

Diferencias en las historias de vida de dos especies de isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) que parasitan al nape *Neotrypaea uncinata* (Milne-Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea)

Different life histories of two species of bopyrid isopods (Isopoda, Epicaridea), parasites of the ghost shrimp *Neotrypaea uncinata* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea)

GABRIELA MUÑOZ

Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile; e-mail: gmunoz@ucsc.cl

RESUMEN

En ambientes costeros de Concepción, Chile, se han registrado dos especies de isópodos, *Ione ovata* Shiino, 1964 e *Ionella agassizi* Bonnier, 1900, parásitos en las cámaras branquiales del nape *Neotrypaea uncinata* (H. Milne Edwards, 1837). La prevalencia de parasitismo sin embargo, es mucho menor en *Ione ovata* quien además presenta menor frecuencia de parejas cohabitando una misma branquia, aunque posee una especificidad comparativamente menor que *I. agassizi*. Esto sugiere que ambas especies poseen historias de vida contrastantes. Para mejorar el entendimiento de las causas de estas diferencias, en este estudio se analizan y comparan algunos rasgos de la historia de vida de los isópodos (fecundidad, tamaño de los huevos, inversión reproductiva, y capacidad de los machos para colonizar napes no parasitados). *Ione agassizi* tuvo una menor fecundidad, y huevos de mayor tamaño que *I. ovata*. Sin embargo, no hubo diferencias en la inversión reproductiva entre ambas especies, ni en su relación con el tamaño corporal del isópodo. Los machos de *I. ovata* poseen mayor habilidad que los de *I. agassizi* para colonizar nuevos napes no parasitados, ya que pudieron permanecer en nuevos hospedadores y rediferenciarse sexualmente en hembras. Se considera que sería necesario estimar la sobrevivencia durante el tiempo total de vida de estos parásitos para mejorar la interpretación de estos resultados.

Palabras clave: isópodos bopíridos, estrategias reproductivas, fecundidad, tamaño huevos, transformación morfológica, napes, crustáceos.

ABSTRACT

On coastal habitats near Concepción city, Chile, there are two isopod species *Ione ovata* Shiino, 1964, and *Ionella agassizi* Bonnier, 1900 both occupying the gill chambers of the ghost shrimp *Neotrypaea uncinata* (H. Milne Edwards, 1837). However, in *I. ovata*, the prevalence is smaller, there is a low frequency of coupled isopods in the same gill chamber, and is less host specific than *I. agassizi*. These observations suggest that both isopod species have different life histories. To improve the understanding of the causes of these differences some life history traits of isopods species (fecundity, egg size and reproductive investment and the capability of individual males isopods to survive in uninfested ghost shrimps) are examined and compared. *Ione agassizi* has lower fecundity but larger eggs than *I. ovata*. However, there were neither differences in reproductive investment nor in relation to their body size between the two species. Experimental infestation of ghost shrimps by males of both species of isopods showed that only males of *I. ovata* could remain on the hosts for a few weeks and metamorphose into females. It would be necessary to estimate survival of isopods during the total life cycle, in order to improve the interpretation of these results.

Key words: bopyrid isopods, reproductive strategies, fecundity, egg size, metamorphosis, ghost shrimps, crustaceans.

INTRODUCCIÓN

El nape *Neotrypaea uncinata* (Milne-Edwards 1837) es un crustáceo decápodo excavador que habita en medios marinos y estuarinos de la costa central de Chile. Este puede estar parasitado por dos especies de isópodos bopíridos: *Ionella agassizi* Bonnier, 1900, e *Ione ovata* Shiino, 1964.

Así como la mayoría de los parásitos, los isópodos bopíridos tienen ciclos de vida complejos, por lo cual se encuentran con numerosas dificultades para llegar a sus hospedadores definitivos, ya que deben pasar por varias especies hospedadoras, lo que implica soportar micro y macroambientes diferentes (Poulin 1996). Estas y otras causas (interacciones intra o interespecíficas entre pará-

sitos, y entre parásitos y hospedadores) pueden constituir presiones selectivas que afecten la evolución de ciertos rasgos de las historias de vida de las especies, como el tamaño corporal, el tiempo de vida, la edad de madurez sexual, la fecundidad, tamaño de los descendientes, entre otras (Stearns 1992). Las combinaciones de algunos de estos rasgos, que en conjunto optimizan el número de descendientes, son definidas como estrategias reproductivas (Ricklefs 1990).

Las larvas de vida libre de los isópodos bopíridos deben llegar a un copépodo para proseguir su desarrollo (hospedador intermediario), en donde sufren dos metamorfosis (dos fases larvales: epicaride y miscroniscus) y luego la tercera larva (criptoniscus) busca a su hospedador definitivo donde sufre una tercera metamorfosis a adulto (Anderson & Dale 1981). Por lo general, sólo dos larvas quedan en una cámara branquial del hospedador definitivo. Las larvas de éstos isópodos parasitan a su hospedador definitivo aparentemente sólo cuando éstos son juveniles (Campos & Campos 1989, Muñoz & George-Nascimento 1999).

Generalmente, a éstos isópodos se les encuentra cohabitando en pareja en una de las dos cámaras branquiales del hospedador. Son hermafroditas, y la primera larva en llegar al hospedador será hembra y la siguiente será macho. Presentan un gran dimorfismo sexual, siendo los machos mucho más pequeños que las hembras y morfológicamente menos complejos (ver Stuardo et al. 1986, Markham 1994). Estos parásitos producen un efecto negativo en la nutrición (Astete-Espinoza & Cáceres 2000) y en la fecundidad de su hospedador (Pike 1960, Truesdale & Mermilliod 1977, Beck 1980, Van Wyk 1982, McDermott 1991, Muñoz & George-Nascimento 1999). Este grupo de isópodos presentan una fecundidad promedio de 5.000 a 25.000 huevos por hembra (Wenner & Windsor 1979, McDermott 1991, Muñoz & George-Nascimento 1999), con tres ó cuatro desoves durante sus vidas (Pike 1960, McDermott 1991).

Para entender el objetivo de este trabajo se destacan las observaciones de mayor relevancia: primero, *I. agassizi* presenta valores de prevalencia mucho mayores que *I. ovata* (Muñoz 1997, Muñoz & George-Nascimento 1999). Segundo, la frecuencia de parejas cohabitando en una misma cámara branquial es mucho mayor en *I. agassizi*. No más del 50 % de los individuos de *I. ovata* se encuentran en pareja (Muñoz 1997), a diferencia de *I. agassizi* en la que el 98 % lo está (Muñoz & George-Nascimento 1999). Tercero, en condiciones de cautiverio, se ha observado que los machos de *I. ovata* se desprenden de sus hospedadores, lo

que no ha sido observado en *I. agassizi*. Estos antecedentes permiten pensar que ambas especies, a pesar de parasitar a una misma especie hospedadora presentarían diferencias reproductivas y de sobrevivencia. Por consiguiente, el objetivo de este estudio es comparar la fecundidad, el tamaño de las crías, el peso total de crías por isópodo, la inversión reproductiva y la capacidad de individuos machos de permanecer en nuevos hospedadores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron cerca de 650 napes *N. uncinata* durante 1997 y 1998 desde la localidad de Lengua, Bahía San Vicente, Chile (36° 45' S, 73° 10' O). Se revisaron las cámaras branquiales de cada nape en busca de isópodos, recolectándose más de 300 individuos de *Ionella agassizi* y cerca de 30 de *Ione ovata*. Se encontraron sólo 19 hembras de *Ione ovata*, y 162 de *Ionella agassizi*, aunque de esta última se utilizaron 20 hembras para efectos comparativos en los aspectos reproductivos de estas especies. A cada isópodo se le determinó su peso húmedo y se estimó su fecundidad por un método similar al descrito por McLelland (1980). El tamaño de las crías fue medido utilizando una balanza de 0,0001 g de sensibilidad. Para esto, de cada hembra se pesó una submuestra de crías, en la que se contabilizó el número de huevos y larvas. Luego, el peso individual de las crías fue obtenido dividiendo el peso de la submuestra por el número de crías contenido en ella. La biomasa total de crías por isópodo fue obtenida multiplicando la fecundidad por el peso de las crías. La medida de inversión reproductiva (IR) definido como la biomasa reproductiva producida por la biomasa del individuo reproductor (Stearns 1992), fue estimada mediante la fórmula: $IR(\%) = (\text{biomasa total de crías} / (\text{peso del isópodo} + \text{biomasa total de crías})) \times 100$, que es una medida relativa de la cantidad de energía que los individuos invierten para su reproducción.

