A., Pequeux, A. J. R., y R. D., Roer. 1984. Na⁺ regulation and (Na⁺ + K⁺) ATPase activity in the euryhaline fiddler crab *Uca minax* (Le Conte). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 79A(4): 673-678. ^[161]
- Wear, R. G. 1968. Life-History studies on New Zealand Brachyura. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 2: 293-332. ^[106]
- Wear, R. G. 1970. Some larval stages of *Petalomera wilsoni* (Fulton & Grant, 1902) (Decapoda, Dromiidae). *Crustaceana* 18:1-12.
- Wear, R. G. 1970. Some larval stages of *Petalomera wilsoni* (Fulton & Grant, 1902) (Decapoda, Dromiidae). *Crustaceana*, 18(1): 1-12. ^[140]
- Wear, R. G. 1977. A large megalopa attributed to *Petalomer wilsoni* (Fulton and Grant, 1902) (Decapoda, Dromiidae). *Bulletin of Marine Science* 27(3): 572-577. ^[141]
- Wear, R.G. 1968. Life-history studies on New Zealand Brachyura. 2. Family Xanthidae. Larvae of *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, 1867, *Ozium truncatus* H. Milne Edwards, 1834, and *Heteropanope (Pilumnopeus) serratifrons* (Kinahan, 1856). *New Zealand J. Mar. Freshwater. Res.* 2: 293-332.

- Wear, R.G. 1968. Life-history studies on New Zealand Brachyura: 2. Family Xanthidae. Larvae of *Heterozius rotundifrons* A. Milne Edwards, 1867, *Ozium truncatus* H. Milne Edwards, 1834, and *Heteropanope (Pilumnopus) serratifrons* (Kinahan, 1856). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 2(2): 293-332. ^[80]
- Wear, R.G. 1975. Larvae of the deep sea crab *Cymonomus bathamae* Dell, 1971 (Decapoda, Dorippidae) with observations on larval affinities of the Tymolinae. *Crustaceana* 28(2): 113-120. ^[79]
- Wenner, A. M. 1985. Crustacean Issues 2: Larval Growth. A. A. Balkema. Rotterdam. Boston. University of California. págs: 90-100.
- Wilkens, H., Parzefall, J. y A. Ribowski. 1990. Population biology and larvae of the Anchialine crab *Munidopsis polymorpha* (Galatheidae) from Lanzarote (Canary Islands). *Journal of Crustacean Biology*, 10(4)f: 667-675. ^[116]
- Willems, K.A. 1982. Larval development of the land crab *Gecarcinus lateralis lateralis* (Fréminville, 1835) (Brachyura: Gecarcinidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 2(2): 180-201. ^[26]
- Williams, A. B. y E. E., Boschi. 1990. *Panopeus margentus*, a new crab from the Argentine warm temperature Subregion (Decapoda: Xanthidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103(3): 598-601. ^[159]
- Yang, W.T. 1971. The larval and postlarval development of *Parthenope serrata* reared in the laboratory and the systematic position of the Parthenopinae (Crustacea, Brachyura). *The Biological Bulletin* 140: 166-189. ^[43]
- Zmarzly, D. L. 1992. Taxonomic review of pea crabs in the genus *Pinnixa* (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae) occurring on the California Shelf, with descriptions of two new species. *The Crustacean Society*, 12(4): 677-713. ^[165]

<https://m.ala.org.au/repo/1000/25/253733/raw.html> ^[88]

<http://www.repository.naturalis.nl/document/150672>

<http://www.repository.naturalis.nl/document/150430>

<http://bie.ala.org.au/species/Common+Hermit+Crab> ^[92]

<http://books.google.com.mx/books?id=ZZWnuGc0xIMC&pg=PA260&lpg=PA260&dq=paguristes+frontalis+distribucion&source=bl&ots=ERuRT4i49X&sig=olx1UL1X8AahmbNpkVtQLahLx1I&hl=es&sa=X&ei=S9KEU->

[6SLKfg8gHrxYFY&ved=0CEMQ6AEwAw#v=onepage&q=paguristes%20frontalis%20distribution&f=false](https://www.google.com/search?q=6SLKfg8gHrxYFY&ved=0CEMQ6AEwAw#v=onepage&q=paguristes%20frontalis%20distribution&f=false) ^[93]

Marine Decapod Crustacea of Southern Australia

<http://gemsunderthesea.ecrater.com/p/19096929/crab-taxidermy-ozius-rugulosus-stimpson-1858-17527-050206> ^[109]

http://species-identification.org/species.php?species_group=crabs_of_japan&id=1448 ^[107]

<http://crust.biota.biodiv.tw/pages/4897> ^[102]

<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=208680> ^[101]

<http://crust.biota.biodiv.tw/pages/4975> ^[98]

<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=208677> ^[97]

(http://www.mhe.es/universidad/ciencias_matematicas/pena/home/CAPITULO.PDF). (discusión, PCA)

(<http://www.fuenterrebollo.com/Economicas/ECONOMETRIA/MULTIVARIANTE/ACP/ACP.pdf>) (discusión, interpretación PCA)

<http://link.springer.com/article/10.1007/s10750-007-0761-z/fulltext.html> (Ecología de rizocefalos)