



**CLASE THECOSTRACA:**

**SUPERORDEN RHIZOCEPHALA:**

## **Órdenes Kentrogonida y Akentrogonida**

**Horacio Vázquez-López**

Facultad de Estudios Superiores Iztacala,  
Universidad Nacional Autónoma de México, México.  
hvazquez@campus.iztacala.unam.mx

### **1. Introducción**

Los balanos o cirripedios, son un grupo mayor de crustáceos que consiste exclusivamente en organismos sésiles. Como una consecuencia de su modo de vida, la morfología de los adultos es bastante aberrante comparada con otros crustáceos (Glennner & Hebsgaard, 2006).

Los rizocéfalos son balanos altamente modificados. Su morfología se ha modificado tanto, en relación a otros balanos de vida libre, que solamente son reconocidos como crustáceos cirripedios por sus formas larvales (Ritchie & Høeg, 1981), dioicas típicas de los percebes: el nauplio y la cipris (Høeg, 1991).

Rhizocephala, nombrado inicialmente por Müller (1862) (Walker, 2001; Glennner & Hebsgaard, 2006) es un superorden de balanos parásitos altamente especializados que comprende actualmente siete familias, las cuales difieren marcadamente en su proceso de metamorfosis y en su sistema sexual (Høeg & Lützen, 1985), 37 géneros y cerca de 260 especies (Tablas I-II). Los miembros de las familias Peltogasteridae, Lernaediscidae y Sacculinidae tienen un ciclo de vida gonocórico (sexos separados). Esto se ve reflejado inicialmente desde la etapa larval.

Sus hospederos son crustáceos decápodos, isópodos, cumáceos, estomatópodos y percebes bala-nomorfos (Fig. 1-4) (Høeg, 1992; Høeg & Lützen, 1995).

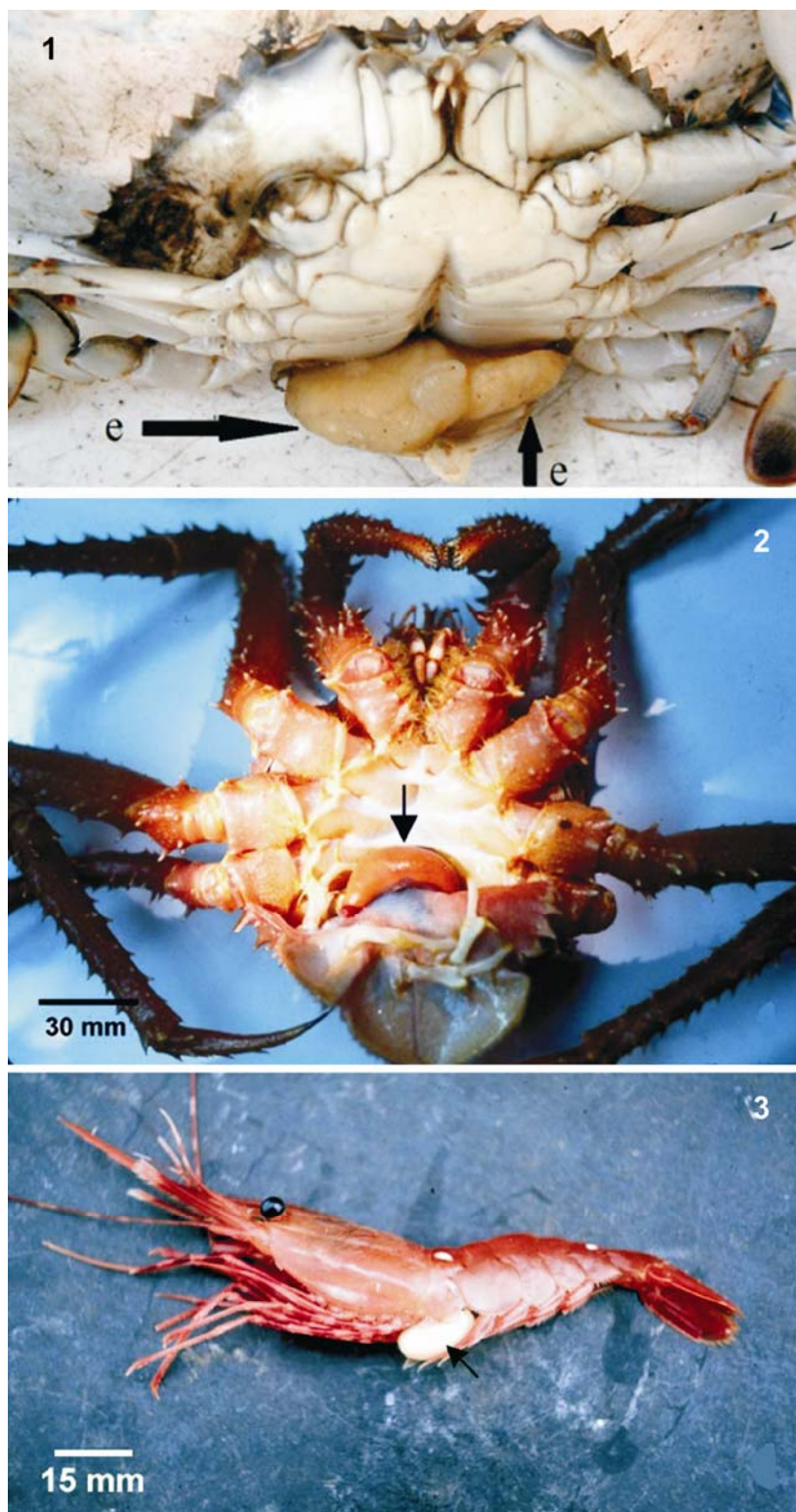
Algunas especies parasitan cangrejos semiterrestres y algunos se encuentran en cangrejos dulcea-cúcolas (Andersen *et al.*, 1990; Høeg, 1992).

### **2. Historia natural**

#### **2.1. Ciclo de vida**

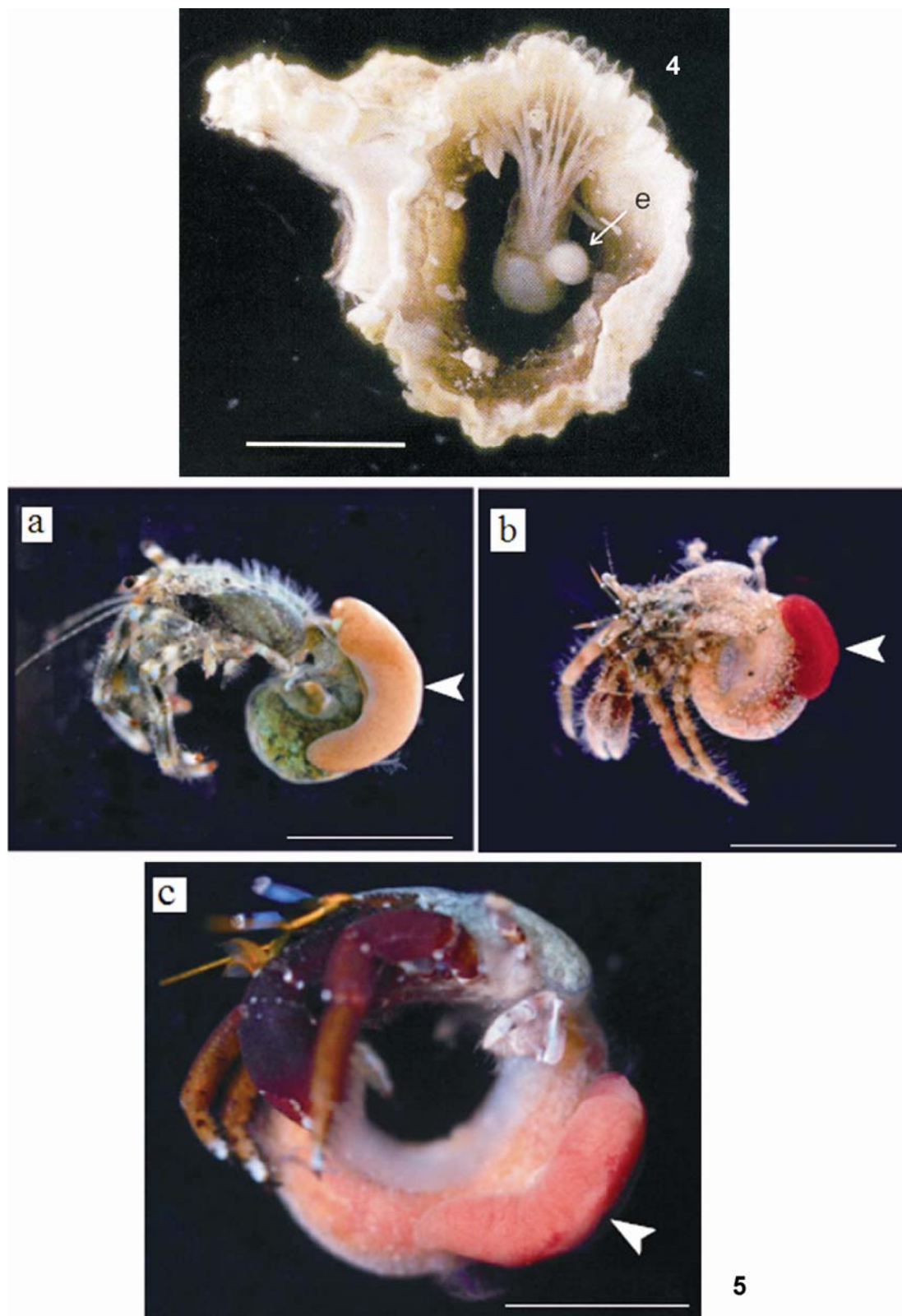
El ciclo de vida de los rizocéfalos se puede describir de la siguiente manera: del huevo eclosionan larvas nauplio, diferenciadas sexualmente; las larvas de mayor tamaño son machos y las pequeñas hembras. Generalmente después de cuatro estadios, los nauplios mudan para convertirse en cipris. Las larvas cipris hembra, infectan a hospederos susceptibles y se convierten en endoparásitos.

Después de un periodo de maduración, emerge un cuerpo reproductivo (externa), del abdomen del hospedero. La externa virgen puede ser fertilizada por una larva cipris macho para madurar e iniciar la reproducción (Høeg & Lützen, 1995). En la primera etapa (interna), la ubicación del primordio del parásito es incierta, posiblemente desplazándose por la hemolinfa, para después empezar a crecer cerca de las placas torácicas del hospedero. Para emerger, el parásito se desarrolla en la cutícula cubierta por un tumor. Asimismo, produce un sistema de raíces profundas para sujetarse que sirven para absorber los nutrientes del hemocele del hospedero. La parte central del tumor se transforma en el núcleo, un rudimen-to de la parte reproductiva del cuerpo, que posteriormente perfora el tegumento del hospedero y sale para formar la externa (Fig. 6 y 7).



