

15
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

ASPECTOS BIOLÓGICOS DE *Probopyrus pacificensis*
Román-Contreras 1993, PARÁSITO DEL LANGOSTINO
Macrobrachium tenellum (Smith, 1871) EN LA LAGUNA
COYUCA, GUERRERO, MÉXICO

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)
PRESENTA**

RAMIRO ROMÁN CONTRERAS

MÉXICO, D. F.

1993

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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 está 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.

INDICE GENERAL

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes Generales	4
Objetivos Generales	6
Objetivos Particulares	6
Área de Estudio	8
Materiales y Métodos	9
Actividades de Campo	9
Actividades de Laboratorio y Gabinete	10
Resultados	12
Factores ambientales	12
Fauna de acompañamiento	13
<i>Macrobrachium tenellum</i> en la Laguna Coyuca: Composición por tallas	14
Composición por sexos	17
Ciclo biológico del género <i>Probopyrus</i>	19
Comportamiento larvario en acuarios	20
Reclutamiento en condiciones naturales	20
Metamorfosis postlarval	20
Formas jóvenes de hembras	21
Crecimiento de hembras	21
Etapas de madurez sexual	24
Estado adulto	24
Incidencia mensual de infestación	25
Composición mensual de la población parásita	27
Distribución de los parásitos sobre los hospederos	28
Preferencia hacia el sexo de los hospederos	29
Ubicación del parásito (Dextral o Sinestral)	31
Efectos de los parásitos sobre individuos y población	32
Adaptaciones a la vida parásita	32
Distribución geográfica de <i>Probopyrus</i> y nuevos registros en México.	33
Discusión	36
Fauna de acompañamiento de <i>M. tenellum</i>	36
Composición de tallas de <i>Macrobrachium tenellum</i> en la Laguna Coyuca	37
Composición por sexos.	38
Ciclo biológico del género <i>Probopyrus</i>	39

Comportamiento larvario en acuarios	42
Metamorfosis postlarval en hembras	43
Formas jóvenes de hembras	44
Crecimiento de hembras	45
Etapas de madurez sexual	45
Estado adulto	45
Incidencia mensual de infestación	46
Composición mensual de la población parásita	49
Distribución de los parásitos sobre los hospederos	50
Preferencia hacia el sexo y talla de los hospederos	52
Ubicación del parásito (Dextral o Sinestral)	53
Efectos de los parásitos sobre individuos y población	54
Adaptaciones a la vida parásita	57
Distribución geográfica del género <i>Probopyrus</i> y nuevos registros en México.	59
Potencialidad de los parásitos como factor epizootico	61
Medidas de prevención del parasitismo	62
Perspectivas del estudio	63
 Conclusiones	 64
 Literatura citada	 66
 Anexo I	
Taxonomía del parásito	79
 Anexo II	
Localidades de colecta de <i>Probopyrus</i> spp. en las Costas Americanas	81
 Anexo III.	
Índices de infestación de diferentes Bopiridos	85

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Probopyrus pacificensis</i> Román-Contreras, 1993	7
Figura 2.- Estaciones de colecta	9
Figura 3.- Ciclo de vida del género <i>Probopyrus</i>	19
Figura 4.- Progresión mensual de las tallas promedio de las hembras parásitas de <i>Probopyrus pacificensis</i> Román-Contreras, 1993.	21
Figura 5.- Relación entre las clases de edad de las hembras y los porcentajes mensuales.	22
Figura 6.- Intervalos mensuales de la longitud total de <i>Macrobrachium tenellum</i> parasitados.	29
Figura 7.- Distribución geográfica de <i>Probopyrus</i> spp. en el Continente Americano.	33
Figura 8.- Registros de <i>Probopyrus</i> spp. en la República mexicana.	34
Figura 9.- Límites de distribución geográfica de a), <i>Probopyrus bithynis</i> ; b), <i>P. floridensis</i> ; c), <i>P. pandalicola</i> y d), <i>P. palaemoneticola</i>	35

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características ambientales de la estación Mangle Seco	12
Tabla 2. Características ambientales de la estación Isla Montosa	13
Tabla 3. Colecta de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados con atarraya y red de cuchara	15
Tabla 4. Características de la población de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados en la Laguna Coyuca con red de cuchara, 1986-1987	15
Tabla 5. Características de la población de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados en la Laguna Coyuca con red de cuchara, 1986-1987	16
Tabla 6. características de la población de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados en la Laguna Coyuca con atarraya, 1986	16
Tabla 7. Características de la población de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados en la Laguna Coyuca con atarraya, 1986	17
Tabla 8. Composición sexual de la población de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados con red de cuchara en la Laguna Coyuca, 1986-87	18
Tabla 9. Composición sexual de la población de <i>Macrobrachium tenellum</i> capturados con atarraya en la Laguna Coyuca, 1986	18
Tabla 10. Distribución de la población parásita sobre los hospederos	25
Tabla 11. Porcentajes de distribución de la población parásita sobre los hospederos	25
Tabla 12. Incidencia mensual de infestación de <i>Probopyrus pacificensis</i> sobre <i>Macrobrachium tenellum</i>	26
Tabla 13. Relación de parasitismo entre el sexo de los hospederos	30
Tabla 14. Porcentajes de infestación por sexo de <i>Macrobrachium tenellum</i>	30
Tabla 15. Relación entre la ubicación izquierda o derecha del parásito sobre el hospedero	31

RESUMEN

Los objetivos del presente estudio son aportar información de la asociación *Macrobrachium tenellum-Probopyrus pacificensis* en poblaciones de la Laguna Coyuca, costa del Pacífico mexicano; conocer aspectos biológicos de la especie parásita; y analizar la estructura poblacional de ambos componentes en su ambiente natural y la distribución geográfica del parásito. La obtención de los organismos fue realizada entre abril de 1986 y marzo de 1987 mediante una red de cuchara de 50 cm de diámetro y luz de malla de 1.0 mm, auxiliándose con una atarraya camaronera de 3 m de diámetro de 1/2 pulgada entre nudos. Simultáneamente se registraron la temperatura y la salinidad con los métodos convencionales, se hicieron colectas de estadios larvales con redes de plancton de 150 y 250 micra y se realizaron observaciones del comportamiento del parásito en condiciones controladas. La Laguna Coyuca es un sistema oligohalino con salinidades menores a 2‰ y temperaturas superiores a 25 °C durante todo el año. Entre los invertebrados acompañantes de los langostinos en el sistema se registraron 15 especies de crustáceos, 10 géneros de insectos, y representantes vivos de cuatro familias de moluscos; y entre los vertebrados, 13 especies de peces, un quelonio y un mamífero acuático. De 13,757 ejemplares de *M. tenellum* 12,842 fueron recolectados mediante red de cuchara y el resto con atarraya camaronera. *Macrobrachium tenellum* fue la especie de crustáceo dominante en casi toda la laguna. Como valor promedio de la longitud total se registró 76.6 mm y se observó una clara dominancia de hembras (53.5 %) sobre los machos (17.90 %) é indeterminados (28.7%). El 17.0 % de la colecta anual estuvo parasitado por *P. pacificensis*, mientras que las colectas mensuales variaron desde 0.2 % para septiembre hasta 45.8 % en abril con predominio de jóvenes y preadultos. Las colectas de larvas en el plancton fueron escasas observándose sólo *cryptoniscus* recién implantadas durante los meses posteriores a las lluvias. La talla ovígera mínima del parásito fue de 2.8 mm y la máxima de 13.5 mm; se recolectó mayor cantidad de hembras solitarias que formando parejas en la población. *Probopyrus pacificensis* mostró preferencia por los hospederos hembras ubicándose indistintamente sobre el lado izquierdo ó derecho del cefalotorax presentando una proporción de 0.95:1.0 en la muestra considerada. La talla mínima de *M. tenellum* parasitados fue de 5 mm y la máxima de 73 mm de longitud total. En la población parásita se observaron siete cohortes anuales sugiriendo su reproducción continua. El parásito se distribuye sobre los hospederos de acuerdo a un modelo de agregación subdisperso. Los langostinos parasitados no alcanzaron la talla promedio de la población no infectada ni presentaron indicios de reproducción en condiciones naturales ni controladas produciendo un "efecto castrador" sobre los individuos. *Probopyrus pacificensis* se distribuye en el Pacífico Oriental desde el sur de Sinaloa, México, hasta El Salvador, Centroamérica, de acuerdo a material examinado en colecciones de museo y literatura publicada.

INTRODUCCIÓN

En la naturaleza se identifican numerosas relaciones simbióticas entre diversos grupos de organismos en grados muy variables, siendo éstas más abundantes de lo que comúnmente se cree; entre los invertebrados acuáticos tales asociaciones son frecuentes y conspicuas. Es común observar ejemplos de éstos desde los minúsculos microsporídeos y protozoarios (Overstreet, 1973) hasta hidroides y balánidos que utilizan a los crustáceos como sustrato, además de otros metazoarios con tallas y características muy diversas como nemátodos, tremátodos, céstodos, anfípodos, copépodos, saculínidos e isópodos de varios tipos, por citar solo algunos ejemplos, que forman asociaciones muy estrechas.

En el grupo de los isópodos se observan ejemplos de éstas y son notables por su interés biológico y económico los Epicarídeos, familia Bopyridae, cuyos miembros son ectoparásitos de diversas especies de crustáceos; la familia está conformada por diez subfamilias (Markham, 1986) de las que algunas se alojan tanto en el abdomen como en la cavidad branquial de sus hospederos. Del orden Isopoda la familia Bopyridae es la mejor representada y agrupa alrededor de 500 especies casi todas parásitas de crustáceos decápodos (Markham, 1979). La subdivisión de la familia se basa no solamente en la morfología de la hembra sino también en la selección de los hospederos definitivos que incluye a ostrácodos, misidáceos, eufasiáceos, cirrípedos y decápodos (Markham, 1979; Dale y Anderson, 1982).

Los parásitos eucarióticos juegan un papel muy importante en la historia natural de muchos, si no es que de todos los animales. La relación entre las poblaciones de tales parásitos y sus hospederos pueden ser registrados como una manifestación específica de la interacción general depredador-presa. Esta teoría ha recibido mucha atención desde el trabajo de Lotka y Volterra en los años veinte y todos los textos de ecología contemporánea dan amplia cobertura a esta materia. Sin embargo, los estudios de la relación depredador-presa de interés parasitológico son relativamente escasos conociéndose muy poco sobre los efectos que los parásitos pueden causar en la dinámica poblacional de sus hospederos (Anderson y May, 1978).

El parasitismo se ha definido como una asociación ecológica entre especies en la cual una de ellas (el parásito) vive o dentro del cuerpo de la otra -el hospedero- (Anderson y May, 1978). El parásito, por lo tanto, debe no solamente estar en continua asociación íntima con un individuo de diferente especie sino ser metabólicamente dependiente de él en algún grado. Los ectoparásitos son organismos semi-independientes que viven sobre la superficie de sus hospederos y poseen la habilidad de vivir libres de ellos por cortos períodos, o de moverse de un hospedero a otro; éstos obtienen su oxígeno del exterior del hospedero y en mayor o menor grado, están sujetos a la misma influencia física ambiental que sus asociados no parásitos (Simpson y Beck, 1965; Nelson *et al.*, 1975).

Los parásitos pueden pasar la mayor parte de su ciclo de vida en asociación con una o más especies hospederas, o alternando durante períodos cortos con un modo de vida libre la mayor parte de su desarrollo. Durante la fase parásita el organismo depende del hospedero para la síntesis de sus

nutrientes esenciales para su metabolismo; la relación usualmente se registra como obligada para el parásito y no deseada para el hospedero. Para definir a una especie animal como parásita, entonces, se requiere que sean satisfechas tres condiciones principales: la utilización del hospedero como habita; dependencia nutricional; y que cause algún tipo de daño al hospedero (Anderson y May, 1978).

Entre las especies que cubren esta condición los bopíridos representan un grupo importante y están notablemente ausentes en los peneidos del Golfo de México y las costas del Atlántico, mientras que en esta región son comunes en otros "camarones" (Overstreet, 1973) del grupo de los palemónidos.

ANTECEDENTES GENERALES

Los boptridos encontrados por Leidy en 1879 sobre *Palaemonetes vulgaris* fueron llamados originalmente *Bopyrus pandalicola*, pero el género *Bopyrus* se distribuye solamente en aguas europeas (Bourdon, 1968) siendo hasta 1888 que se propuso el género *Probopyrus* y fue este género el que se observó en aguas de Nueva Jersey, costa Este de los Estados Unidos de Norteamérica, constituyendo el primer registro del parásito en el continente americano.

El conocimiento de los boptridos hasta principios del siglo XX fue recopilado por Richardson (1905) en su obra "Monograph on the Isopods of North America", en la que mencionó a *P. pandalicola*, *P. floridensis*, *P. bithynis*, *P. latreuticola* y *P. alpheii* (las dos últimas no corresponden actualmente a este género: Markham, 1985) descritas hasta entonces.

De 1905 a la actualidad numerosas especies de *Probopyrus* han sido descritas pero algunas de ellas no son sino morfotipos de una misma especie en diversos estados de desarrollo, de acuerdo con la revisión de Markham (1985) y estudios del autor realizados en el Museo Nacional de Historia Natural (Institución Smithsonian) de los Estados Unidos de Norteamérica en 1988 y 1992.

Por tal motivo se reconocen como especies válidas a *P. pandalicola*, *P. floridensis*, *P. palaemoneticola* y *P. bithynis* del Atlántico occidental; y a *Probopyrus panamensis* del Canal de Panamá. Con base en observaciones y estudios de campo y especímenes-tipo depositados en museos y otras colecciones, el número de especies puede aumentar en los próximos años particularmente con material procedente del Pacífico oriental, de donde existen pocos estudios del grupo; así como de Sudamérica, en donde ha habido confusión para el reconocimiento de las especies.

Entre las referencias publicadas en el presente siglo para Sudamérica se encuentran los trabajos de Cordero (1937), Carvalho (1942), Lemos de Castro y Brasil-Lima (1974), Szidat (1977), Schuldt y Rodríguez-Capítulo (1987), Schuldt y Damborenea (1988, 1989), Schuldt *et al.* (1988), Schuldt (1990), Odinetz-Collart (1990), Verdi y Schuldt (1988) y Verdi (1991) para diversas especies de *Probopyrus*.

Para Centroamérica los trabajos se refieren a recolectas del parásito sobre *Macrobrachium acanthurus* en el Río Escondido, Nicaragua (Richardson, 1905); *M. tenellum* en el Río Zunzal, El Salvador (Holthuis, 1954); *Macrobrachium* sp. (probablemente *M. digueti*) en Chiriquí, Panamá (Markham, 1974b, 1985); y sobre *Palaemonetes hiltonii* en la vertiente occidental de Costa Rica (Jiménez y Vargas, 1990).

En Norteamérica, además de los registros de la presencia de *P. pandalicola* en diversas localidades, principalmente en la costa Este y Sureste de los Estados Unidos, investigadores como Truesdale y Mermilliod (1977), Walker (1977), Beck (1979, 1980a), Anderson y Dale (1981; 1989) y Dale y Anderson (1982), han realizado estudios experimentales para conocer aspectos particulares del parásito; mientras que Schultz (1969) sintetizó información de los boptridos en su obra "How to

know the Marine Isopod Crustaceans", siendo de esta región del continente americano de donde mayor información se tiene.

La presencia del parásito en aguas mexicanas ha sido registrada en la literatura por Pearse desde 1911 y 1936 en las costas de Veracruz y Yucatán, respectivamente; por Rioja (1948) en el Río Papaloapan; por Chace Jr. (1972) en la costa de Quintana Roo; por Román (1976, 1979, 1983 y 1991); Guzmán y Román (1983) y Guzmán (1987), en las costas guerrerenses; por García (1983) en el litoral de Sinaloa; por Campos y Campos (1989) en el Golfo de California Norte y por Markham (1985) en la Laguna de Términos. No obstante, los registros se consideran incompletos para México dada la extensión del litoral mexicano y los cuerpos estuarinos existentes.

Por otra parte, algunos aspectos poblacionales de *Probopyrus* spp. y su relación con *Palaemonetes argentinus* fueron tratados por Szidat (1977), Schuldt y Damborenea (1987, 1988, 1989), y Schuldt *et al.* (1988) en Argentina; y por Beck (1979, 1980b) en Norteamérica para *P. pandalicola*.

Para los langostinos del género *Macrobrachium*, Truesdale y Memilliod (1977) realizaron observaciones sobre *M. ohione* en el sur de los Estados Unidos de Norteamérica, mientras que en Sudamérica Odinetz-Collart (1990) publicó durante el desarrollo del presente trabajo, estudios sobre *M. amazonicum* y su relación con *P. bithynis*.

En México las primeras observaciones de la relación hospedero-parásito entre *M. tenellum* y su parásito *P. pacificensis* fueron realizados por Guzmán y Román (1983) en las costas de Guerrero, siendo el antecedente inmediato del presente trabajo.

Al estudiar las características morfológicas de los organismos colectados durante el presente estudio se observaron notables diferencias con respecto a las especies mencionadas, por lo que se llegó a la conclusión de que se trata de una especie nueva (Román-Contreras, 1993), aunque los trabajos de este autor (1976, 1979 y 1991) sobre hospedero y parásito, así como el de Guzmán y Román publicado en 1983, hicieron referencia a la especie objeto de este estudio; la posición taxonómica y características diagnósticas de la familia Bopyridae y del género *Probopyrus* se presentan en el anexo I de este estudio.

El género *Probopyrus* puede dividirse en dos grupos principales, por un lado se encuentran aquellas especies que alcanzan tallas pequeñas y que parasitan a algunas especies de *Palaemonetes* y *Palaemon*; y por otra, las especies de talla mayor cuyos hospederos definitivos alcanzan longitudes mayores como las del género *Macrobrachium*.

Entre las primeras especies del parásito es justo citar a *Probopyrus pandalicola*, *P. floridensis* y *P. palaemoneticola* distribuidas todas ellas en la costa Este de los Estados Unidos de Norteamérica y Golfo de México; entre las de mayor talla se encuentran *P. panamensis*, *P. bithynis* y *P. pacificensis*, pasando por especies de talla media como *P. bithynis*. De las características específicas de cada una de ellas, *P. pacificensis* se diferencia no solamente por su tamaño ubicándose en el segundo grupo, sino por el hospedero al que parasita y algunas estructuras morfológicas que las separa de las otras especies descritas.

Entre las especies de mayor tamaño la hembra de *P. pacificensis* presenta mayor similitud con *P. panamensis* que con otras especies tanto en la talla máxima de la hembra que es de 13.5 y 12 mm, respectivamente (Nierstrasz y Brender á Brandis, 1929; Román-Contreras, 1993), como por las características morfológicas.

Otros aspectos son aquellos relacionados con el hospedero definitivo al que las especies de *Probopyrus* presentan cierta especificidad si bien en términos no tan estrictos (algunas pueden parasitar a mas de una especie de hospedero), como en el caso del hospedero intermediario en el que solamente parasitan a *Acartia tonsa*.

OBJETIVOS GENERALES

Este trabajo pretende conocer aspectos biológicos y ecológicos tanto del hospedero como de la especie parásita y el papel que juega la población de *Probopyrus pacificensis* sobre su hospedero *Macrobrachium tenellum* en la Laguna Coyuca, estado de Guerrero.

OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Contribuir al conocimiento biológico y ecológico de *M. tenellum* como hospedero y de *P. pacificensis* en su papel de parásito;
- b) Analizar la relación hospedero-parásito y sus implicaciones biológicas;
- c) Describir el comportamiento poblacional del parásito sobre la población hospedera; y
- d) Aportar información sobre la distribución del género *Probopyrus* en México y en el Continente Americano.



FIGURA 1. *Probopyrus pacificensis* Román-Contreras, 1993.
(A, hembra; B, macho. Ambos en vista dorsal).

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna Coyuca se ubica al Noroeste del puerto de Acapulco entre los 16° 54' a 16° 58' de latitud Norte y 99° 58' a 100° 08' de longitud Oeste; tiene forma semiovalada y orientación paralela a la costa con un largo canal en su porción Oeste (Stuardo y Martínez, 1975) que mide aproximadamente 5 kms. de longitud (Contreras, 1985), y la comunica con el mar y la Laguna Mitla situada al Occidente (Ramírez, 1952). Está separada del mar por una barrera de arena de aproximadamente 500 m de ancha y alrededor de 10.94 km de longitud y 4.38 km en su parte mas ancha (Guzmán *et al.*, 1986).

En su porción oriental alcanza 18 m de profundidad y es mas somera en su porción occidental (Ramírez, 1952), generalmente con promedios entre 6.03 (Guzmán *et al.*, 1986) y 2.5 metros (Stuardo y Martínez, 1975). En el canal la profundidad alcanza entre 5 y 7 metros frente a la desembocadura del Río Coyuca y varía de acuerdo a la época del año y el estado hidrológico de la laguna.

La laguna Coyuca tiene dos islas como rasgos topográficos importantes: la Isla Montosa y la Isla Pelona o de Pájaros, con longitudes de 800 y 200 metros, respectivamente (Ramírez, 1952). Al vaso lagunar drena el Río Coyuca en la porción occidental que aporta volúmenes importantes de agua dulce durante todo el año; y el Río Conchero en la parte oriental, cuyo aporte principal se limita a la época de lluvias; algunos arroyos de menor importancia descargan sus aguas temporales a la misma.

La laguna Coyuca se abre al mar frente a la desembocadura del río del mismo nombre durante dos períodos al año en forma natural o inducida; generalmente este fenómeno tiene lugar entre agosto-septiembre ó durante noviembre-diciembre, cuando el vaso de la laguna alcanza niveles elevados; el período de apertura está sujeto a la intensidad de la temporada de lluvias en la región. Este cambio es debido a dos causas principales cuando se abre en forma natural: una es el aporte constante de agua procedente de la Sierra Madre del Sur y que se concentra en el río y la otra es debido a un frente de alta energía provocado por las olas.

Durante la apertura de la barra se establece un intercambio o mezcla de masas de agua que dan lugar a un ambiente estuarino en la desembocadura del río, esto propicia la entrada de fases larvales de peces e invertebrados como crustáceos, algunos de los cuales son de importancia económica.

En la ribera continental del vaso y en algunas zonas del canal persisten franjas de manglar con anchuras muy variables; las especies identificadas fueron *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y con menor frecuencia el mangle de botón (*Conocarpus erecta*). Otros tipos de vegetación son los carricillos (Gramíneas), tules (Thyphaceae) y palmas cocoteras (*Cocos nucifera*). A lo largo de la barra existen plantaciones de coco, pastizales bajos y vegetación característica de selva baja subcaducifolia que también se identifica en algunas porciones de la orilla del canal y de las islas. Sólo se observó vegetación sumergida en el Río Coyuca y en su desembocadura, correspondiendo a *Potamogeton crispus* y *Najas guadalupensis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

ACTIVIDADES DE CAMPO

Entre abril de 1986 y marzo de 1987 se realizaron colectas mensuales en la laguna Coyuca alrededor de la Isla Montosa y en la estación Mangle Seco ubicada en la boca del canal (Fig. 2), con la finalidad de obtener muestras de langostinos parasitados y sanos. La colecta se realizó con una red de cuchara de mango de 90 cm de largo, 50 cm de diámetro en la boca, luz de malla de 1 mm y 120 cm de longitud, en las orillas de la laguna. Entre abril y noviembre del mismo año se obtuvieron muestras adicionales con una ataraya camarонера de 3 m de diámetro y luz de malla de media pulgada entre nudos en áreas cercanas a las zonas de colecta.

Se hicieron observaciones del ambiente como tipo de fondo, profundidad de la columna de agua y de la vegetación sumergida y circundante cuando la hubo; así como de los crustáceos decápodos e isópodos de vida libre, insectos, moluscos y peces acompañantes de los langostinos. Se registraron la temperatura y la salinidad con un termómetro de cubeta convencional y un refractómetro portátil de lectura directa, respectivamente.

Entre los meses de febrero de 1988 y febrero de 1989 se realizaron arrastres de superficie y fondo durante cinco minutos con redes de plancton de 100 y 250 micra de abertura de malla para la colecta de fases larvales de parásitos y hospederos.

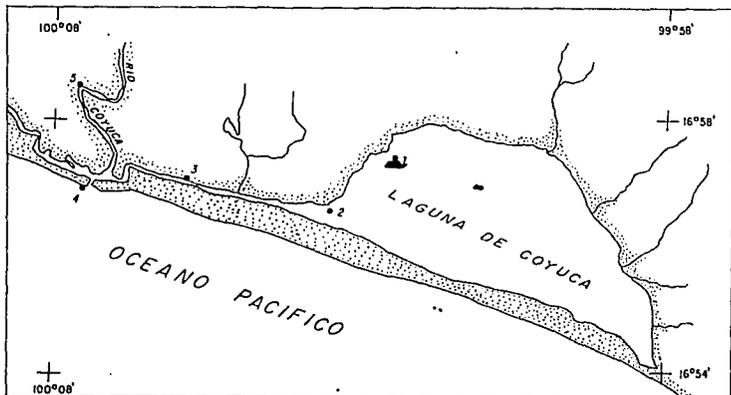


FIGURA 2.- Estaciones de colecta. 1) Isla Montosa, 2) Estación Mangle Seco.

Eventualmente fueron transportados al laboratorio organismos vivos tanto juveniles como adultos parasitados que fueron colocados en acuarios de agua dulce acondicionados y estabilizados previamente durante dos meses por lo menos.

ACTIVIDADES DE LABORATORIO Y GABINETE

En el laboratorio los langostinos fijados en el campo fueron lavados y separados por sexo, se midió la longitud total y del cefalotórax y se cuantificaron todos los individuos afectados por el parásito presentes en las muestras en cualquier fase de desarrollo.

De los individuos infectados se extrajeron tanto los parásitos hembras como sus estados larvales midiéndose a las primeras el ancho y el largo del cuerpo; éstas se agruparon en clases de un milímetro para la conformación de los polígonos de frecuencia correspondientes, para esta parte sólo se consideraron las colectas realizadas con red de cuchara utilizando las de atarraya unicamente con fines comparativos. Los intervalos de clase por talla fueron definidos como clase I aquella en que la larva medía entre 0.5 y 1.0 mm de longitud; clase II, entre 1.1 y 2.0 mm y así sucesivamente hasta la clase XIII con organismos que midieron entre 13.1 y 13.5 mm de longitud. En las hembras se registró la presencia o ausencia del macho acompañante para cuantificar las parejas correspondientes; a una muestra de 36 hembras adultas se midió el ángulo de distorsión registrando éste desde la parte media del pleón en coincidencia con la muesca del pleotelson y medialmente hacia la parte anterior del organismo, (que no necesariamente coincide con la parte central de la cabeza de las hembras tratadas, debido al ángulo de distorsión que presentan); y se cuantificó la masa ovígera de hembras maduras para conocer los índices de fecundidad de la especie.

Mediante el método de Bhattacharya (1967) se definieron los cohortes de las diversas muestras de la colecta anual para determinar el crecimiento de las hembras de la población durante el período de muestreos.

Organismos vivos fueron mantenidos y observados en el laboratorio por períodos cortos durante mas de tres años haciéndose observaciones sobre el comportamiento, frecuencia de reproducción, crecimiento y tolerancia a los cambios de temperatura y salinidad de las formas juveniles y adultas de los parásitos. Igualmente se hicieron observaciones de la conducta y viabilidad de las larvas *epicarideum* nacidas en los acuarios del laboratorio. Los parámetros estadísticos y observaciones generales fueron organizados en tablas (1 a 15) para su presentación. Estos parámetros fueron calculados mediante el paquete estadístico SPSS con la computadora Burroughs 9700 de la Dirección General de Servicios de Cómputo Académico de la UNAM.

La fauna acompañante de los langostinos fue separada por grupos e identificada con ayuda de literatura especializada para cada grupo. Excepto para el caso de los insectos donde algunos ejemplares fueron identificados solo a nivel de familia, los demás grupos se identificaron a nivel específico.

De la literatura especializada y observaciones en el Museo Nacional de Historia Natural de los Estados Unidos de Norteamérica (Institución Smithsonian), colecciones del Instituto de Biología, de

la Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala de la UNAM y observaciones y colectas del autor, se conformaron las figuras 7, 8 y 9, y anexo II, correspondientes a la distribución del género *Probopyrus* en el Continente americano, registrándose 21 nuevas localidades de colecta tanto en el país como en el extranjero.

