

Efectos del rizocéfalo *Loxothylacus armatus* (Cirripedia: Rhizocephala) en el cangrejo *Paraxanthus barbiger* (Decapoda: Brachyura) en Chile

Effects of the rhizocephalan *Loxothylacus armatus* (Cirripedia: Rhizocephala) on the crab *Paraxanthus barbiger* (Decapoda: Brachyura) in Chile

MARIO GEORGE-NASCIMENTO* & JOSÉ BUSTOS

Departamento de Ecología Costera, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile;

*e-mail para correspondencia: mgeorgen@ucsc.cl

RESUMEN

Diversas asociaciones biológicas de amplia distribución y alta especificidad en el ambiente marino han pasado casi desapercibidas para los estudiosos en Chile. Aquí se describe cuantitativamente la infección por *Loxothylacus armatus* Boschma 1949 (Cirripedia: Rhizocephala) en el cangrejo *Paraxanthus barbiger* (Poeppig 1836) (Decapoda: Brachyura) y se evalúa si el parásito produce efectos semejantes a los descritos para asociaciones similares. Para ello, 513 ejemplares del cangrejo fueron recolectados manualmente desde el submareal somero, entre septiembre y octubre de 2003, en Lenga, Octava Región de Chile. La prevalencia de rizocéfalos alcanzó valores máximos cercanos al 60 % en hospedadores de pequeño tamaño corporal, provocando castración, inhibiendo el desarrollo gonadal de las hembras y modificando el tamaño de los caracteres sexuales secundarios en ambos sexos, lo que sugiere que impone una gran demanda sobre su hospedador. Estos resultados muestran una gran similitud con otros estudios que involucran a rizocéfalos, y podrían, al incorporar a las simbiosis en el estudio de las comunidades bentónicas en Chile, conducir a que se reinterpreten, por ejemplo, la abundancia y patrones de reproducción de *P. barbiger*, una especie de depredador prominente de esas comunidades bentónicas.

Palabras clave: asociaciones biológicas, Rhizocephala-Decapoda, Chile, ecología de comunidades, castración parasitaria.

ABSTRACT

In the marine realm, several biological associations are distributed worldwide and are highly specific, but remain poorly studied in Chile. Here, we describe quantitatively the infection by the barnacle *Loxothylacus armatus* Boschma 1949 (Cirripedia: Rhizocephala) in the crab *Paraxanthus barbiger* (Poeppig 1836) (Decapoda: Brachyura), and assess if the parasite effects are similar to rhizocephalan-decapod associations elsewhere. To do this, 513 crabs were collected by hand while scuba diving between September and October, 2003 in the shallow subtidal zone of Lenga (37° S), Chile. Maximum prevalence reached ca. 60 % in small body size hosts, producing total castration of males, inhibiting the gonadic development of female crabs and modifying the size of sexual characters in both sexes, thus revealing that this parasite imposes a great demand upon its host. These results are closely similar to others involving rhizocephalans, and suggest that taking into account symbiosis like this one in the study of benthic communities in Chile could lead to new interpretations about the abundance and reproductive patterns of *P. barbiger*, which is a prominent predator in these communities.

Key words: biological associations, Rhizocephala-Decapoda, Chile, community ecology, parasitic castration.

INTRODUCCIÓN

En el ambiente marino hay muchas asociaciones biológicas fuertes que están ampliamente distribuidas en todo el mundo, y de las que su biología general y especificidad

son conocidas de larga data (e.g., Cheng 1967, Nicol 1967, Castro & Huber 2003); muchas de estas asociaciones tampoco son conspicuas, pero no por eso son menos relevantes en su efecto sobre la diversidad y estructura de la comunidad. Su conocimiento en Chile es escaso

incluso en aquellas que involucran a especies dominantes en determinados hábitats. Este es el caso de una de las especies sujeto de este estudio, *Paraxanthus barbiger* (Poepig 1836) (Decapoda: Brachyura) que aunque de amplia distribución en el Pacífico suroriental (Retamal 1981), no tiene interés comercial. Esta especie está entre las más abundantes de las jaibas del submareal rocoso en la costa de Chile norte y centro-sur y es aparentemente uno de los depredadores prominentes de los sistemas bentónicos (Ortiz & Wolff 2002, Palma et al. 2003). De lo poco más que se conoce de ella en Chile, se cuenta con que el pequeño tiburón pintarroja *Schroederichthys chilensis* Guichenot es uno de sus principales depredadores (Fariña & Ojeda 1993), y que el rizocéfalo *Loxothylacus armatus* (Boschma 1949) la parasita (Boschma 1959). Esta última es la segunda especie involucrada en la asociación biológica de este estudio.

Este estudio se basa en la idea de que si el rizocéfalo *L. armatus* ejerce sobre *P. barbiger* un efecto similar al de otros rizocéfalos estudiados en el mundo (Hochberg et al. 1992, Álvarez et al. 1995, 1999, Álvarez & Calderón 1996, Hines et al. 1997, Glenner et al. 2000, Robles et al. 2002, Boone et al. 2003), entonces la gran abundancia de esta jaiba, y su biología reproductiva en Chile (Ortiz & Wolff 2002, Palma et al. 2003, Brante et al. 2004), quizás debieran ser reinterpretadas. Los efectos descritos de los rizocéfalos sobre sus hospedadores son morfológicos, endocrinos y conductuales, ya que provocan cambios en los ciclos de muda, esterilización parasítica y feminización en los machos (Høeg 1995). Frecuentemente ocurren cambios en la forma corporal (Hochberg et al. 1992), inhibición o disminución en la tasa de crecimiento y/o de la reproducción, por alteración de los niveles hormonales. También se ha observado que individuos infectados han desarrollado conductas propias de hembras sanas, oxigenando huevos que no tienen (Høeg 1995). Además, los rizocéfalos como *L. armatus* alcanzan un gran volumen corporal relativo al del hospedador (Lafferty & Kuris 2002), y pueden ser agentes importantes en la determinación y/o regulación de las poblaciones de hospedador (Torchin et al. 2001). Infectan en su mayoría a cangrejos decápodos, y tienen un ciclo de vida directo

(Barnes 1996, de Meeûs & Renaud 2002), aunque de tal complejidad que solo recientemente se ha comprendido a cabalidad en una especie (Glenner et al. 2000).

Los parásitos se definen por afectar alguno de los componentes de la adecuación biológica del hospedador, lo que puede ser evaluado directamente en sus efectos sobre la sobrevivencia y/o fecundidad, así como indirectamente sobre distintos rasgos fenotípicos asociables a ella (morfológicos, conductuales, Price 1980). En este estudio es de especial interés el efecto comparado del parásito en las características asociadas a la reproducción del hospedador, según su sexo. Existen registros que indican diferencias en la prevalencia de infección entre ambos (Galil & Innoncenti 1999, Coloma & Moyano 2002), así como de cambios ontogenéticos en la proporción de sexos en diversos crustáceos decápodos (Wenner 1972) que podrían deberse o no a mortalidad diferencial según el sexo del hospedador, a causa del parasitismo. Quizás *L. armatus* puede generar cambios como los observados en la infección entre los sexos en otros sistemas (Shalk & Forbes 1997, McCurdy et al. 1998, Wedekind & Jakobsen 1998). Por estos antecedentes, se evalúa el grado de asociación entre la prevalencia de infección, el tamaño corporal y el sexo del hospedador. Para ello se compara la proporción de sexos del hospedador con la condición de estar infectado, a través del tamaño corporal. Además, se compara el tamaño relativo del ancho máximo del abdomen, como carácter sexual, en individuos infectados y no infectados de ambos sexos.

Un ciclo vital resumido de un rizocéfalo comienza con el adulto habitando el interior de un cangrejo, donde forma una estructura reproductiva en forma de saco que sobresale del abdomen del hospedador (fase externa). La fase externa del parásito libera larvas nauplius, que pueden llegar a vivir más de tres semanas en el mar (Høeg 1995). Luego de las correspondientes etapas de la metamorfosis, una larva cypris hembra penetra al hospedador (Walker 1999) la cual, tiene solo 3 días para colonizarlo, proceso cuya especificidad se debería principalmente a pequeñas cantidades de glicoproteínas presentes en el caparazón del hospedador (Boone et al. 2003). Luego, al infectar los tejidos blandos del hospedador,

genera un cuerpo vermiforme que libera células indiferenciadas, las que se desarrollan endoparasíticamente, y crean una serie de ramificaciones en la cavidad corporal del cangrejo (fase interna, Glenner et al. 2000). Más tarde, el mismo individuo hospedador debe ser colonizado por una larva cypris masculina, que debe fertilizar el saco, formando un testículo interno y generando un organismo hermafrodita, el cual tiene función netamente reproductiva. De aquí, la fase externa libera las larvas de vida planctónica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron 513 cangrejos *Paraxanthus barbiger* desde la caleta Lenga, Bahía San Vicente, Talcahuano, Chile (36° 45' S, 73° 10' O), entre septiembre y octubre de 2003. Los cangrejos fueron capturados a mano mediante buceo autónomo a una profundidad que fluctuó entre 2 y 15 m. Luego fueron trasladados al laboratorio y congelados a -20 °C, hasta el momento de su examen. En el laboratorio se registró su identidad específica según Retamal (1981).