Para determinar si los isópodos macho tienen la capacidad para parasitar a un nuevo nape (sin isópodos previamente), se recolectaron napes parasitados y no parasitados. De ellos, se obtuvieron 10 isópodos machos de *Ione ovata* y 20 de *Ionella agassizi*. Cada uno de ellos fue puesto en la cámara branquial de un nape no parasitado. Estos hospedadores fueron puestos en cubetas con arena obtenida desde el lugar de captura. Se mantuvieron en agua de mar a salinidad de 32 ‰, temperaturas entre 17-20 °C y aireación constante. La arena fue cambiada mensualmente. Se registró el tiempo de permanencia de los isópodos

en los nuevos hospedadores. Sólo cuando los isópodos se desprendieron o el nape murió, se registró si hubo cambios morfológicos externos (transformación morfológica) de los isópodos debido a su condición hermafrodita. Cada isópodo fue medido en su longitud corporal (sin incluir los procesos laterales) y en su ancho máximo.

El análisis de los datos consistió en determinar si hubo diferencias entre: el peso corporal, la fecundidad, el peso de los huevos y la inversión reproductiva de las dos especies de isópodos, mediante pruebas U de Mann-Whitney (Zar 1984). Se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA) de la fecundidad y de la inversión reproductiva con respecto al peso de los isópodos entre ambas especies (Zar 1984).

RESULTADOS

El peso corporal promedio de los isópodos no fue diferente entre especies (Tabla 1). El 69,1 % del total de hembras de *I. agassizi* (n = 162) y el 68,4 % del total de hembras de *I. ovata* (n = 19) presentaban crías (huevos o larvas). Por lo tanto, no hubo diferencias en la proporción de hembras con crías (prueba de Chi-cuadrado, $X^2 = 0,04$, $P = 0,84$). La fecundidad promedio *I. agassizi* fue cercana a las 5.500 crías. En cambio, la de *I. ovata*

fue cercana a las 22.000, lo cual fue significativamente mayor a la de *I. agassizi* (Tabla 1). Los huevos ($7,4 \times 10^{-6}$ a $9,5 \times 10^{-6}$ g) como las larvas ($13,4 \times 10^{-6}$ a $14,0 \times 10^{-6}$ g) de *I. agassizi* fueron de mayor peso que los de *I. ovata* (huevos: $3,1 \times 10^{-6}$ a $4,8 \times 10^{-6}$ g; larvas: $1,9 \times 10^{-6}$ a $7,0 \times 10^{-6}$ g). No hubo diferencias significativas en la biomasa total de crías por isópodo (fecundidad x peso de las crías) y en la inversión reproductiva promedio entre ambas especies de isópodos (Tabla 1).

La fecundidad y la inversión reproductiva no variaron con el tamaño de los isópodos en ambas especies (Tabla 2). La relación entre la fecundidad (log 10) y el peso de los individuos no fue significativamente diferente en pendiente ($F_{1,29} = 0,47$, $P = 0,49$), ni en las medias ajustadas $F_{1,30} = 3,76$, $P = 0,06$, Fig. 1A) al ser comparadas entre especies de isópodos. No hubo una relación significativa entre la inversión reproductiva (%) y el peso de los isópodos (Fig. 1B).

La capacidad de los machos de permanecer en napes no parasitados, luego de ser trasplantados, se observó sólo en *I. ovata*. Los machos de *I. agassizi* no permanecieron en el nuevo hospedador más de un día (Tabla 3). De los 10 machos de *I. ovata* sólo dos se desprendieron prematuramente de los cuales no hubo registro. Los ocho machos restantes se rediferenciaron sexualmente en algún grado durante el tiempo que permanecieron

TABLA 1

Valores promedio, desviación estándar (DE), mínimo y máximos del peso corporal, fecundidad, peso total de crías por isópodo e inversión reproductiva de *Ionella agassizi* e *Ione ovata* en *Neotrypaea uncinata*, y resultados de las pruebas U de Mann-Whitney. El valor de n indica el número de ejemplares examinados

Mean, standard deviation (DE), minimum, and maximum values of body weight, fecundity, total weight of broods per female, and reproductive investment of *Ionella agassizi* and *Ione ovata* infesting *Neotrypaea uncinata*. Results of Mann-Whitney tests are also given. The small capital n indicates the number of individuals examined

Variable	n	Promedio ± DE	Mínimo Máximo	Valor de U	Valor de P
Peso corporal (g)					
<i>Ionella agassizi</i>	20	0,16 ± 0,09	0,01-0,36	128,5	0,95
<i>Ione ovata</i>	13	0,19 ± 0,08	0,04-0,35		
Fecundidad (número de crías por isópodo)					
<i>Ionella agassizi</i>	20	5.505 ± 3.429	110-12.800	75,0	0,04
<i>Ione ovata</i>	13	22.183 ± 19.597	650-64.000		
Biomasa total de crías por isópodo (g)					
<i>Ionella agassizi</i>	20	0,06 ± 0,03	0,0008-0,12	96,0	0,21
<i>Ione ovata</i>	13	0,08 ± 0,07	0,0004-0,19		
Inversión reproductiva (%)					
<i>Ionella agassizi</i>	20	76,37 ± 12,16	5,72-99,41	107,0	0,37
<i>Ione ovata</i>	13	72,73 ± 17,57	49,51-99,88		

TABLA 2

Análisis de regresión lineal de la fecundidad y la inversión reproductivo en relación al peso corporal de los isópodos (g)

Analysis of linear regression of fecundity versus reproductive investment in relation to body weight of the isopods (g)

Especie de isópodo	Variante dependiente	Valor de r^2	Valor de t	Grados de libertad	Valor de P
<i>Ione ovata</i>	Fecundidad	< 0,01	0,08	11	0,93
	Inversión reproductiva	0,02	0,47	11	0,64
<i>Ionella agassizi</i>	Fecundidad	0,09	1,36	18	0,19
	Inversión reproductiva	0,18	2,00	18	0,06

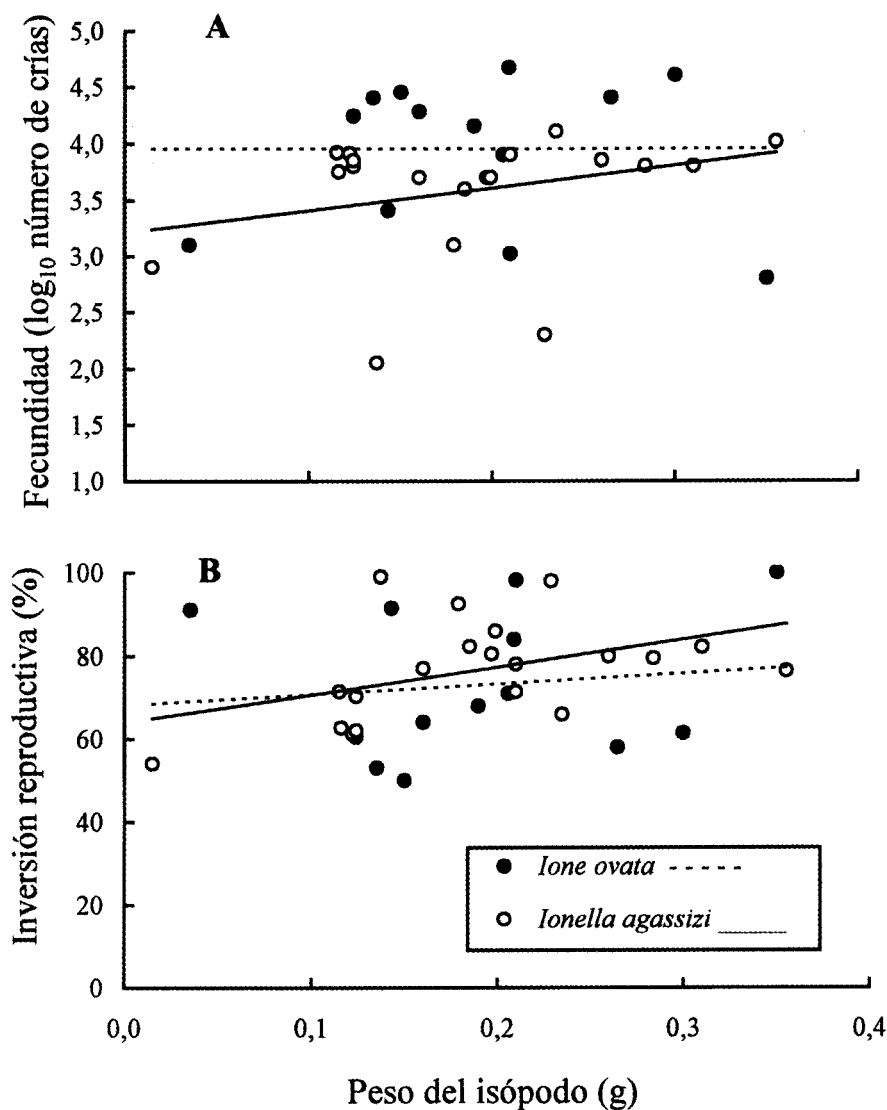


Fig. 1: (A) Relación entre la fecundidad y (B) la inversión reproductiva (%) con el peso corporal de los isópodos *Ione ovata* e *Ionella agassizi*.

Relation between (A) fecundity, and (B) reproductive investment (%) to body weight of the isopods *Ione ovata* and *Ionella agassizi*.

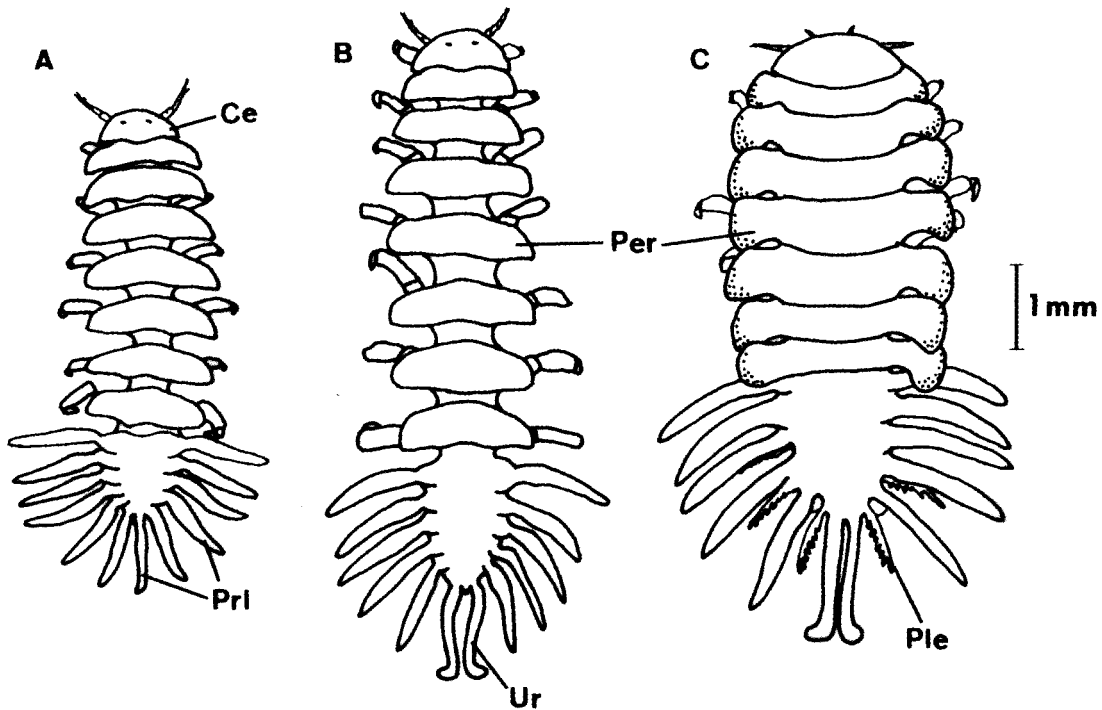


Fig. 2: Cambios morfológicos de los individuos macho de *Ione ovata*: (A) macho inicial, (B) morfología a los 14 días, (C) morfología a los 50 días. La clave de abreviaciones es la siguiente: Pri = procesos laterales, Per = pereiómeros, Ce = cefalón, Ple = pleópodos, Ur = urópodos.

Morphological transformation of males of *Ione ovata*: (A) initial male, (B) morphology at 14 days, (C) morphology at 50 days. Key to abbreviations as it follows: Pri = lateral processes, Per = pereomeres, Ce = head, Ple = pleopods, Ur = uropods.

en sus nuevos hospedadores. Se observaron cambios morfológicos en *I. ovata* a partir del decimo-cuarto día de permanencia en un nuevo hospedador. Estos cambios indican que el macho se transforma en hembra.

Los cambios observados se evidencian en que el último par de procesos laterales del pleón se transformó en los urópodos de una hembra. Apparently ocurre un aumento en la longitud corporal del isópodo (con pereiómeros más separa-

dos). Entre los 45 y 50 días se observó ensanchamiento corporal y aparecieron los pleópodos y los oostegitos. Se comenzaron a formar las placas coxales y a fusionarse los pereiómeros entre sí (Fig. 2). Entre los 80-85 días, los isópodos alcanzaron mayor tamaño, los pleópodos aumentaron su ramificación, mientras que el cefalón comenzó a fusionarse con el segundo pereiómero. Los isópodos que permanecieron más de 120 días en su nuevo hospedador, no mostraron un grado de

TABLA 3

Longitud cefalotorácica (LCT) de los napes en los cuales se implantaron individuos machos de *Ione ovata* e *Ionella agassizi* y tiempo de permanencia máxima (en días y en semanas) en nuevos individuos hospedadores, *Neotrypaea uncinata*

Length of cephalothorax (LCT) of the ghost shrimps in which individual males of *Ione ovata* and *Ionella agassizi* were implanted with time of maximal residence (in days and weeks) in newly infested individuals of *Neotrypaea uncinata*

Especie de isópodo	LCT (mm)	Número inicial de hospedadores infectados	Número de isópodos alojados	Tiempo máximo de permanencia en días (y semanas)
<i>Ione ovata</i>	13,0-16,5	10	8	220 (24)
<i>Ionella agassizi</i>	12,5-16,7	20	0	1 (0)

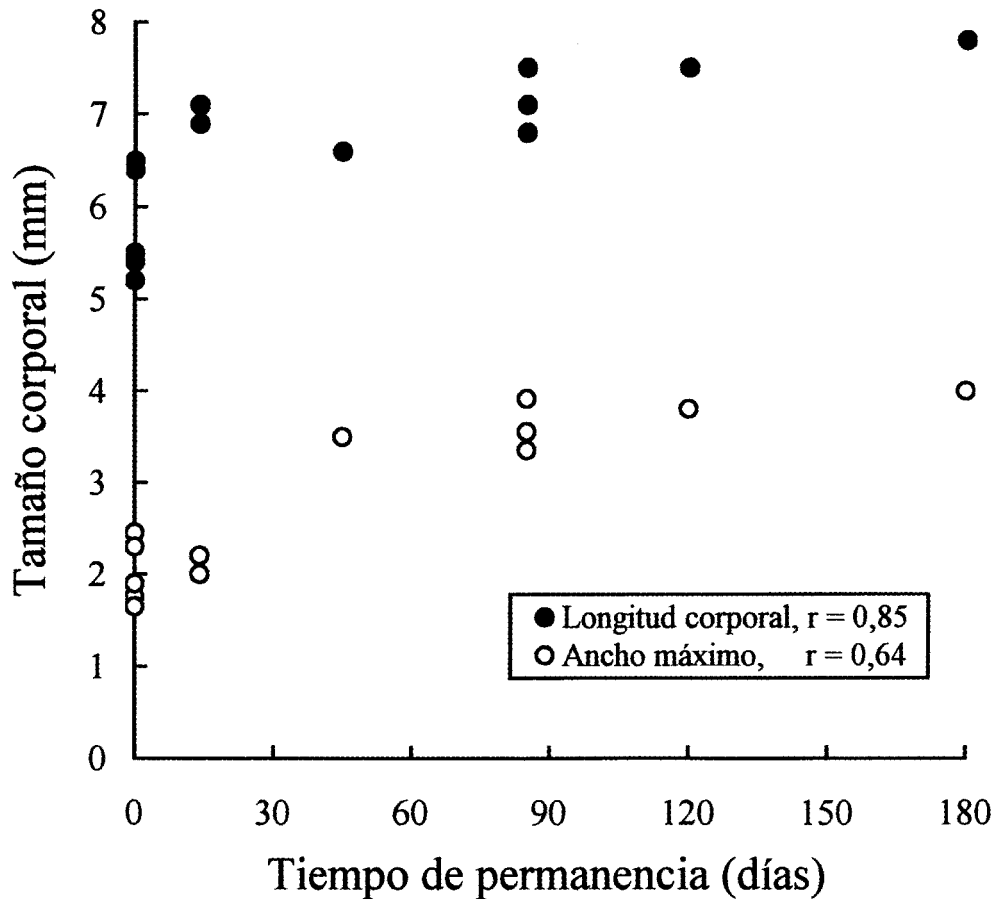


Fig. 3: Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre la longitud tamaño corporal y ancho corporal de 14 isópodos *Ione ovata* según el tiempo de transformación morfológica en el nape *Neotrypaea uncinata*. Spearman correlation analysis (r_s) between body length and width of 14 isopods of *Ione ovata* during the time of morphologic transformation on the ghost shrimp *Neotrypaea uncinata*.

modificación morfológica mayor que los isópodos con 85 días, aunque alcanzaron mayor tamaño corporal (Fig. 3, $n = 14$ considerando a los que están en transformación y a machos no utilizados en los implantes).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que *I. ovata* tiene mayor mortalidad en sus estadios larvales que *I. agassizi*. Esta alta mortalidad es en parte compensada con una mayor fecundidad y probablemente mayor número de desoves, aunque esto implica producir huevos más pequeños (Tabla 1). Además, los antecedentes indican que posee menor especificidad y bajas prevalencias: 0,4 a 4 % en *N. uncinata* (Muñoz & George-Nascimento 1999), 2,2 % en *Notiasthodes brachyophthalma* (Muñoz 1997) y 0,1 % en *Callichirus garthi* (G. Muñoz resultados no

publicados). Finalmente, la capacidad de dispersión de los machos de ambas especies es radicalmente diferente. En resumen, las diferencias observadas en los rasgos de historias de vida de estas especies de isópodos sugieren estrategias reproductivas distintas. Sin embargo, la consideración de otros rasgos, como el tiempo de vida de los isópodos, el número de desoves, el esfuerzo reproductivo (Stearns 1992), el crecimiento somático y la disponibilidad de recursos (Haukioja & Hakala 1978) podrían aportar a su entendimiento.

¿Qué importancia tiene la capacidad de cambiar de sexo para *I. ovata*? Aunque el cambio a hembra no fue completo bajo implantes artificiales, la baja prevalencia de machos (G. Muñoz resultados no publicados) sugiere que es usual que éstos salgan de sus hospedadores iniciales, probablemente a la búsqueda de napes no parasitados. Cabe destacar que entre los isópodos

bopíridos usualmente es una larva no diferenciada sexualmente la que ante la ausencia de un isópodo diferenciado sexualmente, se convertirá en hembra (Noble & Noble 1964). En este caso, es un macho adulto de *I. ovata*, y por consiguiente, ya diferenciado, el que sufre un cambio de sexo. En contraste, *I. agassizi* no muestra dicha capacidad. Con esto, los isópodos prolongarían su longevidad, y por sobre todo, maximizarían la posibilidad de producir descendencia, por lo que constituiría un elemento importante de su estrategia reproductiva.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. John Markham por su ayuda en la revisión del inglés y al Dr. Mario George-Nascimento por la revisión del manuscrito y sus valiosas sugerencias que ayudaron a mejorar notablemente este trabajo. Se agradece el financiamiento del Proyecto FONDAP, Programa 3: Ecología y Conservación (a M. George-Nascimento).

LITERATURA CITADA

- ASTETE-ESPINOZA L & CW CÁCERES (2000) Efecto del parasitismo del isópodo *Ionella agassizi* (Isopoda: Epicaridea) (Bonnier, 1900) sobre la fisiología nutricional del nape *Neotrypaea uncinata* (M. Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea). Revista Chilena de Historia Natural 73: 243-252.
- ANDERSON G & WDALE (1981) *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda: Epicaridae): morphology and development of larvae in culture. Crustaceana 41: 143-161.
- 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.
- 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.
- HAUKIOJA E & THAKALA (1978) Life-history evolution in *Anodonta piscinalis* (Mollusca, Pelecypoda). Oecologia 35: 253-266.
- 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.
- MARKHAM JC (1994) Crustacea Isopoda: Bopyridae in MUSORSTOM Collections from the tropical Indo-Pacific. Subfamilies Pseudiniinae (in part), Argeiinae, Orbioninae, Athelginae and Entophilinae. En: Crosnier A (ed) Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 10, Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) 161: 225-253.
- MCLELLAND G (1980) *Phocanema decipiens*: growth, reproduction and survival in seals. Experimental parasitology 49: 175-187.
- MUÑOZ G (1997) Primer registro de isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) en el nape *Notiax brachyophtalma* (M. Edwards, 1870): algunos aspectos de la relación parásito-hospedador. Gayana Oceanología (Chile) 5: 33-39.
- MUÑOZ G & M GEORGE-NASCIMENTO (1999) Efectos reproductivos recíprocos en la simbiosis entre napes (Decapoda: Thalassinidea) e isópodos bopíridos (Isopoda: Epicaridea) en Lenga, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 72: 49-56.
- NOBLE ER & GA NOBLE (1964) Parasitología: biología de los animales parásitos. Editorial Interamericana, Ciudad de México, México. 675 pp.
- 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 Zoology 44: 239-251.
- RICKLEFS RE (1990) Ecology. Third edition. W. H. Freeman and Company, New York, New York. 896 pp.
- POULIN R (1996) Evolutionary ecology of parasites, from individuals and communities. Chapman & Hall, London, United Kingdom. 211 pp.
- STEARNS SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 249 pp.
- STUARDO J, R VEGA & I CESPEDES (1986) New bopyrid isopod parasitic on *Callinassa uncinata* H. Milne-Edwards: with functional and ecological remarks. Gayana Zoológica (Chile) 50: 3-15.
- 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.
- WENNER EL & NT WINDSOR (1979) Parasitism of galatheid crustaceans from 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, New Jersey. 718 pp.

Editor Asociado: J. Navarro

Recibido el 7 de julio de 2000; aceptado el 21 de junio de 2001