RESULTADOS

FACTORES AMBIENTALES

Los valores de la temperatura superficial del agua en las estaciones de colecta oscilaron entre 28.5 y 38.0 °C como la mas baja y la mas alta para los meses de febrero y noviembre, respectivamente. El comportamiento de este parámetro está íntimamente relacionado con el cambio estacional que sin ser muy marcado en el área se presenta un incremento gradual de la época invernal a la primavera y subsecuentes (Tablas 1 y 2).

TABLA 1
CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LA ESTACIÓN MANGLE SECO

FECHAS DE COLECTA	TEMP. * AGUA (°C)	SALINIDAD* ‰	ÁREA MUESTREADA (m ²)	PROFUNDIDAD (cm)	TIPO DE FONDO
17-ABR-86	30.5	0.3	50	20	AC
31-MAY-86	31.0	0.2	-	-	AC
12-JUN-86	30.5	0.2	100	20-70	AC
21-AGO-86	-	0.2	-	-	-
26-SEP-86	34.0	0.2	100	10-40	L
30-OCT-86	35.5	0.4	30	20-30	LP
29-NOV-86	38.0	0.2	-	40	AL
05-DIC-86	30.0	0.2	60	80-90	AL
09-ENE-87	30.0	0.1	25	20-30	AL
06-FEB-87	29.0	0.3	6	10-20	AC
27-MAR-87	-	0.3	-	-	-
INTERVALOS	29-38	0.1-0.4	6-100	10-90	

* Superficial.

AC = Arena y conchas de gasterópodos L = Lodo LP = Lodo pútrido AL = Arena-Lodo

Los valores de salinidad, en cambio, oscilaron en un intervalo entre 0.1 registrada en enero cuando no existe ninguna influencia del agua marina en la laguna y continúa un fuerte flujo de agua que procede de la serranía, hasta 2.0 en septiembre y octubre, cuando el agua lagunar ha sido vaciada a través de la apertura de la boca y hay una moderada penetración de aguas marinas a través del canal lagunar.

De acuerdo a las salinidades registradas, la laguna es un cuerpo de aguas oligohalinas durante todo el año, a lo que contribuyen los escurrimientos de los ríos Coyuca y parcialmente el Conchero, así como la escasa entrada de aguas oceánicas durante la apertura de la barra, pero el volumen de ésta no influye de manera importante en el incremento de la salinidad lagunar.

TABLA 2
CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LA ESTACIÓN ISLA MONTOSA

FECHAS DE COLECTA	TEMP.* AGUA (°C)	SALINIDAD* ‰	ÁREA MUESTREADA (m ²)	PROFUNDIDAD (cm)	TIPO DE FONDO
17-ABR-86	31.0	0.2	100	30-70	AD
22-MAY-86	32.0	0.2	200	50-60	AD
12-JUN-86	31.5	0.2	100	30-70	AD
21-AGO-86	31.2	1.0	100	160-200	AD
26-SEP-86	32.0	2.0	100	-	A
30-OCT-86	34.0	2.0	100	20-30	A
29-NOV-86	30.0	0.2	100	30-70	AR
05-DIC-86	30.0	0.2	100	70-80	A
09-ENE-87	29.0	0.1	100	20-90	AF
06-FEB-87	28.5	0.3	100	10-80	AD
27-MAR-87	29.0	0.2	100	40-50	AD
INTERVALOS:	28.5-34.0	0.1-2.0	100-200	10-200	

* Superficial

AD = Arena-Detritus

AR = Arena-Rocas

AF = Arena-Fango

A = Arena

En la laguna se presenta una amplia variedad de fondos que pueden ser utilizados por las poblaciones de *M. tenellum* y otras especies bentónicas para su desarrollo; entre los diversos tipos se encuentran sustratos arenosos con escasa o nula mezcla de otros materiales localizándose este tipo de fondos principalmente asociados a playas arenosas de pequeña extensión en el margen interno de la barra y en el borde continental de la laguna; mientras que en las desembocaduras de los ríos Coyuca y Conchero se encuentran sustratos limo arcillosos mezclados con materia orgánica en diversos grados de descomposición que proviene tanto de los ríos como de las asociaciones circundantes como carrizales, tulares, lirios acuáticos y otras especies vegetales.

FAUNA DE ACOMPAÑAMIENTO

La fauna que comparte el habitat con *M. tenellum* está compuesta principalmente por peces, quelonios y mamíferos entre los vertebrados; y por moluscos, insectos acuáticos, crustáceos decápodos, isópodos y anfípodos entre los invertebrados.

Los quelonios no fueron identificados sino sólo se mencionan como tortugas de agua dulce; de los mamíferos se observó la presencia de un "perro de agua" probablemente del género *Nutria*, que fue colectado por los pescadores en la laguna.

Entre los peces se identificó a *Achirus mazatlanus*, *Astyanax fasciatus*, *Centropomus robalito*, *Cichlasoma trimaculatum*, *Eucinostomus currani*, *Mugil curema*, *Poeciliopsis porosus*, *Thyrinops*

crystallina, *Bathygobius soporator*, *Dormitator latifrons*, *Eleotris pictus*, *Gobionellus microdon* y *Gobiomorus maculatus*, como especies acompañantes de *M. tenellum*.

Entre la vegetación sumergida y flotante uno de los grupos animales más conspicuos y diversos que se colectó además de langostinos juveniles, fue el de los insectos. De éstos se colectaron ejemplares adultos de *Tropisternus mexicanus*, larvas y adultos de *Berosus* sp., larvas de *Megadites* sp., adultos de *Aphylla* sp., *Coryphaeschna* sp., *Telebasis* sp., *Belostoma aztecus* y *Belostoma* sp., y *Abedus* sp.; así como *Ranatra* sp., *Reumatobates* sp. y dípteros acuáticos no identificados en este trabajo.

Entre los moluscos dulceacuícolas se colectaron ejemplares vivos de las familias Hydrobiidae, Physidae (*Physella*?), Planorbidae (*Biomphalaria* sp.) y Neritidae (*Neritina latissima*) en cantidades menores, con excepción de la última especie que fue abundante entre los tallos de tules y carrizos de las orillas. Además de *Macrobrachium tenellum* entre los crustáceos decápodos se obtuvieron en la laguna jóvenes de *M. americanum*, *Penaeus* (L.) *vannamei*, *P.* (F.) *brevirostris*, *P.* (F.) *californiensis*, *Callinectes arcuatus*; y adultos de *Sesarma* (S.) *sulcatum*, *Glyptograpsus impressus* y *Potimirim glabra*. En el Río Coyuca, se colectaron adultos de *Macrobrachium tenellum*, *M. acanthochirus*, *M. occidentale*, *M. digueti*, *M. americanum*, *Atya margaritacea* y *Potimirim glabra*. Las colectas de portúridos y peneidos fueron escasas y sus larvas provienen de las aguas neríticas adyacentes a la boca de la laguna; estos grupos ingresan en forma de larva cuando la boca de la barra se encuentra abierta y se adaptan a las condiciones lagunares para, al cabo de seis a ocho meses, alcanzar tallas que son capturadas por los pescadores del área durante una breve temporada en una pesquería muy incipiente. La presencia de estas especies estará asegurada en la laguna mientras continúe la apertura anual de la barra.

Los isópodos estuvieron representados por las familias Cirolanidae, Bopyridae y una forma aún no identificada ubicada en la cavidad branquial de un "langostino". De la primera familia se identificó el género *Cirolana* y de la segunda a *Probopyrus pacificensis*, objeto del presente estudio.

Macrobrachium tenellum EN LA LAGUNA COYUCA: COMPOSICIÓN POR TALLAS

Durante el período de colectas del estudio se obtuvieron un total de 13,757 individuos de *M. tenellum*, 12,842 de éstos con red de cuchara y 915 con atarraya camaronera en cantidades mensuales variables (Tabla 3); de los primeros el 17.00 % estuvo parasitado por *P. pacificensis* y sólo el 5.57 % colectados mediante el método por atarraya estuvieron infectados. La colecta anual fue como sigue:

Abril.- La población de *M. tenellum* se distribuyó en un intervalo entre 7 y 49 mm de longitud del cefalotorax en individuos colectados con red de cuchara. Esta amplia variación estuvo compuesta por organismos menores a 20 mm de longitud total que se consideraron sexualmente indeterminados, hasta individuos de tallas comerciales cuyos máximos valores alcanzaron 109 mm de longitud total en los machos (Tablas 4 y 5).

TABLA 3
COLECTA DE *Macrobrachium tenellum* CAPTURADOS CON ATARRAYA Y RED DE CUCHARA

MESES	TOTAL/MES	RED DE CUCHARA	ATARRAYA	RED DE CUCHARA*	ATARRAYA*
ABR	3,815	3,569	246	1,070	2
MAY	1,243	1,043	200	320	4
JUN	1,171	1,075	96	244	0
JUL	.	-	-	-	-
AGO	129	111	18	10	0
SEP	592	461	131	4	1
OCT	965	965	-	106	0
NOV	1,488	1,264	224	22	44
DIC	571	571	-	57	-
ENE	1,013	1,013	-	119	-
FEB	1,497	1,497	-	190	-
MAR	1,273	1,273	-	147	-
TOTALES	13,757	12,842	915	2,289	51

* Parasitados

TABLA 4
CARACTERÍSTICAS DE LA POBLACIÓN DE *Macrobrachium tenellum*
CAPTURADOS EN LA LAGUNA COYUCA CON RED DE CUCHARA, 1986-1987

LONGITUD DEL CEFALOTORAX (mm)

FECHA DE COLECTA	ORGS. ANALIZADOS	TALLAS			ERROR EST.	DESV. EST.	VAR.	FREC. REL. PARAS.	
		MÍNIMA	MÁXIMA	MODAL					
17-ABR-86	1,155	7	49	13.5	10.0	0.16	5.7	33.0	34.6
31-MAY-86	836	7	47	15.0	10.0	0.20	5.9	34.9	36.5
12-JUN-86	531	7	57	17.4	13.0	0.32	7.5	55.4	23.9
21-AGO-86	91	10	51	25.3	29.0	0.91	8.7	75.5	11.0
26-SEP-86	330	3	55	9.6	3.0	0.58	10.6	112.5	0.9
30-OCT-86	952	2	55	9.0	6.0	0.15	4.7	22.2	9.1
29-NOV-86	705	3	29	8.6	4.0	0.17	4.6	21.3	6.1
05-DIC-86	556	4	23	9.5	6.0	0.16	3.0	15.2	8.1
09-ENE-87	1,001	5	28	9.2	8.0	0.08	2.7	7.6	10.7
06-FEB-87	736	5	33	10.3	9.0	0.11	3.0	9.1	14.9
27-MAR-87	639	6	32	11.5	9.0	0.16	4.0	16.5	10.8

El intervalo de tallas para la colecta con atarraya estuvo comprendida entre 17 y 54 mm para la longitud del cefalotorax, con valor medio de la longitud total en la muestra de 76.6 mm como el valor mas alto registrado para el estudio (Tablas 6 y 7).

Mayo.- El intervalo de tallas en esta colecta fue muy similar al anterior estando comprendida entre 7 y 47 mm de longitud de cefalotorax en una muestra de 836 individuos colectados con red de cuchara. La colecta con atarraya estuvo conformada por organismos con tallas cuyo intervalo comprendió entre 16 y 58 mm de longitud cefalotorácica y entre 36 y 106 mm de longitud total.

Junio.- El intervalo de la longitud cefalotorácica comprendió entre 7 y 57 mm y al igual que en

TABLA 5
 CARACTERÍSTICAS DE LA POBLACIÓN DE *Macrobrachium tenellum*
 CAPTURADOS EN LA LAGUNA COYUCA, CON RED DE CUCHARA (1986-1987)

FECHAS DE COLECTA	ORGS. ANALI- ZADOS	LONGITUD TOTAL (mm)				ERROR EST.	DESV. EST.	VAR.	FREC. REL. PARÁS.
		TALLAS							
		MÍNIMA	MÁXIMA	MEDIA	MODAL				
17-ABR-86	1,155	15	109	30.3	23.0	0.34	11.6	136.2	34.6
31-MAY-86	836	18	94	32.5	24.0	0.39	11.2	127.1	38.5
12-JUN-86	531	18	117	38.2	27.0	0.65	15.1	228.2	23.9
21-AGO-86	91	24	103	55.5	62.0	1.86	17.7	315.8	11.0
26-SEP-86	330	7	105	21.6	9.0	1.1	21.3	455.6	0.9
30-OCT-86	952	8	109	20.6	15.0	0.3	9.6	92.7	9.1
29-NOV-86	705	8	62	20.0	10.0	0.3	9.7	94.2	6.1
05-DIC-86	556	12	49	22.0	15.0	0.3	7.9	63.2	8.1
09-ENE-87	1,001	10	60	21.7	18.0	0.2	5.8	33.8	10.7
06-FEB-87	736	15	71	23.8	20.0	0.2	6.4	41.3	14.9
27-MAR-87	639	16	67	27.0	23.0	0.3	8.2	68.3	10.8

abril, correspondió a una amplia variación de la longitud total comprendiendo desde organismos jóvenes hasta tallas comerciales. La mayor longitud fue de 117 mm en las colectas con red de cuchara. Por el método con atarraya la colecta estuvo compuesta por individuos entre 15 y 50 mm de longitud de cefalotórax.

Agosto.- La colecta con red de cuchara estuvo conformada por organismos de tallas muy variadas comprendidas entre 10 y 51 mm de longitud de cefalotórax; el valor medio de la longitud total fue de 55.5 mm siendo el valor mas alto registrado por este método. La colecta mediante atarraya cayó en un intervalo entre 9 y 57 mm, siendo muy similar al obtenido con la red de cuchara.

Septiembre y octubre.- Durante este período persistieron en la población individuos adultos que sobrepasaron la talla media de la especie. Fue evidente un reclutamiento marcado dado por

TABLA 6
 CARACTERÍSTICAS DE LA POBLACIÓN DE *Macrobrachium tenellum*
 CAPTURADOS EN LA LAGUNA COYUCA CON ATARRAYA, 1986

FECHA COLECTA	ORGS. ANALIZADOS	LONGITUD DEL CEFALOTORAX (mm)				ERROR EST.	DESV. EST.	VAR.	FREC. REL. PARÁS.
		TALLAS							
		MÍNIMA	MÁXIMA	MEDIA	MODAL				
17-ABR-86	246	17	54	35.0	35.0	0.42	6.6	43.8	0.8
31-MAY-86	200	16	58	32.8	32.0	0.53	7.6	57.8	2.0
12-JUN-86	96	15	50	33.6	30.0	0.64	6.2	39.4	0.0
21-AGO-86	18	9	57	32.0	11.0	3.35	14.2	202.9	0.0
26-SEP-86	131	14	56	33.2	35.0	0.80	9.1	83.3	0.8
29-NOV-86	224	15	51	27.5	27.0	0.31	4.7	22.5	19.6

TABLA 7
 CARACTERISTICAS DE LA POBLACION DE *Macrobrachium tenellum*
 CAPTURADOS EN LA LAGUNA COYUCA CON ATARRAYA, 1986

FECHA COLECTA	ORGS. ANALIZADOS	LONGITUD TOTAL (mm)				ERROR EST.	DESV. EST.	VAR.	FREC. REL. PÁRAS.
		TALLAS							
		MINIMA	MÁXIMA	MEDIA	MODAL				
17-ABR-86	246	37	129	76.6	71.0	0.9	14.6	214.2	0.8
31-MAY-86	200	36	106	71.4	68.0	1.0	14.6	214.5	2.0
12-JUN-86	96	32	111	71.7	65.0	1.2	12.6	158.9	0.0
21-AGO-86	18	22	110	66.3	95.0	6.2	26.5	704.1	0.0
26-SEP-86	131	32	117	70.6	74.0	1.5	17.3	299.1	0.8
29-NOV-86	224	35	105	60.5	62.0	0.6	9.8	97.5	19.6

individuos menores a 20 mm capturados mediante la red de cuchara, registrándose valores mínimos hasta de 2 mm de longitud de cefalotórax (Tabla 4). La colecta con atarraya para septiembre estuvo conformada por tallas entre 14 y 56 mm de longitud de cefalotórax (Tabla 6).

Noviembre.- Con la red de cuchara se colectaron 705 individuos de *M. tenellum* cuyas longitudes del cefalotórax quedaron comprendidas entre 3 y 29 mm y correspondieron a un intervalo entre 8 y 62 mm de longitud total.

Por el método de atarraya el intervalo de la muestra para la longitud del cefalotórax fue de entre 15 y 51 mm y para la longitud total, entre 35 y 105 mm.

Diciembre, enero y febrero.- Durante este largo período las tallas registradas estuvieron comprendidas entre 4-5 y 23-33 mm de longitud del cefalotórax, y entre 10 y 71 mm de longitud total. Se observaron tallas similares a las de los meses anteriores pero fue muy evidente un reclutamiento masivo de individuos jóvenes a la población (Tablas 4 y 5), siendo éste incluso mas marcado que en períodos anteriores.

COMPOSICIÓN POR SEXOS

La composición sexual de los organismos colectados con la red de cuchara indica que las hembras ocuparon el 51.7 % de la colecta anual con valores mensuales que oscilaron entre 7.9 % para septiembre y 76.5 % para marzo, como los valores mas bajo y mas alto, respectivamente (Tabla 8).

Los valores porcentuales para los machos fueron intermedios o bajos variando entre 7.2 para noviembre y 47.1 % para junio.

En la categoría de sexualmente indeterminados los porcentajes variaron desde cero hasta 73.3 para los meses de agosto y septiembre en muestras de 91 y 330 individuos, respectivamente.

TABLE 8
COMPOSICION SEXUAL DE LA POBLACION DE *Macrobrachium tenellum*
CAPTURADOS CON RED DE CUCHARA EN LA LAGUNA COYUCA, 1986-87

FECHA DE COLECTA	MUESTRA ANALIZADA	SEXO				INDET.	
		HEMBRA		MACHO			
		N	%	N	%	N	%
17-ABR-86	1,155	839	72.6	237	20.6	79	6.8
31-MAY-86	836	548	65.6	274	32.8	14	1.7
12-JUN-86	531	276	52.0	250	47.1	5	0.9
21-AGO-86	91	64	70.3	27	29.7	0	0.0
26-SEP-86	330	26	7.9	62	18.8	242	73.3
30-OCT-86	952	386	40.5	92	9.7	474	49.8
29-NOV-86	705	294	41.7	51	7.2	360	51.1
05-DIC-86	556	189	34.0	100	18.0	267	48.0
09-ENE-87	1,001	457	45.7	87	8.7	457	45.7
06-FEB-87	736	459	62.4	88	12.0	189	25.7
27-MAR-87	639	489	76.5	78	12.2	72	11.3
TOTALES	7,532	4,027	51.7	1,346	19.7	2,159	28.5

Entre febrero y agosto los valores porcentuales fueron menores de 40 en los organismos indeterminados, mientras que entre 45.7 y 73.3 % estuvieron presentes en los otros meses.

En este período la composición sexual de las colectas mediante atarraya fue distinta de las anteriores, ya que mientras para las hembras los valores oscilaron entre 20.7 y 83.5 %, para los machos el intervalo estuvo entre 16.5 y 79.3 % como valores extremos (Román, 1991) (Tabla 9).

TABLE 9
COMPOSICIÓN SEXUAL DE LA POBLACION DE *Macrobrachium tenellum*
CAPTURADOS CON ATARRAYA EN LA LAGUNA COYUCA, 1986

FECHA DE COLECTA	ORGS. ANALIZADOS	SEXO			
		HEMBRAS		MACHOS	
		N	%	N	%
17-ABR-86	246	51	20.7	195	79.3
31-MAY-86	200	132	66.0	68	34.0
12-JUN-86	96	37	38.5	59	61.5
21-AGO-86	18	9	50.0	9	50.0
26-SEP-86	131	83	63.4	48	36.6
29-NOV-86	224	187	83.5	37	16.5
TOTALES	915	499		416	

CICLO BIOLÓGICO DEL GÉNERO *Probopyrus*

En ciclo biológico de *Probopyrus pacificensis* no difiere del de otros miembros del género; éste implica tres fases larvales llamadas *epicarideum*, *microniscus* y *cryptoniscus* la primera, segunda y tercera, respectivamente (Fig. 3); así como la utilización de un hospedero intermedio representado por el copépodo calanoideo *Acartia tonsa*, y la implantación definitiva para su desarrollo y crecimiento en hospederos de la familia Palaemonidae, pero particularmente de los géneros *Macrobranchium*, *Palaemonetes*, *Palaemon* y *Periclimenes* (Markham, 1986).

Eventualmente en el estudio se obtuvieron larvas *epicarideum* de hembras ovígeras mantenidas vivas en el laboratorio; éstas larvas no vivieron más de tres días probablemente como resultado de la ausencia del hospedero intermedio en los acuarios.

La segunda fase larval no fue observada en el laboratorio ni a través de las colectas de plancton, pero se sabe que su vida es efímera en relación a las otras fases larvales (Beck, 1980; Anderson y Dale, 1982).

Las larvas *cryptoniscus* fueron reconocidas implantadas sobre hospederos jóvenes en los que presumiblemente el tiempo de reclutamiento era reciente, tanto en la laguna como aproximadamente a 15 kilómetros arriba de la desembocadura del Río Coyoca. Las hembras de *P. pacificensis* analizadas mostraron que el índice de fecundidad fluctúa entre 5,390 y 11,800 huevos por individuo en tallas de 7 y 9 mm de longitud total, lo que aparentemente está relacionado con el tamaño de las mismas.

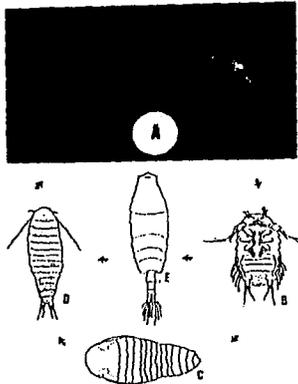


FIGURA 3.- Ciclo de vida del género *Probopyrus*. A. Hospedero definitivo; B. Larva *epicarideum*; C. Larva *microniscus*; D. Larva *cryptoniscus*; E. Hospedero intermedio (*Acartia tonsa*). B, C, y D tomados de Anderson y Dale (1981); E, de Newell y Newell (1963).

COMPORTAMIENTO LARVARIO EN ACUARIOS

Cuando la hembra parásita sufre un traumatismo se produce una inducción de la liberación larval; si las larvas están lo suficientemente avanzadas en su desarrollo sobreviven por algunas horas en condiciones controladas; si no lo están, pierden su viabilidad en corto tiempo. Cuando las larvas están avanzadas en su morfología y cuentan con pleópodos funcionales son expulsadas del marsupio de la hembra y salen por la porción anterior de la cámara branquial del caparazón del hospedero, ayudadas por la corriente de agua que se forma entre el surco branquiostego y las branquias.

La expulsión no tarda mas de un minuto para que el marsupio quede totalmente vacío. Una vez liberadas las larvas se distribuyen por todo el acuario nadando en posición supina; una parte de ellas se dirige hacia la superficie donde forma racimos o cadenas, mientras que otras se dirigen hacia el fondo nadando con movimientos rotatorios y permanecen ahí por tiempo prolongado; en estas condiciones las larvas presentan fototropismo positivo.

RECLUTAMIENTO EN CONDICIONES NATURALES

Las colectas planctónicas de larvas en sus fases de vida libre fueron nulas en todos los arrastres, pero mediante la red de cuchara se colectaron langostinos en estados postlarvales y jóvenes con larvas *cryptoniscus* presumiblemente recién reclutadas; también se observaron estados mas avanzados de desarrollo del parásito sugiriendo un reclutamiento reciente. La temporada de máximo reclutamiento larvario en fase *cryptoniscus* a la población hospedera fueron los meses de septiembre a diciembre aunque en casi todos los meses se colectaron parásitos en esta fase o en las primeras etapas de desarrollo postlarval.

El número de larvas fue de una a cuatro por hospedero ubicadas en la región branquial sin una orientación aún bien definida, pero el mayor porcentaje contó con una sola larva por hospedero. Otras larvas *cryptoniscus* observadas estuvieron ubicadas intracuticularmente en las porciones dorsales y laterales de los hospederos haciéndose visibles a través del caparazón.

En un hospedero joven se observaron tres larvas *epicarideum* y una de un isópodo no identificado aún, ubicados en la porción branquial. Otras tres larvas *cryptoniscus* fueron observadas en el marsupio de una hembra parásita ovígera cuyos huevecillos no alcanzaban aún la forma *epicarideum*.

METAMORFOSIS POSTLARVAL

Posterior a la implantación de las larvas *cryptoniscus* en la cámara branquial del hospedero definitivo, éstas inician una transformación que tiende a alcanzar la forma adulta de la especie con cambios en las estructuras externas. En general, dichos cambios son graduales pero la larva *cryptoniscus* que se implanta primeramente se transforma en hembra y a través del tiempo alcanza la

forma típica de su sexo. Para el caso de los machos sólo se da la metamorfosis una vez que las larvas han sido reclutadas por una hembra de su misma especie.

FORMAS JÓVENES DE HEMBRAS

Las formas jóvenes de las hembras son ya reconocibles cuando alcanzan 1.5 mm de longitud y su eje de simetría está ligeramente inclinado hacia uno de los lados. Del lado mas corto los pereómeros son de menor longitud y aumentan de tamaño de adelante hacia atrás pero no llegan a ser iguales que los del lado opuesto. Los pereópodos son similares a los de su estado anterior y proporcionalmente de mayor tamaño. El marsupio es abierto y amplio, los oostegitos son cortos y apenas se tocan unos con otros, principalmente los pares anteriores. El pleón es de forma semitriangular o de media luna; los bordes de los pleómeros son redondeados y el sexto es de forma acampanada con una hendidura en forma de "V".

CRECIMIENTO DE HEMBRAS

El crecimiento de *P. pacificensis* fue reconocido a través del seguimiento modal de las clases de edad definidas previamente.

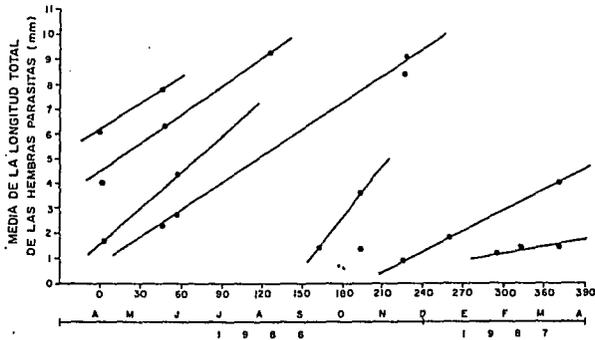


FIGURA 4.- Progresión mensual de la talla promedio de las hembras parásitas de *Probopyrus pacificensis* Román-Contreras, 1993.

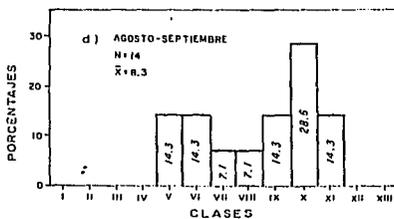
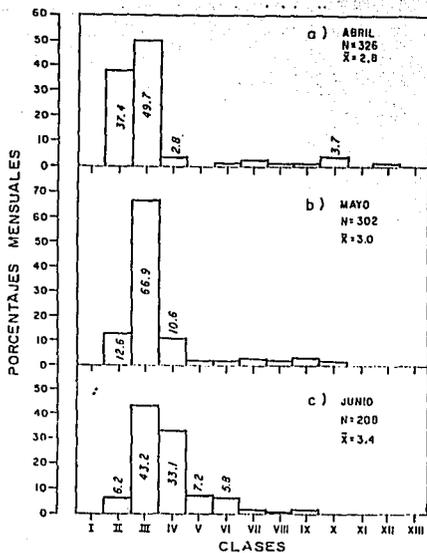


FIGURA 5.- Relación entre las clases de edad de las hembras y los porcentajes mensuales.