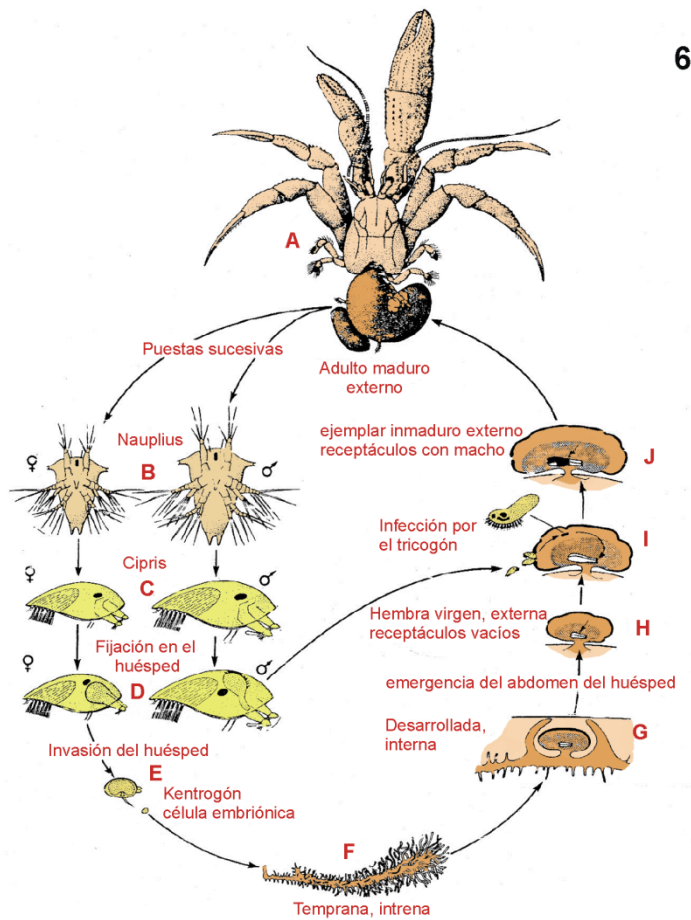
**Fig. 1.** Vista ventral de un cangrejo braquiuro *Callinectes rathbunae* parasitado por el rizocéfalo *Loxothylacus texanus* (las flechas indican las externas del parásito). Imagen: Horacio Vázquez-López. **Fig. 2.** Vista ventral del cangrejo rey *Lithodes aequispina* parasitado por *Briarosaccus callosus* (la flecha indica la externa del parásito). Tomado de: <http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especies/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/rhizocb-eng.htm> **Fig. 3.** Camarón *Pandalus platyceros* parasitado por *Sylon* sp. (la flecha indica la externa del parásito). Tomado de <http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especies/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/sylonsp-eng.htm>

En pocos géneros, una interna da origen a varias externas. La externa contiene los órganos reproductores y las cavidades del manto (estructura utilizada como incubadora), las cuales en la mayoría de las especies se abren al exterior por medio de un orificio simple en el manto. Un tallo angosto une a la externa con el sistema interno de raíces. Se dice que antes de que la externa emerja, el hospedero puede ser infectado internamente, de este modo el parásito no es visible.



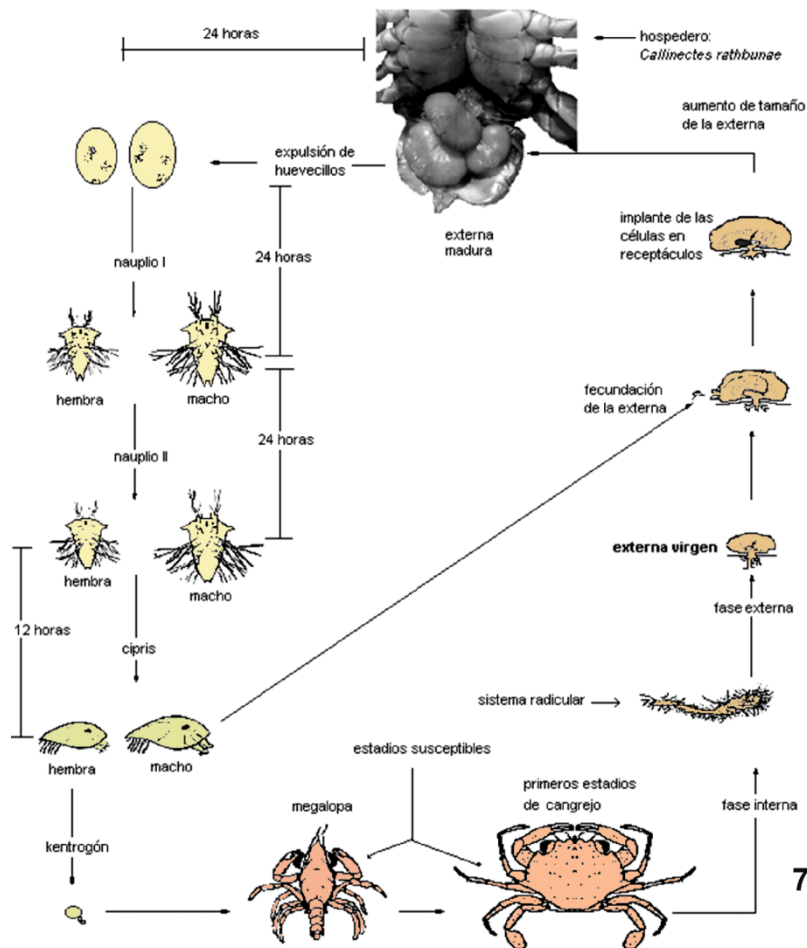
**Fig. 4.** Percebes balanomorfo *Chthamalus stellatus* parasitado por *Chthamalophilus delagei* (la externa se indica con la flecha) (escala: 5 mm). Tomado de Walker (2001). **Fig. 5.** *Peltogaster postica* (a) en su hospedero *Pagurus angustus*, *Septosaccus* sp. (b) en su hospedero *Diogenes tumidus* y *Dipterosaccus indicus* (c) en su hospedero *Calcinus morgani* (los hospederos son cangrejos anomuros). Las flechas blancas indican la externa del parásito. Escalas de las barras: 5 mm. Modificado de Yoshida *et al.* (2012).

Los rizocéfalos al llegar al estado adulto difieren de otros cirripedios por carecer de segmentación, apéndices y tracto digestivo. Los adultos también carecen de cubierta calcárea, presente en la mayoría de los cirripedios torácicos.



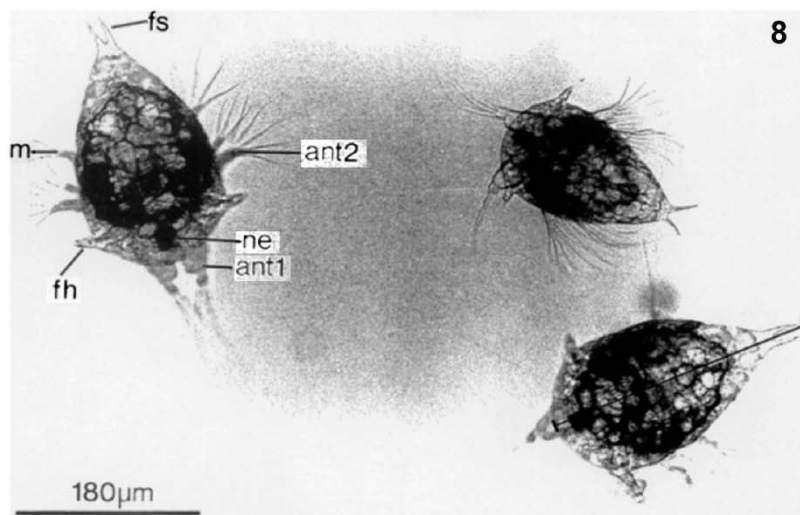
6

**Fig. 6.** Ciclo de vida típico de los rizocéfalos. Ciclo de vida de un rizocéfalo kentrogonido generalizado. **A**, el individuo sexualmente maduro, externo, libera una serie de puestas sucesivas en el abdomen del huésped. **B** y **C**, larvas planctónicas. Nótese la diferencia de tamaño entre la larva masculina y la femenina. **D**, **E** e **I**, los cípridos al fijarse producen un kentrogón en la hembra y un tricogón en el macho. **E-G**, la célula (o células) embrionaria inoculada en el huésped por el kentrogón da lugar a la fase interna (**F**). De esta, se desarrolla el saco reproductivo (**G**), que emerge como un individuo virgen externo (**H**). Para desarrollarse sexualmente se requiere que el par de receptáculos del individuo externo reciban uno o dos tricogonos (**I** y **J**). Los machos implantados permanecen con la hembra durante toda la fase externa. Tomado de Høeg & Lützen (1995).



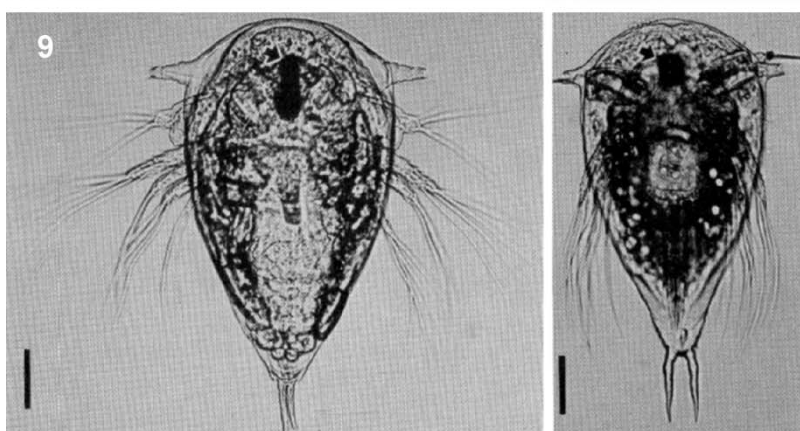
7

**Fig. 7.** Ciclo de vida de *Loxothylacus texanus*, rizocéfalo de aguas tropicales. Modificado de Vázquez-López (2000).



8

Fig. 8. Nauplios estadio 2 de *Heterosaccus lunatus* (machos, superior izquierda e inferior derecha; hembra, superior derecha). fs = espina furcal, ant 2 = antena, ne = ojo nauplio, ant 1 = anténula, fh = cuerno anterolateral, m = mandíbula. Modificado de Walker & Lester (1998).



9

Fig. 9. Izquierda, nauplio de *Peltogasterella sulcata*; derecha, nauplio de *Sacculina carcini*. Escala: 50 μm. Modificado de Høeg & Lützen (1985).