El sexo de los hospedadores no infectados fue reconocido mediante la inspección de sus órganos sexuales, según Barnes (1996). El sexo de los individuos infectados fue reconocido como hembra cuando no presentaban desarrollo de pleópodos, pero sí gonoporos. Cuando exhibían un abdomen anormal y el primer par de pleópodos no desarrollados completamente, fueron considerados machos. Fueron considerados igualmente infectados los cangrejos que no presentaban desarrollo del saco (fase externa), pero presentaban una cicatriz en el abdomen donde la externa emerge. Cuando presentaban fase externa, estas fueron cuantificadas para determinar la intensidad de infección (número de parásitos en cada hospedador). Su peso húmedo fue registrado con una balanza de 0,01 g de sensibilidad, luego de que cada externa fuera dejada envuelta por 5 min en papel absorbente, para extraer el exceso de agua. A cada cangrejo se le registró el ancho cefalotorácico (ACT) y el ancho máximo del abdomen (AMA), en mm, con un pie de metro de 0,1 mm de sensibilidad.

Se evaluó si había correlación entre el peso promedio de las externas de *L. armatus*, y de la

prevalencia (porcentaje de infectados por clase de ACT), con las clases de ACT de *P. barbiger* (n = 7), ambas con el coeficiente de correlación de Spearman.

La relación entre la condición reproductiva (ovígeras, no ovígeras) de *P. barbiger* y la condición de estar infectados fue evaluada en 275 hembras con una tabla de contingencia de 2 x 2, con la prueba de Chi-cuadrado y con corrección de Yates para continuidad. La interrelación entre la condición de estar infectados, el sexo de los cangrejos, y el tamaño corporal (siete clases de ACT) fue evaluada mediante pruebas de Chi-cuadrado en tablas de contingencia tridimensionales (Agresti 1996). Todas las pruebas estadísticas fueron hechas utilizando un nivel de significancia estadística al 5 %.

Para evaluar el efecto del parásito sobre un carácter sexual de su huésped, se empleó un análisis de la covarianza de la relación entre AMA y ACT (n = 296), en machos y hembras infectados y no infectados (Sokal & Rohlf 1995).

RESULTADOS

La prevalencia de *L. armatus* en los 513 ejemplares de *P. barbiger* examinados fue de 40,1 %, y alcanzó un máximo cercano al 60 % en cangrejos < 40 mm ACT. Su magnitud disminuyó con el tamaño del cangrejo ($r_s = -0,93$; $P < 0,05$; $n = 7$; Tabla 1). La intensidad osciló entre uno y siete externas por cangrejo, aunque más del 95 % de los individuos infectados que las desarrollaron, solo albergaban una. El peso promedio de las externas aumentó con la clase de ACT en los cangrejos infectados ($r_s = 0,93$; $P < 0,05$; $n = 7$; Fig. 1).

La proporción de hembras en la muestra total disminuyó en los cangrejos de mayor ACT (Chi-cuadrado = 48,35; $gl = 6$; $P < 0,01$), al igual que la condición de estar infectado (Chi-cuadrado = 37,66; $gl = 6$; $P < 0,01$; Tabla 1). Los cangrejos que alcanzaron mayor ACT fueron los machos que no estaban infectados. Sin embargo, no se observó asociación significativa del cambio de la proporción sexual con la condición de estar infectado (Chi-cuadrado = 1,29; $gl = 1$; $P > 0,05$; Tabla 1). Es decir, la proporción sexual cambió de similar manera entre infectados y no infectados.

TABLA 1

Número de cangrejos *P. barbiger* según siete clases de ancho cefalotorácico (ACT, en mm), y según el sexo y la presencia del rizocéfalo *L. armatus*

Number of crabs *P. barbiger* in seven classes of carapace width (ACT, in mm), according to sex and presence of the rhizocephalan *L. armatus*

Clase de ACT	Infectados		No infectados		Total
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	
< 40	19	38	15	26	98
40-45	22	20	10	28	80
45-50	16	28	21	24	89
50-55	22	28	21	25	96
55-60	19	10	21	28	78
60-65	6	1	17	12	36
65 <	1	1	32	2	36
Total	94	112	144	163	513

El efecto del rizocéfalo en la reproducción de los cangrejos hembra fue tan fuerte que de un total de 275 hembras examinadas, ninguna de las 49 ovígeras estuvo infectada (Chi cuadrado = 38,9, gl = 1; $P < 0,001$; Tabla 2). Además, se encontraron diferencias entre los infectados y no infectados de ambos sexos, tanto en las pendientes ($F_{3,288} = 76,97$; $P < 0,05$) como en los interceptos ($F_{3,291} = 295,93$; $P < 0,05$) de las regresiones lineales entre AMA y ACT. La pendiente de la regresión en los machos infectados fue significativamente mayor y la de las hembras menor que las de los individuos no infectados del sexo correspondiente. Es decir, había diferencias significativas en las pendientes entre no infectados de ambos sexos ($F_{1,150} = 76,57$; $P < 0,05$), y entre estos y los infectados de ambos sexos ($F_{1,290} = 12,63$; $P < 0,05$). Los infectados en cambio, no mostraron diferencias entre las pendientes al compararlas entre sexos ($F_{1,104} = 1,17$; $P = 0,281$; Fig. 2). En general, el efecto es más notorio entre los machos.

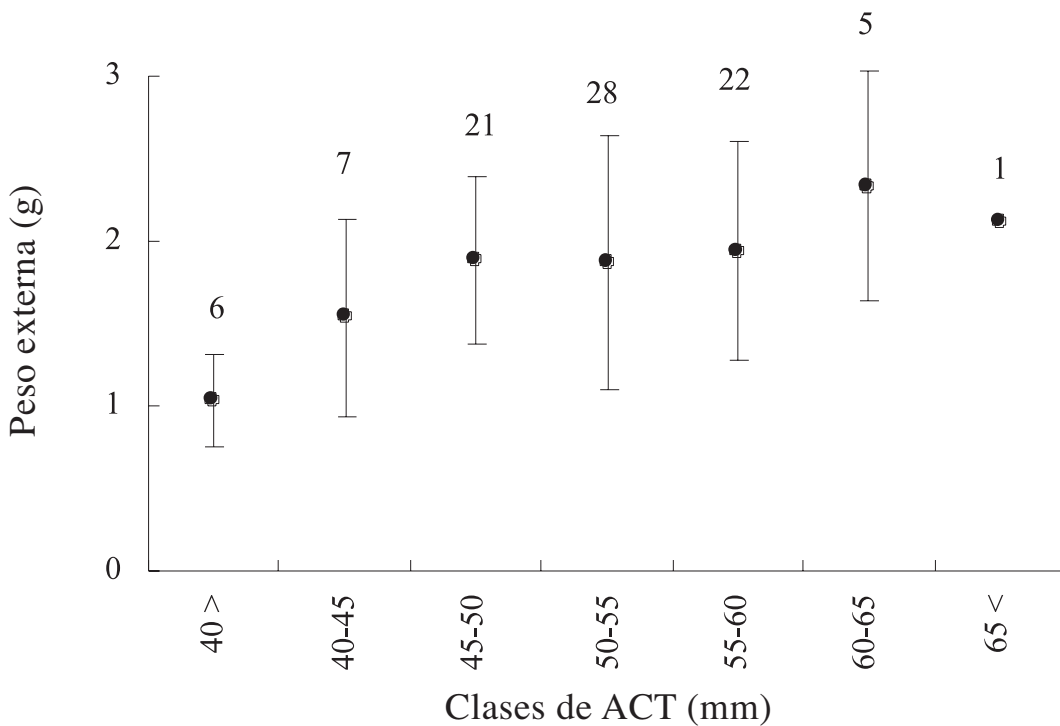


Fig. 1: Relación entre el peso promedio de las externas de *L. armatus* según clases de ancho cefalotorácico de *P. barbiger* (ACT, en mm, n = 90). Las barras indican \pm DE; los números corresponden frecuencias.

Relationship between average weight of externae of *L. armatus* and carapace width of *P. barbiger* (ACT, in mm, n = 90). Bars indicate \pm 1 SD; numbers are frequencies.

TABLA 2

Número de *P. barbiger* hembra infectados y no infectados que presentaron o no desarrollo de huevos

Number of infected and non infected female crabs *P. barbiger* with and without egg development

Condición	Ovígeras	No ovígeras	Total
Infectados	0	112	112
No infectados	49	114	163
Total	49	226	275

DISCUSIÓN

Del escaso conocimiento biológico que se tiene de *P. barbiger* en Chile cabe destacar su gran abundancia (adultos: Ortiz & Wolff 2002, juveniles: Palma et al. 2003), el alto grado de polimorfismo cromático descrito en ejemplares

con ACT < 30 mm (Palma et al. 2003), y sus variaciones latitudinales en inversión reproductiva (Brante et al. 2004).

Nuestros resultados sugieren que *L. armatus* coloniza frecuentemente a individuos jóvenes de *P. barbiger* ya que alcanza su máxima prevalencia entre cangrejos con ACT < 40 mm. Además, los rizocéfalos vivirían por largo tiempo y quizás para siempre en su hospedador, ya que el parásito alcanza sus mayores tamaños entre los huéspedes de mayor ACT (Tabla 1, Fig. 1). Este rizocéfalo además afecta ostensiblemente la reproducción de las hembras, ya que ninguna de las parasitadas se encontraba en estado ovígero (Tabla 2). Finalmente, el efecto de feminización en los machos y masculinización en las hembras se hace patente en los cambios en el ancho del abdomen (Fig. 2). Todos los hallazgos de este estudio en cierto modo no son nada nuevo porque los efectos de *L. armatus* sobre *P. barbiger* son similares a otros sistemas que

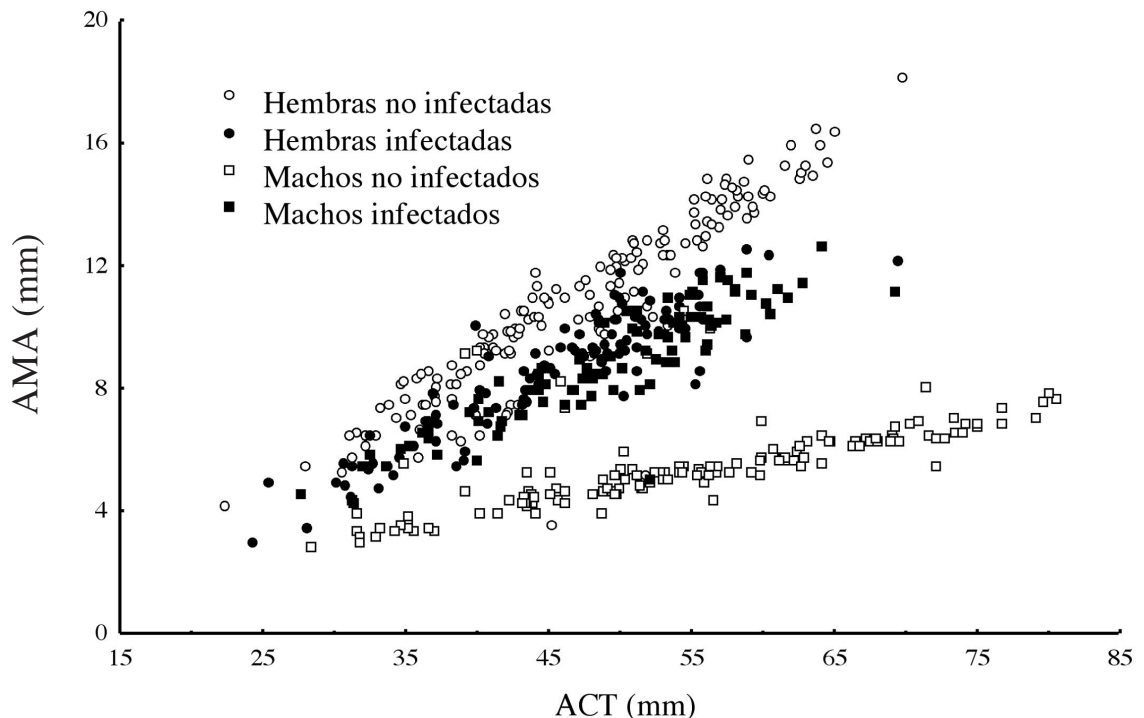


Fig. 2: Relación entre el ancho máximo del abdomen AMA (mm) y el ancho cefalotorácico ACT (mm) en machos no infectados (n = 141); machos infectados (n = 93); hembras no infectadas (n = 161) y hembras infectadas (n = 92).

Relationship between maximum abdomen width AMA (mm) and carapace width ACT (mm) in *Paraxanthus barbiger* infected by *Loxothylacus armatus* in non infected males (n = 141); infected males (n = 93); non infected females (n = 161) and infected females (n = 92).

involucran a rizocéfalos (Álvarez et al. 1995, 1999, Høeg 1995, Galil & Innocenti 1999).

Entre los rizocéfalos que no castran o inhiben el ciclo de muda, la prevalencia aumenta en los ejemplares de mayor tamaño (Shields & Wood 1993, Takahashi & Matsuura 1994). En contraste, la mayor prevalencia de *L. armatus* en *P. barbiger* de pequeño tamaño podría deberse en parte a su mayor frecuencia de muda y por ende de exudación de compuestos químicos que atraerían a las larvas de rizocéfalo (Grosholz & Ruiz 1995, Boone et al. 2003). La infección podría ocurrir incluso antes del asentamiento de las primeras megalopas (Boone et al. 2003). La disminución de la prevalencia en ejemplares de mayor ACT se podría deber también a mecanismos de desparasitación propio de los cangrejos grandes (Álvarez 1999), o a muerte directa o indirecta del hospedador a causa del parasitismo (Høeg 1995, Gaddes & Sumpton 2004). Entre las causas directas no se puede descartar en este caso que la mayor prevalencia en ejemplares pequeños sea un reflejo de la inhibición del crecimiento de los hospedadores parasitados. Entre las causas indirectas, como la depredación sobre *P. barbiger*, falta evaluar si los individuos parasitados son más o menos susceptibles de ser capturados por un depredador. Al respecto, el alto polimorfismo cromático registrado en juveniles de *P. barbiger* recién asentados de esta especie (que ha sido interpretado como un mecanismo de crípsis antidepredador, ver Palma et al. 2003), podría estar potenciado por el rizocéfalo ya que la depredación sobre el huésped en este caso resulta también en la muerte del rizocéfalo. Esta proposición necesita evaluación experimental.

Otros factores aún desconocidos para *L. armatus* y que pueden variar durante el año son la abundancia de rizocéfalos adultos que puedan producir larvas infectivas (Høeg 1995, Hines et al. 1997, Álvarez et al. 2001), la abundancia de hospedadores susceptibles de ser infectados (Glennier et al. 1998), la dinámica de corrientes en el lugar, o simplemente, la existencia de un uso diferencial del hábitat según el sexo del hospedador (Gaddes & Sumpton 2004).

Se han registrado diversas causas de cambios en la proporción sexual en poblaciones naturales de crustáceos (reversión sexual

durante la ontogenia, diferencias conductuales, tasas diferenciales de crecimiento, producción diferencial de gametos, competencia intra-sexual o depredación diferencial, ver Wenner 1972, Crasey et al. 2000, Correa & Thiel 2003, Johnson 2003). En este estudio, sin embargo, el cambio observado en la proporción sexual de *P. barbiger* con las clases de tamaño corporal parece no estar influenciado por la infección por *L. armatus*, ya que dicho cambio ocurre en forma similar entre infectados y no infectados (Tabla 1).

Hasta donde sabemos, no hay evidencia de que *P. barbiger* experimente cambios en su conducta sexual en el apareamiento y por ende en la competencia sexual, como consecuencia de esta parasitosis. La selección sexual en *P. barbiger* no ha sido estudiada, y no siempre que hay rizocefalosis se observa masculinización en las hembras (Hochberg et al. 1992, Høeg 1995, Álvarez & Calderón 1996, Werner 2001), como en *Callinectes sapidus* (Rathbun 1896) infectado por *L. texanus* (Boschma).

Lo nuevo de este estudio radica en que, a nuestro juicio, con esta evidencia se ha de reinterpretar la abundancia de *P. barbiger*. Es decir, si gran parte de la población de juveniles está parasitada por *L. armatus*, entonces lo que parece un cangrejo no corresponde sino a un rizocéfalo. Por esto, parasitosis como ésta, por el tipo de efecto que producen en sus huéspedes, pueden ejercer grandes efectos en la dinámica de la población hospedadora, al afectar la tasa de crecimiento, reducir el número de individuos con potencial reproductivo y determinar su abundancia (Torchin et al. 2001). Al parecer macroparásitos que como éste pueden ser agentes importantes de inhibición de la reproducción de su hospedador (Wilson 2002), y que afectan a una gran proporción de los hospedadores, pueden ser determinantes del tamaño efectivo de las poblaciones (ver Toft 1986 y Torchin et al. 2001 para un contrapunto al respecto).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de la tesis para optar al grado de Licenciado en Ciencias del segundo autor, quien además agradece de manera especial a Karen Manríquez, Angie Díaz, Luis

Balboa y a dos revisores anónimos por sus comentarios de gran ayuda.

LITERATURA CITADA

- AGRESTI A (1996) Three way contingency tables En: Wiley (ed) An introduction to categorical data analysis: 53-70. New York, New York, USA.
- ÁLVAREZ F, E CAMPOS, J HØEG & J O'BRIEN (2001) Distribution and prevalence records of two parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) from the west coast of North America. *Bulletin of Marine Science* 68: 233-241.
- ÁLVAREZ F, A GRACIA, R ROBLES & J CALDERÓN (1999) Parasitization of *Callinectes rathbunae* and *Callinectes sapidus* by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus* in Alvarado Lagoon, Veracruz, México. *Gulf Research Report* 11: 15-21.
- ÁLVAREZ F & J CALDERÓN (1996) Distribution of *Loxothylacus texanus* (Cirripedia: Rhizocephala) parasitizing crabs of the genus *Callinectes* in the Southwestern Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* 9: 205-210.
- ÁLVAREZ F, A HINES & M REAKA-KUDLA (1995) The effect of parasitism by the barnacle *Loxothylacus panopaei* (Gissler) (Cirripedia: Rhizocephala) on growth and survival of the host crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Brachyura: Xanthidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192: 221-232.
- BARNES R (1996) Zoología de los invertebrados. Sexta edición. Nueva Editorial Interamericana McGraw-Hill, Ciudad de México, México. 957 pp.
- BOONE EJ, AA BOETTCHER, TD SHERMAN & J O'BRIEN (2003) Characterization of settlement cues used by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus*. *Marine Ecology Progress Series* 252: 187-197.
- BOSCHMA H (1959) The Crustacea Rhizocephala of Chile. *Lunds Universitets Arsskrift NF* 56 (3): 1-20.
- BRANTE A, C CIFUENTES, HO PÖRTNER, W ARNTZ & M FERNÁNDEZ (2004) Latitudinal comparisons of reproductive traits in five Brachyuran species along the Chilean coast. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:15-27.
- CASTRO P & ME HUBER (2003) *Marine biology*. Fourth edition. McGraw-Hill, New York, New York, USA. 468 pp.
- CHENG T (1967) Marine mollusks as host for symbioses. *Advances in Marine Biology* 5: 1-424.
- COLOMA C & H MOYANO (2002) Nuevo registro de *Peltogasterella gracillis* (Boschma, 1931) (Rhizocephala, Peltogasteridae) en *Pagurus edwardsi* (Dana, 1952) (Decapoda, Paguridae) de Bahía de Concepción, Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 73: 95-101.
- CORREA C & M THIEL (2003) Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology* 23: 849-861.
- CRASEY S, A ROGERS, P TYLER, J GAGE & D JOLLIVET (2000) Genetic and morphometric comparisons of squat lobster, *Munidopsis scobina* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) populations, with notes on the phylogeny of the genus *Munidopsis*. *Deep-Sea Research* 47: 87-118.
- FARIÑA JM & FP OJEDA (1993) Abundance, activity and trophic patterns of the redspotted catshark, *Schroederichthys chilensis*, in the Pacific temperate coast of South America. *Copeia* 1993: 545-549.
- GADDES SW & WD SUMPTON (2004) Distribution of barnacles epizotes of the crab *Portunus pelagicus* in the Moreton Bay region, eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* 55: 241-248.
- GALIL BS & G INNOCENTI (1999) Notes on the population structure of portunid crab *Charybdis longocollis* Leene, parasitized by the rhizocephalan *Heterosaccus dollfusi* Boschma, off the Mediterranean coast of Israel. *Bulletin of Marine Science* 64: 451-463.
- GLENNER H, JT HØEG, JJ O'BRIEN & TD SHERMAN (2000) Invasive vermigin stage in the parasitic barnacles *Loxothylacus texanus* and *L. panopaei* (Sacculinidae): closing of the rhizocephalan life-cycle. *Marine Biology* 136: 249-257.
- GLENNER H, J LÜTZEN & T TAKAHASHI (2003) Molecular and morphological evidence for a monophyletic clade of asexually reproducing rhizocephala: *Polyascus*, new genus (Cirripedia). *Journal of Crustacean Biology* 23: 548-557.
- GLENNER H & M WERNER (1998) Increased susceptibility of recently moulted *Carcinus maenas* (L) to attack by the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thompson 1836. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 228: 29-33.
- GROSHOLZ ED & GM RUIZ (1995) Does spatial heterogeneity and genetic variation in populations of the xanthid crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) influence the prevalence of an introduced parasitic castrator? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 187: 129-145.
- GUZMÁN GL, RA MORENO & H MOYANO (2002) Nuevos hospedadores para *Briarosaccus callosus* Boschma, 1930 (Crustacea, Rhizocephala). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 73: 83-86.
- HINES AH, F ÁLVAREZ & SA REED (1997) Introduced and native population of a marine parasitic castrator: variation in prevalence of the rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* in xanthid crabs. *Bulletin of Marine Science* 61: 197-214.
- HOCHBERG RJ, T BERT, P STEELE & S BROWN (1992) Parasitization of *Loxothylacus texanus* on *Callinectes sapidus*: aspect of population biology and effect on host morphology. *Bulletin of Marine Science* 50: 117-132.
- HØEG JT (1995) The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75: 517-550.
- JOHNSON PT (2003) Biased sex ratios in fiddler crabs (Brachyura, Ocypodidae): a review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex-specific mortality. *Crustaceana* 76: 559-580.
- LAFFERTY KD & AM KURIS (2002) Trophic strategies, animal diversity and body size. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 507-513.
- MCCURDY DG, D SHUTLER, A MULLIE & MR FORBES (1998) Sex-biased parasitism of avian host: relations of blood parasite taxon and mating system. *Oikos* 82: 303-312.
- MURPHY NE & CL GOGGIN (2000) Genetic discrimination of sacculinid parasites (Cirripedia, Rhizocephala): implication for control of introduced green crabs (*Carcinus maenas*). *Journal of Crustacean Biology* 20: 153-157.

- NICOL JAC (1967) The biology of marine animals. Second edition. Pitman & Sons, London, United Kingdom. 699 pp.
- ORTIZ M & WOLFF M (2002) Trophic models of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268: 205-235.
- PALMA AT, C ORREGO & M ARRIAGADA (2003) Crystis in early benthic phases of brachyuran decapod crustaceans in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 149-156.
- PRICE PW (1980) Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 237 pp.
- RETAMAL MA (1981) Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zoológica* (Chile) 44: 1-40.
- ROBLES R, F ÁLVAREZ & G ALCARAZ (2002) Oxygen consumption of the crab *Callinectes rathbunae* parasitized by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus* as a function of salinity. *Marine Ecology Progress Series* 235: 189-194.
- SHALK G & MR FORBES (1997) Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. *Oikos* 78: 67-74.
- SHIELDS JD & FE WOOD (1993) Impact of parasites on the reproduction and fecundity of the blue crab *Portunus pelagicus* from Moreton Bay, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 92: 159-170.
- SOKAL R & J ROHLF (1995) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Third edition. Freeman and Company, New York, New York, USA. 887 pp.
- TOFT CA (1986) Communities of organisms with parasitic lifestyles. In: Diamond JM & TJ Case (eds) *Community ecology*: 445-463. Harper and Row, New York, New York, USA.
- TORCHIN M, K LAFFERTY & A KURIS (2001) Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions* 3: 335-345.
- TAKAHASHI T & S MATSUURA (1994) Laboratory studies on molting and growth of the shore crab, *Hemigrapsus sanguineus* de Haan, parasitized by a rhizocephalan barnacle. *Biological Bulletin* 186: 300-308.
- WALKER G (1999) The cystis larvae of the rhizocephalan barnacle *Heterosaccus lanutus* with particular reference to antennular morphology. *Acta Zoologica* (Sweden) 80: 209-217.
- WEDEKIND C & PJ JAKOBSEN (1998) Male-biases susceptibility to helminth infection: an experimental test with a copepod. *Oikos* 81: 458-462.
- WENNER AM (1972) Sex ratio as function of size in marine Crustacea. *American Naturalist* 106: 321-350.
- WERNER M (2001) Prevalence of the parasite *Sacculina carcini* Thompson 1836 (Crustacea, Rhizocephala) on its host crab *Carcinus maenas* (L) on the west coast of Sweden. *Ophelia* 55: 101-110.
- WILSON K (2002) Ups and downs of wildlife population regulation by macroparasites. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 454.

Editor Asociado: Sergio Navarrete

Recibido el 18 de marzo de 2005; aceptado el 9 de noviembre de 2005