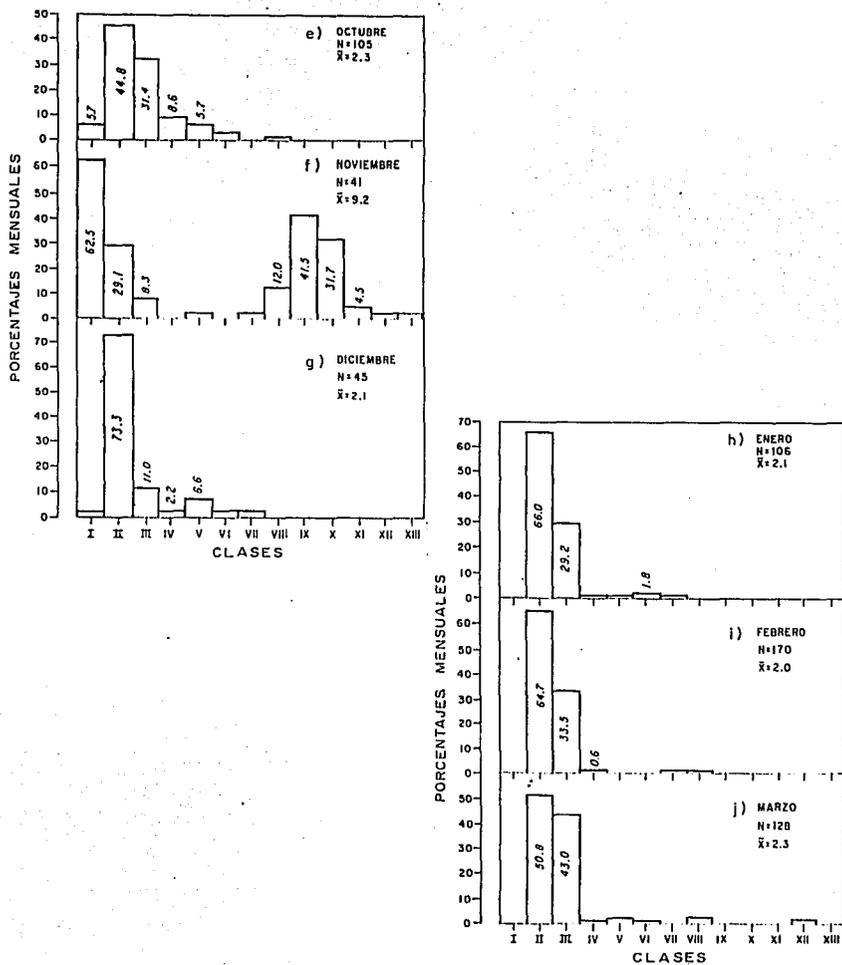


FIGURA 5.- (Continuación).

En el análisis anual de la población parásita fueron identificadas al menos siete cohortes (Fig. 4), confirmándose un reclutamiento constante de parásitos, lo cual coincide también con la mayor disponibilidad de hospederos jóvenes en la población local.

En las clases de edad de las hembras parásitas fue posible observar un incremento gradual de 2.1 a 3.4 mm de longitud total entre diciembre y junio (Fig. 5).

ETAPAS DE MADUREZ SEXUAL

La madurez sexual se consideró en este estudio, como el momento en que es posible observar a través de las paredes de la hembra la masa ovífera sin que haya sido aún expulsada al seno del marsupio. Este momento indica que los gametos femeninos se encuentran en proceso de maduración y próximos a ser fecundados por el macho.

Muchas de las hembras analizadas presentaron esta fase a partir de los 2.8 mm de longitud, pero otras se consideraron también maduras de acuerdo al criterio de que teniendo el marsupio vacío mostraron los oostegitos II a V levantados, lo cual se considera como evidencia de haber mantenido previamente una masa de huevecillos alojada en el marsupio.

En condiciones experimentales se observó que la cavidad del marsupio se llena de huevecillos casi inmediatamente después de haber sido vaciada en su proceso natural de liberación larval. Los huevecillos recién expulsados al marsupio femenino son semitranslúcidos y de color amarillo claro, obscureciéndose paulatinamente a medida que avanza su desarrollo ontogenético hasta que llega a observarse una masa de color gris oscuro con puntos negros, lo que se debe tanto a la acumulación de pigmento sobre el dorso como a la aparición de las manchas oculares en las larvas *epicarideum*.

ESTADO ADULTO

El estado adulto de la hembra corresponde a aquel en que el marsupio se encuentra ocupado por la masa ovífera en cualquier estado de desarrollo y el macho está ubicado entre los pleópodos de la hembra, habiendo alcanzado la forma adulta de un isópodo "típico".

En las hembras observadas el tamaño mínimo de adultos fue de 2.8 mm de longitud total y el ángulo de distorsión para 36 hembras adultas varió entre 13 y 31 grados, lo cual no caracteriza la talla de los especímenes dado que su valor varió ampliamente en organismos de aproximadamente la misma talla.

El número de machos fue menor que el de las hembras debido a que un alto porcentaje de éstas fueron individuos jóvenes que no habían formado aún una pareja sexual (Tablas 10 y 11).

TABLA 10
DISTRIBUCIÓN DE LA POBLACIÓN PARÁSITA SOBRE LOS HOSPEDEROS

MES	NUM.DE ORGS./MES	LIBRES DE PARÁSITOS	PARÁSITOS POR HOSPEDERO		
			1	2	3
ABR	3,815	2,743	862	210	0
MAY	1,243	919	265	59	0
JUN	1,171	927	190	54	0
JUL	0	0	0	0	0
AGO	129	119	6	4	0
SEP	592	587	0	5	0
OCT	965	859	28	78	0
NOV	1,488	1,422	17	49	0
DIC	571	514	34	23	0
ENE	1,013	894	102	17	0
FEB	1,497	1,307	165	25	0
MAR	1,273	1,126	119	28	0
TOTALES	13,757	11,417	1,788	552	0
PORCENTAJES	100	83	13	4	0

TABLA 11
PORCENTAJES DE DISTRIBUCIÓN DE LA POBLACIÓN PARÁSITA SOBRE LOS HOSPEDEROS

MES	N/MENS.	LIBRES DE PARÁSITOS(%)	PARÁSITOS POR HOSPEDERO(%)		
			1	2	3
ABR	3,815	71.9	22.3	5.5	0
MAY	1,243	73.9	21.3	4.7	0
JUN	1,171	79.1	16.2	4.6	0
JUL	0	0	0	0	0
AGO	129	92.2	4.6	3.1	0
SEP	592	99.1	0	0.8	0
OCT	965	89.0	2.9	8.0	0
NOV	1,488	95.5	1.1	3.3	0
DIC	571	90.0	5.9	4.0	0
ENE	1,013	88.2	10.0	1.6	0
FEB	1,497	87.3	11.0	1.6	0
MAR	1,273	88.5	9.3	2.2	0
TOTALES	13,757				

INCIDENCIA MENSUAL DE INFESTACIÓN

Como fue mencionado en párrafos anteriores, el 17 % del total de los hospederos colectados durante el periodo de estudio estuvieron parasitados por *P. pacificensis* en porcentajes mensuales variables.

TABLA 12
 INCIDENCIA MENSUAL DE INFESTACIÓN DE *Probaopyrus pacificensis* SOBRE *Macrobrachium tenellum*

MES	TOTAL DE ORGS. COLECTADOS	TOTAL DE ORGS. PARASITADOS	PORCENTAJES INFESTACIÓN
ABR	3,815	1,072	45.8
MAY	1,243	324	13.8
JUN	1,171	244	10.4
JUL	0	0	0.0
AGO	129	10	0.4
SEP	592	5	0.2
OCT	965	106	4.5
NOV	1,488	65	2.8
DIC	571	57	2.4
ENE	1,013	119	5.1
FEB	1,497	190	8.1
MAR	1,273	147	6.3
TOTALES	13,757	2,340	

En el análisis mensual se calculó 45.8 % de organismos parasitados durante abril y este fue el porcentaje mas elevado de toda la colecta (Tabla 12).

Durante mayo el valor de infestación bajó a 13.8 % siendo el número de organismos parasitados de 324. Este porcentaje descendió aún mas en el mes de junio al alcanzar solo el 10.4 % de parasitismo con N igual a 244 ejemplares parasitados.

Durante julio la colecta de parásitos fue nula y los porcentajes observados en los meses anteriores disminuyeron durante agosto y septiembre hasta valores de 0.4 y 0.2 %, respectivamente. En octubre hubo un incremento notable en el índice de parasitismo en relación a los meses anteriores, que llegó a 4.5 %. En noviembre los parásitos disminuyeron en la muestra estando representados con prevalencia de 2.8 % solamente.

Durante diciembre la colecta de hospederos disminuyó respecto del mes anterior observándose un porcentaje de parasitismo de 2.4.

A partir de enero hubo una recuperación en los porcentajes de parasitismo con respecto a los meses anteriores aunque no se alcanzaron los valores observados en abril. Durante este mes el índice de infestación se elevó a 5.1 % con N igual a 119 organismos.

En el mes de febrero el índice de infestación se vió ligeramente incrementado respecto de los meses anteriores al elevarse a 8.1 % con N igual a 190 especímenes.

Para cerrar un ciclo anual, durante marzo el número de hospederos fue de 1,273 individuos parasitados, pero el porcentaje de infestación por *Probopyrus pacificensis* descendió con relación al mes anterior a sólo 6.3 % en una muestra de 147 individuos. En términos generales los mayores índices de infestación se presentan durante el período de "secas", como ya había sido observado en estudios previos por Guzmán Arroyo y Román (1983) en poblaciones de la misma especie.

COMPOSICIÓN MENSUAL DE LA POBLACIÓN PARÁSITA

La estructura de las poblaciones tanto hospedera como de parásitos puede ser discernida de las distribuciones de frecuencia-longitud, debido a que la longitud de la hembra parásita está relacionada con la longitud del hospedero (Beck, 1980b; Schuldt y Damborenea, 1989), y a que son las hembras las que se diferencian primeramente en el hospedero siendo este el sexo más conspicuo.

Considerando que tanto el número de parásitos como los diversos estados de desarrollo observados a lo largo del año fueron diferentes, se comenzará por describir las características de la colecta realizada en abril.

Como se señaló en el inciso de incidencia mensual de infestación, durante este mes se colectó la muestra de parásitos numéricamente más abundante; la población estuvo representada por individuos de tallas menores que se definieron como pertenecientes a la clase III cuyas medidas oscilaron entre 2 y 3 mm de longitud total y con valor medio de 2.8 mm. En este mes, sin embargo, los organismos de mayor talla registrados (clase XIII) no estuvieron representados (Fig. 5a).

Teniendo en mente que las diferencias climáticas no son muy marcadas en la región de estudio (Tablas 1 y 2), durante el mes de mayo la estructura poblacional de la colecta se conservó muy similar a la del mes anterior tanto en el índice de prevalencia como en la composición de tallas. Aquí se observó un aumento porcentual de los ejemplares de la clase III con respecto al mes anterior y similarmente, un desplazamiento del valor de la media hacia los 3 mm de longitud total. La amplitud del intervalo de tallas disminuyó al no estar presentes las clases XI a XII del mes anterior (Fig. 5b).

Durante junio el intervalo de tallas permaneció amplio incluyendo la clase IX en la colecta y manteniéndose un grupo homogéneo similar a lo observado en los meses anteriores, compuesto principalmente por especímenes de tallas menores aunque con porcentajes elevados en la clase III y aumentos en la clase IV, con un incremento en el valor de la media que alcanzó 3.4 mm (Tabla 5c).

En los meses de agosto y septiembre como ya se ha mencionado, las colectas fueron muy escasas y nulas en julio en dos años consecutivos. Durante los dos primeros meses solo se colectaron 9 y 5 parásitos, respectivamente, con tallas entre 5 y 11 mm de longitud (Fig. 5d).

De la muestra de octubre se trataron 105 parásitos cuyos mayores porcentajes estuvieron en las clases II y III si bien el intervalo de tallas abarcó de la clase I a la VIII con valor medio de 2.3 mm de longitud (Fig. 5e).

Durante noviembre fue observada la mayor amplitud del intervalo abarcando de la clase I a la XIII. En esta colecta se detectaron dos grupos de edad: uno que refleja a aquellos individuos que permanecieron como remanentes de los grupos de edad reclutados durante el período primaveral con un valor medio de 9.2 mm, y otro que incluyó el reclutamiento de individuos muy jóvenes con tallas que correspondieron a las clases I y II principalmente, con valor medio de 1.2 mm (Fig. 5f).

El grupo de edades jóvenes identificados durante noviembre se proyectó en mayores porcentajes durante diciembre en las tallas siguientes elevándose considerablemente el porcentaje de la clase II que alcanzó 73.3 % en la muestra; las clases mayores de 7 mm desaparecieron pero se conservaron tallas intermedias hasta la clase VII y media muestral de 2.1 mm, siendo este valor resultado del incremento en talla del primer grupo del mes anterior (Fig. 5g).

Los 106 parásitos colectados en enero conformaron el 95.2 % de la muestra con las clases II y III. Los valores de la longitud total de los organismos abarcaron hasta la clase VII, siendo los porcentajes de la clase IV en adelante menores a 2. El valor de la media muestral fue el mismo del mes anterior (Fig. 5h).

En febrero las clases predominantes variaron ligeramente respecto del mes anterior; el número de parásitos fue relativamente mas elevado aunque el intervalo de tallas no sobrepasó la clase VIII y los porcentajes de las tallas comprendidas entre la clase IV y ésta, fueron menores a la unidad (Fig. 5i).

Finalmente, durante marzo la colecta analizada fue de 128 individuos; durante este mes nuevamente los valores mas frecuentes se observaron entre las clases II y III conformando el 93.8 % de la muestra mensual quedando el resto distribuído entre las clases IV y XII con porcentajes menores a 2 y valor de la media muestral de 2.3 mm (Fig. 5j).

DISTRIBUCIÓN DE LOS PARÁSITOS SOBRE LOS HOSPEDEROS

Las observaciones de la distribución de *P. pacificensis* sobre *M. tenellum* señalan que los índices de agregación abarcan un número muy reducido de parásitos por hospedero (Tablas 10 y 11) a diferencia de otras especies de parásitos, donde el número de individuos por hospedero puede ser elevado.

Del análisis de las tablas mencionadas en el párrafo anterior se desprende que *P. pacificensis* se distribuye siguiendo un modelo de agregación subdisperso; esto es, los parásitos están mas uniformemente distribuídos sobre los hospederos que si fueran al azar (Anderson y May, 1978; Anderson y Gordon, 1982), donde todos los hospederos cargan el mismo número de parásitos pudiendo ser éstos tanto una hembra solitaria como una pareja sexual.

Durante el período del estudio la "clase cero" fue la mas frecuente, lo cual significa ausencia de parásitos en los hospederos; por otra parte, los números 1 y 2 hacen referencia a la presencia de una hembra solitaria ó a una pareja de parásitos sobre los hospederos y 3, la presencia de hospederos con doble infección ó con mas de una pareja, lo cual sólo fue observado durante octubre y noviembre en que se colectaron especímenes hasta con 3 larvas *cryptoniscus*, pero estas

asociaciones múltiples fueron poco frecuentes y presumiblemente pasajeras y no se consideraron en las gráficas correspondientes.

PREFERENCIA HACIA EL SEXO DE LOS HOSPEDEROS

Las proporciones en la relación hembras y machos parasitados fueron variadas dependiendo de la época del año en que se colectaron. Esta relación varió de 2.6 hasta 23.3 hembras por cada macho (Tabla 13) y la única proporción que fue mayor para los machos se presentó en septiembre, pero este valor es artificioso debido al número tan bajo que se analizó.

Las observaciones indican que *P. pacificensis* tiene preferencia por los hospederos hembras ya que en la mayoría de los casos éstas fueron las más infectadas por parásitos, aunque un porcentaje relativamente alto de individuos sexualmente indeterminados también estuvo presente (Tabla 14).

Por otra parte, aunque los porcentajes de los hospederos parasitados variaron mensualmente, los intervalos de las tallas presentaron una importante sobreposición en las tallas intermedias (Fig. 6). La

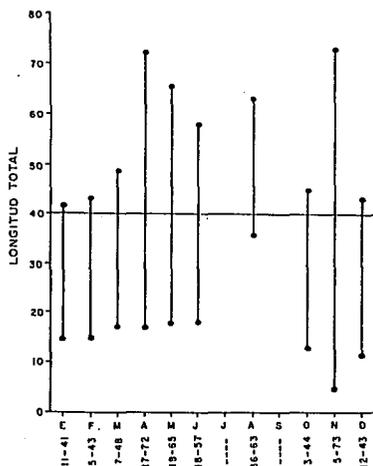


FIGURA 6.- Intervalos mensuales de la longitud total de *Macrobrachium tenellum* parasitados.

TABLA 13
RELACION DE PARASITISMO ENTRE EL SEXO DE LOS HOSPEDEROS

MES	HEMBRAS	MACHOS	INDET.	MUESTRA	REL. H/M
ABR	276	15	35	326	18.4:1
MAY	254	38	10	302	6.7:1
JUN	153	50	5	208	3.0:1
JUL	---	---	---	---	---
AGO	---	---	---	---	---
SEP	1	13	0	14	0.07:1
OCT	70	2	33	105	23.3:1
NOV	32	12	21	65	2.6:1
DIC	14	4	27	45	3.5:1
ENE	53	8	45	106	6.6:1
FEB	77	13	80	170	5.9:1
MAR	83	13	32	128	6.3:1
TOTALES	1,013	168	288	1,469	

TABLA 14
PORCENTAJES DE INFESTACION POR SEXO DE *Macrobrachium tenellum*

MES	ORG. PARASITADOS ANALIZADOS	H	M	I
ABR	326	84.6	4.6	10.7
MAY	302	84.1	12.6	3.3
JUN	208	73.5	24.0	2.4
JUL	-	--	--	--
AGO	-	--	--	--
SEP	14	7.1	92.8	0
OCT	105	66.6	1.9	31.4
NOV	65	49.2	18.4	32.3
DIC	45	31.1	8.8	60.0
ENE	106	50.0	7.5	42.5
FEB	170	45.3	7.6	47.0
MAR	128	64.8	10.1	25.0
TOTAL	1,469			

menor longitud total de organismos infectados con parásitos fue de 5 mm durante el mes de noviembre, esta talla corresponde a las fases jóvenes de *M. tenellum* y en este caso fueron larvas *cryptoniscus* adheridas a diversas partes del cuerpo del hospedero incluyendo posiciones intratisulares.

Algunos hospederos parasitados alcanzaron tamaños máximos de 73 mm de longitud total siendo ésta la mayor talla de hospederos registrada con infección parasitaria, lo que corresponde a la media de la población de hospederos no infectados aunque los organismos parasitados de estas tallas no fueron frecuentes debido, probablemente, a la selección que ejercen las redes en la captura comercial de los pescadores sobre los organismos mas grandes.

UBICACIÓN DEL PARÁSITO (DEXTRAL O SINISTRAL)

La razón izquierda-derecha de los organismos observados en el presente estudio osciló entre valores de 0.7 a 1.1, excluyéndose los valores de agosto y septiembre por ser poco significativos.

El número analizado de hospederos con parásito varió en un intervalo entre 45 y 326 individuos por mes (Tabla 14), pero las diferencias de preferencia entre los valores de izquierda-derecha fueron mínimas. La mayor diferencia que se observó fue entre 56 y 72 individuos ubicados en los lados izquierdo y derecho del hospedero, respectivamente (Tabla 15).

TABLA 15
RELACIÓN ENTRE LA UBICACIÓN IZQUIERDA O DERECHA
DEL PARÁSITO SOBRE EL HOSPEDERO

HOSPEDEROS ANALIZADOS	POSICIÓN		RAZON A 1
	I	D	
106	57	49	1.1
170	84	86	0.9
128	56	72	0.7
326	164	162	1.0
302	153	149	1.0
208	94	114	0.8
105	48	57	0.8
56	27	29	0.9
45	22	23	0.9
1,446	705	741	-

La relación izquierda-derecha con mayor frecuencia entre las muestras consideradas fue de 1:1 para enero, abril y mayo; siguiendo en frecuencia la razón 0.9 izquierda/1.0 derecha durante febrero, noviembre y diciembre.

La razón global anual de la muestra considerada fue de 0.95: 1.0, con 705 parásitos ubicados del lado izquierdo y 741 ubicados sobre el lado derecho (Tabla 15).

EFFECTOS DE LOS PARÁSITOS SOBRE INDIVIDUOS Y POBLACIÓN

El parásito es presionado por el branquiestegito contra las branquias del hospedero y produce en éstas una depresión que impide el libre flujo de agua a través de ellas disminuyendo la posibilidad de una oxigenación adecuada, lo que probablemente incide sobre el metabolismo y crecimiento de los hospederos.

A simple vista las branquias colapsadas son del mismo tamaño que las del lado opuesto, pero un análisis detallado indicó una menor superficie debido a la presión que reciben por parte del parásito. En el laboratorio se observó que los organismos parasitados generalmente no alcanzaron la talla promedio de la población natural probablemente como resultado de una disminución en su metabolismo.

Existe un efecto marcado sobre la reproducción de los hospederos parasitados que fue evidente a nivel de población, ya que en ninguno de los hospederos parasitados de la colecta se observaron especímenes con indicios de reproducción.

Las observaciones realizadas sobre especímenes mantenidos en acuarios en el laboratorio durante un período de 3 años indicaron que los parásitos no tuvieron efectos marcados sobre el comportamiento de los hospederos, pues éstos se mostraron normales en sus actividades de alimentación y reacciones de escape y movilidad.

ADAPTACIONES A LA VIDA PARÁSITA

Los bopíridos se han adaptado a su situación parásita a lo largo del proceso evolutivo paralelamente a la de sus hospederos; estas adaptaciones se presentan tanto en aspectos fisiológicos como en los morfológicos, entre los que se encuentran la presencia de un estilete succionador en las estructuras bucales para la alimentación; la forma aplanada de la hembra con el desarrollo de grandes oostegitos que forman un marsupio abierto para el resguardo de la masa ovígera; la conservación de pereiópodos prehensiles tanto en las formas adultas como larvales, que utilizan para asirse a sus hospederos durante los procesos de implantación y permanencia; y la gran tolerancia sólo comparable a la de sus hospederos finales específicos, para sobrevivir a intervalos de temperatura y salinidad en valores tan elevados como 35 a 40 °C y 15 a 39‰, respectivamente, como fue observado en condiciones experimentales, sin que se registraran efectos letales.

Por otra parte, el mantenimiento de lotes de *M. tenellum* parasitados con *P. pacificensis* por largos períodos en el laboratorio permitió realizar observaciones directas sobre ambos componentes de la relación hospedero-parásito; ello ha llevado a concluir que los hospederos sobrellevan una carga adicional que parece no afectarles en sus reacciones primarias de escape, alimentación y territorialidad, lo cual concuerda con las observaciones de Morris (1948) y Anderson (1977) sobre *Palaemonetes vulgaris* y *P. pugio*, respectivamente.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *Probopyrus* Y NUEVOS REGISTROS EN MÉXICO

De acuerdo a la literatura publicada, el género *Probopyrus* se encuentra distribuido desde Nueva Jersey, Estados Unidos de Norteamérica (Leidy, 1879) hasta el Río de La Plata, Argentina (Odinetz-Collart, 1990), en el Atlántico occidental; y desde el norte del Golfo de California, México (Campos y Campos, 1989), hasta el Río Chiriquí, Panamá (Markham, 1985), en el Pacífico Oriental (anexo II y figura 7).

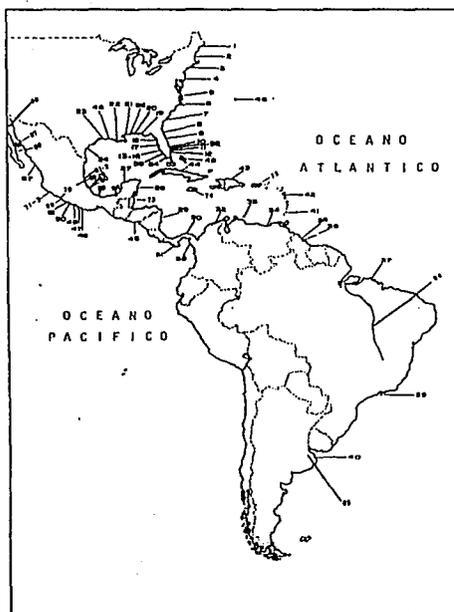


FIGURA 7.- Distribución geográfica de *Probopyrus* spp. en el Continente Americano (los números se refieren a las localidades enlistadas en el anexo II).

Como resultado del análisis de las colecciones de boptridos, en la vertiente del Golfo de México se registró la presencia de *Probopyrus pandalicola* infectando a *Palaemonetes pugio* y *P. vulgaris* en la Laguna de Términos, Campeche, y en las lagunas Alvarado y Tamiahua, Veracruz; *Probopyrus* sp. sobre *Macrobrachium acanthurus* en las costas de Tabasco; *P. bithynis* sobre *M. olfersii* en los ríos Tuxpan, Veracruz, y Tamulín, San Luis Potosí; y jóvenes de *Probopyrus* sp. infectando a *M. carcinus* y *M. acanthurus* en el Río Palizada, afluente de la Laguna de Términos.

En la costa del Pacífico se registra la presencia de *Probopyrus* sp. en Is. Rasa é Is. Angel de La Guarda, en el Golfo de California, en ambos casos parasitando a *Palaemon ritteri*; *Probopyrus* sp. parasitando a *M. americanum* en el Río Piaxtla, Sinaloa; en la Presa José Ma. Morelos, Michoacán; en el Río La Unión, Guerrero; y *P. pacificensis* infectando a *M. tenellum* en los ríos Cutzamala y Purificación, Jalisco; en el Río Chuta y Arroyo Playa Azul, Mich.; y en el Río Coyuca, Guerrero, siendo todas estas nuevas localidades de colecta de *Probopyrus* en la República Mexicana (anexo II, figura 8).

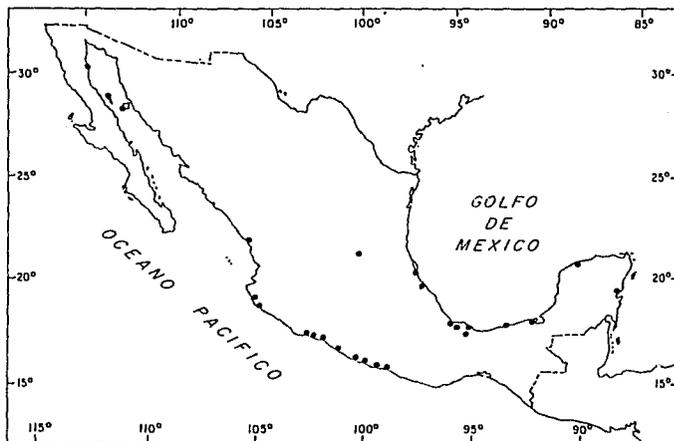


FIGURA 8.- Registros de *Probopyrus* spp. en la República mexicana.

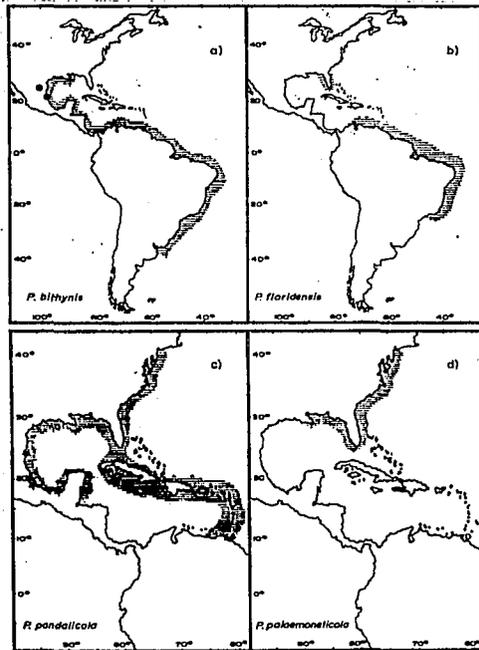


FIGURA 9.- Límites de distribución geográfica de a), *Probopyrus bithynis*; b), *P. floridensis*; c), *P. pandalicola* y d), *P. palaemoneticola*.

DISCUSIÓN

La laguna Coyuca está comprendida en la Región del Pacífico Oriental en la Provincia Mexicana, de acuerdo a las subdivisiones de Briggs (1974). En este contexto el clima es tropical y las temperaturas ambiental y del agua están siempre por arriba de los 21 °C (Tablas 1 y 2), lo que propicia que en la región no exista diferencia marcada entre las estaciones del año. El valor promedio mensual mas bajo de la temperatura ambiente registrado por Soto y Jáuregui (1965) durante veinte años fue de 21.7 °C; Guzmán (1987), con base en registros de la S.A.R.H. durante 1971 a 1980 calculó temperaturas promedio de 27.7 °C para el período de febrero a mayo y de 25.5 °C de junio a enero, para el área costera de Guerrero.

Las temperaturas del agua registradas en el presente estudio fueron mas altas que las señaladas para el ambiente por Soto y Jáuregui (1965); para el presente estudio las temperaturas fueron tomadas en la superficie o en zonas muy someras donde se alcanzan valores elevados por la alta insolación y se presentan las mayores fluctuaciones durante el ciclo diario. Estos valores son similares a los observados por Ramírez (1952), Stuardo y Martínez (1975) y Guzmán (1987) para esta laguna.

De acuerdo a las salinidades registradas, la Laguna Coyuca es un cuerpo de aguas oligohalinas durante todo el año; de esta situación se tiene registro de por lo menos los últimos 40 años con los trabajos de Ramírez (1952), Stuardo y Martínez (1975), Guzmán (1987) y observaciones durante el desarrollo de este trabajo; esto explica por una parte, la presencia de peneidos y portúridos y por otra, la dominancia de las poblaciones de *M. tenellum* en la laguna.

La relación entre los organismos y los valores de salinidad mencionados no se circunscriben a las variaciones ni a las clasificaciones de aguas salobres o estuarinas (Stuardo y Martínez, 1975), sino que las poblaciones establecidas son el producto de la interacción de una serie de factores bióticos y abióticos.

Los valores de salinidad registrados en este trabajo caen en el intervalo ó están muy cercanos a los observados por Ramírez (1952) y Stuardo y Martínez (1975). Las características generales descritas por estos autores para las lagunas de Guerrero demuestran que el ambiente lagunar corresponde a un sistema aparentemente estable en el que la diversidad de organismos bentónicos y nectónicos es baja y la vegetación sumergida escasa, quizá como resultado de las variaciones del volumen hidrológico.

FAUNA DE ACOMPAÑAMIENTO DE *M. tenellum*

Entre los grupos mas conspicuos y diversos que se colectó en la vegetación sumergida y flotante además de los langostinos, está de los insectos. Ramírez (1952) mencionó como muy abundantes a los Hemípteros y Chironómidos y Stuardo y Martínez (1975) colectaron numerosos ejemplares de

estos grupos en sus estudios de la laguna. Algunos de los insectos presentes en las colectas forman parte de las cadenas de alimentación o son depredadores de pequeños crustáceos (Lanciani, 1975; Pennak, 1978), entre los que se incluyen los langostinos jóvenes.

El grupo de los moluscos fue el mas pobremente representado con excepción de *Neritina cassiculum*, sinónimo de *N. (C.) latissima* que fue mencionada por Stuardo *et al.* (1974) en la Laguna Tecamate y por Stuardo y Villarroel (1976) en las lagunas de Apozahualco y Mitla.

Ramírez (1952) observó cuatro familias de crustáceos decápodos (Penaeidae, Palaemonidae, Grapsidae y Portunidae), entre las que identificó hasta especie a *Goniopsis pulchra* y *C. toxotes*. Stuardo *et al.* (1974) y Stuardo y Martínez (1975) mencionaron 22 especies de decápodos para toda la costa de Guerrero incluyendo algunas de ambiente marino y solamente a *G. pulchra* y *M. tenellum* como habitantes de esta laguna.

La diversidad de decápodos en el área es muy baja (15 especies; Román, 1991) comparada con lagunas de salinidades mas altas como la Laguna de Términos, por ejemplo, donde se han registrado al menos 83 especies (Román, 1988), no obstante que en la lista del presente estudio se incluyen las especies colectadas en la parte baja del Río Coyuca, cuya relación con la laguna es marcada.

De las especies de *Macrobrachium* registradas en el área solamente *M. tenellum* se considera permanente de la laguna, mientras que las restantes son habitantes del ambiente fluvial; *M. americanum*, por ejemplo, fue registrado previamente por Villalobos *et al.* (1982) en estado juvenil en la laguna. Esta observación fue confirmada en el presente estudio y parece ser que las larvas son arrastradas río abajo hasta la laguna y que las formas jóvenes una vez transcurrida esa etapa, se remontan aguas arriba para continuar con su ciclo de vida; esta suposición se basa en que nunca se colectaron especímenes adultos en la laguna y a que aguas arriba son habitantes frecuentes.

Los Atyidos colectados en el área son típicamente dulceacuícolas y están representados por *Atya margaritacea* y *Potimirim glabra*, la cual se protege en las raíces de la vegetación de las orillas del río.

La población de *A. margaritacea* es importante en el río y presenta mayor interés debido a su tamaño, relativa facilidad de colecta y a que los organismos pueden ser utilizados en la alimentación humana como ya sucede en otras partes del país (Cubillas y Chávez, 1991) y del Caribe (Chace Jr. y Hobbs, 1969). Entre los decápodos del área la familia Grapsidae es la mas pobremente representada; durante los años previos al presente estudio se realizaron observaciones sobre las poblaciones de los decápodos en la laguna Coyuca y zonas aledañas en épocas diversas, y no se tiene evidencia de la existencia de grandes poblaciones en el área. Sin embargo, la continuidad de las especies de esta familia está amenazada por la presencia de animales domésticos, depredadores naturales y por el hombre mismo (Román, 1991).

COMPOSICIÓN DE TALLAS DE *Macrobrachium tenellum* EN LA LAGUNA COYUCA

De la fauna de invertebrados colectados en la laguna Coyuca *M. tenellum* fue la especie numéricamente dominante. En estudios previos sobre esta especie en las lagunas Tres Palos, Mitla y

Chautengo (Román, 1979) se definieron poblaciones abundantes en las dos primeras lagunas principalmente; sin embargo, la población de langostinos en la Laguna Coyuca sobrepasó las expectativas de abundancia respecto de las anteriores. En ésta las poblaciones están bien establecidas y son elevadas durante casi todo el año a pesar de las fluctuaciones naturales de la población (Román, 1991).

En términos generales, la mayor abundancia de *M. tenellum* se presenta durante los meses mas secos del año (enero a junio), aunque los valores durante este período son los mas variados del ciclo. Los resultados observados indican cohortes con tallas mas homogéneas durante estos meses y mas pequeñas durante los meses previos.

De julio a noviembre se presentan las condiciones ambientales mas fluctuantes en la laguna que incluyen la época de lluvias, apertura y cierre alternos de la boca, valores altos de temperatura (entre 34 y 38 grados en las áreas de colecta), y muy bajos de salinidad (0,2 a 0,4%), así como el inicio de las "secas" al final de este período. Estas condiciones se reflejan en el comportamiento de las poblaciones de *M. tenellum* de las que, que por una parte, hay una disminución en las clases de edad mas altas y se colectan cohortes de tallas entre 50 y 80 mm; y por otra, aparentemente se da una disminución en las poblaciones.

La presencia de diversas cohortes de *M. tenellum* fue mencionada anteriormente por Román (1979) y Rufz (1988) para la laguna Tres Palos. El último autor observó un número mayor de cohortes en la población de machos que en la de hembras y reconoció para los meses de junio a septiembre como el período de mayor abundancia, en el que predominan hembras de tallas medias (50-80 mm de L.T) y machos con tallas entre medianas y grandes (55-110 mm de L.T.); lo que propicia la intensificación de la pesca artesanal en ese período.

En estas condiciones los langostinos son difíciles de coleccionar pero Kensler *et al.* (1974), Villalobos *et al.* (1982) y Rufz (1988), coinciden en que la temporada mas importante para la pesca en otras lagunas del área son los meses de julio a octubre.

COMPOSICIÓN POR SEXOS

Durante este estudio se observó una mayor proporción de hembras que de machos en la mayoría de las colectas a diferencia de estudios previos (Román, 1979; Rufz, 1988), en que la colecta de machos fue mayor.

Guzmán *et al.* (1982) señalaron para la laguna de Mitla una mayor proporción de machos que de hembras en agosto, octubre y noviembre, y sólo para el primer mes en la laguna Tres Palos la proporción sexual fue mayor para las hembras. Se han sugerido migraciones de hembras con fines reproductores (Román, 1979) presentándose segregaciones tanto temporales como espaciales, lo que da como resultado que la proporción de sexos se vea modificada durante los períodos mas intensos de la reproducción. En este estudio fue clara la diferencia en la proporción sexual de las colectas mensuales obtenidas con ambos métodos.

CICLO BIOLÓGICO DEL GÉNERO *Probopyrus*

El ciclo de vida de las especies del género *Probopyrus* es de naturaleza dinámica y compleja; alcanzar el estado adulto desde sus fases larvales implica la necesidad de incluir en el proceso un huésped intermediario de naturaleza diferente a la del hospedero definitivo conformando un ciclo de vida indirecto (Anderson, 1976; Beck, 1980a, 1980c), y como en otros parásitos, poblaciones de larvas y adultos, así como la interacción con un hospedero intermediario y otro definitivo (Anderson, 1974). Para ayudar a aclarar los tipos de hospederos y las distintas poblaciones que están implícitas en el ciclo de vida del parásito, es necesario expresar la dinámica del sistema en un esquema en el que se definan los parámetros que controlan el flujo de los elementos a través del ecosistema y que ayuden a delinear los mecanismos biológicos que en él intervienen (Anderson, 1976).

En la figura 3 se representa el hospedero definitivo en el que se ubica una hembra parásita, que de acuerdo a las observaciones de Zimmer (1927; *vide* Hiraiwa, 1936), Hiraiwa (1936), Beck (1980c), Overstreet (1983) y este estudio, es reclutada en forma *cryptoniscus* y se desarrolla como una hembra; y como macho aquella larva *cryptoniscus* que se implantó posteriormente. La segunda larva usualmente no hace contacto con el tejido del hospedero sino que típicamente se implanta en el abdomen de la hembra parásita y se desarrolla como macho (Reverberi, 1947; *vide* Beck, 1980c) y Reinhard (1949).

Esta pareja de especímenes da lugar a una nueva generación que se desarrolla en el marsupio de la hembra hasta el estado larval llamado "*epicarideum*"; esta generación de larvas, de acuerdo a los criterios de Hiraiwa (1936), Beck (1980a, 1980b, 1980c) y este estudio, se desarrollan sincrónicamente. En este paso del desarrollo como en los subsecuentes hay disminución de las poblaciones por muerte natural o por impacto de factores ambientales de diversa naturaleza.

Cuando los huevos se desarrollan normalmente y llegan a la forma *epicarideum*, estas larvas son liberadas del marsupio de la hembra dándose un movimiento de emigración al medio acuático donde conforman una población de vida libre, con duración de aproximadamente diez días (Anderson y Dale, 1981).

En su primera fase de vida libre las larvas *epicarideum* inician un movimiento en busca de su hospedero intermediario, que en el caso de *P. pandalicola* está representado por *Acartia tonsa* (Fig. 3), hacia el que muestran una selectividad sorprendente al ser capaces de distinguir entre ésta y otras especies de calanoideos presentes en el plancton, como observaron Anderson y Dale (1981) y Dale y Anderson (1982) en sus estudios experimentales. Esta especificidad se presenta también en los adultos del género *Probopyrus* al parasitar sólo a determinadas especies de palemónidos.

En el hospedero intermediario la larva se alimenta y lo utiliza como medio de transporte temporal (Anderson, 1977; Walker, 1977) en el que pasa, a través de mudas sucesivas, a una segunda forma llamada "*miconiscus*" que conserva aún algunas de las características morfológicas de su estado anterior pero es de naturaleza extremadamente delicada y suave; este proceso se lleva al cabo en un período que sólo dura entre tres y cuatro días en el laboratorio (Anderson y Dale, 1981; Dale y Anderson, 1982).

Una vez terminada la primera metamorfosis la larva *microniscus* inicia un segundo cambio mediante el cual se convierte en una tercera forma llamada "*cryptoniscus*", cuyas características morfológicas reafirman algunas de las estructuras externas y adoptan una figura más hidrodinámica y de consistencia más dura (Anderson y Dale, 1981). El tiempo de desarrollo desde la fase *epicarideum* hasta la forma *cryptoniscus* dura entre seis y ocho días en condiciones de laboratorio para *P. pandalicola*, *P. floridensis* y *P. bithynis* (Dale y Anderson, 1982), y hay razones para pensar que este tiempo es similar en otras especies del género.

La larva *cryptoniscus* inicia nuevamente un movimiento emigratorio en su segundo estado de vida libre y un movimiento inmigratorio en busca de un hospedero definitivo.

Durante esta etapa las larvas *cryptoniscus* son infectivas y capaces de nadar hasta 13 kilómetros en busca de su hospedero definitivo aún en contra de la corriente fluvial (Beck, 1979), esta distancia puede ser mayor de acuerdo a las observaciones de Markham (1986), Odinetz-Collart (1990) y del presente estudio en el que se colectaron larvas *cryptoniscus* implantadas en hospederos definitivos jóvenes aproximadamente 15 kilómetros río arriba de la laguna.

Cuando una larva *cryptoniscus* encuentra a un hospedero específico, preferentemente en estado temprano de desarrollo, se aferra a él en cualquier parte del cuerpo por medio de sus pereópodos prehensibles; en este estado las larvas pueden también penetrar a través de la cutícula y permanecer en el tejido muscular por algún tiempo, como fue observado por Szidat (1977), Beck (1980c) y en este estudio, para después emigrar a la cavidad branquial del hospedero donde se desarrollarán y tendrán la posibilidad de formar una nueva pareja sexual y repetir el ciclo reproductor.

La implantación de las larvas *cryptoniscus* en sitios atípicos es conocida de varias especies y parece ser que estas implantaciones son debido al extravío de las larvas que eventualmente podrían moverse e intentar el establecimiento en lugares apropiados sobre el mismo hospedero (Beck, 1980c).

En todas las fases del ciclo de vida existe disminución de las poblaciones como resultado de la depredación o por el impacto de algunos factores ambientales como es sugerido por Anderson (1974). La elevada mortalidad producida por las causas anteriores es contrarrestada por el alto grado de fecundidad del parásito del que según Hiraiwa (1936), Stromberg (1971) y Walker (1977), el número de huevos puede alcanzar varios miles; Beck (1980b) definió este número entre 350 y 11,500 por desove para *P. pandalicola*, teniendo las hembras la capacidad de liberar hasta siete desoves por año en el laboratorio; mientras que para *P. pacificensis* el número de huevos osciló entre 5,400 y 11,800 en hembras con longitudes entre 7 y 9 mm, siendo el índice de fecundidad muy similar al de *P. pandalicola*. Los parásitos animales deben mantener elevadas tasas de reproducción para vencer las viscosidades por las cuales debe pasar su descendencia para encontrar a un hospedero definitivo. El mantenimiento de elevadas tasas de reproducción parece ser una de las reglas del juego y los parásitos muestran gran ingenio para mantener un balance favorable (Read, 1981).

La ausencia de larvas *epicarideum* y *cryptoniscus* en las colectas planctónicas de este estudio concuerda con los resultados de Bonnier (1900), Hiraiwa (1933, 1936), Hiraiwa y Sato (1939), Beck (1980a, 1980b) y Anderson y Dale (1981) entre otros, cuyos resultados fueron nulos o muy pobres.

En el presente estudio sólo se observaron larvas *cryptoniscus* implantadas en el hospedero definitivo y una alta prevalencia de ellas en proceso de metamorfosis con avances en el desarrollo de sus estructuras. Estas formas fueron observadas principalmente durante el período de octubre a junio y con menor intensidad en el resto del año. La ausencia de fases larvales del parásito en su forma libre y de los copépodos *A. tonsa* en los muestreos podría estar relacionada con las áreas de la laguna donde se realizaron los arrastres, aunque aparentemente no existe razón para ello; sin embargo, también pudo estar relacionada con la alta luminosidad matinal, pues como se sabe, muchas formas del plancton prefieren las horas nocturnas para flotar en la superficie por lo que pudiera ser que larvas y copépodos se encontraran durante la horas de los muestreos a media agua o cerca del fondo no siendo accesibles a las artes de colecta utilizadas.

Schuld't y Damborenea (1989) mencionaron la ausencia del copépodo calanóideo en sus colectas y sugirieron que la baja salinidad registrada en la zona favorece la dispersión de los boptridos, pero que ésta a la vez, puede constituir un factor limitante para los copépodos.

Pike (1961: *vide* Beck, 1980b, 1980c) y Beck (1980b) encontraron hembras ovígeras en enero y larvas *cryptoniscus* hasta abril, mientras que en el presente estudio fueron observadas hembras ovígeras durante todo el año si bien la mayor abundancia de *cryptoniscus*, como se ha mencionado, fue de septiembre a diciembre.

Con relación a las larvas *epicarideum* Beck (1980b) señaló que durante el período entre enero y abril las larvas permanecen en el plancton en forma libre, unidas al hospedero intermediario hasta alcanzar el estado *cryptoniscus* o nadando en busca de su hospedero definitivo, cuya presencia en estadcs larvales y juveniles fue mucho mas evidente durante mayo en este estudio. En *Palaemonetes argentinus* Schuld't y Damborenea (1989) observaron que las larvas permanecen sobre el hospedero intermediario por lo menos durante tres meses.

Sin embargo, según Anderson y Dale (1981) y Dale y Anderson (1982), es improbable que las larvas permanezcan por tanto tiempo en ese estado puesto que éstas tienen períodos de sólo 3 a 6 días para realizar su metamorfosis (Anderson y Dale, 1981), aunque los períodos en forma libre pueden ser mas prolongados.

En la relación hospedero-parásito de este estudio suceden eventos similares, con la diferencia de que el período de reclutamiento se da principalmente durante los meses de septiembre a diciembre, lo que concuerda con los resultados de Szidat (1977) para *P. argentinus*, debido a que las condiciones climáticas é hidrológicas locales parecen ser mas adecuadas para el desarrollo, a la mayor disponibilidad de materia orgánica suspendida como consecuencia de los arrastres fluviales, y a la temperatura ligeramente mas elevada que en el resto del año en la Laguna Coyuca.

Kensler *et al.* (1974), Villalobos *et al.* (1982) y en este estudio, se observó que durante el período mencionado es posible observar cantidades masivas de postlarvas y juveniles de *M. tenellum* en el ambiente, lo cual significa mayor probabilidad de encuentro entre las larvas *cryptoniscus* de *P. pacificensis* en estado infectivo y su hospedero final, dándose una sincronía entre los elementos del binomio para el establecimiento de la relación hospedero-parásito.

Overstreet (1983) sostiene que el tiempo en que una especie normalmente deposita sus huevecillos en un ambiente particular generalmente corresponde con la época de máxima abundancia de alimento, mínima depredación, y óptimas temperaturas en el medio; lo que probablemente se dio en el momento de las colectas de este estudio.

Como casos extremos de la implantación de larvas, Beck (1980a) observó 11 individuos y Schuldt y Damborenea (1989) contabilizaron hasta 22 larvas *cryptoniscus* por camarón dispuestas en diferentes partes del cuerpo, si bien es reconocido que sólo en posición branquial éstas llegan a prosperar.

La ubicación intracuticular de larvas *cryptoniscus* fue mencionada previamente por Szidat (1977), Beck (1980a) y Schuldt y Damborenea (1989), pero este tipo de implantación se debe a un primer intento de la larva *cryptoniscus* por alcanzar a su hospedero definitivo; este tipo de contactos generalmente no tiene éxito porque está en desventaja con las larvas que alcanzaron una posición branquial o muy cercana a esta región y que virtualmente llegan a ubicarse adecuadamente en su primer intento.

Muller (1862: *vide* Stromberg, 1971), Hiraiwa (1936), Morris (1948) y Owens y Glazebrook (1985) reconocieron que los huevos de los boptridos se desarrollan en el marsupio femenino sincrónicamente. Sin embargo, Szidat (1977) y Beck (1980a) observaron en el marsupio de hembras de *P. oviformis* y *P. pandalicola*, respectivamente, larvas en estado de desarrollo mas avanzado que el resto de los huevecillos; estas observaciones llevan a pensar que el principio de desarrollo sincrónico no es generalizado sino que difiere en el caso de algunas especies de *Probopyrus*. Es también probable que dichas larvas no correspondan a la hembra donde se encontraron, sino que éstas se hayan implantado en el marsupio de las hembras con larvas menos desarrolladas.

Reinhard (1949), Bourdon (1968) y Beck (1980c) entre otros autores, han observado machos supernumerarios en el marsupio de hembras ovígeras, pero también reconocen que su ocurrencia es rara.

COMPORTAMIENTO LARVARIO EN ACUARIOS

Hasta antes de la década de los años 70 pocos fueron los estudios realizados sobre aspectos larvarios de *Probopyrus* en el laboratorio, aunque el interés por conocer el desarrollo de algunos boptridos se remonta hacia el siglo pasado. En la presente centuria Hiraiwa (1933; 1936) y Stromberg (1971) realizaron importantes trabajos sobre *Epipeneon japonica* (parásito de *Penaeopsis akayebi*) y *Bopyroides* sp., *Hemiarthrus* sp. y *Pseudione* sp., describiendo detalladamente las diversas fases del desarrollo embrionario de dichos parásitos que bien pueden considerarse como equivalentes, en sus respectivos hospederos, a *Probopyrus* en los palemónidos.

A raíz del trabajo taxonómico de Markham (1974b) se despertó mayor interés por los boptridos americanos pero algunos aspectos tanto biológicos como ecológicos aún quedan por conocer. Entre ellos son pocos los estudios realizados sobre el comportamiento larvario en condiciones de acuario, si

bien Anderson y Dale (1981, 1989) y Dale y Anderson (1982), han contribuído significativamente al conocimiento de las fases de desarrollo de *P. pandalicola* mediante este tipo de trabajos.

Las observaciones del presente estudio realizadas en acuarios contribuyen al conocimiento del comportamiento larval de *Probopyrus pacificensis* en el momento de su liberación, cuando las larvas se encuentran al término de su desarrollo ontogénico y al inicio de su vida como organismos libre-nadadores.

Desde el momento en que las larvas son liberadas del marsupio de la hembra están sujetas a una serie de factores tanto biológicos como ambientales a los cuales deben responder adecuadamente para sobrevivir. Entre los primeros se encuentran las reacciones de escape de los depredadores naturales a los que responden con movimientos vibratorios.

La presencia de las manchas oculares que fueron observadas en todas las fases examinadas en este estudio, juega también un papel muy importante aunque Owens y Glazebrook (1985) en estudios sobre *E. japonica*, sostienen la inexistencia de éstas en fases diferentes a *cryptoniscus*. En *P. pandalicola* las larvas *epicarideum* son positivamente fototrópicas (Anderson y Dale, 1981; Stearns y Forward Jr., 1984) y las manchas oculares ayudan al desplazamiento vertical, de acuerdo a las diferentes condiciones lumínicas del ambiente en condiciones naturales; mientras que en los adultos la presencia de las manchas parece tener relación mas bien con aspectos hormonales y específicamente en la reproducción; Owens y Glazebrook (1985) asignan a las manchas oculares mayor importancia en la fase infectiva de la larva *cryptoniscus* que en otras.

METAMORFOSIS POSTLARVAL EN HEMBRAS

En la literatura no existe acuerdo sobre los factores que influyen en la transformación de la segunda larva *cryptoniscus* que arriba al hospedero definitivo y que se transforma en macho, pero hay concordancia en que la primera larva de este tipo desarrolla su morfología para dar lugar a una hembra.

En este sentido se presenta en este trabajo una descripción general de la hembra partiendo del estudio de material de campo y particularmente de las larvas *cryptoniscus* ya reclutadas; Reinhard (1949) describió detalladamente los cambios que se suscitan desde las fases larvales hasta adultos de *Stegophryxus hyptius* y Tsukamoto (1981) hizo lo mismo para *Bopyrina ocellata*.

Hiraiva (1936) afirma que tanto hembras como machos de *E. japonica* que medían 1.3 mm de longitud ya son reconocibles por sus caracteres externos y que excepto por la porción abdominal, ambos sexos son casi idénticos en esas tallas.

En *P. pacificensis*, al igual que Beck (1980a, 1980b) menciona para *P. pandalicola*, el inicio de la transformación se da poco después de la implantación de la larva *cryptoniscus* en el hospedero definitivo, a la que sigue una serie de cambios morfológicos que probablemente van acompañados de metamorfosis de los órganos internos.

En las primeras fases de desarrollo, que en este trabajo se ha denominado Forma I, la larva *cryptoniscus* de *P. pacificensis* es simétrica, el cono oral es visible ventralmente, y la larva mide aproximadamente entre 0.680 y 0.850 mm. y cuenta aún con antenas largas que se reducen a medida que el individuo crece. En el pereión el segmento 5 es abruptamente más ancho que los demás y los pereiópodos simples son aproximadamente de igual tamaño.

En la siguiente fase el cuerpo se ha ensanchado y en algunos casos está ya ligeramente inclinada hacia alguno de los lados; Hiraiwa (1936) y Reinhard (1949) observaron también esta situación en las especies estudiadas por ellos; y Szidat (1977) sostiene que las etapas de desarrollo de *P. oviformis* presentan dimorfismo sexual tempranamente. Beck (1980b) observó que el cuerpo de la futura hembra incrementa su distorsión al incrementarse la talla de la misma, igual que sucede en el presente estudio. La longitud oscila entre 0.900 y 0.980 mm y el ancho del cuerpo sigue siendo de aproximadamente la mitad de la longitud total. Entre lo más notable que se observó en *P. pacificensis* se encuentra la casi total desaparición de la segunda antena y del cono oral en algunos individuos, y la muesca en forma de "V" que se encuentra en la parte terminal del pleómero 6 y que Nierstrasz y Brender á Brandis (1929) propusieron como un carácter de valor taxonómico para diferenciar las especies de *Probopyrus*.

Hiraiwa (1936), Reinhard (1949) y Bourdon y Pike (1972) anotaron observaciones sobre la metamorfosis de *Epipeneon japonica*, *Stegophryxus hyptius* y *Pseudione affinis*, respectivamente; y las observaciones de Szidat (1977) y Beck (1980b) constituyen aportaciones importantes al conocimiento del desarrollo postlarval de las respectivas especies objeto de sus estudios.

FORMAS JÓVENES DE HEMBRAS

Las formas jóvenes de hembras de *P. pacificensis* presentan algunas características intermedias entre las fases postmetamórficas tardías de *cryptoniscus* y las muy tempranas de las hembras adultas. Entre otros, los pereómeros en el lado cóncavo aumentan de tamaño y el abdomen se hace ligeramente más amplio insinuándose el marsupio, mientras que en la región pleonal la forma es semitriangular y el pleómero 6 tiene forma acampanada con una hendidura en forma de "V".

Hiraiwa (1936), similarmente, mencionó que las hembras de *E. japonica* sufren una marcada transformación dada principalmente por las placas epimerales que son extremadamente anchas en el torax y el abdomen tomando la peculiar forma ovoide de las hembras; ventralmente se observa que pleópodos y urópodos muestran signos de birramificación y comienzan a aparecer los cinco pares de oostegitos como pequeños procesos laminares en la región torácica tal como sucede en *P. pacificensis*.

En el caso de los machos de *P. pandalicola* y *P. pacificensis* los cambios son menos evidentes (Beck, 1980b; este estudio). En éstos se observa solamente un alargamiento del cuerpo asumiendo la forma de los adultos y externamente permanecen simétricos, pero su forma es más angosta que la de las hembras del mismo estadio y el pleón adopta la morfología de una lengua con la punta redondeada (Reinhard, 1949). La longitud del macho está relacionada con la de la hembra y Beck (1980b) reconoció gran variación morfológica.

CRECIMIENTO DE HEMBRAS

Las observaciones sobre el crecimiento de las hembras coincide con las de Schuldt y Damborenea (1989) quienes definieron dos cohortes de *P. pandalicola* sobre *Palaeomonetes argentinus*. En el análisis anual de la población de *P. pacificensis* se identificaron siete cohortes (Fig. 4) confirmando que el reclutamiento es constante en la población de *M. tenellum*, merced a la permanente disponibilidad de fases postlarvales del hospedero en el área de estudio (Villalobos *et al.*, 1982; Román, 1991).

ETAPAS DE MADUREZ SEXUAL

Cuando las hembras alcanzaron ya la etapa de madurez sexual y están acompañadas por un macho es posible la fecundación; en cambio, si las hembras han alcanzado las etapas maduras pero no existe la presencia del macho sobreviven como individuos solitarios sobre los hospederos definitivos sin alcanzar la maduración de los gametos. Por otra parte, existe siempre la posibilidad de la formación de una pareja aunque las hembras hayan alcanzado el estado de madurez sexual. Se ha comprobado que los machos jóvenes implantados en hembras adultas alcanzan su estado de madurez en un tiempo mas corto que las hembras en su proceso de maduración. Sin embargo, no se conoce a ciencia cierta cuándo los machos están aptos para efectuar su función reproductora.

ESTADO ADULTO

En los miembros de la familia Bopyridae se presenta una amplia variación en las tallas de los adultos y ancho correspondiente (Beck, 1980b). Las hembras varían desde 0.3 hasta 31.0 mm de longitud (Bruce, 1972, 1975; Bourdon, 1976) y de cinco ó mas veces, a poco menos de dos veces la anchura (Richardson, 1905; Markham, 1974a). En *P. pacificensis* el intervalo de tallas varió entre 2.5 mm y 13.5 mm de longitud.

En hembras de *E. japonica* se encuentran parásitos con tallas hasta de 10 mm de longitud. En la mayoría de los casos esos individuos excepcionalmente desarrollados abandonan al hospedero observándose la cavidad branquial vacía, indicando que éstos mueren antes que su hospedero (Hiraiwa, 1936).

En las colectas del presente estudio fueron pocos los hospederos que se encontraron con la cámara branquial vacía; ésto sólo fue observado en langostinos que se mantuvieron por largo tiempo en acuario y solamente en aquellos que originalmente mantenían hembras solitarias.

La mayoría de los trabajos sobre bopíridos mencionan y describen la fase adulta de las especies, pero pocos tratan otras fases del desarrollo. Bourdon y Pike (1972) sostienen que la transformación

progresiva de la hembra se realiza en un proceso netamente diferente de una especie a otra, lo cual constituye una singularidad acorde a las particularidades de cada especie parásita.

INCIDENCIA MENSUAL DE INFESTACIÓN

Las causas de las fluctuaciones en las poblaciones de los parásitos pueden ser extrínsecas como efecto de otras especies sobre la población de hospederos y los cambios en las condiciones ambientales (Begon y Mortimer, 1985; Owens, 1983), pero también pueden ser intrínsecas o influenciados por los movimientos migratorios de los organismos parasitados (Mathews *et al.*, 1988). En la literatura existe enorme variación en cuanto a los porcentajes de infestación en los diferentes hospederos y áreas geográficas. Allen (1966), por ejemplo, enlista porcentajes de parasitismo por *Hemiarthrus abdominalis* entre 0.5 y 26.6 en diferentes hospederos de las costas europeas; mientras que Markham (1975) menciona que *Petrolisthes armatus* es parasitado por *Aporobopyrus curtatus* hasta en 40 % en la vecindad de Miami. El parasitismo de *Munida iris* fue mencionado por Williams y Brown (1972) quienes registraron una infestación del 10 % causada por *Anuropodione* sp., y una castración del 56 % evidenciado por hembras no ovígeras; Bursey (1978) encontró para la misma especie solo 2 % de infestación considerándola como muy baja; Lewis y Windsor (1979) registraron intervalos entre 2 y 5 % para *M. iris*, 5.5 % para *M. longipes*, 5.8 % para *M. microphthalma* y 1.8 % para *M. rostrata*, todas ellas infestadas por *Anuropodione carolinensis* en diferentes meses del año en el Cañon Norfolk.

Tsakamoto (1981) registró en *Hippolyte curacaoensis*, índices de parasitismo por *Bopyrina ocellata* entre 0.1 y 4.6 % para colectas de 826 y 1460 hospederos en las costas de Brasil. Para *Bopyrella calmani* Sassaman *et al.* (1984) registraron índices de infestación sobre *Synalpheus lockingtoni* entre 6.3 y 26.7 % en la Bahía de Monterey en muestras de 16 y 52 individuos; y Stuardo *et al.* (1986a) señalan índices de prevalencia de 20 % para jóvenes y de solo un 10 % para especímenes adultos de *Callinasa uncinata* parasitados por *Pseudione brattstroemi* en las costas chilenas.

Entre los camarones peneidos la situación no es muy diferente a otros grupos de decápodos parasitados, si bien la literatura es más escasa. En este grupo de hospederos son interesantes las observaciones de Ahmed (1978) sobre el parasitismo de *Epipenaeon qadrii* en *Parapenaeopsis stylifera* en aguas pakistaníes, donde los índices alcanzados son de 21.35 %. Por otra parte también se registran valores de infestación de *E. ingens* sobre *Penaeus merguensis* en aguas del Golfo de Carpentaria tan bajos como 1.0 % (Owens, 1983) no obstante que Owens y Glazebrook (1985), en un estudio posterior en la misma área, registraron porcentajes de infestación por la misma especie de parásito de 84 % sobre *Penaeus semisulcatus*.

Similarmente Mathews *et al.* (1988) observaron que la infestación de *P. semisulcatus* por *E. elegans* fueron comunes en aguas kuwaitíes e infirieron que estas infestaciones pueden ser características de ciertas áreas y épocas del año. Los valores medios de infestación registrados por estos autores varían entre 37.3 % para abril y mayo, a sólo 2.2 % para el resto del año. Para *P. pandalicola* Morris (1948) encontró en aguas cercanas a Maryland, E.U., porcentajes de infestación sobre *P. vulgaris* no mayores de 0.5 y 0.9 % en lotes de 2543 y 13500 hospederos

respectivamente, siendo el número de hospederos del presente estudio muy parecido al segundo valor mencionado por Morris, pero los porcentajes de infestación mencionados por este autor solo comparables a los valores más bajos de este estudio.

Los índices de infestación más altos que se registran en la literatura son los de Beck (1979) en colectas realizadas en el Río Wakulla, E.U.A., en referencia al parasitismo de *P. pandalicola* sobre *P. paludosus*; este intervalo varió entre 87.5 % para junio hasta 100 % en otros meses con una media de 97.2 % en colectas de 50 y 100 organismos, aunque Beck (1980b) reconoció también la gran variación estacional en la frecuencia de parasitismo y en los tipos de ambiente donde se colectaron los parásitos.

En *Palaemonetes argentinus* Schudt y Damborenea (1989) registraron índices de prevalencia de *P. oviformis* hasta de 24 %, pero al igual que algunos de los autores mencionados, reconocieron fluctuaciones "extremas" durante la transición primavera-verano. De acuerdo a estos autores la prevalencia por sexo y talla de los hospederos no es uniforme para cada clase de edad, siendo particularmente notable el sesgo que se presenta en los machos de mayor talla.

Otro caso de parasitismo en la familia Palaemonidae es el de *Palaemon ritteri*, para el que Campos y Campos (1989) mencionaron una intensidad de infección dado por *P. pandalicola* entre 14.9 y 17.7 % en una muestra de 930 especímenes analizados.

Carvalho (1942) hace referencia a la infestación de *P. floridensis* sobre una especie no determinada de palemónido en la Isla Porchat, Brasil, señalando una incidencia de sólo 1 %.

Sobre *Macrobrachium ohione* Truesdale y Mermilliod (1977) registraron prevalencias de infestación por *P. bithynis* de 3 %, índice que se mantuvo similar durante todo el año aunque el número analizado por estos autores fue de sólo 115 organismos.

El trabajo publicado más recientemente sobre el tema es el de Odinetz Collart (1990), quien analizó la relación entre *P. bithynis* y su hospedero *M. amazonicum*; los índices de infestación registrados por este autor oscilaron entre 1.6 y 54.5 % de la población analizada (9833 individuos), pero los porcentajes de infestación variaron también a través del año en forma similar entre las áreas estudiadas (Cameta y Acaripucu, noreste de Brasil).

El antecedente inmediato en el área de estudio es el de Guzmán y Román (1983), quienes realizaron observaciones sobre la relación hospedero-parásito entre *P. pacificensis* y *M. tenellum* en las costas de Guerrero y Michoacán, observando índices de infestación del parásito entre 2.3 y 27.6 % sobre muestras variables de hospederos, siendo proporcionalmente más bajos con relación a los del presente estudio.

Tomando en consideración que los valores porcentuales del presente estudio, en términos generales están de acuerdo con los reportados en la literatura, es posible hacer algunas observaciones al respecto.

Si se toma en cuenta el tipo de ambiente en que se desarrollan los bopíridos, es necesario considerar si las especies hospederas tratadas son de ambientes marino, salobre o dulceacuícola.

Para el primer caso es necesario asumir que las fases larvales tendrán mayores dificultades para encontrar al hospedero definitivo dadas las características propias de ese ambiente. Es probable que a esto se deba que algunos autores no hayan tenido éxito en encontrar estos estadios en sus colectas, con excepción de Owens y Rothlisberg (1991), quienes colectaron una elevada cantidad de larvas *cryptoniscus* mediante bombeo de aguas oceánicas. Para el caso de los peneidos debe considerarse, igualmente, que éstos deben ser infectados en áreas estuarinas antes de su migración al mar (Owens, 1983) y no necesariamente en ambiente marino.

También es importante tener presente la sensibilidad de las especies a la infección parasitaria puesto que no todas ellas son susceptibles de permitir un alto grado de infestación, lo cual sucede con los peneidos en aguas del norte de Australia donde, como señalan Owens y Glazebrook (1985), *Penaeus semisulcatus* es fuertemente infestado por bopíridos mientras que sus parientes genéticamente más cercanos, *P. monodon* y *P. esculentus*, pueden no estar parasitados ó raramente ser infectados.

Otro aspecto a considerar en relación con los porcentajes señalados en la literatura es el número de hospederos analizados, ya que en algunos casos los muestreos son notablemente bajos dando como resultado que los porcentajes de infestación aparezcan relativamente altos; en poblaciones o muestras de hospederos poco abundantes se pueden calcular niveles muy diferentes de los verdaderos porcentajes del parásito en las poblaciones (Anderson y Gordon, 1982), dando una idea errónea de los índices de parasitismo.

El número de individuos analizados en el presente estudio fue relativamente elevado y permite dar una idea aproximada del estado de la población parásita durante el período de colectas, aunque los porcentajes de infestación variaron de acuerdo a las épocas del año y condiciones ambientales, sin olvidar las características específicas de las poblaciones de hospederos y parásitos.

Los porcentajes de infestación de *P. pacificensis* no son comparables con parásitos como *Hemiarthus abdominalis*, *Aporobopyrus curtatus*, *Anuropodione* spp., ni *Pseudione brattstroemi*, entre otros, debido a que el ambiente que habitan dichas especies es marino, aunque Campos y Campos (1989) registraron porcentajes de infestación de *P. pandalicola* sobre *P. ritteri* provenientes de ese medio muy similares a los de este estudio.

Los altos índices de infestación por *P. pandalicola* sobre *P. paludosus* que Beck (1979) estudió se debieron, como él mismo señala, a los volúmenes de agua extremadamente bajos que provocó la sequía de 1977 en su área de estudio, dando como resultado la concentración de los camarones en pequeños volúmenes de agua y reconoció al mismo tiempo, que los índices de infestación por *P. pandalicola* usualmente no son tan altos en la población hospedera.

El intervalo anual de infestación de *P. pacificensis* sobre *M. tenellum* del presente estudio es comparable al señalado por Odinetz-Collart (1990) para *M. amazonicum* no sólo por tratarse de un hospedero congénérico, sino también por el número de hospederos analizados por dicho autor, mientras que los porcentajes de infestación de *P. pandalicola* sobre *P. paludosus* registrados por Beck (1979) se refieren a números de hospederos comparativamente más bajos.

El promedio anual de parasitismo en este estudio (17 %), sólo es similar al considerado por Campos y Campos (1989) para *P. ritteri* (17.7 %), pero diferente de los porcentajes estudiados por Truesdale y Mermilliod (1977) para *M. ohione* (3 %), si bien el número de hospederos analizados también fueron diferentes. Es de considerarse que los índices de parasitismo registrados por los diferentes autores (anexo III), serán significativos para las poblaciones de hospederos sólo si éstos influyen de manera drástica sobre la sobrevivencia de las poblaciones infectadas, pues de no ser así, podrían considerarse en equilibrio; es decir, como elementos inocuos a la población hospedera.

Por otra parte es también notoria la gran variación observada entre los porcentajes de infestación en relación a las diferentes épocas del año, lo que indudablemente se encuentra relacionado con las condiciones ecológicas de las localidades en estudio. Para el presente caso los mayores porcentajes de infestación se observaron durante los meses de estiaje; es decir, durante el período comprendido entre enero y junio, tal como ya había sido observado por Guzmán y Román (1983).

Es necesario señalar que durante este período la Laguna Coyuca presenta condiciones mas favorables para las colectas que en la época de lluvias debido, entre otros factores, a que algunas áreas de la ribera se encuentran pobladas por manchones de pastos y carrizos donde es mas accesible la colecta de langostinos preadultos y jóvenes al concentrarse en estas áreas.

Durante los meses restantes las condiciones hidrológicas lagunares son diferentes debido a la presencia de las lluvias, lo cual se traduce en mayor dificultad para las colectas sin quedar descartadas durante esta época, posibles migraciones locales de las cohortes de tallas mayores, como han sugerido previamente Román (1979) y Beck (1979) en las respectivas áreas de colecta.

La ausencia de hospederos parasitados de tallas mayores en el presente estudio, está relacionada con la extracción que sufre la población de langostinos de tallas mayores con fines comerciales en el área, ya que *M. tenellum* es una de las especies de langostinos comerciales que sostiene una pesquería regional que si bien es de tipo artesanal, se extraen cantidades importantes durante algunas épocas del año (Cabrera, *et al.*, 1977; Román, 1979; Villalobos *et al.*, 1982; Guzmán, 1987); pero por otra parte, debido a que el arte de pesca utilizado en la mayoría de las colectas fue la red de cuchara en áreas poco profundas de la laguna, mientras que las cohortes de mayores tallas se encuentran en aguas mas profundas y son colectadas por los pescadores con atarraya camaronera.

Anderson y Gordon (1982) sugirieron que la declinación de las clases mas grandes de hospederos parasitados es evidencia de la mortalidad inducida por la infección parasitaria, aunque la abundancia media y el grado de dispersión de los parásitos declina en forma natural en las clases de edad mas viejas.

COMPOSICIÓN MENSUAL DE LA POBLACIÓN PARÁSITA

La longitud de las hembras de *Probopyrus pandalicola* y *P. oviformis* está relacionada con la longitud del hospedero definitivo (Beck, 1980b; Schuldt y Damborenea, 1989), y la estructura poblacional puede ser discernida de las distribuciones de frecuencia longitud.

Los resultados del presente estudio concuerdan con los obtenidos por Beck (1980b), quien observó los mayores porcentajes de hembras parásitas en las clases de 2.0 a 2.9 mm de longitud total y porcentajes menores en las tallas más grandes; mientras que Schuldt y Damborenea (1989) observaron que la tasa de infección no es uniforme para cada clase de edad.

DISTRIBUCIÓN DE LOS PARÁSITOS SOBRE LOS HOSPEDEROS

Los estudios de asociación interespecífica tienen gran valor potencial para la detección de fenómenos ecológicos crípticos como la similitud de requerimientos de hábitat entre las especies, pero debe reconocerse que tales interacciones pueden ocurrir en ausencia de cualquier asociación espacial o temporal; sin embargo, la aplicabilidad de los análisis de correlación a este problema están severamente limitados por la naturaleza espacial no al azar de las distribuciones comúnmente observadas en las poblaciones de organismos (Cole, 1949).

Un patrón de distribución contagiosa o agrupada puede verse donde los hábitats no son uniformes y los individuos pueden concentrarse en terrenos apropiados, o donde las interacciones entre los individuos pueden retener organismos juntos aunque el hábitat sea uniforme (Schmid y Robinson Jr., 1972).

Uno de los aspectos importantes en la relación hospedero-parásito es la carga que los primeros pueden soportar, ya que el intervalo de mortalidad inducido por el parásito puede incrementarse lineal o exponencialmente con el número de parásitos que cargan (Anderson y May, 1978; Anderson, 1978). Este factor es de importancia porque dependiendo de la carga que soporte el hospedero dependerá su sobrevivencia y permanencia en la comunidad.

En los casos en que las agrupaciones de parásitos son elevadas, es necesario asumir que las especies parásitas son capaces de multiplicarse y mantener la cohesión entre los miembros de su especie sin detrimento de las mismas, infectando una alta proporción de la población hospedera; y que la cantidad de nacimiento y muerte de los organismos infectados son alterados por el número de parásitos que cargan.

En el modelo básico de Anderson y May (1978) los autores asumen que la razón de mortalidad del hospedero inducida por los parásitos es linealmente proporcional al número de unidades que cargan, de donde es importante conocer el número de éstos en la población muestreada.

Los resultados de la distribución de *P. pacificensis* sobre *M. tenellum* de este estudio señalan que los índices de agregación abarcan un número muy reducido de parásitos por hospedero (Tablas 10 y 11), a diferencia de otras especies donde el número de parásitos sobre el hospedero puede ser elevado.

Del análisis anterior se desprende que *P. pacificensis* se distribuye siguiendo un modelo de agregación subdispersa, donde los parásitos están más uniformemente distribuidos sobre los hospederos que si fueran al azar (Anderson y May, 1978; Anderson y Gordon, 1982), y todos cargan un mismo número de parásitos sea una hembra solitaria o una pareja sexual, lo que

conuerda con los resultados de Beck (1979) y Van Wyk (1982) para la relación hospedero-parásito, mientras que Campos y Campos (1989) definieron una distribución aleatoria entre *P. pandalicola* y *P. ritteri*.

En la relación *M. tenellum*- *P. pacificensis*, es suficiente la presencia de la hembra parásita en sentido de la distribución, puesto que como ha sido demostrado por Walker (1977), ésta se alimenta directamente del hospedero definitivo succionando la hemolinfa por medio del estilite bucal, mientras que el macho se nutre relativamente poco, y cuando lo hace, obtiene sus nutrientes directamente de la hembra, razón por la que Owens (1983) los considera hiperparásitos; pero las interacciones de este tipo con la hembra deben considerarse primordialmente de tipo sexual.

Entre los artrópodos se presentan algunos casos de elusión del hiperparasitismo siguiendo mecanismos específicos; como ejemplos pueden citarse *Pseudeucoila bochei* (Hymenoptera) sobre *Drosophila melanogaster* (Diptera), en que un parásito deposita solamente un huevecillo por hospedero (Bakker *et al.*, 1967; 1972); el caso de *Colliria calcitrator* sobre *Cephus pygmaeus* donde el parásito puede depositar mas de un huevecillo por hospedero pero los parásitos supernumerarios son eliminados posteriormente; así como el caso de *Trichogramma* spp. (Salt, 1932; 1934) y de *Stenobracon deesae*, parásito de algunos lepidópteros excavadores de gramíneas (Narayanan y Chaudhuri, 1954), donde es claro que estas especies pueden discriminar entre hospederos parasitados y no parasitados (Bakker *et al.*, 1967). Este fenómeno de elusión muestra que muchas especies de parásitos solitarios frecuentemente evitan el hiperparasitismo de manera considerable (Rogers, 1975) a través de diversos mecanismos entre los que se encuentran secreciones hormonales que según Mitchel (1965), Esch *et al.* (1977: *vide* Beck, 1979), Beck (1979) y Campos y Campos (1989), es benéfico para los hospederos en diversos aspectos.

Probopyrus pacificensis presenta una situación parecida a los casos anteriores dado que nunca se encontró mas de un parásito por hospedero, aunque durante octubre y noviembre se observaron hospederos infestados hasta con tres larvas del parásito, pero éstas asociaciones fueron poco frecuentes y deben ser consideradas eventuales; esta situación es similar a los resultados de Allen (1966) sobre *H. abdominalis*, aunque Beck (1979) observó ejemplares de *P. paludosus* con doble infección, pero la gran mayoría cargaba solo un solo parásito hembra.

Infecciones dobles y múltiples son conocidas de otros epicarídeos mientras que las infecciones dobles en hospederos de Entonícidos hembras son más comunes, aunque usualmente sólo una de las dos se desarrolla hasta la madurez mientras que las otras son inhibidas en su desarrollo (Kuris, 1971: *vide* Beck, 1979); en Dajidos el 6.8 % de los hospederos parasitados presentaron doble infección y en cada caso una hembra fue mas grande y estuvo en estado ovígero mientras que las otras fueron pequeñas y sexualmente inmaduras (Field, 1969).

El pequeño número de dobles infecciones en *P. paludosus* en los casos registrados por Beck (1979), parecen deberse a un modo de competencia intraespecífica, pues la presencia de parásitos sobre un camarón hospedero indica que dos parásitos no causan directamente la muerte, sino que es posible que las infecciones dobles interfieran mecánicamente con la respiración en ambas cámaras branquiales cuando son bilaterales lo cual, además de disminuir el oxígeno disponible para la respiración, podría facilitar que el hospedero sea mas fácilmente depredado; consecuentemente, las

dobles infecciones en las poblaciones naturales son mas raras que las infecciones simples (Beck, 1979).

El caso de dobles infestaciones de *P. pandalicola* en un mismo hospedero mencionadas por Truesdale y Mermilliod (1977) y Beck (1979) pudieron deberse a infestaciones simultáneas de dos larvas *cryptoniscus*.

Probopyrus pacificensis se comporta parcialmente como un parasitoide en sentido de Kuris (1974), dado que las larvas infectivas atacan solamente los estados inmaduros del hospedero y los adultos de éstos son casi invulnerables a las infecciones parasitarias; sin embargo, Murdoch *et al.* (1987) afirman que las clases invulnerables parecen ser mas bien raras entre los invertebrados de aguas dulces, de lo que parece haber suficiente evidencia (Lewis y Windsor, 1979; Schuldt y Damborenea, 1989).

PREFERENCIA HACIA EL SEXO Y TALLA DE LOS HOSPEDEROS

En la literatura no existe un acuerdo generalizado de la preferencia de los parásitos sobre el sexo de los hospederos, por lo que el aspecto del ectoparasitismo en artrópodos no es aún muy claro (Nelson *et al.*, 1975). De acuerdo a observaciones de este estudio las larvas de boptridos no se ubican indistintamente sobre machos y hembras como tampoco en cualquier talla del hospedero, aunque las tallas de los organismos parasitados presenten una importante sobreposición (Fig. 6).

Mientras que algunos autores han observado un mayor grado de parasitismo en hembras que en machos (Morris, 1948; Truesdale y Mermilliod, 1977; Beck, 1979), otros lo han observado mas en machos que en hembras (Ahmed, 1978; Burse, 1978; Lewis y Windsor, 1979; Campos y Campos, 1989), sólo en machos (Nelson *et al.*, 1975), o sólo en hembras (Allen, 1966; Szidat, 1977). En otros estudios se ha encontrado una distribución de parásitos mas balanceada sobre el sexo de los hospederos (Owens y Glazebrook, 1985; Mathews *et al.*, 1988), no encontrando diferencias significativas entre la infestación de machos y hembras, aunque Nelson *et al.* (1975) sostienen que el número de parásitos generalmente difiere significativamente con el sexo del hospedero.

Schuldt y Damborenea (1989) observaron que las larvas *cryptoniscus* manifiestan preferencia hacia los camarones adultos en general y del sexo femenino en particular, y relacionaron este hecho con una mayor longevidad de las hembras y por lo tanto, con la oportunidad de un período de vida mas largo para sí.

Cuando se analizan las proporciones de infestación de machos y hembras de diferentes grupos de decápodos, se observa que éstas son muy variables y en algunos casos dependen de la época del año.

Para el caso de *Munida iris* Lewis y Windsor (1979) observaron una mayor incidencia de infestación en machos durante enero, septiembre y noviembre, pero también reconocieron que esto no necesariamente es un indicio de la preferencia sexual del parásito hacia los hospederos, aunque el

número de machos parasitados en la muestra total fue significativamente más numerosa que el de las hembras parasitadas en las capturas mensuales.

Para los hipolítidos *Spirontocaris* sp. y *Eualus* sp. el parásito se encontró solamente sobre hembras y en el caso de un total de 93 ejemplares de *Pandalus montagui*, 72 fueron hembras, 14 transicionales y solamente 7 machos estuvieron infectados con el parásito (Allen, 1966). Ahmed (1978), Owens y Glazebrook (1985) y Mathews *et al.* (1988) llegaron a conclusiones similares entre sí para las parejas *Parapenaeopsis stylifera-Epipenaeon quadrii*, *Penaeus semisulcatus-Epipenaeon ingens* y *P. semisulcatus-Epipenaeon elegans*, respectivamente, al no encontrar diferencias significativas en la selección hacia alguno de los sexos, mientras que reconocieron preferencias relacionadas con las épocas del año y la talla de los hospederos, como lo señalaron también Beck (1979) y Schuldt y Damborenea (1989) para *P. paludosus-P. pandalicola* y *P. argentinus-P. oviformis*, respectivamente.

Al tratar las correspondientes especies de *Palaemonetes* Morris (1948), Szidat (1977) y Beck (1979); y de *Macrobrachium* (Truesdale y Mermilliod, 1977 y este estudio), hay coincidencia en que existe la tendencia de los parásitos a ubicarse con mayor frecuencia sobre hembras que sobre machos. Esta preferencia está relacionada con la mayor longevidad de las hembras hospederas como fue señalado por Beck y Cowell (1976: *vide* Beck, 1979), y por Schuldt y Damborenea (1989) para *P. paludosus* y *P. argentinus*, respectivamente, aunque quizá este no sea el único factor que interviene en tales preferencias.

UBICACIÓN DEL PARÁSITO (DEXTRAL O SINISTRAL)

La presencia de una especie en un lugar particular puede ser dependiente del condicionamiento previo del habitat por una especie primaria (Cole, 1949). La distribución de los ectoparásitos sobre un animal parece estar dictada por los requerimientos de un microhábitat adecuado en el cual completar su ciclo de vida; los patrones de distribución indudablemente son el resultado de una larga asociación entre los parásitos y sus hospederos, lo cual ha permitido la sobrevivencia de ambos organismos (Nelson *et al.*, 1975).

La ubicación y posición de *P. pacificensis* sobre sus hospederos es exitosa porque permite que su estilete bucal esté dirigido hacia el branquiosteguito del hospedero asegurándose así la alimentación.

Similarmente, su ubicación bajo el branquiostegito asegura que cuando el parásito y el hospedero incrementan su tamaño el primero es protegido al formarse un abultamiento en el caparazón del hospedero no permitiendo ser fácilmente dislocado. La ubicación del parásito sobre el lado derecho o el izquierdo del hospedero no ha sido explicado en la literatura por lo que los investigadores no difieren mucho en sus observaciones. Cordero (1937) observó en una muestra de 25 parásitos que 10 se ubicaron en el lado derecho y 15 sobre el lado izquierdo de los hospederos; en una muestra de 14 ejemplares de *M. iris* parasitados por *Munidon irritans*, Burse (1978) observó ocho sobre el lado derecho y seis sobre el izquierdo; Markham (1974a) encontró diferencias significativas entre la ubicación izquierda (tres) y derecha (13) en una muestra de *Pagurus* sp. infectados por *Pseudione giardi*; y en *Asymmetrione clibanari* y *Bopyrissa wolffi*, parásitas de diogénidos y pagúridos

respectivamente (Markham, 1986), las cuales se encuentran sólo en el lado izquierdo o en el derecho de sus hospederos debido a la asimetría de estos grupos.

La carencia de diferencias significativas en la ubicación izquierda o derecha del parásito en la mayoría de los casos, ha sido publicada para diferentes grupos de decápodos como los galateidos (Lewis y Windsor, 1979), porcalánidos (Campos-González y Campoy-Favela, 1988), hipólitidos (Markham, 1977), alféidos (Bourdon y Markham, 1980), peneidos (Ahmed, 1978; Owens y Glazebrook, 1985; Mathews *et al.*, 1988) y palemónidos (Morris, 1948; Szidat, 1977; Truesdale y Mermilliod, 1977; Beck, 1980a; Guzmán y Román, 1983; Schuldt y Damborenea, 1989; Campos y Campos, 1989; y Odinetz-Collart, 1990).

Las observaciones de Markham (1986) sobre la posición exclusivamente sobre el lado derecho ó el izquierdo en los casos mencionados aunque aislados son interesantes, y si bien es difícil encontrar una explicación adecuada a esta particularidad, el hecho bien podría estar relacionado con el tipo de hospederos a los que parasitan; es decir, sobre organismos asimétricos, sin pasar por alto que los boplrídos han ensayado a lo largo del proceso evolutivo diversos sitios de ubicación sobre los hospederos (Shiino, 1965), siendo su posición actual el resultado de este proceso.

En el presente estudio se observó que la relación izquierda-derecha osciló entre valores de 0.7:1.1, y aunque el número de hospederos con parásitos varió en un intervalo entre 45 y 326 por mes, el valor de las diferencias fue mínimo.

En estudios previos realizados por Guzmán y Román (1983) sobre *M. tenellum-P. pacificensis*, se aplicaron pruebas estadísticas con datos del área costera de Guerrero para determinar si la presencia del parásito sobre el lado izquierdo o derecho del hospedero tenía algún patrón definido; para el análisis global de machos y hembras juntos los resultados no fueron claros debido a que la muestra fue también muy heterogénea. Mediante una prueba de Xi cuadrada se analizaron por separado machos y hembras y se encontró que la relación izquierda/derecha se acercó mas a la razón de 1:1 en los machos que en las hembras a un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

La razón izquierda-derecha observada en el presente estudio, no es muy diferente en la mayoría de las colectas ni en la muestra tratada para el efecto (1446 individuos), como tampoco se encontraron diferencias significativas entre la ubicación del lado izquierdo o derecho de la muestra, lo que concuerda con los resultados registrados por Truesdale y Mermilliod (1977) para el binomio *M. ohione-P. bithynis*, y con los señalados para la mayoría de los grupos de decápodos mencionados en páginas precedentes.

EFFECTOS DE LOS PARÁSITOS SOBRE INDIVIDUOS Y POBLACIÓN

Los efectos que los crustáceos boplrídos causan a sus hospederos ha sido uno de los aspectos mas socorridos de las investigaciones sobre el tema, por lo que existe abundante información al respecto; en 1978 Bursey hizo referencia a la existencia de cuando menos cien publicaciones sobre los efectos de los boplrídos pero es probable que este número haya sido ya duplicado.

En la literatura se registran efectos que van desde cambios en las estructuras morfológicas hasta la minimización del crecimiento e inhibición de la reproducción en las especies hospederas, con una amplia combinación de variables.

Reinhard (1956) y Baudoin (1975) clasificaron los efectos de los parásitos sobre la acción de los órganos internos del hospedero, secreciones internas, viabilidad, crecimiento, conducta, reproducción y reversión sexual y aunque se han agregado a la lista otros efectos, la castración por parásitos es aún uno de los temas más tratados en publicaciones recientes desde las observaciones pioneras de Giard (1887), siendo la excepción de este efecto las fases larvales de los boptridos en posición intracuticular (Schuldt y Damborenea, 1989).

Las observaciones realizadas en el laboratorio sobre la carga de parásitos del hospedero, lleva a concluir que ello parece no afectarles en las reacciones primarias de escape, alimentación y territorialidad, lo que concuerda con las observaciones de Morris (1948) y Anderson (1977) sobre *P. vulgaris* y *P. pugio*, respectivamente.

Lo más conspicuo e inmediato en los individuos parasitados es el abultamiento que los parásitos adultos provocan en los camarones hospederos sobre la región branquial, especialmente cuando éstos han alcanzado su máximo desarrollo, lo que fue observado por Bursey (1978) en *M. iris*, por VanArman y Smith (1970) en *Hippolytina wurdemanni*, por Owens y Glazebrook (1985) sobre peneidos, y por McVey y Moore (1983) para *M. rosenbergii*; esto provoca una atrofia de las branquias debido a la presión ejercida por el parásito y un constante contacto del cono bucal del parásito con las membranas cuticulares del branquiosteguito (Bursey, 1978); además, un análisis detallado de las branquias indica una menor superficie debido a la presión que reciben de parte del parásito lo que disminuye la posibilidad de una oxigenación adecuada incidiendo sobre el metabolismo y crecimiento de los hospederos; la disminución en la toma de oxígeno no es el único factor responsable del metabolismo sino que están implícitos otros elementos endógenos como el nivel de actividad y el estado de desarrollo del organismo, así como factores exógenos como la temperatura, niveles respiratorios y la salinidad del medio (Anderson 1975a).

Este mismo autor observó que son necesarios valores más altos de oxígeno para los individuos adultos que para las fases larvales de vida libre del parásito, y que el metabolismo de los hospederos parasitados disminuye con el incremento en talla de sus parásitos (Anderson, 1975b).

Walker (1977) calculó que una hembra parásita madura puede ingerir diariamente el equivalente de su propio peso en hemolinfa provocando una pérdida sustancial de volumen en el hospedero y el boptrido una considerable ganancia en biomasa.

Las observaciones del presente estudio concuerdan con la idea de Anderson (1975b) en el sentido de que los organismos parasitados tienen un menor grado de crecimiento que los no parasitados, puesto que los langostinos infectados tuvieron un desarrollo menor durante el mismo tiempo en el laboratorio en igualdad de condiciones fisicoquímicas, aunque el efecto del parasitismo sobre el crecimiento puede ser variable a través del año (Anderson, 1977). El término "crecimiento" como efecto del parasitismo, es un aspecto sobre el cual generalmente tampoco existe acuerdo, tal como sucede con otros efectos del parasitismo en boptridos; algunos autores como Sassaman *et al.* (1984), Abu Hakima (1984: *vide* Mathews *et al.*, 1988) y Schuldt y Damborenea (1989), han

observado un crecimiento y una mayor biomasa en lotes de individuos parasitados de *Bopyrissa calmani*, *Penaeus semisulcatus* y *Palaemonetes argentinus*, respectivamente, efecto que también ha sido observado en insectos (Salt, 1927, 1931), moluscos (Rothschild, 1936, 1941), Koie (1968: *vide* Kuris, 1974) y en algunas especies vegetales (Clay, 1991).

En otros trabajos (Truesdale y Mermilliod, 1977; Anderson, 1983), así como en el presente estudio, se observó un crecimiento retardado en la longitud total de los organismos parasitados, si bien este no es el único efecto sobre el desarrollo sino que también se manifiesta sobre las estructuras externas promoviendo o inhibiendo el crecimiento en peneidos y palaemónidos, de acuerdo a observaciones de Morris (1948), Baudoin (1975), Ahmed (1978), Beck (1980b) y Mathews *et al.* (1988).

El crecimiento o inhibición en los individuos parasitados no se da como un evento aislado sino que interviene una serie de factores donde se conjuntan elementos hormonales, conductuales, fisiológicos y ambientales, entre otros, que permiten que dichos cambios sean expresados a nivel individual y poblacional.

Además, entre los efectos del parasitismo relacionados con la reproducción en decápodos están los órganos internos (Giard, 1887; Allen, 1966; Walker, 1977; Mathews *et al.*, 1988). La infestación por epicarideos, como regla general, tiende hacia la supresión o involución de las gónadas de la hembra hospedera y en menor grado de las gónadas de los machos (Reinhard, 1956). Estos efectos se reflejan en una serie de expresiones anormales que están dadas por una inhibición o disminución del tamaño de ovarios o testículos (Allen, 1966; Walker, 1977; Mathews *et al.*, 1988), aunque en algunos casos la reducción de la fecundidad también está sujeta al número de parásitos que carga el hospedero (Anderson, 1976).

Allen (1966) observó que la presencia de *Hemithrus abdominalis* sobre *Spirontocaris* sp. y *Eualus* sp. impide que los ovarios lleguen a madurar; pero también observó que esta maduración puede ser parcial ya que aunque hubo un considerable retardo de la maduración de *Pandalus montagui*, en otros casos se encontraron pequeñas cantidades de huevecillos unidos a los pleópodos de las hembras parasitadas de esta especie.

Ahmed (1978) y Mathews *et al.* (1988) concuerdan en que los camarones peneidos parasitados mostraron que la reproducción es totalmente inhibida en ambos sexos mediante la supresión de la gonadogénesis; a diferencia de estas observaciones los parásitos tienden en general a retardar pero no a inhibir completamente la reproducción del hospedero (May y Anderson, 1978). Este criterio es compartido por Pike (1960), Truesdale y Mermilliod (1977), Campos-González y Campoy-Favela (1988), Campos y Campos (1989) y Fransen (1989) entre otros, quienes han observado hembras adultas de decápodos infectadas por boptridos con huevecillos en sus pleópodos, ó hembras ovígeras con larvas *cryptoniscus* implantadas (Beck, 1980b), lo cual apoya la tesis de May y Anderson (1978) en el sentido de que la fecundidad depende no del número de parásitos presentes sobre el hospedero, aunque en el presente trabajo no se observaron hembras parasitadas con huevecillos en sus pleópodos ni evidencias de ovogénesis en ningún momento.

Otros autores como Morris (1948) y (Beck, 1980b), con base en observaciones de campo, estiman que la supresión ó la disminución de la gonadogénesis tiene efectos no solamente sobre la

esterilización de los organismos parasitados, sino que también se presentan caracteres femeninos en los machos, que se expresan en las estructuras sexuales secundarias, aunque dichos cambios pueden no ser tan marcados (Pike, 1953). Walker (1977), por su parte, encontró que la supresión avanzada de la gonadogénesis en los hospederos es dada por la pérdida continua de hemolinfa que sufren los hospederos en contacto constante con el parásito, sin embargo, también es probable que dichos efectos sean parciales cuando la extracción no sea excesiva, o cuando el parásito tenga poco tiempo de implantación en el hospedero correspondiente.

Como quiera que sea, es obvio que la presencia de un parásito sobre un hospedero provoca en éste modificaciones que no tienen los organismos libres de parásitos. Estas pueden ser cualquiera de las formas citadas anteriormente por los diversos autores que han tratado el tema, incluyendo todos los efectos en sus diversas combinaciones.

Entre los aspectos mas sobresalientes se encuentran los que están relacionados con la esterilización o castración por parásitos, que de una u otra forma se produce en los especímenes infectados. Giard (1887) fue uno de los primeros en observar este fenómeno sobre paguridos infectados con *Phryxus* sp.; a partir de él muchos han sido los autores que han tratado el tema en diversas épocas y grupos tanto animales (Reinhard, 1956; Hartnoll, 1967; Overstreet, 1973; Baudoin, 1975); como vegetales (Clay, 1991).

Esterilización individual causada por *P. pacificensis* fue observada por Guzmán y Román (1983), Schuldt y Damborenea (1989) y Odinetz-Collart (1989) en *Macrobrachium* y *Palaemonetes* spp., respectivamente; esta esterilización o castración puede ser parcial sobre *Galathea squamifera* como registraron Pike (1960) y Bursey (1978) en *Munida* sp.; ó total, como señalan la mayoría de los autores.

La esterilización individual, en todo caso, tiene efectos sumatorios que se traducen en una castración y muerte a nivel de población (Crofton, 1971), como también fue observado por Beck (1979) en el Rio St. Marks, en el sur de los Estados Unidos de Norteamérica.

En la mayoría de las asociaciones hospedero-parásito parece ser la muerte del hospedero mas que el aspecto reproductivo, el resultado de la infección parasitaria, aunque muchos otros parásitos disminuyen la capacidad reproductiva de sus hospederos y en ciertos casos, ocurre la castración parasítica completa (Anderson y May, 1978).

Finalmente las especies hospederas de importancia económica como los langostinos del género *Macrobrachium* y los camarones peneidos, tienen menos posibilidades de comercialización cuando existe la presencia del parásito sobre sus branquias debido al bajo peso y tallas reducidas; así como poca participación en la conservación de las poblaciones de su especie.

ADAPTACIONES A LA VIDA PARÁSITA

Las adaptaciones de los bopíridos han variado paralelamente al proceso evolutivo de sus hospederos. Mientras que en éstos se presentan formas que varían de acuerdo a los diferentes

ambientes acuáticos y gradientes de salinidad, los parásitos se han adaptado a sus hospederos tanto en éste como en otros aspectos, si bien parece ser que la forma de vida parásita es una de las más extendidas en el reino animal (Anderson y May, 1982).

La mayoría de los parásitos muestran cambios rápidos después de su penetración ó implantación en el hospedero; los parásitos específicos crecen y en la mayoría de los casos también se diferencian a nivel de células y órganos (Read, 1981). Claramente hay modificaciones del metabolismo pero la información sobre los cambios fisiológicos de los parásitos durante su vida temprana en un hospedero es aún insuficiente y fragmentaria; las modificaciones fisiológicas se llevan a efecto muy poco después de la penetración del parásito en el hospedero (Read, 1981).

En la evolución de los bopíridos hembras se han dado diferentes procesos entre los que se observa la degeneración gradual de los órganos que están mejor desarrollados en los isópodos de vida libre, mientras que los parásitos presentan órganos atrofiados a medida que avanzan en su proceso evolutivo. Los pleópodos de las larvas de *P. bithynis* proveen un buen ejemplo de esta situación; en este caso, los pleópodos de las larvas *epicarideum* son unirrámeos mientras que en las otras especies de *Probopyrus* son birrámeos (Dale y Anderson, 1982). Otro aspecto es la fusión de la cabeza con la primera somita torácica y el que las somitas abdominales estén parcialmente fusionadas con las precedentes.

Los bopíridos también han desarrollado un estilete succionador que les permite sustraer hemolinfa de sus hospederos (Walker, 1977). Las hembras parásitas tienen el *labrum* modificado para formar un cono que rodea las delgadas mandíbulas y la primera maxila que penetran la cutícula interna del branquiosteguito, lo que parece ser una ventaja adaptativa para succionar la sangre de esta parte más que de las branquias, ya que la sangre de estos organismos no se diluye en el agua (Burse, 1978; Cressey, 1983).

La radiación de las especies parasitarias ancestrales ha sido fuertemente dirigida por la adaptación evolutiva de los hospederos decápodos. Las adaptaciones al parasitismo han alcanzado un alto grado tanto en el parásito como en el hospedero; en otras ocasiones la especificidad es tan alta que los parásitos sólo pueden desarrollarse en determinados sitios del hospedero. La base de esta especificidad se encuentra en los sistemas genéticos complementarios de hospedero y parásito en el que un gene del sistema del hospedero reacciona específicamente con un gene del sistema del parásito para dar un fenotipo de resistencia o susceptibilidad del hospedero (Stuardo *et al.*, 1986b).

Es aparente que el efecto de esta selección puede solamente ser considerado en el contexto de las poblaciones de parásitos y hospederos existiendo juntos bajo condiciones naturales; el efecto de esta selección es la que determina la evolución posterior de la asociación entre el parásito y sus hospederos (Rogers, 1962).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO *Probopyrus* Y NUEVOS REGISTROS EN MÉXICO

La zoogeografía es una función de la distribución de los ancestros de los organismos pero en el caso particular de los bopíridos, la situación se complica por la necesidad de considerar no solamente la distribución del grupo en estudio sino también la de sus hospederos intermediario y definitivos (Markham, 1986). Según este autor, la especificidad entre los bopíridos raramente es absoluta, pero las especies hospederas apropiadas tanto de copépodos como de decápodos deben estar disponibles de tal manera que su distribución presente y pasada afecte la de sus parásitos, siendo muy claro que la moderna teoría de la tectónica de placas explica muchos de los aspectos de la distribución actual de los bopíridos.

La especificidad de los hospederos está relacionada con la zoogeografía debido a que limita la distribución de los parásitos a ciertos hospederos particulares. Sin embargo, teóricamente, a menor restricción en el tipo de hospederos mayor oportunidad de dispersión de los parásitos (Manter, 1967).

Entre los isópodos parásitos las especies de *Probopyrus* tienen un patrón de distribución poco frecuente (Markham, 1986) en América, que abarca desde Massachusetts, Estados Unidos (Richardson, 1904), hasta la Provincia de Buenos Aires, Argentina (Sizdat, 1977; Schuldt y Damborenea, 1989).

Aunque *Probopyrus* se encuentra ampliamente distribuido en el sureste asiático (Nierstrasz y Brender á Brandis, 1929; Lemos de Castro y Brasil-Lima, 1974), su presencia está mejor documentada en América y muy particularmente para el Atlántico Occidental, donde infecta al menos a diez especies de hospederos (Markham, 1985).

Los límites geográficos tanto de plantas como de animales están en constante cambio en respuesta a las variaciones climáticas y ambientales y cualquier especie puede, en cualquier tiempo, estar experimentando una expansión de ámbito en algunas regiones y una contracción en otras (Pielou, 1973).

Los límites de la distribución del género *Probopyrus* en el Pacífico Oriental son, hacia el norte, el Golfo de California (Campos y Campos, 1989); y hacia el sur, la zona del Canal de Panamá (Richardson, 1912); no obstante, Holthuis (1952) establece los límites de las especies de *Macrobrachium* como uno de los hospederos potenciales de *Probopyrus*, hasta Paíta, Perú. Esta distribución incluye las Provincias Mexicana y Panámica, de acuerdo a las subdivisiones de Briggs (1974).

De Centroamérica se tienen registros del parásito, además de la zona del Canal de Panamá, en la Península de Burica (Markham, 1974b, 1985); Río Escondido, Nicaragua (Richardson, 1905); y El Salvador (Holthuis, 1954).

Para las costas mexicanas del Pacífico la distribución de *Probopyrus* sp. está documentada por Román (1976, 1979, 1983) y Guzmán y Román (1983) para la zona costera de Guerrero; por García (1983) para Sinaloa y por Campos y Campos (1989) para el norte del Golfo de California.

En el Golfo de México y Caribe mexicanos el parásito ha sido registrado en Cuatrotolapan, Ver. (Pearse, 1911); Isla Cerro, Progreso, Yuc., (Pearse, 1936), Río Papaloapan (Rioja, 1948) y Bahía de la Ascensión, Q. Roo., (Chace Jr., 1972), así como en las lagunas de Tamiahua, Alvarado y Términos; costas de Tabasco, y en los ríos Tuxpan, Veracruz, y Tamuín, San Luis Potosí (anexo II). La ocurrencia de *Probopyrus* en el ambiente, está limitado a los patrones de distribución de *A. tonza* como hospedero intermediario y de *Macrobrachium*, *Palaemonetes*, *Palaemon* y *Periclimenes* (Markham, 1986) como hospederos definitivos; y aunque los primeros dos géneros son habitantes comunes de aguas dulces y salobres también se han colectado hospederos infestados por especies de *Probopyrus* en localidades alejadas de las costas como en el Río Papaloapan, Oaxaca, México (Rioja, 1948); río arriba del Mississippi, E.U.A.; y montañas de Filipinas (Markham, 1986); aproximadamente a 300 kilómetros de la desembocadura del Río Toncatins, NE de Brasil (Fig. 7), (Odinetz-Collart, 1990); y sobre el Río Tamuín, San Luis Potosí, México, aproximadamente a 200 kilómetros de su desembocadura en el Golfo de México (Fig. 8).

La distribución del parásito depende de la presencia y dispersión de los hospederos tanto intermediario como definitivos, por lo que la ocurrencia de *M. tenellum*, *M. americanum* y *M. digueti*, así como otras especies de palenónidos presentes en el Pacífico Oriental mencionadas por Holthuis (1952) y Wicksten (1989), parecería asegurar la existencia de los parásitos en el área, pero su presencia al sur del Canal de Panamá sobre la vertiente del Pacífico sigue siendo desconocida aunque "la ausencia de pruebas no es prueba válida de la ausencia" (Sagan, 1984). Markham (1992) por su parte, anota que las especies hospederas pueden aumentar en lo futuro en el Pacífico Oriental mas rápidamente que las especies parásitas mediante colectas mas intensivas.

Simpson (1964) postula que la propagación de los animales de un lugar a otro constituye el fenómeno mas importante de la biogeografía dinámica y que este fenómeno determina cambios faunísticos mas radicales que los producidos por otras causas; toda diferencia en el ambiente, afirma, puede actuar en cierto grado como un obstáculo para la propagación de los animales de un lugar a otro.

La distribución geográfica de *Probopyrus* como género es clara en los ambientes costeros de algunas regiones biogeográficas como las del Atlántico americano, que por otra parte, es la segunda región mas rica del mundo en bopíridos (Markham, 1986) y donde su presencia está bien documentada.

En esta región los géneros *Palaemonetes* y *Macrobrachium* cuentan con una distribución que incluye prácticamente toda la costa americana, por lo que las especies parásitas tienen patrones bien definidos en esta área del mundo más que en otras, si bien algunas especies llegan a ser simpátricas en las regiones biogeográficas de las Américas.

Como ejemplos de esta distribución se tiene a *P. bithynis*, especie que abarca una de las mayores áreas de distribución conocida y su ámbito está registrado desde el Río Mississippi, E.U.A., hasta la

Provincia de Buenos Aires, Argentina, cubriendo una porción de las Provincias Caroliniana, Caribeña y Brasiliana (Fig. 9a).

Probopyrus floridensis se distribuye en la Península de Florida y a lo largo de la Provincia Brasiliana (Fig. 9b); mientras que *P. pandalicola* abarca desde Massachusetts hacia el sur siguiendo la costa este y sur de Estados Unidos, Golfo de México y Caribe (Fig. 9c), incluyendo las Provincias Virginiense y Caroliniana, de acuerdo a las subdivisiones de Cerame-Vivaa y Gray (1966).

Probopyrus palaemoneticola por su parte, se distribuye desde el norte de la costa este de los Estados Unidos, hacia el sur, abarcando la península de Florida y el norte del Golfo de México, hasta la desembocadura del Mississippi (Fig. 9d).

La información publicada y observaciones del autor sobre las especies de *Probopyrus*, permitieron conformar la distribución de las especies del anexo II y figuras 7, 8 y 9, donde se indican las localidades geográficas aproximadas de los registros en el continente americano. En esta distribución se incluyeron las localidades extremas conocidas de *Probopyrus* concluyendo, de acuerdo con Markham (1974b, 1986), que *Probopyrus* es uno de los géneros de bopfridos que ocupa una de las mayores áreas de distribución latitudinal entre los crustáceos.

POTENCIALIDAD DE LOS PARÁSITOS COMO FACTOR EPIZOOTICO

Los bopfridos son parásitos de interés tanto científico como económico debido a que entre sus hospedadores se encuentran especies de importancia comercial como los "langostinos" del género *Macrobrachium* y los camarones de la familia Penaeidae.

En México se encuentran al menos seis especies de langostinos de importancia económica (*M. carcinus*, *M. tenellum*, *M. digueti*, *M. acanthurus*, *M. americanum*, y *M. occidentale*) entre los mencionados por Holthuis (1952), por lo que es importante conocer sus ciclos de vida, ambientes en que habitan y las interacciones con otros organismos de las comunidades a que pertenecen para aprovecharlos de mejor manera.

En localidades donde se llevan al cabo aspectos de cultivo o semicultivo de *Macrobrachium* spp. como los estados de Guerrero y Morelos se presentaron durante la década de los años ochenta, algunos problemas de parasitismo. Al parecer estos casos no fueron severos y la posibilidad de que en el futuro pudiera presentarse una proliferación no controlada de parasitismo por bopfridos es remota, debido a que sería necesario que se dieran algunas condiciones especiales como las siguientes: *primera*, que existieran parásitos maduros que dieran origen a los estadios larvales; *segunda*, que las larvas encontraran condiciones adecuadas para su desarrollo; *tercera*, que en ese ambiente se encontrara presente el hospedero intermediario; y *cuarta*, que en las pozas de cultivo se encontraran disponibles los estados postlarvales o juveniles del hospedero para la implantación definitiva de las larvas *cryptoniscus*.

Dados estos requerimientos ecológicos es improbable el desarrollo de una población parásita severa en condiciones de cultivo, no obstante las particularidades adversas que pudieran prevalecer en las instalaciones.

Es probable que la presencia de los parásitos en las localidades mencionadas se debiera a la introducción involuntaria de larvas *cryptoniscus* implantadas en la región branquial de los langostinos jóvenes, debido a que éstas fueron recolectadas en ambiente natural y trasladadas a las instalaciones para su crecimiento y engorda.

MEDIDAS DE PREVENCIÓN DEL PARASITISMO

Para evitar el parasitismo provocado por *Probopyrus* spp. sobre cualquier especie de langostino en ambientes de cultivo, es recomendable la inspección cuidadosa de las "semillas" o jóvenes a cultivar (Román, 1983). La procedencia de éstos, ya sean producto de cultivo o de poblaciones silvestres, es un factor de suma importancia.

En el último caso existe el riesgo de infestación debido a que los langostinos postlarvales o jóvenes pueden tener implantados los estados larvarios del parásito, los que pueden pasar fácilmente desapercibidos si no se cuenta con la experiencia y el cuidado suficientes para su detección. Anderson (1975b) y Owens y Glazebrook (1985) han sugerido como mecanismos de prevención la remoción manual del parásito, pero este es un método impráctico cuando se trata de volúmenes comerciales como en el caso de los peneidos; mientras que en la literatura existen antecedentes que recomiendan el control de bopíridos mediante el manejo de factores ambientales (Pike, 1960; Anderson, 1974; Román, 1983; Guzmán y Román, 1983).

Pike (1960) observó que los parásitos son eliminados de los hospederos por factores físicos del medio y particularmente por las altas temperaturas; Guzmán y Román (1983) también observaron que la mayor abundancia de parásitos se presentó en localidades con altos problemas de alteración tanto humana como industrial como son el Puerto de Lázaro Cárdenas en el Estado de Michoacán y la Laguna Coyuca donde se realizó el presente estudio. Observaciones similares fueron hechas por Anderson (1974) y Kennedy y Walker (1969) en relación al céstodo *Caryophyllaeus laticeps*.

Beck (1979) observó que los cuerpos de agua confinados como ríos y pozas son más favorables para la infección parasitaria que los sistemas abiertos y profundos, debido a la reducción en la búsqueda del hospedero por el parásito. Una situación similar se presenta durante la época de sequía en la Laguna Coyuca, donde al reducirse el volumen de agua los organismos se concentran en ambientes someros presentándose a su vez, mayores índices de parasitismo que en lugares más abiertos.

Guzmán y Román (1983) hicieron observaciones de campo sobre los efectos de la temperatura, la salinidad, el pH y el oxígeno disuelto sobre las poblaciones de *P. pacificensis* y encontraron que la temperatura y el pH pueden servir como métodos para el control del parásito en sus etapas tempranas.

Aunque el tema del manejo de bopíridos es tanto de interés bioecológico como económico, al menos para "langostinos" y peneidos, son necesarios mas experimentos de laboratorio para aclarar algunas dudas.

Otro aspecto del binomio hospedero-parásito está relacionado con la regulación natural; en este caso Owens y Glazebrook (1985) han mencionado y proponen utilizar el grupo de los liriópsidos como un agente de lucha biológica, ya que estos organismos son considerados como hiperparásitos de los bopíridos que afectan a los peneidos en la costa Este de Queensland, Australia, donde alcanzan una prevalencia de aproximadamente 40 % en las poblaciones naturales de camarones comerciales. Sin embargo, antes de llevar al cabo dichas acciones, es necesario realizar investigaciones relacionadas con la biología del grupo, especialmente para conocer si en el área se encuentran presentes los hospederos intermediarios (Owens y Glazebrook, 1985). La regulación de los parásitos cualesquiera que éstos sean, es particularmente relevante tratándose de especies de importancia económica porque cualquier medida que se tome para erradicar una especie, puede alterar la dinámica de la población hospedera pudiendo modificar también los factores naturales reguladores de ésta (May y Anderson, 1978).

PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO

La realización del presente trabajo coadyuvará al conocimiento de los crustáceos decápodos de interés económico y al de una de las especies de parásitos que afecta tanto a especies comerciales como no comerciales de "langostinos" y grupos afines, estableciendo antecedentes en México sobre el comportamiento de las poblaciones parásitas y su posible regulación en prácticas de acuicultura, por lo que reviste importancia tanto básica como aplicada y se justifica desde los siguientes puntos de vista:

- a) Como un aspecto puramente carcinológico;
- b) Como un aspecto básico porque aporta información biológica sobre el ciclo de vida del hospedero: *Macrobrachium tenellum* y su parásito *Probopyrus pacificensis*;
- c) Como un aspecto parasitológico por tratarse de la interrelación entre dos especies de organismos;
- d) Como un aspecto ambiental porque aparentemente las poblaciones de bopíridos se presentan con mayor profusión en medios influenciados por el hombre;
- e) Como un aspecto sanitario por tratarse de la "enfermedad" de una especie;
- f) Como un aspecto económico porque trata de la infección de organismos de interés comercial; y
- g) Como un problema potencial para la acuicultura porque los bopíridos limitan la producción de biomasa de las especies hospederas de importancia económica.

CONCLUSIONES

La Laguna Coyuca es un sistema oligohalino con salinidades entre 0.1 y 2.0 ‰ y temperaturas superiores a los 25 °C durante todo el año.

Entre los invertebrados del sistema fluviolagunar de Coyuca el grupo de los crustáceos presentó la mayor diversidad (15 especies), siguiéndole los insectos con al menos 10 géneros y los moluscos con cuatro especies vivas.

En el sistema se colectaron cinco especies de *Macrobrachium*, tres de penéidos, dos de atyídos, dos de grápsidos una de portúnidos y al menos tres de isópodos. Esta diversidad es bajacomparada con otras lagunas.

Entre los invertebrados *Macrobrachium tenellum* fue la especie numéricamente dominante en la laguna y sus poblaciones están en equilibrio, lo cual está dado por el ambiente, pesca moderada y la población de parásitos que sostiene.

Las poblaciones de *M. tenellum* se comportan en esta laguna en forma diferente a las lagunas de Mitla y Tres Palos. En la Laguna Coyuca la mayor abundancia se registra durante el período de "secas" y la menor durante los meses lluviosos (julio a septiembre) con tallas promedio más altas.

El valor promedio más alto de longitud total que se registró en los hospederos machos fue de 76.6 mm durante abril, misma que se propone como talla media para la especie.

En la población hospedera se observó una diferencia en la proporción de sexos siendo mayor en las hembras, cuyo valor fue de 53.46 % de la colecta total; el resto quedó dividido entre los machos (17.87 %) y organismos sexualmente no diferenciados (28.67 %). Aparentemente no se prevén eventos inmediatos que pongan en peligro la existencia de las poblaciones de *M. tenellum* en la Laguna Coyuca; este pronóstico no es aplicable a *Glyptograpsus impressus* y *Sesarma (S.) sulcatum* que son especies en peligro de desaparición del área debido a la depredación de animales domésticos, silvestres y del hombre mismo (Román, 1991).

La carencia de larvas de vida libre del parásito en las colectas planctónicas fue notoria y pudo deberse a las horas en que se realizaron los arrastres ó a deficiencias en el arte de pesca utilizado.

En la Laguna Coyuca *P. pacificensis* se reproduce durante todo el año si bien la mayor abundancia de larvas implantadas se observó en el período de septiembre a diciembre. El parásito sigue, en términos generales, el mismo patrón de desarrollo observado en otras especies de la familia Bopyridae.

El 17 por ciento (2,340) de los hospederos colectados estuvo parasitado por *P. pacificensis* variando los porcentajes mensuales entre 0.21 % para septiembre y 45.80 % en abril.

Los intervalos de infestación observados son muy cercanos a los registrados para *P. semisulcatus* y *M. amazonicum*, pero muy superior a lo señalado para *P. vulgaris*.

El parasitismo observado en el presente estudio concuerda, en términos generales, con lo registrado en la literatura para la relación hospedero-parásito de *P. pandalicola*-*Palaemonetes* spp., *P. pandalicola*-*P. ritteri* y *P. pandalicola*-*M. amazonicum*.

La ausencia de individuos parasitados de las tallas mas grandes está relacionada con la extracción de éstas con fines comerciales y con la muerte natural de hospederos y parásitos viejos.

En la población parásita se observaron 7 cohortes confirmándose la reproducción constante del parásito y su reclutamiento a la población hospedera.

Probopyrus pacificensis se distribuye sobre sus hospederos siguiendo un modelo de agregación subdisperso cargando todos los hospederos una sola hembra o pareja de parásitos, asemejándose en este caso, a los insectos que presentan el fenómeno de elusión.

En el presente estudio fue evidente la tendencia de los parásitos a ubicarse mas sobre hembras que sobre machos, mientras que no se observó preferencia para situarse en el lado izquierdo o derecho de los hospederos.

La presencia del parásito sobre *M. tenellum* no le afecta en sus reacciones de escape, alimentación o territorialidad, pero el crecimiento en longitud que se ve retardado y la reproducción es inhibida tanto en condiciones naturales como de acuario.

Aunque existen registros del género *Probopyrus* para las costas del Pacífico americano, aparentemente no se ha realizado suficiente exploración al respecto.

La información disponible permite definir como área de distribución de las especies de *Probopyrus* en el Pacífico Oriental, desde el alto Golfo de California hasta el Canal de Panamá, teniéndose registros del parásito en México para los estados de Baja California Norte, Sinaloa, Jalisco, Guerrero y Michoacán. Para las costas mexicanas del Atlántico los registros y observaciones son para los estados de Veracruz, Campeche, Yucatán y Quintana Roo. En el interior del país, el parásito se ha registrado en la región de Tuxtepec, Oaxaca y en "El Pujal", San Luis Potosí.

La distribución de *Probopyrus* como género está bien documentada para las costas del Atlántico Occidental abarcando desde Massachusetts, E.U.A, hasta la Provincia de Buenos Aires, Argentina, ocupando uno de los mayores intervalos de distribución latitudinal entre los crustáceos (Markham, 1974b).

LITERATURA CITADA

- ABU HAKIMA, R., 1984. Preliminary observations on the effects of *Epipenaeon elegans* Chopra (Isopoda: Bopyridae) on reproduction of *Penaeus semisulcatus* de Haan (Decapoda; Penaeidae). *Int. Jour. Invert. Reprod. Develop.*, 7: 51-62.
- ALLEN, J.A., 1966. Notes on the relationship of the bopyrid parasite *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) with its hosts. *Crustaceana*, 10: 1-6.
- AMHED, M., 1978. Monthly infection rates of the shrimp *Parapenaeopsis stylifera* (H. Milne Edwards, 1837) with bopyrid *Epipenaeon qadrii* Qazi, 1959, in pakistani waters. *Crustaceana*, 34(3): 314-316.
- ANDERSON, G., 1975a. Larval metabolism of the epicaridean isopod parasite *Probopyrus pandalicola* and metabolic effects of *P. pandalicola* on its copepod intermediate host *Acartia tonsa*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A: 747-751.
- ANDERSON, G., 1975b. Metabolic response of the caridean shrimp *Palaemonetes pugio* to infection by the adult epibranchial isopod parasite *Probopyrus pandalicola*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52A: 201-207.
- ANDERSON, G., 1977. The effects of parasitism on energy flow through laboratory shrimp populations. *Marine Biology*, 42: 239-251.
- ANDERSON, G., 1983. Observations on postinfection mortality and growth of *Palaemonetes pugio* following exposure to the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola*. *Amer. Zool.* (Abstract), 23(4): 942.
- ANDERSON, G. y W.E. DALE, 1981. *Probopyrus pandalicola* (Packard) (ISOPODA, EPICARIDEA): morphology and development of larvae in culture. *Crustaceana*, 41(2): 143-161.
- ANDERSON, G. y W.E. DALE, 1989. *Probopyrus pandalicola* (Packard) (ISOPODA; EPICARIDEA): swimming responses of cryptoniscus larvae in water conditioned by hosts *Palaemonetes pugio* (Holthuis) (DECAPODA; PALAEMONIDAE). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 130: 9-18.
- ANDERSON, R.M., 1974. Population dynamics of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L.). *Jour. Anim. Ecol.*, 43(2): 305-321.
- ANDERSON, R.M., 1976. Dynamic aspects of parasite population ecology. En: C.R. Kennedy (Ed.). *Ecological Aspects of Parasitology*. North-Holland Publ. Co. Amsterdam, 1976. 431-462 Pp.
- ANDERSON, R.M., 1978. The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology*, 76: 119-157.

- ANDERSON, R.M. y R.M. MAY, 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Jour. Anim. Ecol.*, 47: 219-247.
- ANDERSON, R.M. y D.M. GORDON, 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, 85: 373-398.
- BAKKER, K., N.S. BAGCHEE, W.R. Van ZWET y E. MEELIS, 1967. Host discrimination in *Pseudeucoila bochei* (Hymenoptera: Cynipidae). *Ent. exp. & appl.*, 10: 295-311.
- BAKKER, K., H.J.P. EUSACKERS, J.C. van LENTEREN Y E. MEELIS, 1972. Some models describing the distribution of eggs of the parasite *Pseudeucoila bochei* (Hym., Cynip.) over its hosts, larvae of *Drosophila melanogaster*. *Oecologia (Berl.)*, 10: 29-57.
- BAUDOIN, M., 1975. Host castrators as a parasitic strategy. *Evolution*, 29: 335-352.
- BECK, J.T., 1979. Population interactions between a parasitic castrator, *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae), and one of its freshwater shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus* (Decapoda: Caridea). *Parasitology*, 79: 431-449.
- BECK, J.T., 1980a. Larval and adult habitats of a branchial bopyrid *Probopyrus pandalicola* on one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *Crustaceana*, 38(3): 265-270.
- BECK, J.T., 1980b. Life relationships between the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* and one of its freshwaters shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *Amer. Mid. Nat.*, 104(1): 135-154.
- BECK, J.T., 1980c. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus*. *Biological Bulletin*, 158: 1-15.
- BECK, J.T. y B.C. COWELL, 1976. Life history and ecology of the freshwater caridean shrimp *Palaemonetes paludosus* (Gibbes). *Amer. Mid. Nat.*, 96: 52-65.
- BEGON, M. y M. MORTIMER. *Population Ecology. A unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publ., 1985. 200 Pp.
- BHATTACHARYA, C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23(1): 115-135.
- BONNIER, J., 1900. Contribution a l'étude des Epicarides . Les Bopyridae. *Travaux de la Station Zoologique de Wimereux*, 8: 1-476.
- BOURDON, R., 1968. Les Bopyridae des mers Européenes. *Mémoires Muséum National D'Histoire Naturelle, Série A (Zool.)* 50: 77-424.

- BOURDON, R., 1976. Les Bopyres des Porcellanes. *Bull. Mus. National d'Histoire Naturelle*, 3a. Ser. (Zool.), 359: 165-245.
- BOURDON, R. y R.B. PIKE, 1972. Description des larves et du développement post-larvaire de *Pseudione affines* (G.O.Sars). *Crustaceana*, Suppl. 3: 148-154.
- BOURDON, R. y J.C. MARKHAM, 1980. A new genus and species bopyrid isopod infesting alpheid shrimps of the genus *Synalpheus* in the Western Atlantic ocean. *Zool. Meded.*, 55(19): 221-230.
- BOWMAN, T.E. y L.G. ABELE, 1982. Classification of the Recent Crustacea. In: L.G. Abele (Ed.). *The Biology of Crustacea*. Vol. 1. *Systematics, the Fossil Record, and Biogeography*. Academic Press, Nueva York. Pp. 1-27.
- BRIGGS, J.C., 1974. *Marine Zoogeography*. Mc. Graw Hill Book Co. New York. 475 Pp.
- BRUCE, A.J., 1972. *Filophryxus dorsalis* gen nov. sp. nov., an unusual bopyrid parasite from eastern Australia. *Parasitology*, 65: 351-358.
- BRUCE, A.J., 1975. Further information on the unusual bopyrid parasite *Orophryxus shiinoi* Bruce (Isopoda, Epicaridea). *Crustaceana*, 28: 121-124.
- BURSEY, CH. R., 1978. Histopathology of the parasitization of *Munida iris* (DECAPODA: GALATHEIDAE) by *Munidion irritans* (ISOPODA: BOPYRIDAE). *Bull. Mar. Sci.*, 28(3): 566-570.
- CABRERA, J., M. GUZMAN y C. KENSLER. *Macrobrachium* Fishery and Market in Mexico. In: Hanson J.A y H.L. Goodwin (Eds.). *Shrimp and Prawn Farming in the Western Hemisphere*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania. 1977. 439 Pp.
- CAMPOS GONZALEZ., E. y J.R. CAMPOY-FAVELA, 1988. Epicarideos de Baja California I. Primer registro y notas bioecológicas de dos Bopyridae y un Cryptoniscidae (CRUSTACEA, ISOPODA) para México. *Ciencias Marinas*, 13: 39-48.
- CAMPOS, E. Y A.R. de CAMPOS, 1989. Epicarideos de Baja California: distribución y notas ecológicas de *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) en el Pacífico oriental. *Rev. Biol. Trop.*, 37(1): 29-36.
- CARVALHO, J.P., 1942. Notas sobre *Probopyrus floridensis* Richardson. *Bol. Ind. Anim. Sao Paulo*, 5(4): 125-133.
- CERAME-VIVAS, M.J. e I.E. GRAY, 1966. The distributional pattern of benthic invertebrates of the continental shelf off North Carolina. *Ecology*, 47(2): 260-270.
- CLAY, K., 1991. Parasitic castration of plants by fungi. *TREE* 6(5): 162-166.
- COLE, L.C., 1949. The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30(4): 411-424.

- CONTRERAS, F. *Las Lagunas Costeras Mexicanas*. Centro de Ecodesarrollo. Sría. de Pesca. México, D.F., 1985. 253 Pp.
- CORDERO, E.H., 1937. *Nerocila fluviatilis* y otros isópodos parásitos de las familias Cymothoidae y Bopyridae del Uruguay y del Brasil. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 2a. Serie, Tomo 4 (12): 1-11.
- CRESSEY, R.F., 1983. Crustaceans as parasites of other organisms. In: Provenzano Jr., J.A. (Ed.). *The Biology of Crustacea*, Vol. 6. Pathobiology. Academic Press. Nueva York. Pp. 251-273.
- CROFTON, H.D., 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62: 179-193.
- CHACE Jr., F.A. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a Summary of the West Indian Shallow-water Species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smith. Contr. Zool.*, 98. 179 Pp.
- CHACE Jr. F.A. y H.H. HOBBS Jr., 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. *Bull. U.S.N.M.*, 292. 259 Pp.
- DALE, W.E. y G. ANDERSON, 1982. Comparison of morphologies of *Probopyrus bithynis*, *P. floridensis*, and *P. pandalicola* larvae reared in culture (ISOPODA, EPICARIDEA). *Jour. Crust. Biol.*, 2(3): 392-409.
- ESCH, G.W., T.C. HAZEN y J.M. AHO, 1977. Parasitism and r- and k- selection. In: Regulation of Parasite Populations. G.W. Esch (Ed.). Academic Press. Nueva York y Londres. Pp. 9-62.
- FIELD, L.H., 1969. The biology of *Notophryxus lateralis* (Isopoda: Epicaridea), parasitic on the euphasiid *Nematoscellis difficilis*. *Journal of Parasitology*, 55: 1271-1277.
- FRANSEN, C.H.J.M., 1989. Notes on caridean shrimps collected during the Snellius-II Expedition. I. Associates of Anthozoa. *Netherlands Jour. Sea Research*, 23(2): 131-147.
- GARCIA, R., 1983. El langostino (*Macrobrachium americanum* Bate, 1868). Contribución al estudio biológico-pesquero. *Ciencias del Mar Univ. Autón. Sinaloa*, 5: 3-8.
- GIARD, A., 1887. Sur les parasites bopyriens et la castration parasitaire, par M. le professeur A. Giard. *Comptes Rendus Hebdom. Seances et Memoires (Soc. Biol.)*, 39: 371-373.
- GIARD, A. y J. BONNIER, 1888a. Sur deux nouveaux genres d'Epicarides (*Probopyrus* et *Palegyge*). *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 107(1): 304-306.
- GIARD, A. y J. BONNIER, 1888b. Sur deux nouveaux genres d'Epicarides (*Probopyrus* et *Palaegyge*). *Bull. Scient. France Belg.*, 19: 53-77.
- GUZMAN A., M., 1987. Biología, ecología y pesca del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) en lagunas costeras del estado de Guerrero, México. Tesis Doctoral UACPyP-CCH, UNAM.

- GUZMAN A., M., J.L. ROJAS G. y L.D. GONZALEZ G., 1982. Ciclo anual de maduración y reproducción del "Chacal" *Macrobrachium tenellum* y su relación con factores ambientales en las lagunas costeras de Mitla y Tres Palos, Guerrero, México. (DECAPODA: PALAEMONIDAE). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nat. Auón. México*, 9(1): 67-80.
- GUZMAN A. M. y R. ROMAN C., 1983. Parasitismo de *Probopyrus pandalicola* (Isopoda, Bopyridae) sobre el langostino *Macrobrachium tenellum* en la costa Pacífica de Guerrero y Michoacán. En: *Proc. Intern. Conf. on Marine Res. of the Pacific*. P.M. Arana (Ed.). Viña del Mar: Chile. Pp. 345-357.
- GUZMAN A., M., S. MAÑON y M.A. ORTIZ, 1986. Afinidad limnológica del sistema lagunar costero del Estado de Guerrero, México. *Bol. Inst. Geog. UNAM*, 16: 61-76.
- HARTNOLL, R.G., 1967. The effects of sacculinid parasites on two Jamaican crabs. *Jour. Linn. Soc. (Zool.)*, 46(310): 275-295.
- HIRAIWA, Y.K., 1933. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. I. Morphological studies in both sexes. *Jour. Sci. Hiroshima Univ. (Zool.)*, (Ser. B, Div. 2) 4: 49-70.
- HIRAIWA, Y.K., 1936. Studies on a bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. III. Development and life cycle, with special reference to sex differentiation in the Bopyridae. *Jour. Sci. Hiroshima Univ. (Zool.)*, (Ser. B, Div. 1) 4(8): 101-141.
- HIRAIWA, Y.K. y M. SATO, 1939. On the effect of parasitic Isopoda on a prawn, *Penaeopsis akayebi* Rathbun, with a consideration of the effect of parasitization of the higher Crustacea in general. *Jour. Sci. Hiroshima Univ.*, (Ser. B, Div. 1) 7(6): 105-124.
- HOLTHUIS, L.B., 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. The Subfamily Palaemoninae. *Allan Hancock Found. Publ. Occ. Paper*, 12: 396 Pp.
- HOLTHUIS, L.B., 1954. On a collection of decapod crustacean from the Republic of El Salvador (Central America). *Zool. Verh. (Leiden)*, 23:1-43.
- HUTTON, R.F., y F. SOGANDARES-BERNAL, 1960. A list of parasites from marine and coastal animals of Florida. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 79(3): 287-292.
- JIMENEZ M., P. y M. VARGAS V., 1990. *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae) infesting *Palaemonetes hiltonii* (Crustacea: Caridea), along the Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38 (2B): 457-462.
- KENNEDY, C.R. y P.J. WALKER, 1969. Evidence for an immune response by dace, *Leuciscus leuciscus*, to infections by the cestode *Caryophyllaeus laticeps*. *Jour. Parasitol.*, 55: 579-582.
- KENSLER, C.B., A. WELLER de R. y J.M. GRANDE V., 1974. El desarrollo y cultivo del langostino de río en Michoacán y Guerrero, México. *Contribuciones al Estudio y Pesqueras de México.*, PNUD/FAO. México. 34 Pp.

- KOIE, M., 1969. On the endoparasites of *Buccinum undatum* L. with special reference to the trematodes. *Ophelia*, 6: 251-279.
- KURIS, A.M., 1971. Population interactions between a shore crab and two symbionts. Ph D. dissertation, Universidad de California, Berkeley.
- KURIS, A.M., 1974. Trophic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids. *Quart. Rev. Biol.*, 49(1): 129-148.
- LANCIANI, C.A., 1975. Parasite-induced alterations in host reproduction and survival. *Ecology*, 56: 689-695.
- LEMONS DE CASTRO, A. e I. Ma. BRASIL-LIMA, 1974. Crustáceos isópodos epicarídeos do Brasil. IX. Género *Probopyrus* Giard e Bonnier. *Rev. Brasil. Biol.*, 34(2): 209-218.
- LEIDY, J., 1879. Notices of some animals on the coast of New Jersey. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, pt. 2: 198-199.
- LEWIS W., E. y N.T. WINDSOR, 1979. Parasitism of Galatheid crustaceans from the Norfolk Canyon and Middle Atlantic Bight by bopyrid isopods. *Crustaceana*, 37(3): 293-303.
- MANTER, H.W., 1967. Some aspects of the geographical distribution of parasites. *Jour. Parasitol.*, 53(1): 3-9.
- MARKHAM, J.C., 1974a. Extension of range and new host records for the parasitic isopod *Pseudione giardi* Calman in the northeastern Pacific. *Wasmann Jour. Biol.*, 32(2): 195-201.
- MARKHAM, J.C., 1974b. A systematic study of parasitic Bopyrid Isopods in the West Indian Faunal Region. Ph. D. dissertation. Univ. de Miami, Coral Gables, Fla. 328 Pp.
- MARKHAM, J.C., 1975. Bopyrid isopods infecting Porcellanid crabs in the northwestern Atlantic. *Crustaceana*, 28(3): 257-270.
- MARKHAM, J.C., 1977. Distribution and systematic review of the bopyrid isopod *Probopyrinella latreuticola* (Gissler, 1882). *Crustaceana*, 33(2): 189-197.
- MARKHAM, J.C., 1979. Epicaridean isopods of Bermuda. *Bull. Mar. Sci.*, 29(4): 522-529.
- MARKHAM, J.C., 1985. A review of the bopyrid isopods infesting caridean shrimps in the northwestern Atlantic ocean, with special reference to those collected during the Hourglass cruises in the Gulf of Mexico. *Mem. Hourglass Cruises*, 7(3): 1-156.
- MARKHAM, J.C., 1986. Evolution and zoogeography of Isopoda Bopyridae, parasites of Crustacea Decapoda. In: *Crustacean Biogeography*. Crustacean Issues 4. Gore, R.H. & K.L. Heck (Eds.). A.A. Balkema. Rotterdam/Boston. Pp. 143-164.

- MARKHAM, J.C., 1992. The Isopoda Bopyridae of the Eastern Pacific-Missing or Just Hiding? *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 17: 1-4.
- MATHEWS C.P., M. EL-MUSA, M. AL-HOSSAINI, M. SAMUEL y A.R. ABDUL GHAFAR, 1988. Infestations of *Epipenaeon elegans* on *Penaeus semisulcatus* and their use as biological tags. *Jour. Crust. Biol.*, 8(1): 53-62.
- MAY, R.M. y R.M. ANDERSON, 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Jour. Anim. Ecol.* 47: 249-267.
- McVEY, J.P. Y J.R. MOORE (Eds.). *CRC Handbook of Mariculture*. Vol. 1. *Crustacean Aquaculture*. CRC Press. Inc. Boca Raton, Florida. 1983. Pp. 329-370.
- McVEY, J.P. (Ed.). *CRC Handbook of Mariculture*. 2nd. edition. Vol. 1. CRC Press. Boca Raton, Florida. 1993. Pp. 362, 374.
- MITCHELL, R., 1965. Population regulation of a water mite parasitic on unionid mussels. *Journal Parasitol.*, 51: 990-996.
- MORRIS, J.A., 1948. Studies on the host-parasite relationship of *Probopyrus pandalicola* (Packard). *Catholic Univ. América, Biol. Stud.*, 8: 1-20.
- MULLER, F., 1862. *Entoniscus porcellanae*, eine neue Schmarotzerassel. *Arch. Naturgesch.*, 28(1): 10-18.
- MURDOCH, W.W., R.M. NISBET, S.P. BLYTHE, W.S.C. GURNEY y J.D. REEVE, 1987. An invulnerable age class and stability in delay-differential parasitoid-host models. *Amer. Nat.*, 129(2): 263-282.
- NARAYANAN, E.S. y R.P. CHAUDHURI, 1954. Studies on *Senobracon deesae* (Cam.), a parasite of certain Lepidopterous borers of graminaceous crops in India. *Bull. Ent. Res.*, 45: 647-659.
- NELSON, W.A., J.E. KEIRANS, J. F. BELL y C.M. CLIFFORD, 1975. Host-ectoparasite relationships. *Jour. Med. Ent.*, 12(2): 143-166.
- NEWELL, G.E & R.C. NEWELL. *Marine Plankton*. Hutchinson Educational LTD. London. 1963. 244 Pp.
- NIERSTRASZ, H.F. y G.A. BRENDER á BRANDIS, 1925. Epicaridea aus: Bijdragen tot de kennis der fauna van Curacao. Resultaten eener reis van Dr. C.J. van der Horst in 1920; Sonderdruck aus. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 24: 1-8.
- NIERSTRASZ, H.F. y G.A. BRENDER á BRANDIS, 1929. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. *Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening*, 87: 1-44.
- ODINETZ-COLLART, O., 1990. Interactions entre le parasite *Probopyrus bithynis* (ISOPODA, BOPYRIDAE) et l'un de ses hotes, la crevette *Macrobrachium amazonicum* (DECAPODA, PALAEMONIDAE). *Crustaceana*, 58(3): 258-269.

- OVERSTREET, R.M., 1973. Parasites of some penaeid shrimps with emphasis on reared hosts. *Aquaculture*, 2: 105-140.
- OVERSTREET, R.M., 1983. Metazoan symbionts of crustaceans. In: Provenzano, Jr. A.J. (Ed.). *The Biology of Crustacea*. Pathobiology. Vol.6. Academic Press. Nueva York. Pp. 156-236.
- OWENS, L., 1983. Bopyrid parasite *Epipenaeon ingens* Nobili as a biological marker for the banana prawn, *Penaeus merguensis* de Man. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.*, 34: 477-481.
- OWENS, L. y J.S. GLAZEBROOK, 1985. The biology of bopyrid isopods parasitic on commercial penaeid prawns in northern Australia. En: *Second Australian National Prawn Seminar*, P.C. Rothlisberg, B.J. Hill y D.J. Staples (Eds.). Pp. 105-113.
- OWENS, L. y P.C. ROTHLSBERG, 1991. Vertical migration and advection of bopyrid isopod cryptoniscid larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Jour. Plankton Res.*, 13(4): 779-787.
- PEARSE, A.S., 1911. Report on the Crustacea collected by the University of Michigan Walker Expedition in the State of Veracruz, Mexico. *Rept. Mich. Acad. Sci.*, 13: 108-114.
- PEARSE, A.S., 1915. An account of the crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. *Proc. U.S.N.M.*, 49: 531-556.
- PEARSE, A.S., 1936. Parasites from Yucatan. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 457(7): 45-59.
- PENNAK, R.W., 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*. John Wiley & Sons. New York. 803 Pp.
- PIELOU, E.C., 1973. The mathematical theory of the dynamics of biological populations. In: Bartlett, M.S. y R.W. Hions (Eds.). Academic Press. Londres y Nueva York. pp. 103-123.
- PIKE, R. B., 1953. The bopyrid parasites of the Anomura from British and Irish waters. *Jour. Linn. Soc., (Zool.)*, 42(285): 219-237.
- PIKE, R. B., 1960. The biology and post-larval development of the bopyrid parasites *Pseudione affinis* G.O. Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) [= *Phryxus abdominalis* Kroyer]. *Jour. Linn. Soc., (Zool.)* 44(297): 239-251.
- PIKE, R. B., 1961. Observations on Epicaridea obtained from hermit crabs in British waters, with notes on the longevity of the host-species. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13: 225-240.
- RAMIREZ G., R., 1952. Estudio ecológico preliminar de las lagunas costeras cercanas a Acapulco, Gro. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 13 (1-4): 199-218.
- RATHBUN, M., 1912. Some Cuban crustacea. With notes on the Astacidae by Walter Faxon, and a note of Isopoda, by Harriet Richardson. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 54(15):451-460.

- READ, C.P. *Parasitismo Animal*. C.E.C.S.A. México. 1981. 207 Pp.
- REINHARD, E.G., 1949. Experiments on the determination and differentiation of sex in the bopyrid *Stegophryxus hyptius* Thompson. *Biol. Bull. Mar. biol. Lab. Woods Hole*, 96: 17-31.
- REINHARD, E.G., 1956. Parasitic castration of Crustacea. *Exp. Parasitol.*, 5: 79-107.
- REVERBERI, G., 1947. Ancora sulla trasformazione sperimentale del sesso nei Bopyridi. La trasformazione delle femmine giovanili in maschi. *Pubbl. Stan. Zool. Napoli*, 21: 81-91.
- RICHARDSON, H., 1904. Contributions to the natural history of the Isopoda. *Proc. U.S.N.M.*, 27(1350): 58-89.
- RICHARDSON, H., 1905. Monograph on the Isopods of North America. *Bull. U.S.N.M.*, 54. 727 Pp.
- RICHARDSON, H., 1912. Descriptions of two new parasitic isopods belonging to the genera *Palaegyge* and *Probopyrus* from Panama. *Proc. U.S.N.M.*, 42(1914): 521-524.
- RIOJA, E., 1948. Un nuevo crustáceo isópodo, parásito de la familia de los Bopfridos del Papaloapan. *An. Inst. Biol. México*, 19(1): 169-174.
- ROGERS, D., 1975. A model for avoidance of superparasitism by solitary insect parasitoids. *Jour. Anlm. Ecol.*, 44(2): 623-638.
- ROGERS, W.P., 1962. *The Nature of Parasitism. The relationship of some metazoan parasites to their hosts*. Academic Press, Nueva York. 287 Pp.
- ROMAN C., R., 1976. Contribución al conocimiento de la biología del "langostino" *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) en algunas lagunas costeras de Guerrero, México. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 71 Pp.
- ROMAN C., R., 1979. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith) (CRUSTACEA, DECAPODA, PALAEMONIDAE). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 6 (2): 137-160.
- ROMAN C., R., 1983. Impacto de parasitosis causada por isópodos bopfridos sobre *Macrobrachium* spp. en las costas del Pacífico. En: *Proc. Int. Conf. on Marine Resources of the Pacific*. P.M. Arana (Ed.). Viña del Mar, Chile. 1983. Pp. 358-363.
- ROMAN C., R., 1988. Características ecológicas de los crustáceos decápodos de la Laguna de Términos, Cap. 17: 305-322. In: Yáñez- Arancibia, A. y J.W. Day, Jr. (Eds.) *Ecología de los Ecosistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: La Región de la Laguna de Términos*. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., UNAM, Coast. Ecol. Inst. LSU. Editorial Universitaria, México, D.F.

- ROMAN C., R., 1991. Ecología de *Macrobrachium tenellum* (DECAPODA: PALAEMONIDAE) en la Laguna Coyuca, Guerrero, Pacífico de México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nat. Autónoma México*, 18(1): 109-121.
- ROMAN C., R., 1993. *Probopyrus pacificensis*, a new parasite species (ISOPODA: BOPYRIDAE) of *Macrobrachium tenellum* (SMITH, 1871) (DECAPODA: PALAEMONIDAE) of the Pacific Coast of Mexico. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 106(4): 689-697 (En prensa).
- ROTHSCHILD, M., 1936. Gigantism and variation in *Peringia ulvae* Pennant 1777, caused by infection with larval trematodes. *Jour. Mar. Ass. U.K.*, 20(3): 537-546.
- ROTHSCHILD, M., 1941. Observations on the growth and trematode infections of *Peringia ulvae* (Pennant) 1777 in a pool in the Tamar Saltings, Plymouth. *Parasitology*, 33: 406-415.
- RUIZ S., H., 1988. Estudio de la edad y crecimiento del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) en la laguna de Tres Palos, Gro. Tesis de Maestría UACPYP-CCH, UNAM. 78 Pp.
- SAGAN, C. 1984. *Los dragones del Eden. Especulaciones sobre la evolución de la inteligencia humana*. Editorial Grijalbo. México. 313 Pp.
- SALT, G., 1927. The effects of stylopisation on aculeate Hymenoptera. *Jour. Exp. Zool.*, 48: 223-231.
- SALT, G., 1931. Parasites of the wheat-stem sawfly, *Cephus pygmaeus*, Linnaeus, in England. *Bull. Ent. Res.*, 12: 479-545.
- SALT, G., 1932. Superparasitism by *Collyria calcitrator*, Grav. *Bull. Ent. Res.*, 23: 211-216.
- SALT, G., 1934. Experimental studies in insect parasitism. II. Superparasitism. *Proc. Roy. Soc., B*, 114: 455-476.
- SASSAMAN, C., G.A. SCHULTZ, Y R. GARTHWAITE, 1984. Host, synonymy, and parasitic incidence of *Bopyrella calmani* (Richardson) from Central California (ISOPODA: EPICARIDEA: BOPYRIDAE). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 97(3): 645-654.
- SCHMID, W.D. y E.J. ROBINSON Jr., 1972. The pattern of a host-parasite distribution. *Jour. Parasitol.*, 58(5): 907-910.
- SCHULDT, M., 1990. *Probopyrus ringueletii* Verdi y Schuldt, 1988 (CRUSTACEA, EPICARIDEA, BOPYRIDAE) hospedado de las cámaras branquiales de *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (CRUSTACEA, CARIDEA, PALAEMONIDAE): aspectos etofisiológicos del consorcio y su correlato taxonómico. *An. Soc. Cient. Argentina*, 22: 7-18.

- SCHULD, M. y A. RODRIGUEZ-CAPITULO, 1987. La infestación de *Palaemonetes* (*Palaemonetes argentinus* (CRUSTACEA, PALAEMONIDAE) con *Probopyrus* cf. *oviformis* (CRUSTACEA, BOPYRIDAE). I. Observaciones sobre la histopatología y fisiología branquial de los camarones. *Rev. Mus. La Plata N.S., Zool.*, 14 (154): 65-82.
- SCHULD, M. y Ma. C. DAMBORENEA, 1988. Infestation of *Palaemonetes argentinus* (CRUSTACEA: PALAEMONIDAE) with *Probopyrus* cf. *oviformis* (CRUSTACEA: BOPYRIDAE): observations on the habitat of cryptoniscus larvae. *Jour. Invert. Pathol.*, 52: 365-372.
- SCHULD, M. y Ma. C. DAMBORENEA, 1989. Infección de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae) con *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea, Bopyridae) en el Canal Villa Elisa (Selva marginal de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina), I. Estructura poblacional del consorcio, interacción y fluctuación. *Biota*, (Osorno, Chile), 5: 21-53.
- SCHULD, M., L.R. FREYRE y Ma. C. DAMBORENEA, 1988. Infestación de *Palaemonetes argentinus* (CRUSTACEA PALAEMONIDAE) con *Probopyrus* cf. *oviformis* (CRUSTACEA BOPYRIDAE) en el Canal Villa Elisa (Selva Marginal de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, Argentina). II. Crecimiento de los consortes. *An. Soc. Cient. Argentina*, 218: 37-48.
- SCHULTZ, G.A., 1969. *The marine isopod crustaceans*. WM.C. BROWN CO. PUBL. Dubuque, Iowa. 359 Pp.
- SHIINO, S.M., 1965. Phylogeny of the genera within the family Bopyridae. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 2a Ser., 37(3): 462-465.
- SIMPSON, G.G., 1964. *Evolución y Geografía. Historia de la Fauna de América Latina*. Editorial Universitaria de Buenos Aires (EUDEBA). Buenos Aires, Argentina. 87 Pp.
- SIMPSON, G.G. y W.S. BECK, 1965. *Life. An introduction to biology*. 2nd. ed. Harcourt, Brace & World, Inc., Nueva York. 869 Pp.
- SOTO M., C. y E. JAUREGUI O., 1965. *Isotermas extremas e índice de aridez en la República Mexicana*. Instituto de Geografía, UNAM. 119 Pp.
- STEARNS, D.E. y R.B. FORWARD, Jr., 1984. Photosensitivity of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Marine Biology*, 82: 85-89.
- STROMBERG, J.O., 1971. Contribution to the embryology of bopyrid isopods with special reference to *Bopyroides*, *Hemiarthrus*, and *Pseudione* (ISOPODA, EPICARIDEA). *Sarsia*, 47: 1-46.
- STUARDO, J., A. MARTINEZ G., A. YAÑEZ-ARANCIBIA, J. A. WEINBORN y J. RUIZ, 1974. Prospección de los recursos biológicos y pesqueros del sistema lagunar de Guerrero y, en parte, del litoral rocoso de Michoacán. *Informe Subprograma de Biología*. Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. 490 Pp.

- STUARDO J. y A. MARTINEZ G., 1975. Resultados generales de una prospección de los recursos biológicos y pesqueros del sistema lagunar costero de Guerrero, México. *Acta Politécnica Mexicana*, 17 (72): 99-115.
- STUARDO, J. y M. VILLARROEL, 1976. Aspectos ecológicos y distribución de los moluscos en las lagunas costeras de Guerrero, México. *Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 3 (1): 65-92.
- STUARDO, J., R. VEGA e I. CESPEDES, 1986a. New bopyrid parasitic on *Callianasa uncinata* H. Milne-Edwards: with functional and ecological remarks. *Gayana, (Zool.)*, 50(1-4): 3-15.
- STUARDO, J., R. VEGA e I. CESPEDES, 1986b. Comparative external morphology of 3 bopyrid males (ISOPODA; EPICARIDEA) parasitic on *Callianasa uncinata* H. Milne Edwards. *Gayana, (Zool.)*, 50(1-4): 17-36.
- SZIDAT, L., 1977. Descripción del ciclo vital de "*Probopyrus oviformis*" Nerstrasz y Brender A Brandis, parásito de la cámara branquial de "*Palaemonetes argentinus*". *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia"*, Tomo II (1): 1-11.
- TRUESDALE, F.M. y W.J. MERMILLIOD, 1977. Some observations on the host-parasite relationship of *Macrobrachium ohlone* (Smith) (DECAPODA, PALAEMONIDAE) and *Probopyrus bithynis* Richardson (ISOPODA, BOPYRIDAE). *Crustaceana*, 32(2): 216-220.
- TSUKAMOTO, R.Y., 1981. *Bopyrina ocellata* (Czerniavsky, 1868), isopode parasita assinalada pela primeira vez no Atlantico sul. (EPICARIDEA, BOPYRIDAE). Morfologia, desenvolvimento e distribuicao geográfica. *Ciencia e Cultura*, 33(3): 394-401.
- Van ARMAN, J.A. y A.C. SMITH, 1970. The pathobiology of an epibranchial bopyrid isopod in a shrimp, *Hippolytina wardemanni*. *Jour. Invert. Pathol.*, 15(1): 133-135.
- Van NAME, W.G., 1936. The American Land and Freshwater Isopod Crustacea. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 71: 1-535.
- 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.
- VERDI, A.C., 1991. Presencia de *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904 en el Uruguay (ISOPODA, EPICARIDEA, BOPYRIDAE). *Rev. Brasil. Biol.*, 51(2): 335-339.
- VERDI, A. C. y M. SCHULDT, 1988. Descripción y biología de *Probopyrus ringueleti* n. sp. (CRUSTACEA, EPICARIDEA, BOPYRIDAE). Efectos sobre el hospedador *Palaemonetes argentinus* Nobili (CRUSTACEA, EPICARIDEA, PALAEMONIDAE). *An. Soc. Cient. Argentina*, 218: 15-26.
- VILLALOBOS F., A., M.E. ZAMORA S., J.J. CORREA L., J.L. ESPINOSA A. y M.L. NIETO A., 1982. Evaluación de la disponibilidad de *Macrobrachium tenellum* (Smith) y determinación de sus

posibilidades de semicultivo en las regiones PIDER, Costa Grande y Atoyac del Estado de Guerrero. *Informe Final Programa PIDER. Delegación Estatal de Pesca Estado de Guerrero*. 121 Pp.

- WALKER, S.P., 1977. *Probopyrus pandalicola*: discontinuous ingestion of shrimp hemolymph. *Exp. Parasitol.*, 41: 198-205.
- WICKSTEN, M.K., 1989. A key to the Palaemonid Shrimp of the Eastern Pacific Region. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 88(1): 11-20.
- WILLIAMS, A.B. y W.S. BROWN, 1972. Notes on structure and parasitism of *Munida iris* A. Milne-Edwards (Decapoda, Galatheiidae) from North Carolina, USA. *Crustaceana*, 22: 303-308.
- ZIMMER, C., 1927. Isopoda. In: *Handbuch der Zoologie*, Bd. 3, W. Kukenthal und T. Krumbach. Berlin y Leipzig.

ANEXO I

TAXONOMÍA DEL PARÁSITO

De acuerdo a Bowman y Abele (1982), Markham (1985) y Román-Contreras (1993), la posición taxonómica de *Probopyrus pacificensis* es como sigue:

SUPERCLASE Crustacea Pennant, 1777

ORDEN Isopoda Latreille, 1817

SUBORDEN Epicaridea Latreille, 1831

FAMILIA Bopyridae Rafinesque, 1815

SUBFAM. Bopyrinae Rafinesque 1815, enm. R. Codreanu, 1967

GENERO *Probopyrus* Giard y Bonnier, 1888a, 1888b.

ESPECIE *Probopyrus pacificensis* Román-Contreras, 1993.

FAMILIA BOPYRIDAE RAFINESQUE, 1815

HEMERA: Distintamente segmentada, de ligera a grandemente asimétrica, aplanada dorsoventralmente. Cabeza ocasionalmente fusionada con el primer pereómero, algunas veces encerrada con la lámina frontal; antenas rudimentarias; maxilípedo de dos segmentos, generalmente con palpo anteromedial; borde posteromedial de la cabeza usualmente con una o dos proyecciones laterales en cada lado. Los siete pereómeros usualmente distintos; pereiópodos reducidos, usualmente siete pares aunque el sexto ocasionalmente ausente en un lado; pereiópodos prehensiles, dorsales o laterales, isomórficos; oostegitos de cinco (raramente de siete) pares libres orlados hasta completar una superficie ventral superpuesta. El pleón de tres a seis pleómeros con lados casi siempre producidos en placas laterales que recuerdan ramas pleopodales; pleópodos generalmente presentes sobre todos, excepto el pleómero final; pleópodos rudimentarios o modificados para la respiración, unirrámeos o birrámeos, isomórficos; urópodos, cuando están presentes, terminales, unirrámeos o birrámeos, generalmente de la misma forma que los pleópodos o placas laterales.

MACHO: Mucho más pequeño que la hembra, al menos dos veces más largo que ancho, simétrico, distintamente segmentado. Cabeza redondeada anteriormente, ocasionalmente fusionada con el primer pereómero; antenas generalmente prominentes. Pereón de siete pereómeros distintos; un par de pereiópodos prehensiles por cada pereómero, usualmente isomórficos excepto el primero y algunas veces el segundo, rara y conspicuamente más grandes que los otros. Pleón de uno a seis pleómeros; si es unsegmentado usualmente faltan los apéndices; si es multisegmentado generalmente con pleópodos sésiles aplanados unirrámeos o birrámeos sobre cada pleómero, excepto el último; urópodos, si están presentes, unirrámeos, birrámeos y terminales. Ectoparásitos de crustáceos decápodos.

GÉNERO *Probopyrus* GIARD Y BONNIER, 1888a, 1988b

HEMERA: Cuerpo cordiforme en el contorno, con margen anterior recto y ligera distorsión. Cabeza distinta del pereión pero fuertemente hundida en él y casi siempre bisectando el primer pereómero dorsalmente. Lámina frontal pequeña o ausente; el palpo del maxilípedo presente pero no articulado, variadamente extendido y distalmente setoso; dos proyecciones laterales sobre cada lado del borde posteroventral. Pereómeros distintos, algunos llevan placas coxales y bordes dorsolaterales; pereiópodos pequeños y casi todos igualmente desarrollados; oostegitos orlados pero no cerrando el marsupio; oostegito 1 producido por un prominente punto posterolateral, variadamente formado y con puente entero o moderadamente digital. Pleón de seis pleómeros distintos fundidos solo medialmente en algunas especies; cinco pares de pleópodos birrámeos aplanados; urópodos delgados o ausentes.

MACHO: Cuerpo dos o tres veces tan largo como ancho. Cabeza generalmente distinta del primer pereómero aunque ocasionalmente fusionado medialmente con él. Todos los pereómeros distintos dorsalmente y separados lateralmente por muescas, márgenes generalmente redondeados, ocasionalmente cuadrados; sin tubérculos medioventrales; pereiópodos casi iguales en tamaño, usualmente con todos los artejos distintos. Pleómeros distintos pero ocasionalmente solo cinco pares presentes; de tres a cinco pares de pleópodos de forma tuberculiforme o globosa; pleómero terminal variadamente extendido, de semicircular a triangular, urópodos faltantes. Parásitos de crustáceos de la familia Palaemonidae.

ANEXO II

LOCALIDADES DE COLECTA DE *Probopyrus* spp. EN LAS COSTAS AMERICANAS *

LOCALIDADES	ESPECIES	HOSPEDEROS	FUENTES
Georgetown Co.*., S.C. (7)	<i>Probopyrus pandalicole</i> (Packard)	<i>Palaeomonetes pugio</i> Holthuis	Anderson y Dale, 1981
Beaufort, Co., N.C. (6) y Hancock Col., Miss. (21)			
Escambia River, Escambia Co., (56). Wakulla River, St. Marks River, Wakulla Co. (19). Manatee Springs, Suwannee River, Levy Co. (55). Homosassa Springs, Citrus Co. (54). Shark River, Monroe Co. (53). South New River Canal y Middle River Canal, Broward Co. (52); Crooked River, Franklin Co. Little River, Miami, Dade Co., y Reed Canal, Volusia Co.	<i>Probopyrus pandalicole</i>		Beck, 1979
Wakulla River, Fla. (19)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaeomonetes paludosus</i> (Gibbes)	
Km. 72 Sn. Felipe-Puertecitos, B.C., (Golfo de California), Méx. (88)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaeomon ritteri</i>	Campos y Campos, 1989
Ilha Porchat, Sao Paulo, Brazil (39)	<i>Probopyrus floridensis</i> Richardson	No citado	Carvalho, 1942
Belem do Pará, Brazil (37)	<i>Probopyrus bithynis</i> Richardson	<i>Macrobrachium</i> sp.	Cordero, 1937
Bahía de la Ascención, Q. Roo, Méx (28)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Palaeomon northropi</i> (Rankin)	Chace Jr., 1972
Escatawpa, Jackson Co., Miss. (46)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium ohione</i> (Smith)	Dale y Anderson, 1982
Río Beluarte, Sin. Méx. (57)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium americanum</i> Bete	García-Bojórquez, 1983
Laguna Cheutengo, Gro., Méx. (48)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i> (Smith)	Guzmán y Román, 1983
Laguna Coyuca, Gro. Méx. (49)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i>	
Lázero Cárdenas, Mich. (51)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i>	

ANEXO II
(CONTINUACIÓN)

LOCALIDADES	ESPECIES	HOSPEDEROS	FUENTES
Río Zunzel, Sonsonate, El Salvador, C.A. (45)	<i>Probopyrus pacificensis</i> Román Contreras, 1993	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Holthuis, 1954
Cross Bayou, Pinellas, Co. Fla. (17)	<i>Probopyrus floridensis</i>	<i>Palaemonetes paludosus</i>	Hutton y Sogenderas, 1960
Mullet Key Boca Ciega Bay (18)	<i>Probopyrus pandalicola</i>	<i>Palaemonetes intermedius</i> Holthuis	
Atlantic City, N.J. (4)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Palaemonetes vulgaris</i> (Say)	Leidy, 1879
Buenos Aires, Argentina (49)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium amazonicum</i> (Heller) <i>Macrobrachium borellii</i> (Nobili)	Lemos de Castro y Brasil, 1974
Atafona, Río de Janeiro, Brazil	<i>Probopyrus palaemoni</i> Lemos de Castro y Brasil	<i>Palaemon pandaliformis</i> (Stimpson)	
Petit Bourg, Martinique (41)	<i>Probopyrus pandalicola</i>	<i>Macrobrachium acanthurus</i> (Wiegmann) <i>Macrobrachium olfersii</i> (Wiegmann) <i>Macrobrachium</i> sp. <i>Palaemon northropi</i> <i>Palaemonetes intermedius</i> <i>Palaemonetes paludosus</i>	Markham, 1974b.
Río Nique, Dominican Republic (43). S. of Río Chiriquí Basin Panamá (31) Golfo de Cariaco, Venezuela (34) Card Sound, Fla. (11). West Lake (13), Bear Lake (14), East White water Bay (15), y Coot Bay Pond (18), Everglades National Park, Fla. La Quinte Channel, Texas (24) NW de Jensen Beach, Fla. (9)		<i>Palaemonetes pugio</i> <i>Periclimenes americanus</i> (Kingsley)	
Curacao (33)	<i>Probopyrus floridensis</i> var. <i>gigas</i>	No citado	Nierstrasz y Brender & Brandis, 1925
Essequibo, British Guayana (36)	<i>Probopyrus bithynis</i> var. <i>gigas</i>	<i>Palaemon amazonicus</i> Heller	Nierstrasz y Brender & Brandis, 1929
Jolly Hill, St. Croix, Virgin Is. (42)	<i>Probopyrus oviformis</i> Nz. y B. & B.	<i>Palaemon</i> sp.	
Río Tocantis, NE de Brazil (64)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium amazonicum</i>	Odinetz-Collart, 1990
Cuetotolapam, Ver., Méx. (25)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium olfersii</i>	Pearse, 1911
La Ross, Sta. Marta, Colombia (32)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium olfersii</i>	Pearse, 1915
Isla Cerro, Yucatán, Méx. (27)	<i>Probopyrus cresseri</i>	<i>Palaemonetes vulgaris</i>	Pearse, 1936
Guaos, Sta. Clara, Cuba (44)	<i>Probopyrus panamensis</i>	<i>Macrobrachium olfersii</i>	Rathbun, 1912

ANEXO II
(CONTINUACIÓN)

LOCALIDADES	ESPECIES	HOSPEDEROS	FUENTES
East Providence, Rhode Island (2). Acushnet River, Mass. (1)	<i>Probopyrus paleomoneticole</i> (Packard)	<i>Palaemonetes vulgaris</i>	Richardson, 1904
Baldwin Lodge, Miss. (20), y Lantana, Fla. (10)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Palaemonetes</i> sp.	Richardson, 1905
Mississippi River, La. (22)		<i>Macrobrachium ohlone</i> (Smith)	
Satsuma Island (8), y Miami Fla. (12)	<i>Probopyrus floridensis</i>	<i>Palaemonetes exilis</i> Stimpson	
Brooklin, N.Y. (3)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaemonetes</i> sp.	Richardson, 1905
Escondido River, Nicaragua (29)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium scanthurus</i>	
Culebra, Canal Zone, Panamá (38)	<i>Probopyrus meeki</i> Richardson	<i>Macrobrachium jamaicense</i> Pease	Richardson, 1912
Paraíso, Canal Zone, Panamá (30)	<i>Probopyrus panamensis</i>	<i>Macrobrachium scanthurus</i>	Rojo, 1948
Río Papaloapan, Oax. Méx. (26)	<i>Probopyrus papaloapanensis</i> Rinja	<i>Macrobrachium</i> sp.	
Laguna Tres Palos, Gro., Méx. (47)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Román, 1979
Canal Villa Elisa, Prov. B. Aires, Argentina (65)	<i>Probopyrus</i> cf. <i>oviformis</i>	<i>Palaemonetes argentinus</i>	Schuld y Damborenea, 1989
Atochafalaya River Basin, La. (23)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium ohlone</i>	Truesdale y Merrillod, 1977
Kartabo, British Guyana (35)	<i>Probopyrus bithynis</i> var. <i>gigas</i>	<i>Macrobrachium amazonicum</i>	Van Name, 1936
South Creek, Aurora, N.C. (5)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaemonetes pugio</i>	Walker, 1977
Río Coyucla, Gro., Méx. (49)	<i>Probopyrus pacificensis</i> Román-Contreras, 1993	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Este estudio
Laguna de Témminos, Camp., Méx. (58)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaemonetes vulgaris</i>	Este estudio
	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium scanthurus</i>	Este estudio
	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium carcinus</i>	Este estudio
Costas de Tabasco, Méx. (59)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium scanthurus</i>	Este estudio
Laguna de Alvarado, Ver. (60)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaemonetes pugio</i>	Este estudio
Laguna de Tamiahua, Ver. (61)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaemonetes pugio</i>	Este estudio
Alamo, Río Tuxpan, Ver. (62)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium offerai</i>	Este estudio
El Pujal, Río Tamulín, S.L.P. (63)	<i>Probopyrus bithynis</i>	<i>Macrobrachium offerai</i>	Este estudio
Río La Unión, Gro., Méx. (50)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium americanum</i>	Este estudio

ANEXO II
(CONTINUACIÓN)

LOCALIDADES	ESPECIES	HOSPEDEROS	FUENTES
Isla Rasa, Golfo de California Méx. (68)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Palaemon ritteri</i>	Este estudio
Isla Angel de la Guarda, Golfo de California, Méx., (67)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Palaemon ritteri</i>	Este estudio
Arroyo Playa Azul, N de Playa Azul, Mich., Méx. (69)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Este estudio
Río Chuta, Mich., Méx. (70)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Este estudio
Río Cutzamala, Chamele, Jal., Méx. (71)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Este estudio
Río Purificación, Chamele, Jal., Méx. (72)	<i>Probopyrus pacificensis</i>	<i>Macrobrachium tenellum</i>	Este estudio
Belice, C.A. (73)	<i>Probopyrus pandalicole</i>	<i>Palaemonetes</i> sp.	Este estudio
Ferry River, Jamaica, Antillas (74)	<i>Probopyrus</i> sp.	No visto	Este estudio
Río Fajardo, Puerto Rico, Antillas. (75)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium acanthurus</i>	Este estudio
Río Piaxtla, Sin. Méx. (76)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium americanum</i>	Este estudio
Pres. José Ma. Morelos, Mich., Méx. (77)	<i>Probopyrus</i> sp.	<i>Macrobrachium americanum</i>	Este estudio

* Los números en paréntesis de la primera columna representan la ubicación geográfica en la figura 7.

** Co. = Condado

ANEXO III

ÍNDICES DE INFESTACIÓN DE DIFERENTES BOPIRIDOS

ESPECIES DE BOPIRIDO	HOSPEDEROS	PORCENTAJES DE PARASITISMO	INTERVALOS DE INFESTACIÓN (%)	FUENTES
<i>Hemiarthrus abdominalis</i>	diversos	---	0.5 a 26.6	Allen, 1966
<i>Aporobopyrus curtus</i>	<i>Petrokistes armatus</i>	40	---	Markham, 1975
<i>Anuropodione</i> sp.	<i>Munida iris</i>	10	---	Williams y Brown, 1972
<i>Anuropodione</i> sp.	<i>M. iris</i>	2	---	Bursay, 1978
<i>Anuropodione carolinensis</i>	<i>M. iris</i>	--	2.2 a 5	Lewis y Windson, 1979
	<i>M. longipes</i>	5.5	---	
	<i>M. microphtalma</i>	5.8	---	
	<i>M. rostrata</i>	1.8	---	
<i>Bopyrina ocellata</i>	<i>Hippolyte curacaoensis</i>	---	0.1 a 4.6	Teukamoto, 1981
<i>Bopyrella calmani</i>	<i>Synalpheus lockingtoni</i>	---	6.3 a 26.7	Sassaman <i>et al.</i> , 1984
<i>Pseudione brattstroerni</i>	<i>Callinassa uncinata</i>	---	10.0 a 20.0	Stuardo <i>et al.</i> , 1986a
<i>Epipeneon quadril</i>	<i>Parapeneopsis stylifera</i>	---	0.74 a 21.3	Ahmed, 1978
<i>Epipeneon ingens</i>	<i>Panesus mergulensis</i>	1.0	---	Owens, 1983
<i>E. ingens</i>	<i>P. semisulcatus</i>	84.0	---	Owens y Glazebrook, 1985
<i>E. elegans</i>	<i>P. semisulcatus</i>	---	2.2 a 37.7	Mathews <i>et al.</i> , 1988
<i>Probopyrus pandalicola</i>	<i>Palaemonetes vulgaris</i>	---	0.5 a 0.9	Morris, 1948
<i>P. pandalicola</i>	<i>P. paludosus</i>	---	87.5 a 100.0	Beck, 1979
<i>P. oviformis</i>	<i>P. argentinus</i>	24.0	---	Schuidt y Damborenea, 1989
<i>P. pandalicola</i>	<i>Palaemon ritleri</i>	---	14.95 a 17.7	Campos y Campos, 1989
<i>P. floridensis</i>	Palaemónido	1.0	---	Carvalho, 1942

ANEXO III
(CONTINUACIÓN)

ESPECIES DE SOPRADO	HOSPEDEROS	PORCENTAJES DE PARASITISMO	INTERVALOS DE INFESTACIÓN (%)	FUENTES
<i>P. bithynis</i>	<i>Macrobrachium ohione</i>	3.0	—	Truesdale y Memillod, 1977
<i>P. bithynis</i>	<i>M. amazonicum</i>	—	1.8 a 54.5	Odinetz-Collart, 1990
<i>P. pandalicola</i>	<i>M. tenellum</i>	—	2.3 a 27.8	Guzmán y Román, 1983
<i>P. pacificensis</i>	<i>M. tenellum</i>	17.0	0.42 a 45.8	Este estudio