10

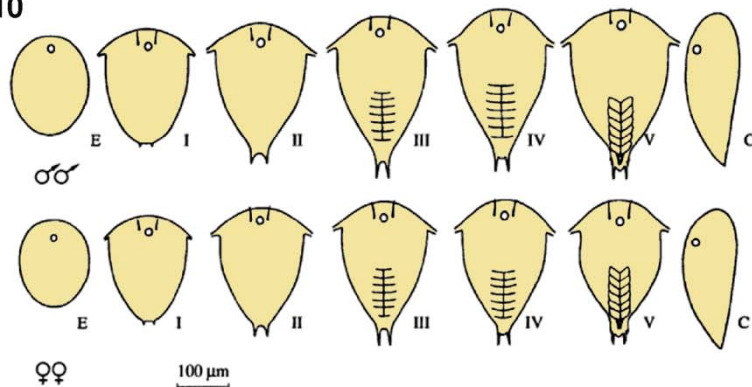
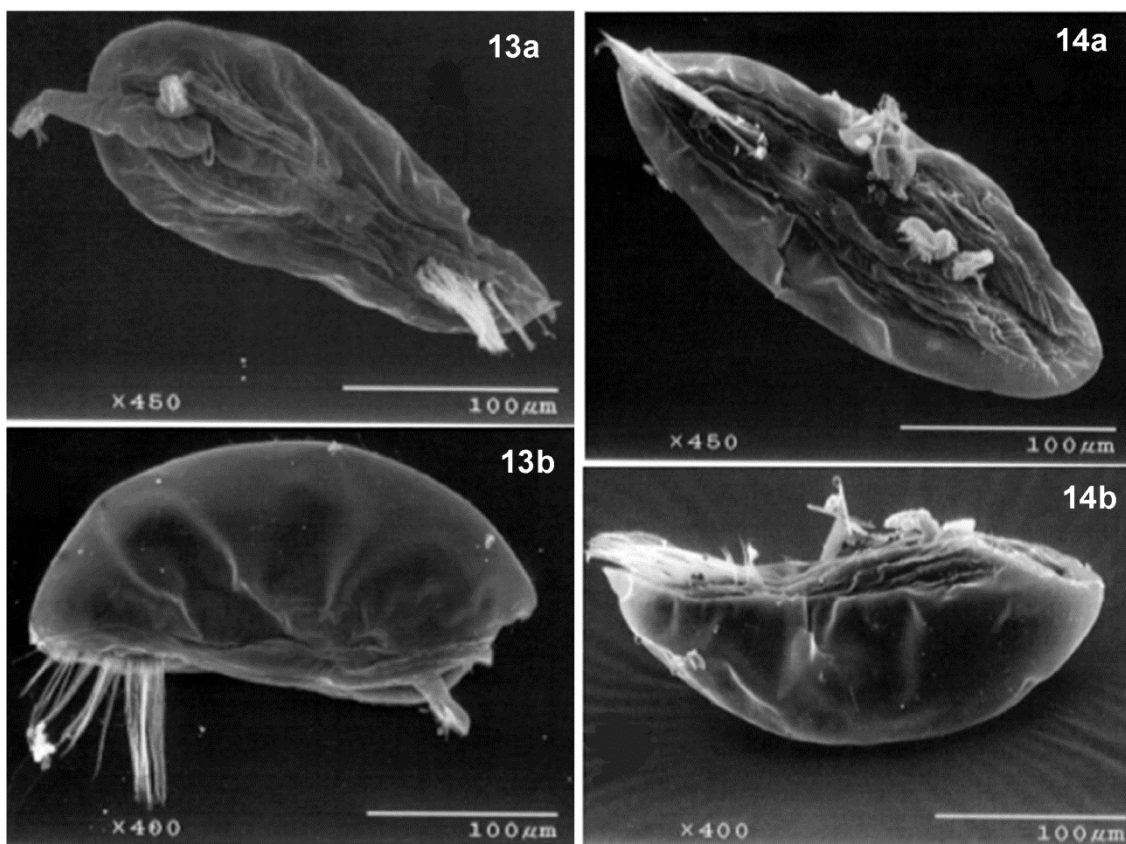
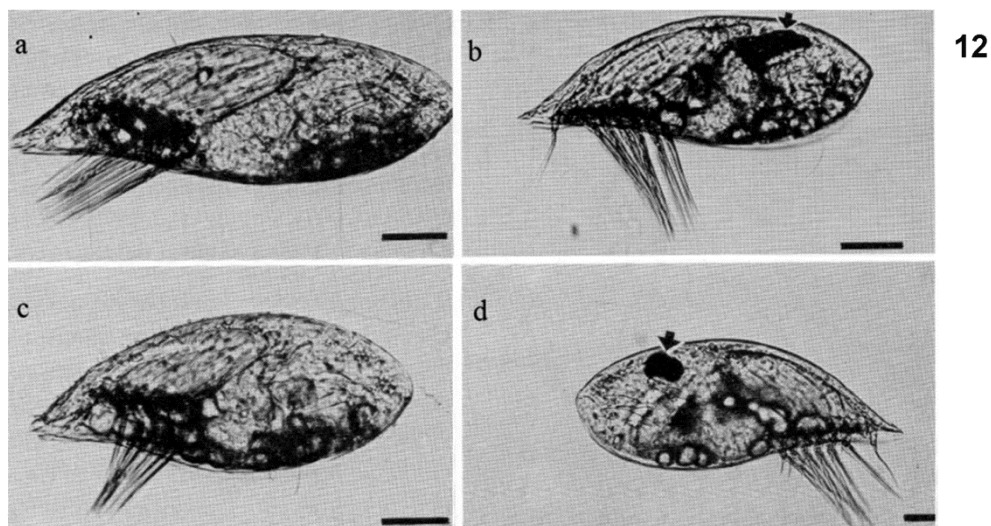
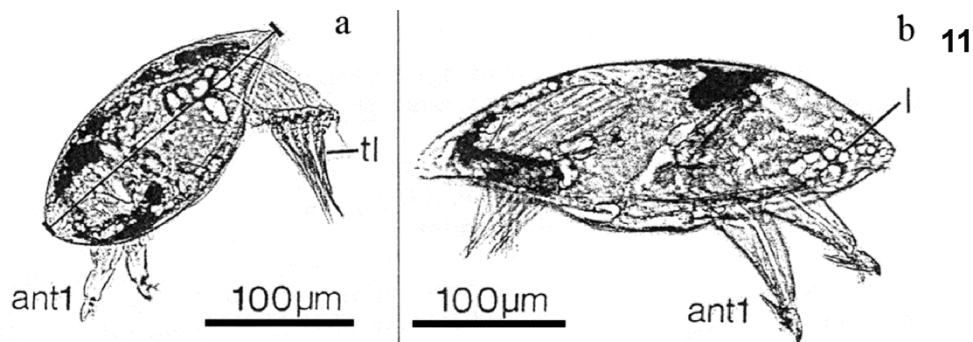


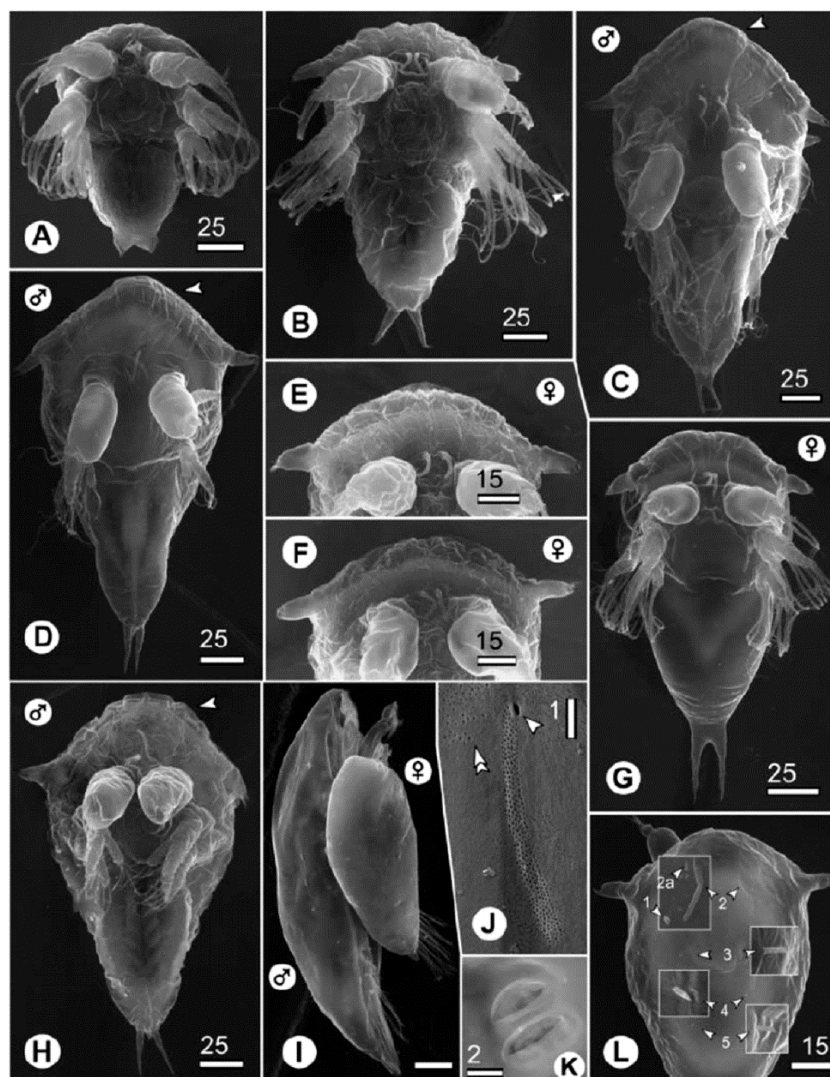
Fig. 10. Desarrollo larval de *Sacculina polygenea* (desde huevo hasta larva cipris). Tomado de Korn *et al.* (2000).

## 2.2. Larvas

Las larvas de rizocéfalos solo presentan dos tamaños, en donde los machos tanto nauplios (Fig. 8 y 9) como cipris, son más grandes que las hembras (Yanagimachi, 1961; Høeg & Lützen, 1985, 1995; Walker, 1985; Glenner *et al.*, 1989; Høeg, 1992; Vázquez, 2000). El intervalo de tallas va de 60 μm en *Chthamlophilus* hasta 400 μm en *Mycetomorpha* (Glenner *et al.*, 1989). La única diferencia aparente entre sexos es el tamaño (Høeg & Lützen, 1985); sin embargo en cortes histológicos realizados en cipris de *Sacculina carcini* se ha observado una diferencia morfológica en las anténulas, además de algunos detalles ultraestructurales relacionados a la metamorfosis (Glenner *et al.*, 1989). No obstante, la mayoría de las observaciones sólo han sido hechas en especies de zonas frías. De manera general, las especies de Rhizocephala presentan cuatro estadios de nauplio, cuya duración va de dos días, como en el caso del género *Loxothylacus* en estuarios (temperaturas de 25 a 30°C), a más de tres semanas en aguas frías (temperaturas de 5°C) como en el caso del género *Briarosaccus* (Høeg, 1992, 1995; Walker *et al.*, 1992; Vázquez-López *et al.*, 2006). Vázquez-López *et al.* (2006) siguieron el desarrollo larval de *L. texanus* en condiciones de laboratorio y observaron que este rizocéfalos presenta dos estadios de nauplio, I y II; cada estadio tuvo una duración de 24 horas y las hembras y machos del primer estadio midieron 222 y 320 μm respectivamente, mientras que en el estadio II midieron 228,5 y 325,4 μm respectivamente; la temperatura fue mantenida en un intervalo de 25-30°C. Korn *et al.* (2000) observaron cinco estadios de nauplio en el desarrollo larval de *Sacculina polygenea* en un lapso de 2,5 días (58-59 horas) a 23°C (Fig. 10). Walker &



**Fig. 11.** Cypripis de *Heterosaccus lunatus* (a) hembra, (b) macho. l = glóbulos de lípidos, tl = apéndices torácicos, ant 1 = anténula. Modificado de Walker & Lester (1998). **Fig. 12.** Cypripis de *Peltogaster paguri* (a) macho, (c) hembra. Cypripis de *Sacculina carcini* (b) y (d) cypripis de *Peltogasterella sulcata* (la flecha indica el ojo nauplio). Escala de la barra: 50 µm. Modificado de Høeg & Lützen (1985). **Fig. 13.** Cypripis macho de *L. texanus*. (a) vista ventral, (b) vista lateral. Microscopía electrónica de barrido. Imagen: Horacio Vázquez-López. **Fig. 14.** Cypripis hembra de *L. texanus*. (a) vista ventral, (b) vista lateral. Microscopía electrónica de barrido. Imagen: Horacio Vázquez-López.



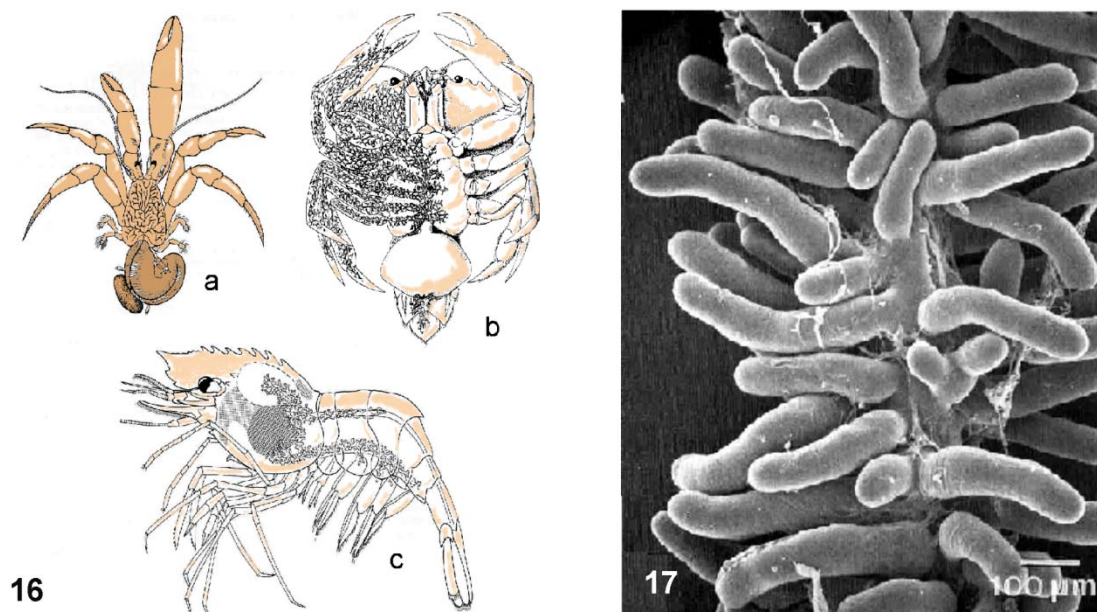
**Fig. 15.** *Heterosaccus papillosus*: (A) nauplio I, vista ventral; (B) nauplio II; (C) nauplio III, macho, la punta de flecha indica la prominencia del margen anterior del escudo cefálico naupliar (D) nauplio IV, macho; (E) nauplio IV, hembra; (F) nauplio V, hembra; (G) nauplio III, hembra; (H) nauplio V, macho; (I) larva cyparis; (J) cyparis, órganos lattice 2, la punta de flecha simple muestra el poro terminal, la punta de flecha doble indica un poro; (K) cyparis, los poros de las glándulas asociadas con los cuernos anterolaterales; (L) nauplio hembra III, setas. Barra de escala en  $\mu\text{m}$ . Microscopía electrónica de barrido. Tomado de Ponomarenko *et al.*, (2005).

Lester (1998) reportaron cuatro estadios de nauplio en *Heterosaccus lunatus*, mientras que Ponomarenko *et al.* (2005), observaron cinco estadios de nauplio en *Heterosaccus papillosus* cuyo desarrollo desde la eclosión hasta alcanzar el estadio de cyparis, fue 3,5 días (70-75 horas) manteniendo una temperatura del agua entre 22 y 23°C. Los mismos autores mencionan que los nauplios macho son de mayor tamaño que las hembras.

Las cyparis macho y hembra (Fig. 11-15) difieren tanto por su preferencia del sustrato para fijarse como por su proceso de metamorfosis. La cyparis hembra se fija en hospederos jóvenes y el estadio infectivo resultante de la metamorfosis es el kentrogón. Las cyparis macho se fijan en la apertura del manto de una externa recién emergida cuando atraviesan por un proceso de metamorfosis dando como resultado un estadio infectivo conocido como tricogón el cual es entonces implantado en los receptáculos de la interna con función de espermatozoides (Yanagimachi, 1961; Ritchie & Høeg, 1981; Høeg & Lützen, 1985; Glenner *et al.*, 1989; Høeg & Lützen, 1995).

La búsqueda de sustrato, el acomodo y la metamorfosis son eventos cruciales en el ciclo de vida de todos los rizocéfalos (Glenner *et al.*, 1989).

En todos los trabajos realizados en Rhizocephala, se ha observado que las larvas nauplio y cyparis han presentado un desarrollo totalmente lecitotrófico, lo que indica que las larvas no se alimentan. Autores como Høeg (1992) y Høeg & Lützen (1995) mencionan que estas larvas nacen con una reserva finita de energía, no presentan boca, ni un tubo digestivo, lo que explica su reducido número de estadios comparado con otros crustáceos relacionados y su pequeño tamaño; estas condiciones afectan a la dispersión de las diferentes especies de rizocéfalos. Høeg & Ritchie (1987) y Høeg (1987) mencionan que las cyparis de Rhizocephala pueden sobrevivir en el plancton entre dos y cuatro días y que la actividad de éstas declina cinco-seis días después de haber pasado del último estadio de nauplio a cyparis debido tal vez a el agotamiento de energía, y después de dos semanas, las cyparis son incapaces de fijarse.



**Fig. 16.** Internas de: (a) *Peltogaster paguri* (Peltogastridae) en el cangrejo ermitaño *Pagurus bernhardus*, (b), *S. carcini* (Sacculinidae) en el cangrejo *Carcinus maenas* y (c), *Sylon hippolytes* (Clistosaccidae) en el camarón *Spirontocaris lilljeborgi*. Modificado de Walker (2001). **Fig. 17.** Detalle de una porción del sistema radicular del rizocéfalo *S. carcini*. Tomado de Høeg & Lützen (1985).

### 2.3. Sistema de raíces

Debido a una evolución retrogresiva las hembras de rizocéfalo han logrado un plan corporal bastante simplificado (Ritchie & Høeg, 1981).

Usualmente las hembras tienen un sistema de raíces interno (interna) (Fig. 16 y 17) que se puede ramificar a través de los espacios hemocélicos del hospedero; esas raíces absorben y almacenan nutrientes de la hemolinfa del hospedero (Bresciani & Høeg, 2001).

El sistema radicular fue descrito primero por Anderson (1858) en *P. paguri* y lo interpretó correctamente como un órgano trófico de absorción de nutrientes del hospedero; su conclusión fue apoyada por la descripción de Müller (1862) de *L. porcellanae* y el estudio de Anderson de 1862 de *S. carcini*. La monografía de Delague (1884) sobre *S. carcini* ofreció la primera descripción exhaustiva del sistema de raíces y al final de siglo XIX la función de absorción de nutrientes del sistema radicular estuvo bien establecida (Bresciani & Høeg, 2001).

Debe aclararse que el sistema de raíces también juega un papel clave en el establecimiento y mantenimiento de los variados y severos efectos que los parásitos rizocéfalos pueden tener sobre sus hospederos; los cuales incluyen castración parasítica, cambios morfológicos y comportamiento feminizado en los machos hospederos, diversos efectos sobre el crecimiento, o el cese del ciclo de muda (Høeg, 1995).

El sistema de raíces de los rizocéfalos es quizás una estructura única, al menos sin paralelo en otros crustáceos parásitos, excepto tal vez por algunos copépodos (Boxshall & Lincoln, 1983).

Durante su crecimiento las raíces se mantienen pequeñas si actúa alguna respuesta de defensa del hospedero (Payen *et al.*, 1981; Bresciani & Høeg, 2001).

Cuando se desarrolla completamente el parásito (hembras) también tiene una externa (cuerpo reproductivo) que es visible en la parte exterior del hospedero y se une con la interna por un tallo. La externa tiene una morfología extraordinariamente simplificada y carece tanto de apéndices como de segmentación y de la mayoría de los órganos presentes normalmente en los crustáceos. No tienen boca ni intestino ni rudimentos de un canal digestivo y tampoco presentan órganos respiratorios o excretores (Høeg, 1992).

El establecimiento del control sobre el hospedero es el eje central para el éxito del parásito. Por lo tanto es significativo que el sistema radicular invada los órganos neuroendocrinos del hospedero durante la fase inicial de crecimiento interno y antes de que se infiltre en el sistema digestivo (Høeg, 1995).

### 2.4. Duración de la fase interna

El tiempo requerido para el desarrollo interno generalmente es más corto en parásitos pequeños que en grandes, pero dentro de los mismos parásitos puede haber diferencias debidas a la latitud geográfica, época del año, especie del hospedero y tal vez la edad del mismo. *S. carcini* ilustra esto; en su distribución geográfica (costas del Mediterráneo y costas noroccidentales) de Europa) esta especie infecta un número de cangrejos portúnidos incluido el cangrejo común *Carcinus maenas* y varios cangrejos nadadores. En lagunas mediterráneas el hospedero es el relativamente pequeño *Carcinus aestuarii* y de acuerdo a la estación, el desarrollo de la interna toma de dos a seis meses (Veillet, 1945; Demeusy, 1958). Cuando *C. maenas* es el hospedero, el desarrollo de la interna requiere 6-12 meses en el Canal de la Mancha,



sur de Inglaterra (Orton, 1936; Veillet, 1941), 5,5-14 meses en Gales del norte en condiciones de laboratorio (Walker, 1987), cerca de 18 meses en la costa Atlántica de España (Cendrero, 1972), pero tres años en aguas danesas, donde las condiciones invernales son tan severas que presumiblemente detienen el desarrollo completamente (Lützen, 1984). A lo largo de la costa oeste de Inglaterra el cangrejo nadador *Liocarcinus holsatus* remplaza al *C. maenas* como hospedero, y en esas circunstancias la fase interna dura 5-11 meses (Day, 1935). Al parecer, en *S. carcini*, la temperatura más que la especie del hospedero o la talla, determina la duración del periodo interno. En experimentos controlados de laboratorio, Ritchie y Høeg (1981) presentaron que la exposición de un cangrejo anomuro *Petrolisthes* a cipris hembra de *L. porcellanae* resultó en la erupción de pequeñas externas cerca de 3-4 meses más tarde, mientras que Walker *et al.* (1992) encontraron que la fase interna en *L. panopaei* solo dura 25-27 días. Mientras permanece el parásito en la fase interna, el hospedero continúa mudando. *Liocarcinus holsatus* (anteriormente *Portunus holsatus*) no crece hasta su máximo tamaño si esta sacculinizado (parasitado por el rizocéfalo) internamente (Day, 1935). A nivel poblacional, como un resultado de la infección, la talla media de los cangrejos parasitados es menor que la de los organismos no parasitados (Reinhard, 1950; Hartnoll, 1967; Daugherty, 1969; O'Brien, 1984). La razón para esto obviamente es que la demanda de energía para el crecimiento del parásito drena los recursos del hospedero. Los cangrejos verdaderos han sido los más estudiados al respecto.

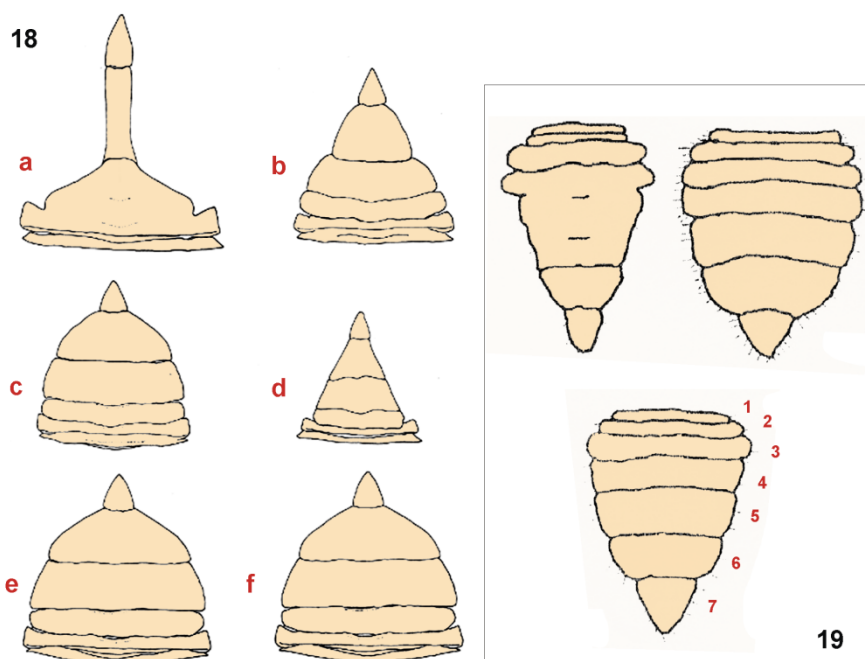
Veillet (1945) concluyó que la talla de *C. maenas* sacculinizados es causada en parte por la reducción del incremento de la muda en los cangrejos parasitados internamente y que el crecimiento disminuye con la talla de la externa. Vázquez-López *et al.*, (2009) investigaron el tiempo que tarda en emerger la externa en *Callinectes rathbunae* parasitados con *L. texanus*, formaron lotes de 100 cipris hembra del rizocéfalo y las pusieron en contacto con megalopas del cangrejo. Los organismos infectados se colocaron de forma individual y se siguió su crecimiento. Al mismo tiempo, se mantuvieron megalopas libres de parásitos como control. Diariamente se revisaron los organismos infectados hasta la emergencia de las externas. El intervalo de tiempo de emergencia de las externas en los hospederos macho fue 79-110 días; mientras que el intervalo de la tasa de crecimiento de los cangrejos fue 0,19-0,29 mm día<sup>-1</sup> con promedio de 0,24 ± 0,037 mm día<sup>-1</sup>; en el caso de las hembras el intervalo de emergencia de las externas fue 78-100 días; el intervalo de la tasa de crecimiento de los cangrejos fue 0,18-0,23 con promedio de 0,20 ± 0,023 mm día<sup>-1</sup>. Los autores concluyeron que la mortalidad de las cipris es elevada (50-90%) lo cual asegura que en el medio natural un gran porcentaje de organismos de los estadios larvales de *C. rathbunae* pertenezcan a la población sana; un porcentaje de los organismos infectados en los primeros estadios muere, lo cual también asegura que la población de *L. texanus* se mantenga relativamente baja en el medio natural. *L. texanus* infecta los primeros estadios de *C. rathbunae* porque esto le confiere el tiempo necesario para completar su ciclo de vida.

## 2.5. Talla y fecundidad

Los rizocéfalos generan proporcionalmente un mayor número de huevos que otros cirripedios (Barnes, 1989) debido a que el ovario es relativamente más voluminoso y generalmente los huevos son más pequeños. En los kentrogónidos los huevos que darán origen a hembras son más pequeños que los que darán origen a machos. El diámetro de los huevos tiene un intervalo de 50 µm (*Pottisia*, Chthamalphiliidae) a aproximadamente 400 µm pero en el 90% de las especies investigadas el intervalo va de 125 a 175 µm. El intervalo del número de huevos producidos por desove es de unos cientos en los pequeños thompsónidos a probablemente varios millones en los gigantes *Briarosaccus*.

Solo se conoce el intervalo del tamaño de los desoves y su relación entre la externa y el tamaño de las larvas/huevos de pocas especies. En *L. porcellanae* existe una buena correlación lineal entre el tamaño de la externa y el tamaño de los desoves, los cuales van de cerca de 1.000 en externas de 3-4 mm de ancho a cerca de 17.000 en externas de 9-10 mm de ancho. Probablemente existe una relación similar en todas las especies de rizocéfalos, ya que la mayor parte de la externa consiste de tejido de ovario. Al menos en *L. porcellanae*, el esfuerzo reproductivo también depende de la condición del hospedero y decrece gradualmente en parásitos de cangrejos desnutridos o enfermos. Las externas en hospederos desnutridos pueden recuperarse completamente si la salud del hospedero se restaura. Asumiendo buena salud en el hospedero, una externa de *L. porcellanae* de 10 mm de ancho producirá cerca de 400.000 huevos por año. El esfuerzo reproductivo decrece durante periodos vulnerables del hospedero (muda, carencia de alimento, enfermedad) ya que el mantenimiento de un elevado esfuerzo reproductivo por parte del parásito, sólo incrementaría el riesgo de muerte del hospedero (Høeg & Lützen, 1995).

Vázquez-López (2000) y Vázquez-López *et al.* (2006a), observaron que externas de *L. texanus* presentes en *C. rathbunae* expulsaron en todos los casos huevecillos de dos tamaños: 142 y 174 µm; los mismos autores menciona que los huevos más pequeños, siempre originaron nauplios hembra y los más grandes dieron origen a nauplios macho. Calculó el volumen de las externas maduras cuyo intervalo estuvo entre 2,4 y 3,6 cm<sup>3</sup> con desoves entre 8.000 y 160.000 huevecillos realizados cada 15 días, pero no observó una relación directa entre el tamaño de la externa y el tamaño de los desoves; tampoco observó una relación directa entre el ancho de caparazón de los hospederos y el tamaño de las externas. Esto puede deberse a que *C. rathbunae* es una especie que habita aguas cálidas donde las diferencias de temperatura no son tan marcadas a lo largo del año, lo que provoca que *L. texanus* no tenga el mismo comportamiento que los rizocéfalos de aguas frías.



**Fig. 18.** Abdomen de *C. rathbunae*: (a) macho normal, (b) macho parasitado con abdomen triangular, (c) macho parasitado con abdomen redondeado, (d) hembra inmadura, (e) hembra madura normal, y (f) hembra parasitada. Modificado de Álvarez & Calderón (1996). **Fig. 19.** Segmentación del abdomen en machos de *C. maenas* parasitado con *S. carcini*. Tomado de Werner (2001).

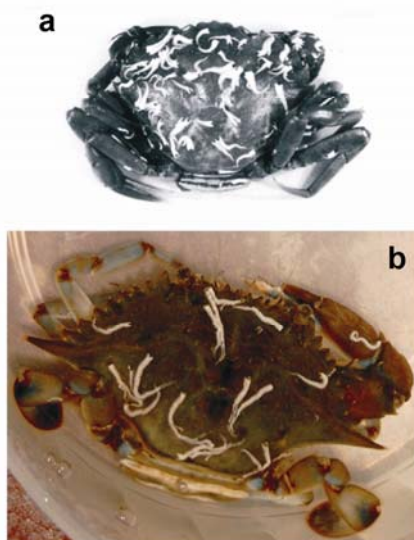
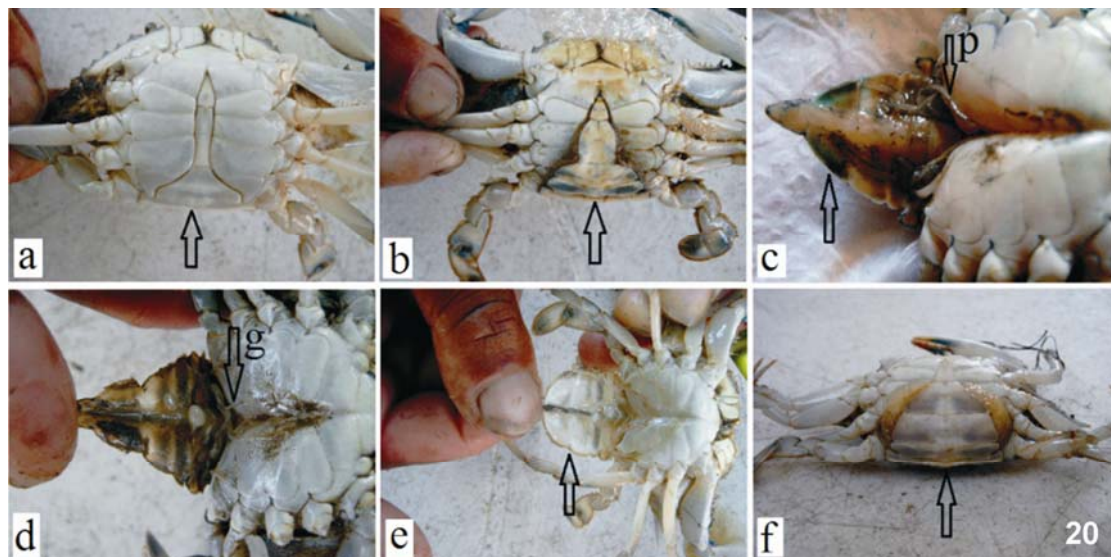
## 2.6. Ciclos reproductivos y época de desove

Existen pocos estudios sobre el ciclo reproductivo a lo largo de un año para pocas especies de rizocéfalos. Se sabe que *L. porcellanae* se reproduce a lo largo del año en el sur de California, como lo hace *Briarosaccus callosus* quien infecta cangrejos litódidos de aguas profundas. *S. carcini*, que habita aguas templadas y subtropicales, probablemente libera larvas la mayor parte del año tanto en el mar Mediterráneo como en el Canal de la Mancha. Las poblaciones danesas de Isefjord y Limfjord de *S. carcini* producen larvas solo de junio a octubre (Høeg & Lützen, 1995). Vázquez-López (2000) y Vázquez-López (datos no publicados) realizaron colectas a lo largo del año en el Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, México, de cangrejos *C. rathbunae* parasitados con *L. texanus*, observando la presencia de externas vírgenes, inmaduras (fecundadas pero sin producción de huevos) y externas maduras en todos los casos. Los hospederos con externas maduras mantenidas en laboratorio, realizaron desoves, sin importar el mes en que fueron colectadas; del mismo modo, hospederos con externas maduras mantenidas durante cuatro meses en condiciones de laboratorio, realizaron desoves regulares, lo que indica que *L. texanus* se reproduce a lo largo del año.

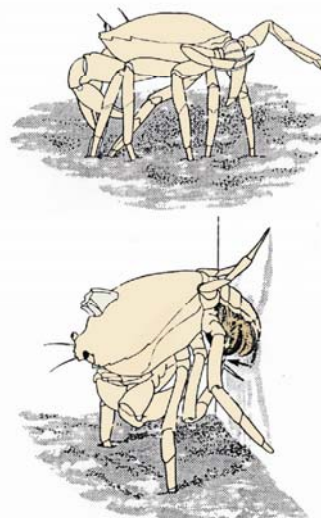
## 2.7. Efectos sobre el hospedero

Los efectos que causan los rizocéfalos a sus hospederos, son los siguientes: castración parasítica, feminización de los machos (Fig. 18 y 19), hiperfeminización en las hembras (Fig. 19), cese de muda o ecdisis, alteraciones en la morfología externa, decremento del crecimiento, cambios fisiológicos diversos y alteraciones del comportamiento. La castración parasítica es un proceso mediante el cual el parásito provoca una atrofia a los gonopodios del hospedero mientras que el abdomen se ensancha asemejándose al abdomen de una hembra madura sana (Fig. 20), por lo cual pierde la posibilidad de reproducirse (Vázquez-López & Álvarez, 2008).

Knuckey *et al.*, (1995) observaron que los organismos sanos del cangrejo *Scylla serrata* alcanzan tallas mayores que los parasitados con el rizocéfalo *Loxothylacus ihlei* y mencionan que el ensanchamiento del abdomen en los machos es igual al observado en hospederos de otras especies. Autores como Høeg (1992, 1995) y Høeg & Lützen (1995), indican que *Sacculina gragaria* provoca que el cangrejo de agua dulce *Eriocheir japonicus* realice migraciones hacia la desembocadura de los ríos donde el agua es salobre y donde viven las larvas del parásito, las cuales de otro modo no tendrían acceso a hospederos potenciales puesto que los cangrejos sanos, viven río arriba en agua dulce. Høeg & Lützen (1995) mencionan que los cangrejos *C. maenas* parasitados con *S. carcini* que presentan externas maduras, son menos activos que aquellos con externas vírgenes. Vázquez-López *et al.* (2006b), colectaron cangrejos *C. rathbunae* parasitados con *L. texanus* y registraron el comportamiento de los cangrejos durante seis meses; observaron tres tipos de externa: virgen, inmadura y madura, variando el número de externas de una a cuatro, siendo más comunes los hospederos con una externa; observaron también que el comportamiento agresivo de los cangrejos decrece con el aumento en tamaño de la externa; así, los cangrejos con externas



21



22

**Fig. 20.** (a) Vista del abdomen de macho sano *C. rathbunae*; (b) abdomen de macho saculinizado con *L. texanus*, el abdomen muestra una segmentación parecida a la observada en un abdomen de hembra; (c) abdomen de macho parasitado con *L. texanus*, presenta gran similitud con el abdomen de una hembra madura, se aprecian los pleopodos atrofiados “p”, que son parecidos a los pleopodos en las hembras maduras sanas; (d) se aprecian los gonopodios atrofiados “g”; (e) abdomen de macho *C. rathbunae* parasitado con *L. texanus*, se aprecia una forma redondeada como la observada en las hembras maduras sanas, también se aprecian dos pequeñas externas vírgenes; (g) macho *C. rathbunae* exhibiendo una externa madura de *L. texanus*, el abdomen presenta la misma forma del abdomen de una hembra madura. Las imágenes pertenecen al catálogo fotográfico del autor (H. Vázquez-López). **Fig. 21.** Epibiontes (*Pomatoceros triqueter*) adheridos sobre hospederos parasitados; (a) Un cangrejo litoral parasitado, *Carcinus maenas* (muestra de 1997), cubierto de gusanos tubiformes. Nótese el abdomen ligeramente prominente, causado por la presencia de formas externas de *Sacculina carcini* en la parte inferior. Tomado de Mouritsen & Jensen, 2006) y (b) *C. rathbunae* con *L. texanus* (banco de imágenes de H. Vázquez-López). **Fig. 22.** Comportamiento de un cangrejo litoral (*Carcinus maenas*) parasitado por *Sacculina*. **A**, los cangrejos infectados con individuos externos vírgenes (no visibles) a menudo se sostienen sobre la punta de las patas con el abdomen extendido. **B**, cangrejo intentando desprenderse de un individuo externo grande, maduro, con uno de sus pereopodos (flecha). Tomado de Høeg & Lützen (1995).

vírgenes fueron más agresivos que aquellos con externas maduras; los cangrejos con cuatro externas, fueron los más pacíficos. Respecto a la alimentación, los hospederos con externas maduras presentaron mayor voracidad y mayor consumo de alimento que los cangrejos con externas vírgenes, aunque Larsen *et al.* (2013), mencionan que *C. maenas* parasitados con *S. carcini* no mostraron una tasa mayor de alimentación que los organismos sanos. Vázquez-López *et al.* (2006b) observaron que los cangrejos con externas vírgenes mostraron un mayor tiempo de acicalamiento (de forma similar al que presentan los cangrejos sanos), comportamiento que estuvo ausente en los cangrejos con externas maduras; los cangrejos con tres y cuatro externas maduras presentaron sedimentación acumulado sobre el caparazón no mostrando comportamiento de limpieza. Incluso se colectó un ejemplar de *C. rathbunae* con una externa madura que no mostraba movimiento en los apéndices natatorios, carecía de algunas patas, y las que tenía, no presentaban movimiento y sobre el caparazón se observaron tubos del serpúlido *Pomatoceros triqueter*. Mouritsen & Jensen (2006) observaron capas de suciedad (*biofouling*) más gruesas en cangrejos *C. maenas* parasitados con *S. carcini* que en cangrejos sanos de la misma especie, mencionando que en cangrejos parasitados se encuentran más epibiontes (Fig. 21).

Otro aspecto importante, es que los cangrejos que presentan externas maduras, no presentan el hábito de enterrarse como lo hacen varias especies de cangrejos; lo anterior puede deberse a que la externa no se regenera y la pérdida de ésta representaría una desventaja vital para el parásito; si el hospedero conserva su carácter agresivo, la externa puede verse comprometida en una confrontación entre cangrejos, así mismo, si el hospedero no pierde el hábito enterrador, la externa podría ser aplastada o rasgada. Aspectos similares fueron observados por Høeg & Lützen (1995), quienes mencionan que los cangrejos *C. maenas* parasitados con *S. carcini* se acicalan menos que las hembras ovígeras y ello es más evidente cuando la externa es madura (Fig. 22).

Otros efectos observados por los autores, es que en los cangrejos con externas maduras, no se observa movimiento de los apéndices natatorios y mientras los cangrejos con externa virgen pueden desplazarse nadando, los primeros sólo se pueden desplazar caminando. Cuando los cangrejos eran alimentados, los que presentaron externa virgen y externa inmadura, se dirigían directamente al alimento (carne de pescado, res o carne de pollo), pero los cangrejos con externa madura, caminaban erráticamente por todo el fondo de los acuarios hasta encontrar el alimento, por lo que los autores concluyeron que otros efectos no conocidos o no descritos, son parálisis y ceguera y que la externa representa una enorme carga metabólica para el hospedero. Vázquez-López (datos no publicados) también ha realizado cortes histológicos en hepatopáncreas de *C. rathbunae* parasitado con *L. texanus* y ha observado que el desarrollo de la interna es directamente proporcional al deterioro de dicho órgano y lo relacionó con la pérdida osmorreguladora de los cangrejos.

Realizando el mantenimiento de cangrejos parasitados en condiciones de laboratorio, con la finalidad de obtener larvas para su descripción, se observó que los cangrejos con externa virgen y/o inmadura, soportaban cambios de salinidad y se aclimataban fácilmente; en cambio, los cangrejos con externa madura, no se aclimataban y fueron muy sensibles a los cambios de salinidad.

Finalmente, se puede mencionar que existe un gran desconocimiento sobre la biología de varias especies de rizocéfalos. La mayoría de los trabajos existentes se ha enfocado a especies de aguas frías, las que muy probablemente difieren significativamente de los rizocéfalos de zonas tropicales.

### 3. Distribución

La distribución de los rizocéfalos es discontinua a través de los intervalos de distribución de sus hospederos y pueden aparecer en más de una especie de hospedero, parasitando generalmente grupos de especies relacionadas y del mismo género (Tabla II) (Nielsen, 1970; Høeg & Lützen, 1985; Álvarez, 1993). Los rizocéfalos están ampliamente distribuidos en o sobre sus respectivos hospederos. Pueden ser encontrados en el océano profundo (Lützen, 1985; Rybakov & Høeg, 1992), en bajos continentales, y en la zona litoral (Andersen *et al.*, 1990). Al parecer los rizocéfalos se encuentran en todos los ambientes marinos que habitan sus hospederos (Lützen, 1985).

**Tabla I. Algunos ejemplos de rizocéfalos y sus respectivos hospederos así como los lugares de colecta.** Tomado de Glenner & Hebsgaard (2006).

Especie	Hospedador	Localización
<i>Sacculina carcini</i> Thompson	<i>Carcinus maenas</i> (L.)	Suecia
<i>Sacculina confragosa</i> Boschma	<i>Pachygrapsus crasipes</i> Randall	Japón
<i>Polyascus greagria</i> (Okada & Miyashita)	<i>Eriocheir japonica</i> (de Haan)	Japón
<i>Sacculina leptodidae</i> Guérin-Ganivert	<i>Leptodius hexaratus</i> (M. Edwards)	Singapur
<i>Sacculina oblonga</i> Lützen & Yamaguchi	<i>Cyclograpsus intermedius</i> Ortmann	Japón
<i>Polyascus plana</i> (Boschma)	<i>Grapsus albolineatus</i> Lamarck	Taiwan
<i>Polyascus polygenea</i> (Lützen & Takahashi)	<i>Hemigrapsus sanguineus</i> (de Hann)	Japón
<i>Sacculina sinensis</i> Bochma	<i>Leptodius hexaratus</i> (M. Edwards)	Hong Kong
<i>Heterosaccus californicus</i> Boschma	<i>Loxorhynchus grandis</i> Stimpson	California USA
<i>Loxothylacus panopaei</i> (Gissler)	<i>Rithropanopeus harrisi</i> (Gould)	Carolina USA
<i>Boschamaella japonica</i> Deichmann & Høeg	<i>Chthamarus challengerii</i> Høeg	Japón
<i>Sylon hippolytes</i> Sars	<i>Pandalus</i> sp.	Canadá
<i>T. lampas</i> Hancock	–	Suecia
<i>Ulophysema oeresundense</i> Brattstroëm	<i>Echynocardium cordatum</i>	Genbank
<i>Parthenopea subterranea</i> Kossmann	<i>Callianassa tyrrhena</i> (Petagna)	Croacia
<i>Septosaccus rodriguezii</i> (Fraise)	<i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille)	Cerdeña
<i>Thompsonia litoralis</i> Kossmann	<i>Leptodius hexaratus</i> (M. Edwards)	Canadá, Singapur
<i>Polyascus japonicus</i> Høeg & Lützen	<i>Callianasa japonica</i> Ortmann	Japón
<i>Diplothyllacus sinensis</i> (Keppen)	<i>Portunus pelagicus</i> (L.)	Vietnam
<i>Pottsia serenei</i> Lützen & Du	<i>Squilla</i> sp.	Vietnam
<i>Peltogaster paguri</i> Rathke	<i>Pagurus bernhardus</i> (L.)	Suecia
<i>Peltogasterella sulcata</i> (Lilljeborg)	<i>Pagurus cuanensis</i> (Beli)	Suecia
<i>Balanus balanoides</i> (L.)	–	Genbank
<i>Ostolasmis lowei</i> (Darwin)	–	Genbank
<i>Verruca stroemia</i> (Müller)	–	Genbank
<i>I. cumingi</i> Darwin	–	Genbank
<i>Lernaediscus porcellanae</i> Müller	<i>Petrolistes cabrilloi</i> Glassel	California, USA
<i>Loxothylacus texanus</i> Boschma	<i>Callinectes sadipus</i> Rathbun	Genbank

## 4. Sistemática

Aunque pueden existir diferencias en cuanto al nivel taxonómico y organización de familias, la propuesta más reciente es la clasificación de Walker (2001, Tabla II), asignando a Rhizocephala el nivel de superorden, dentro de la Clase Thecostraca, y compuesto por dos órdenes: **Kentrogonida** y **Akentrogonida**.

**Tabla II. Clasificación de Cirripedia, superorden Rhizocephala, según Walker (2001).** Se indican para cada familia los géneros más representativos, junto con su respectivo grupo de hospedadores crustáceos (entre corchetes). Gén.: Número de géneros.

Phylum: <b>Crustacea</b>
Subphylum: <b>Maxillopoda</b>
Clase: <b>Thecostraca</b>
Subclase: <b>Cirripedia</b>
Superorden: <b>Rhizocephala</b> Müller, 1862

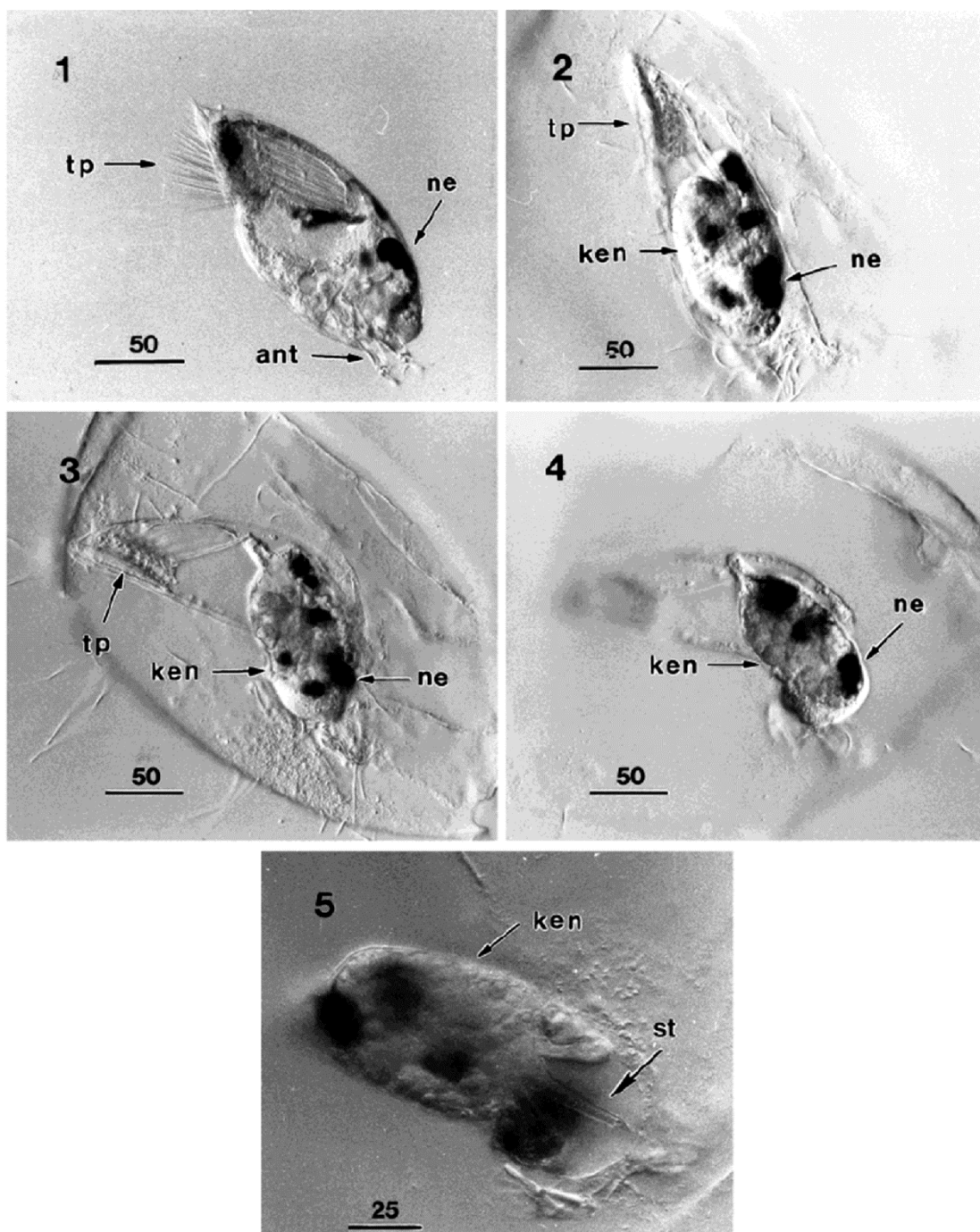
ÓRDENES y Familias	Gén.	Géneros más representativos de cada familia [y grupo de hospedadores crustáceos]
<b>Orden KENTROGONIDA</b>	<b>14</b>	
Lernaeodiscidae	4	<i>Lernaeodiscus</i> , <i>Triangulus</i> [Anomura]
Peltogastridae	4	<i>Briarosaccus</i> , <i>Peltogaster</i> , <i>Peltogasterella</i> , <i>Septosaccus</i> [Anomura].
Sacculinidae	6	<i>Heterosaccus</i> , <i>Loxothylacus</i> , <i>Ptychascus</i> , <i>Sacculina</i> [Brachyura]
<b>Orden AKENTROGONIDA</b>	<b>13</b>	
Chthamalphilidae	3	<i>Bocquetia</i> , <i>Boschmaella</i> , <i>Chthamalophilus</i> [percebes]
Duplorbidae	3	<i>Duplorbis</i> [Isopoda]; <i>Arcturosaccus</i> [Isopoda]; <i>Cryptogaster</i> [Cumacea]
Clistosaccidae	4	<i>Clistosaccus</i> [Anomura]; <i>Sylon</i> [Caridea]
Mycetamorphidae	1	<i>Mycetamorphia</i> [Caridea]
Thompsoniidae	4	<i>Diplothylacus</i> [Brachyura]; <i>Pottsia</i> [Caridea]; <i>Thompsonia</i> [Anomura, Brachyura]; <i>Thylacoplethus</i> [Caridae, Anomura, Brachyura, Stomatopoda]

En cuanto a la diversidad, el número de especies de las costas ibéricas y macaronésicas es desconocido.

### 4.1. Kentrogónidos (Kentrogonida)

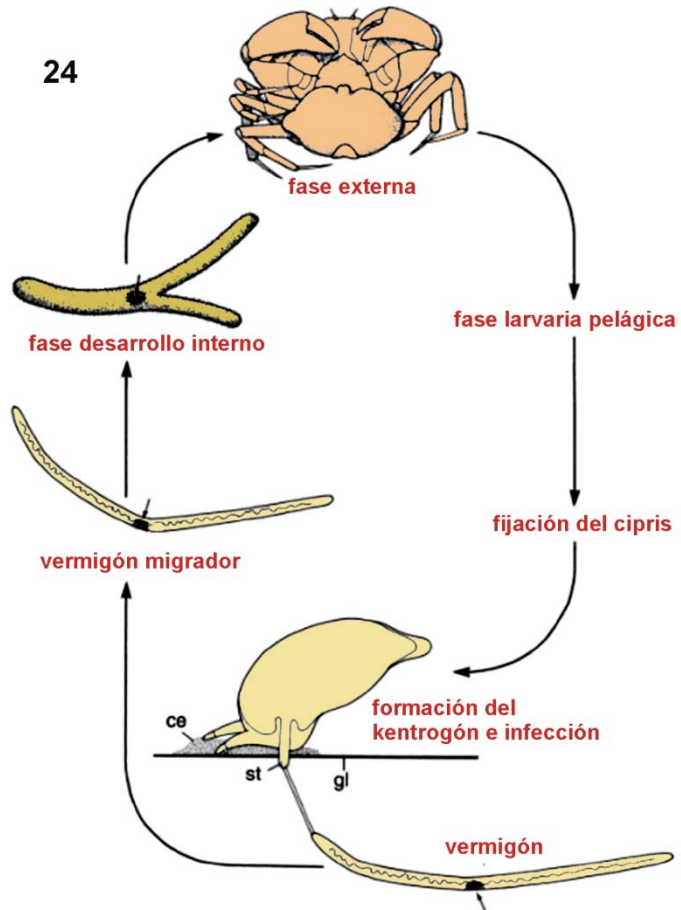
Todas las especies de kentrogónidos parasitan a crustáceos decápodos y comprenden la mayoría de las especies de rizocéfalos entre las que existen pequeñas variaciones morfológicas y detalles del ciclo de vida (Glennner, 2001). Las familias Peltogastridae y Lernaeodiscidae infectan a Anomura y a pocas especies de Caridea y Thalassinidea; Sacculinidae parasita exclusivamente a Braquiura (Høeg & Lützen, 1995). El ciclo de vida de los saculínidos es directo y hay un solo hospedero. Los nauplios liberados regularmente del parásito adulto, se desarrollan en una típica larva cypriis. En Rhizocephala los sexos están separados. Las cypriis hembra se fijan en un hospedero vulnerable y sufren una metamorfosis a un nuevo estadio denominado kentrogón, el cual desarrolla un estilete cuticular con el que penetra al hospedero e inyecta el material parasítico (Fig. 23). El kentrogón fue descrito inicialmente por Delage (1884) pero Høeg (1985) realizó una descripción completa del kentrogón de *Lernaeodiscus porcellanae* y su formación en la hembra cypriis empleando una técnica de microscopía electrónica de barrido. Glennner & Høeg (1995) estudiaron el saculínido *Loxothylacus panopaei* parasitando al cangrejo del lodo *Rhithropanopeus harrisi* y observaron la infección del hospedero en vivo realizando filmaciones y un análisis posterior del material biológico empleando microscopía electrónica de barrido. Observaron que la hembra cypriis de *L. panopaei* se acomoda en la cámara branquial como en el caso de *L. porcellanae*. Posterior a la penetración del estilete, el kentrogón de *L. panopaei* expele un gran cuerpo vermiforme dentro del hospedero (Fig. 24, 25, y 26), el cual después de un periodo inicial de quietud pasa a una fase de movimientos ondulatorios; los mismos autores reportaron que entre ocho y diez horas después de la inyección, el cuerpo vermiforme comienza a desintegrarse y libera numerosas y grandes células que exhiben movimientos ameboides. El sitio de acomodo o fijación de las cypriis hembra usualmente es específico para algunas especies de rizocéfalos, por ejemplo, *L. porcellanae* se fija en las branquias, en la base de las setas, *L. texanus* se fija en hospederos recién mudados, pero siempre en un lugar donde la cutícula es delgada para facilitar la posterior penetración del estilete del kentrogón.

Por su parte, las cypriis macho nunca se fijan directamente sobre el hospedero, se acomodan alrededor de la abertura del manto de la externa virgen y ahí ocurre la metamorfosis a un tricogón. La implantación exitosa de uno o dos tricogones induce a la hembra a desarrollarse y convertirse en una externa adulta, la acción del implante de los primeros tricogones, provoca que ya no se fijan más cypriis macho. Por su parte los tricogones implantados se desarrollan hiperparasíticamente dentro de los receptáculos de la externa, donde alojados por ésta, producen espermas en sincronía con la oogénesis de la hembra (Yanagimachi, 1961; Høeg & Lützen, 1985; Høeg & Ritchie, 1985; Walker, 1985).

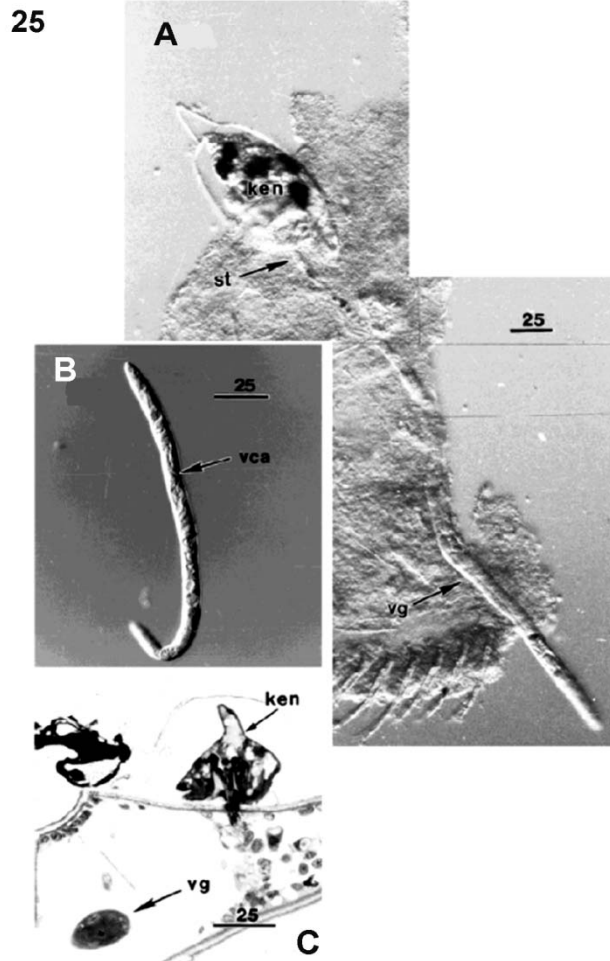


**Fig. 23.** Metamorfosis de larva cipris de *L. panopaei* a kentrogón. Fases de la metamorfosis de *Loxothylacus panopaei*. 1. Cipris de vida libre, nadador. 2. Un kentrogón (ken) en forma de saco se desarrolla bajo la exuvia del cipris. La parte posterior de la cutícula torácica del cipris se incluye en el kentrogón. 3. La cutícula del tórax del cipris está a punto de desprenderse. Todavía se mantiene una pequeña conexión entre la parte posterior del kentrogón, acuminada, y la parte anterior de la cutícula torácica. 4 La exuvia del cipris se ha separado completamente del kentrogón. 5. Se ha formado el estilete (st) del kentrogón. ant, anténula; ne, ojo del nauplio; tp, toracópoco; vg, vermigón. Escala en µm. Tomado de Glenner (2001).

**Fig. 24.** Fijación de la cipris hembra, formación del respectivo kentrogón y la liberación del vermigón dentro del hospedero. El ciclo de vida de *Loxothylacus panopaei*, parásito del cangrejo del barro *Rhithropanopeus harrisi*. La larva nauplio, liberada por el cuerpo reproductor externo, se desarrolla en cipris. La hembra cipris se aloja en la cámara branquial del cangrejo y metamorfosea (muda) en un kentrogón, que penetra en el tegumento e inyecta un vermigón en el hemocele. El vermigón migra a través del cangrejo y crece hasta formar un parásito interno, que eventualmente erupciona formando un cuerpo reproductor externo. Las células primordiales del ovario (flechas) se pueden seguir a través del desarrollo, y ya están presentes como un cuerpo globular de células en el kentrogón. Todas las fases del ciclo de vida del parásito, incluyendo el vermigón, están envueltas de una epidermis y cutícula. No se han incluido los machos. (ce cemento; st stilete; gi bránquia). Tomado de Glenner & Høeg (1995)

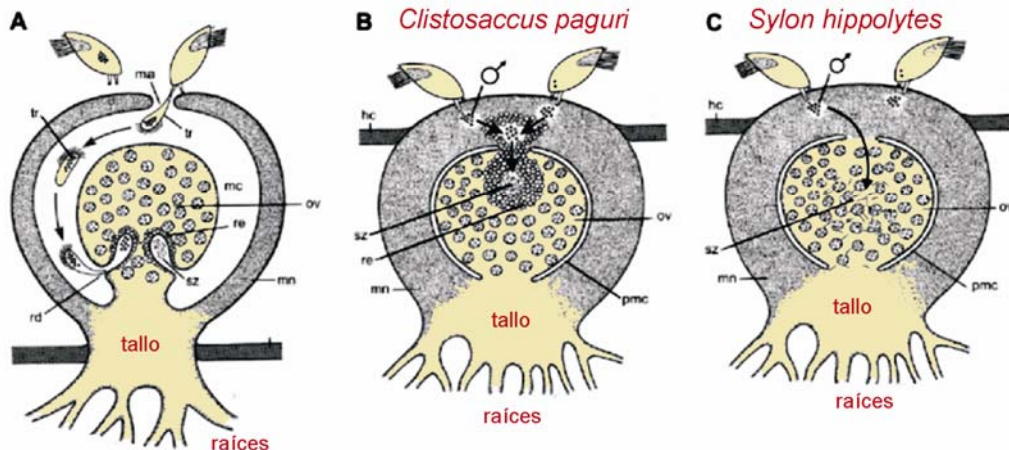


**Fig. 25.** Micrografía electrónica del kentrogón y el vermigón de *L. panopaei*. **A:** Kentrogón (ken) de *Loxothylacus panopaei* con un vermigón inyectado pegado al stilete (st). vg, vermigón. **B:** A un vermigón inyectado recientemente. Nótese el canal central ondulado (vca) que recorre el vermigón en su totalidad. **C:** Sección transversal de un kentrogón (ken) de *Loxothylacus panopaei* poco después de haber inyectado un vermigón (vg) en las lamelas branquiales de su huésped. Escalas en  $\mu\text{m}$ . Tomado de Glenner (2001).

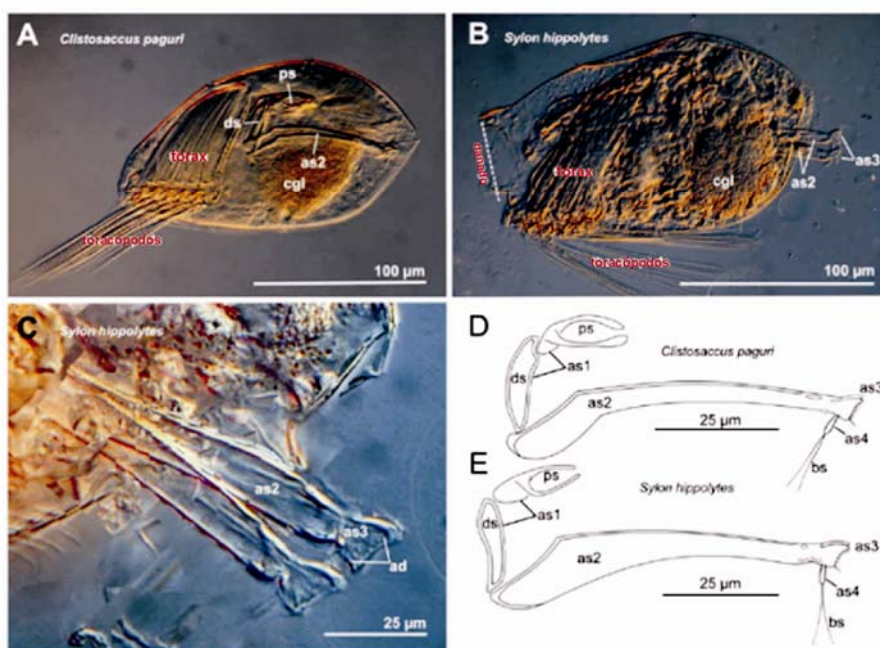


26 Kentrogonida

Akentrogonida



27



**Fig. 26.** Esquematación de la fijación de las cíprias. Sistemas sexuales en los Rhizocephala. **(A)** Kentrogonida. Los machos cíprido se fijan en la abertura del manto de las hembras vírgenes, parásitas. Se metamorfosean en tricogonos, que se implantan en los dos receptáculos que se abren en la cavidad del manto, iniciando la espermatogénesis. **B y C:** Akentrogonida: **(B)** *Clistosaccus paguri*. En ausencia de una abertura del manto, los machos cípridos se fijan en la superficie externa de la hembra virgen. De aquí penetran en el tegumento con una de las anténulas, que utilizan a modo de jeringuilla para inyectar células macho. El macho implantado se desliza a través del tejido conectivo del manto hasta llegar al receptáculo único, sólido, en el que inicia la espermatogénesis. **(C)** *Sylon hippolytes*. La fijación e implantación de los machos es idéntica a la de *Clistosaccus*, pero en ausencia de receptáculo, las células macho se desliza hasta el ovario, en donde inician la espermatogénesis entre los óvulos. Tanto en *Clistosaccus* como en *Sylon* la cavidad del manto no se abre hasta que se liberan los huevos. Hc, cutícula del huésped; ma, abertura del manto; mc, cavidad del manto; mn, manto; ov, ovario; pmc, cavidad primordial del manto; tr, tricogono; rd, conducto del receptáculo; re, receptáculo; sz, espermatozoide. Tomado de Glenner *et al.*, (2010). **Fig. 27.** Larvas cíprias de rizocéfalos akentrogónidos. Cíprias de *Clistosaccus paguri* y *Sylon hippolytes*. **(A y B)** Foto compuesta a partir de una serie de micrografías con microscopio de contraste por interferencia diferencial (DIC), para realzar la profundidad. El ejemplar de *S. hippolytes* se dañó durante la preparación. A resaltar la forma casi idéntica del perfil del cuerpo y de las anténulas en las dos especies. Ad, disco de sujeción; an, anténula; as1-4, segmentos antenulares 1 a 4; bs, sedas bifidas; cgl, glándula cementadora; ds, esclerito distal del primer segmento antenular; ps, esclerito proximal del primer segmento antenular. Tomado de Glenner *et al.* (2010).

4.2. