

Efectos reproductivos recíprocos en la simbiosis entre napes (Decapoda: Thalassinidea) e isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) en Lenga, Chile

Reciprocal reproductive effects in the symbiosis between ghost shrimps (Decapoda: Thalassinidea) and bopyrid isopods (Isopoda: Epicaridea) at Lenga, Chile

GABRIELA MUÑOZ y MARIO GEORGE-NASCIMENTO¹

Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción,
Casilla 297, Concepción, Chile
E-mail: 'mgeorge@cmet.net

RESUMEN

En la asociación simbiótica entre napes como hospedadores e isópodos bopíridos como parásitos se estudiaron algunos efectos recíprocos sobre la reproducción de ambos simbioses. Se recolectaron 214 napes *Callichirus garthi* (Retamal 1975) y 497 *Neotrypaea uncinata* (Milne Edwards 1837) entre febrero y julio de 1995, desde el estero y la playa de la localidad de Lenga (36°45' S; 73°10' W), Chile. Luego, se compararon entre especies de hospedadores, entre hábitats, y entre napes parasitados y no parasitados, aspectos tales como la distribución, abundancia, fecundidad de los isópodos, y si existía correlación entre el tamaño corporal del hospedador y de los parásitos, así como entre el tamaño corporal de los isópodos y su fecundidad. El efecto de los isópodos sobre la reproducción de los napes fue evaluado a través del grado de desarrollo gonadal y morfometría de los caracteres sexuales secundarios de los hospedadores. Sólo en *N. uncinata* se encontraron isópodos: *Ionella agassizi* Bonnier 1900 daba cuenta del 98,8% de los 324 isópodos recolectados. La otra especie de isópodo fue *Ione ovata* Shiino 1964. El tamaño corporal de los napes fue una fuente relevante de variación de la prevalencia y el tamaño corporal de los isópodos, ya que ambas aumentaban con el tamaño del hospedador. A su vez, los isópodos grandes tenían mayor fecundidad. El hábitat del hospedador no afectó la fecundidad de los isópodos, aunque la prevalencia en napes de la playa era menor que en los del estero. Los isópodos inhiben el desarrollo gonadal de los napes hembra y disminuyen el tamaño de los caracteres sexuales secundarios. Estos efectos sobre el fenotipo del hospedador se interpretan como resultantes de la alta demanda que impondría el isópodo sobre el presupuesto energético del hospedador.

Palabras clave: efectos recíprocos, simbiosis, reproducción, tamaño corporal, hábitat, Epicaridea, isópodos parásitos, napes, crustáceos.

ABSTRACT

In the symbiosis between ghost shrimps and bopyrid isopods we studied some reciprocal effects on the reproduction of the symbionts. Samples were taken between february and july 1995 at Lenga, Chile (36°45' S; 73°10' W). Hosts were sampled from two habitats: estuary and beach, and consisted on 214 *Callichirus garthi* (Retamal 1975) and 497 *Neotrypaea uncinata* (Edwards, 1837). The distribution, abundance and fecundity of isopods in shrimps were compared among habitats and species. Also, we studied the correlation between the isopod body size and the host body size, as well as the relationship between isopod body size and its fecundity. We evaluated the effect of isopods on the host reproduction by comparing the gonadic maturity and the morphometry of sexual secondary characters in parasitized and isopod-free shrimps. The ghost shrimp *N. uncinata* was the only parasitized species: *Ionella agassizi* Bonnier 1900 accounted for 98.8% of the 324 isopods collected. The other isopod species was *Ione ovata* Shiino 1964. Prevalence increased with host body length and large shrimps harboured bigger isopods, which instead had higher fecundity. We found that the beach shrimps were less parasitized than the estuary shrimps. However, the host's habitat was not as important in the isopod fecundity as the host body size. *I. agassizi* affected glaringly the host reproduction, because prevented ovarian maturation and the secondary sexual characters of the parasitized shrimps were smaller than in unparasitized ones. This is interpreted as resulting from the high nutritional interference by the parasitic isopod on its host.

Key words: reciprocal effects, symbiosis, reproduction, body size, habitat, Epicaridea, parasitic isopods, ghost shrimp, crustaceans.

INTRODUCCION

La relación entre hospedadores y parásitos no es unidireccional en sus efectos, ya que no sólo el hospedador se ve afectado (lo usualmente evaluado), sino que a su vez éste condiciona y modula la biología del parásito. En este estudio son de especial interés los efectos recíprocos sobre aspectos reproductivos de ambos simbioses, ya que los parásitos pueden castrar, disminuir la fecundidad o, en algunos casos, alterar la conducta de apareamiento de sus hospedadores (Baudoin 1975). A la vez, la identidad específica del hospedador, su tamaño corporal y el hábitat que ocupen pueden modificar tanto la prevalencia como la expresión reproductiva de sus simbioses (Blower & Roughgarden 1988, Huxham et al. 1995).

En este estudio se evalúa si las variaciones en la prevalencia y en la reproducción de los parásitos dependen de la identidad específica, del tamaño corporal y del hábitat de sus hospedadores. Se analiza si el tamaño corporal del nape es un buen predictor del tamaño del isópodo, y se compara la relación de la longitud corporal de los isópodos con su fecundidad, en ejemplares obtenidos de napes conoespecíficos provenientes de dos hábitats: playa y estero. El efecto de los isópodos sobre la reproducción de los napes se evaluó al comparar el grado de desarrollo gonadal y la morfometría de los caracteres sexuales secundarios entre hospedadores parasitados y no parasitados.

Los napes *Neotrypaea uncinata* (Milne-Edwards 1837) y *Callichirus garthi*

(Retamal 1975) son los hospedadores, y los isópodos bopíridos son los parásitos. En Chile, *N. uncinata* se distribuye desde Antofagasta hasta la Península de Taitao, mientras que *C. garthi* se encuentra desde Constitución hasta Arauco (Retamal 1981). Los napes *N. uncinata* y *C. garthi*, también llamados camarones fantasmas, son especies confamiliares, poseen hábitos excavadores, habitan en sustratos arenosos y fangosos en la zona intermareal y submareal de playas y esteros donde construyen numerosos túneles y madrigueras. Ambas especies son simpátridas en la localidad de estudio (Lenga, VIII Región, Chile) (Retamal 1975).

Los isópodos simbioses de crustáceos decápodos pertenecen a la familia Bopyridae (Epicaridea), y en su mayoría son ectoparásitos. Tienen un ciclo de vida indirecto, donde están implicados dos hospedadores. El primero suele ser un copépodo calanoídeo y el segundo, hospedador definitivo, un crustáceo decápodo. El desarrollo larval consta de tres fases: epicaridium, microniscus y criptoniscus (Anderson & Dale 1981), siendo esta última la de mayor capacidad de dispersión (Owens & Rothlisberg 1990). Esta llega a alojarse, en muchos casos, en una de las cámaras branquiales de su hospedador definitivo (Noble & Noble 1965). Generalmente afectan la reproducción de sus hospedadores definitivos ya que inhiben parcial o totalmente el desarrollo gonádico (ver Pike 1960, Beck 1980, Van Wyk 1982), disminuyen el número y el tamaño de los huevos del hospedador (Truesdale & Mermilliod 1977, Van Wyk 1982) y en

TABLA 1

Longitud del cefalotórax (mm) de *N. uncinata* según hábitat (n= número, mín= mínimo, máx= máximo, X= promedio, d.e= desviación estándar) y resultado de t-Student (t= estadístico; g.l= grados de libertad; P= probabilidad)

Caparace length (mm) of the ghost shrimps *N. uncinata* (n= number, min= minimum, max= maximum, X= arithmetic mean, d. e.= standard deviation) and results of t-Student tests (t= statistic; g.l= degrees of freedom, P= probability)

Habitat	n	mín	máx	X	d.e	t	g.l	P
Estero	295	8,7	17,9	13,7	1,9	11,0	493	0,0001
Playa	202	10,7	19,3	15,6	1,6			

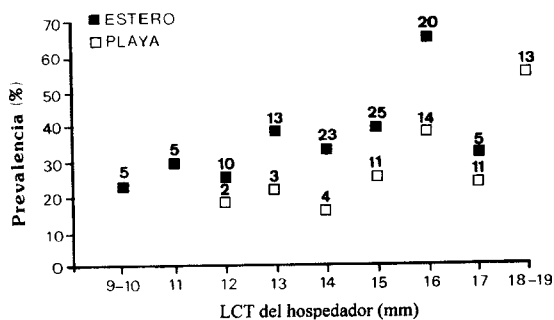


Fig. 1: Prevalencia de *I. agassizi* según la longitud del cefalotórax (LCT) de *N. uncinata* de estero y playa. Los números sobre los cuadrados son la frecuencia absoluta de napes parasitados en cada intervalo de LCT.

Prevalence of *I. agassizi* according to the LCT of the host in the estuary and the beach. Number upon the squares indicate absolute frequencies.

algunos casos, afectan el tamaño de los caracteres sexuales secundarios (Beck 1980). Stuardo et al. (1986a) registraron en una localidad cercana a nuestro sitio de estudio la ausencia de isópodos bopíridos en *C. garthi*, aunque en una muestra bastante pequeña, y encontraron a *N. uncinata* parasitado por tres especies de isópodos.

MATERIALES Y METODOS

Se recolectaron 497 napes *Neotrypaea uncinata* y 214 *Callinectes garthi* en Lenga, Bahía San Vicente, Talcahuano (36°45'S; 73°10'W), Chile, entre febrero y julio de 1995. Los camarones de ambas especies fueron capturados con una bomba extractora desde dos hábitats: estero y playa. Luego, fueron trasladados al laboratorio en bolsas plásticas etiquetadas con el hábitat de procedencia, y congelados a -20°C hasta el momento de su examen. En el laboratorio se registró la identidad específica de los napes siguiendo a Mannig & Felder (1991). El sexo de *N. uncinata* fue reconocido según Holthius (1952) y el de *C. garthi* según Retamal (1975).

La búsqueda de isópodos bopíridos se hizo a través del examen visual de la cámara branquial de los napes y mediante un microscopio estereoscópico para detectar los estadios juveniles. Las identificaciones

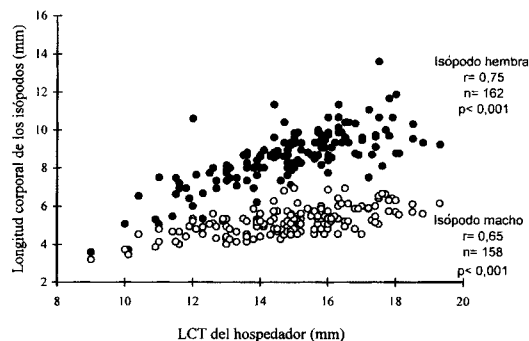


Fig. 2: Relación entre la longitud corporal de *I. agassizi* de ambos sexos de y la LCT de su hospedador *N. uncinata*.

Relationship between body length of *I. agassizi* males and females and the LCT of the host *N. uncinata*.

taxonómicas de las especies de isópodos y su sexo fueron hechas según Stuardo et al. (1986a, b).

A cada nape se le midió la longitud cefalotorácica (LCT) con un vernier de 0,1 mm de sensibilidad. La longitud corporal de los isópodos (en mm) fue medida con una reglilla acoplada al ocular de un microscopio estereoscópico. En los machos se midió la longitud corporal máxima, mientras que en las hembras se midió la longitud corporal sin considerar a los urópodos. Para estimar la fecundidad de los isópodos (número de crías por hembra) se utilizó una técnica similar a la descrita por McClelland (1980). Se retiró del marsupio de la hembra a todas las crías (huevos o larvas) y se introdujeron en 25 ml de una solución acuosa, la que fue homogenizada con un agitador magnético, obteniéndose 12 alícuotas de 0,2 ml, para posteriormente realizar el conteo de crías en cada una de ellas. De estos conteos se obtuvo un promedio el cual fue multiplicado por el factor de conversión al volumen de la muestra (x 125).

Se indagó si existían diferencias en la LCT de los hospedadores según el hábitat ocupado (estero y playa) mediante una prueba t de Student, ya que fue una covariable de amplio interés en la caracterización de las variaciones del parastismo. La significancia estadística de las diferencias en la prevalencia entre hábitats se evaluó mediante la prueba de Chi-cuadrado. Luego, se analizó si la relación entre la fecundidad

y la longitud corporal de los isópodos hembra era o no similar entre los hábitats, mediante un análisis de la covarianza (Zar 1984).

Para evaluar si había algún efecto del isópodo sobre la reproducción de sus hospedadores se determinó el grado de desarrollo gonadal sólo en los napes hembra, ya que el color de la gónada se observa a simple vista a través del caparazón. Se consideró dos categorías de desarrollo gonadal: hembras con gónadas maduras y con gónadas no desarrolladas. Las primeras fueron aquellas de tono rojizo y de fácil observación macroscópica, independientemente del tamaño, en tanto que las segundas fueron aquellas incoloras o en las que no fue posible detectarlas macroscópicamente. Se determinó si había asociación entre el grado del desarrollo gonádico y la condición de estar parasitado en 127 hembras, mediante la prueba de la probabilidad exacta de Fisher. Luego, se comparó el tamaño de los caracteres sexuales secundarios de hospedadores con y sin isópodos. En los machos se comparó el ancho del quelípodo del pereiópodo de mayor tama-

ño, porque se utiliza en despliegues agonísticos (Rutherford et al. 1995). En las hembras se comparó el largo del segundo par de pleópodos, que son utilizados para llevar e incubar los huevos. Se comparó el tamaño de los quelípodos en machos y de los pleópodos en hembras, según la condición de estar o no parasitado con un análisis de la varianza de una vía. La relación entre el largo de los quelípodos y pleópodos con la LCT del nape fue comparada entre napes parasitados y no parasitados con un análisis de la covarianza (Zar 1984).

RESULTADOS

A pesar de que las especies de napes fueron muestreados en los mismos lugares, se observó un gran contraste en la prevalencia de isópodos, ya que el 33,4% de 497 ejemplares de *N. uncinata* estaba parasitado mientras que ninguno de 214 ejemplares de *C. garthi* lo estaba.

El 98,8% de los 324 isópodos recolectados fueron determinados como *Ionella agassizi*, y el 2,2% restante como *Ione ovata* Shiino, 1964. Todos los isópodos encontrados estaban sexualmente diferenciados y el 98,2% de ellos estaban en pareja en infecciones de sólo una de las dos cámaras branquiales. No se encontraron larvas criptoniscus en ninguno de los ejemplares examinados.

Se observó una tendencia general de la parasitosis a aumentar su prevalencia con el tamaño corporal de los hospedadores (coeficiente de correlación de Spearman, $r_s = 0,7$; $0,05 > P > 0,02$; $n = 9$ intervalos de LCT). Esto ocurrió en ambos hábitats con similar pendiente ($F_{(1,11)} = 0,48$; $P = 0,50$), pero con un mayor intercepto en el estero ($F_{(1,12)} = 4,74$; $P = 0,05$, Fig. 1).

El tamaño de los isópodos de ambos sexos aumentó con el tamaño del hospedador (Fig. 2). Debido a que los napes eran de mayor tamaño en la playa (Tabla 1), los isópodos recolectados de hospedadores de la playa eran de mayor longitud corporal que los de hospedadores provenientes del estero (Tabla 2).

No se encontraron diferencias significativas en la fecundidad media de los isópodos

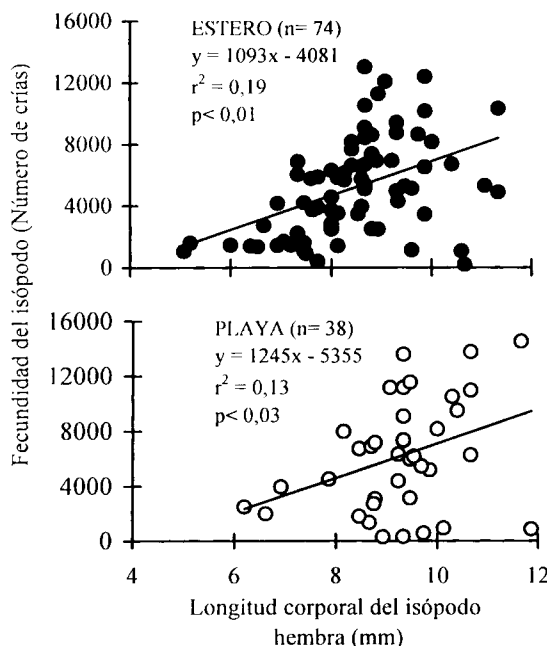


Fig. 3: Relación entre la fecundidad de *I. agassizi* y la longitud corporal del isópodo hembra en cada hábitat.

Fecundity of *I. agassizi* females according to its body length, in each habitat.

TABLA 2

Longitud corporal (mm) de los isópodos hembras y machos *I. agassizi* extraídos de hospedadores provenientes de estero y playa (n= número, mín= mínimo, máx= máximo, X= promedio, d.e= desviación estándar) y resultados del análisis de la varianza (F= estadístico; P= probabilidad)

Body length (mm) of female and male isopods from estuary and beach hosts (n= number, min= minimum, max= maximum, X= arithmetic mean, d. e.= standard deviation) and results of the ANOVA (F= statistic; P= probability)

Longitud corporal hembras							
Hábitat	n	mín	máx	X	d.e	F	P
Estero	106	3,6	11,3	8,2	1,5	11,2	0,0001
Playa	56	6,2	11,8	9,0	1,2		
Longitud corporal machos							
Hábitat	n	mín	máx	X	d.e	F	P
Estero	105	3,2	6,9	5,0	0,6	26,3	0,0001
Playa	53	4,3	6,9	5,6	0,6		

que habitaban en hospedadores del estero y de la playa (estero: X= 5196, d.e.= 3194; playa: X= 14513, d.e.= 4041; $F_{(1,111)} = 2,04$; $P= 0,15$), aunque en ambos hábitats la fecundidad aumentaba con el tamaño de los isópodos (Fig. 3). Las regresiones lineales que relacionan fecundidad y longitud del isópodo no mostraron diferencias significativas ni en las pendientes ($F_{(1,108)} = 0,08$; $P= 0,77$), ni en los interceptos ($F_{(1,109)} = 0,02$; $P= 0,87$), al compararlas entre hábitats (Fig. 3).

El efecto de los isópodos sobre la reproducción de los napes fue evidente ya que de un total de 127 hembras examinadas, ninguna de las 34 parasitadas presentaba gónadas desarrolladas (prueba de la probabilidad exacta de Fisher $P < 0,001$, Tabla 3). Otra evidencia de su efecto sobre la reproducción de sus hospedadores fue que las pendientes de las regresiones lineales entre el tamaño de los caracteres sexuales secundarios (pleópodos y quelípedos) y la LCT, eran significativamente mayores en los napes no parasitados (machos: $F_{(1,61)} = 5,74$; $P < 0,01$, Fig 4; hembras: $F_{(1,42)} = 9,39$; $P < 0,01$, Fig. 4b).

DISCUSION

La identidad específica del hospedador resultó ser determinante de cuál o cuáles especies de isópodo se encontrarían. Algunos autores han señalado que, en general, los isópodos bopíridos pueden desarrollarse sólo en hospedadores de especies congénicas (Anderson & Dale 1981). Sin embargo, el isópodo *I. ovata* también ha sido encontrado en el nape *Notiax brachyphthalma*, especie confamiliar que habita en un sector alejado cerca de 30 km. del sitio en estudio (Muñoz 1997). En cambio, *I. agassizi* parece ser específico de *N. uncinata* (ver Shiino 1964, Stuardo et al. 1986a).

El tamaño corporal y el hábitat del hospedador, en ese orden de importancia, revelaron ser las variables de mejor habilidad predictiva de las variaciones de la prevalencia, tamaño y fecundidad de los isópodos. La mayor prevalencia encontrada en los napes de mayor tamaño puede ser explicada por la longevidad de los isópodos, que oscilaría entre 12 y 21 meses (Pike 1960, Adlard & Lester 1994). También

puede ser causada por una mayor mortalidad en los napes juveniles que en los adultos infectados (Adlard & Lester 1994).

La relación positiva y significativa entre el tamaño de los isópodos y de los hospedadores (Fig. 2) se debería a un crecimiento sincrónico (Pike 1960, Warren 1974, Truesdale & Mermilliod 1977, Wenner & Winsor 1979, Campos & Campos 1989, McDermott 1991, Chu & Leong 1996). De esta relación se deduce que el reclutamiento de las larvas de *I. agassizi*, ocurre cuando el hospedador es muy joven (estadios post-larvales), ya que no se encontraron isópodos juveniles en napes grandes, lo que concuerda con registros previos (Stuardo et al. 1986 b).

El tamaño del hospedador afectó la reproducción del isópodo, ya que los hospedadores grandes tuvieron isópodos grandes, los que a su vez tenían mayor fecundidad (Fig. 2 y 3). Se ha determinado que los isópodos bopíridos pueden ser iteróparos, con entre 3 y 4 eventos de reproducción durante su vida (Pike 1960, McDermott 1990). Esto explicaría en parte el haber encontrado isópodos de gran tamaño con escasa progenie. Sin embargo, la fecundidad de *I. agassizi* no fue afectada por el hábitat de su hospedador (Fig. 3). Probablemente esto se deba a que los napes viven enterrados en el sustrato donde las condiciones físicas del ambiente podrían ser más constantes.

TABLA 3

Número de napes hembra de *N. uncinata* parasitados y no parasitados que presentaron o no desarrollo gonadal

Number of parasitized and unparasitized females ghostshrimps *N. uncinata* with and without gonadal development

Condición	Gónadas		Total
	desarrolladas	inmaduras	
No parasitados	81	12	93
Parasitados	0	34	34
Total	81	46	127

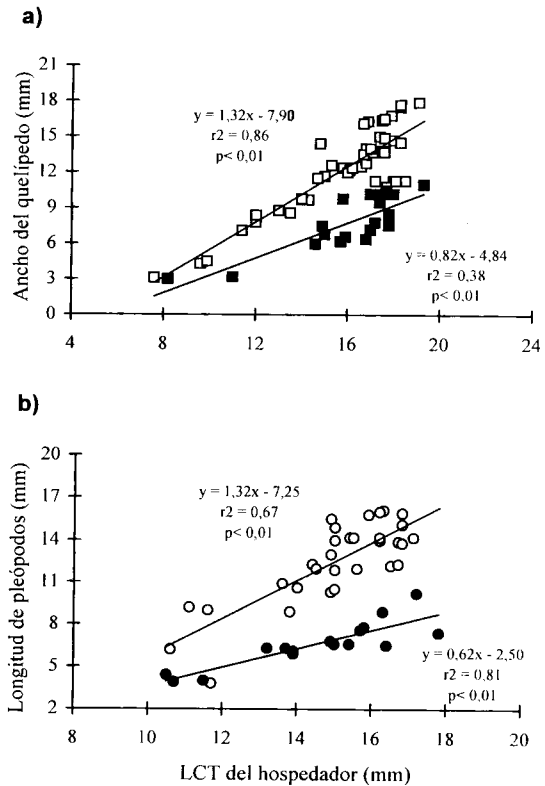


Fig. 4: Relación entre el tamaño de los caracteres sexuales secundarios y el tamaño corporal del nape *N. uncinata* parasitados y no parasitados. a) Ancho del quelípedo de los napes machos parasitados (n= 21, cuadrados negros) y no parasitados (n= 44, cuadrados blancos), b) longitud de los pleópodos en napes hembra parasitados (n= 16, círculos negros) y no parasitados (n= 31, círculos blancos).

Relationship between the size of sexual secondary characters and the LCT of the host. a) Queliped width in parasitized (n= 21, black squares) and unparasitized males (n= 44, white squares), b) Pleopod length in parasitized (n= 16, black circles) and unparasitized females (n= 31, white circles).

Los isópodos sólo parasitaban una cámara branquial de su hospedador, lo que indicaría que no ocurren infecciones simultáneas en ambas cámaras branquiales (infección bilateral), o bien de ocurrir resultarían letales para el hospedador. Estos se alimentan de la hemolinfa del hospedador, y algunas especies consumen desde un promedio de 8% (Anderson 1977) hasta un 25% de la hemolinfa por día (Walker 1977). Además, el peso de los isópodos hembra daña a las branquias de su hospedador (Burse 1978, McDermott 1991), lo que

puede influir en su eficiencia respiratoria, y que se agravaría si hubiese infecciones bilaterales. Todo esto señala que en esta relación puede haber una alta demanda energética impuesta por el parásito sobre su hospedador. Esto puede ocasionar la estrecha relación observada entre el tamaño del isópodo parásito y del nape, y lo invariable del tamaño infrapoblacional, ambos fenómenos inusuales en los sistemas hospedador-parásito. En la literatura existen muy pocos casos en que se ha evaluado la relación entre tamaño corporal del parásito y del hospedador. Algunos muestran una relación significativa entre el tamaño de los simbioses como los oxiuros (Morand et al. 1996) e isópodos parásitos de peces (Adlard & Lester 1994). Sin embargo no es un patrón generalizado (Poulin 1996).

El efecto de *I. agassizi* sobre la reproducción del nape se evidenció por la alteración del desarrollo normal de los ovarios (Tabla 3). Es probable que el parásito inhiba la maduración de los ovarios de su hospedador durante el tiempo que permanece sobre él, ya que algunos estudios señalan que después que el hospedador pierde al isópodo, es capaz de desarrollar sus ovarios y desovar (Pike 1960, Beck 1980, McDermott 1991). Otra evidencia del efecto del isópodo fue la reducción del tamaño de los caracteres sexuales que mostraron los hospedadores de ambos sexos (Fig. 4a y b).

Los efectos del parasitismo en la reproducción del nape tienen su explicación principalmente en la disminución nutricional como consecuencia del parasitismo. Las gónadas de los hospedadores hembras resultan ser las más perjudicadas por el parásito, ya que el almacenamiento de vitelo requiere de mucha energía (Beck 1980). Una baja alimentación puede producir estrés nutricional, lo que evitaría la maduración de los folículos. Estudios fisiológicos hechos en el camarón *Palaemonetes pugio* indican que el isópodo *Probopyrus pandalicola* toma de su hospedador una considerable cantidad de energía para su fecundidad, la que resulta ser de similar magnitud que la que necesita el camarón para su propia reproducción (Anderson 1977). El factor hormonal también podría estar implicado en este efecto, es decir que

cuando el isópodo parásito llega a su hospedador definitivo induciría la secreción continua de la hormona inhibidora de la gónada, la cual evita la vitelogénesis, el crecimiento del ovario, y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios (ver Beck 1980). En resumen, los hallazgos de éste estudio revelan resultados muy similares a los registrados para asociaciones entre isópodos bopíridos y crustáceos como hospedadores definitivos desde otras partes del mundo.

LITERATURA CITADA

- ADLARD RD & RJ G LESTER (1994) Dynamics of the interaction between the parasitic isopod, *Anilocra pomacentri*, and the coral reef fish, *Chromis nitida*. *Parasitology* 109: 311-324.
- ANDERSON G (1977) The effects of parasitism on energy flow through laboratory shrimp populations. *Marine Biology* 42: 239-251.
- ANDERSON G & W DALE (1981) *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda, Epicaridae): Morphology and development of larvae in culture. *Crustaceana* 41: 143-161.
- BAUDOIN M (1975) Host castration as a parasitic strategy. *Evolution* 29: 335-352.
- BECK JT (1980) The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *Biological Bulletin* 159: 1-15.
- BLOWER S & J ROUGHGARDEN (1988) Parasitic castration: host species preferences, size selectivity an spatial heterogeneity. *Oecologia* 75: 512-515.
- BURSEY CR (1978) Histopathology of the parasitization of *Munida iris* (Decapoda: Galatheididae) by *Munidion irritans* (Isopoda: Bopyridae). *Bulletin of Marine Science* 28: 567-570.
- CAMPOS E & AR CAMPOS (1989) Epicarideos de baja California: distribución y notas ecológicas de *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) en el Pacífico Sur Oriental. *Revista de Biología Tropical* 37: 29-36.
- CHU KH & FLS LEONG (1996) Occurrence and influence of *Orbione halipori* Nierstrasz and Brender à Brandis (Isopoda: Bopyridae) on *Metapenaeus joyneri* (Miers) (Decapoda: Penaeidae) from the Zhujiang estuary, China. *Journal of Natural History* 30: 835-839.
- HOLTHIUS LB (1952) The Crustacea Decapoda Macrura of Chile. Report of the Lund University Chile Expedition 1948-49. *Lunds University Arsskrift* (N. F. Avd. 2) 47: 1-110.
- HUXHAM M, D RAFFAELLI & AW PIKE (1995) The effect of larval trematodes on the growth and burrowing behaviour of *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchiata) in the Ythan estuary, north-east Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185: 1-17.

- MANNIG R & D FELDER (1991) Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). Proceedings of the Biological Society of Washington 104: 764-792.
- McCLELLAND G (1980) *Phocanema decipiens*: Growth, reproduction and survival in seals. Experimental Parasitology 49: 175-187.
- McDERMOTT J (1991) Incidence and host parasite relationship of *Leidya bimini* (Crustacea, Isopoda, Bopyridae) in the brachyuran crab *Pachygrapsus transversus* from Bermuda. Ophelia 33: 71-95.
- MORAND S, PLEGENDRE, SL GARDNER & JP HUGOT (1996) Body size evolution of oxyurid (Nematoda) parasites: the role of hosts. Oecologia 107: 274-282.
- MUÑOZ GI (1997) Primer registro de isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) en el nape *Notiax brachyopthalma* (M. Edwards, 1870) y algunos aspectos de la relación hospedador-parásito. Gayana, Oceanología (Chile) 5: 33-39.
- NOBLEER. & GA NOBLE (1965) Parasitología: Biología de los parásitos animales. Editorial Interamericana. México. 675 pp.
- OWENS L & PC ROTH LISBERG (1991) Vertical migration and advection of bopyrid cryptoniscid larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. Journal of Plankton Research 13 : 779-787.
- PIKE RB (1960) The biology and post-larval development of the bopyrid parasites *Pseudione affinis* G.O. Sars and *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) (= *Phryxus abdominalis* Kroyer). Journal of the Linnean Society of London, Zoology 44: 239-251.
- POULIN R (1996) The evolution of body size in the Monogenea: the role of the host size and latitude. Canadian Journal of Zoology 74: 726-732.
- RETAMAL MA (1975) Descripción de una nueva especie del género *Callianassa* y clave para reconocer las especies chilenas. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 49: 177-184.
- RETAMAL MA (1981) Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. Gayana, Zoología (Chile) 44: 1-110.
- RUTHERFORD PL, DW DUNHAM & V ALLISON (1995) Winning agonistic encounters by male crayfish *Onconectes rusticus* (Girard) (Decapoda, Cambaridae): Chela size matters but chela symmetry does not. Crustaceana 68: 526-529.
- SHIINO S M (1964) On two species of bopyrid isopods parasitic on *Callianassa uncinata* Milne Edwards from Chile. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie 5 : 27-32.
- STUARDO J, R VEGA & I CESPEDES (1986a) New bopyrid isopod parasitic on *Callianassa uncinata* H. Milne Edwards: with functional and ecological remarks. Gayana, Zoología (Chile) 50: 3-15.
- STUARDO J, R VEGA & I CESPEDES (1986b) Comparative external morphology of 3 bopyrid males (Isopoda, Epicaridea) parasitic on *Callianassa uncinata* H. Milne Edwards. Gayana, Zoología (Chile) 50: 17-36.
- TRUESDALE FM & WJ MERMILLIOD (1977) Some observations on the host-parasite relationship of *Macrobrachium ohione* (Smith) (Decapoda, Palaemonidae) and *Probopyrus bithynis* Richardson (Isopoda, Bopyridae). Crustaceana 32: 216-220.
- VAN WYK PM (1982) Inhibition of the growth and reproduction of the porcellanid crab *Pachycheles rudis* by the bopyrid isopod, *Aprobopyrus muguensis*. Parasitology 85: 459-473.
- WALKER SP (1977) *Probopyrus pandalicola*: discontinuous ingestion of shrimp hemolymph. Experimental Parasitology 41: 198-205.
- WARREN PJ (1974) Some observations on the relationship of the bopyrid parasite *Hemiarthrus abdominalis* (Kroyer) with *Pandalus montagui* Leach and *Pandalus borealis* Kroyer. Crustaceana 27: 21-26.
- WENNER EL & NT WINDSOR (1979) Parasitism of the galatheid crustaceans from the Norfolk Canyon and middle Atlantic bight by bopyrid isopods. Crustaceana 37: 293-303.
- ZAR JH (1984) Biostatistical analysis. Second edition. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. 718 pp.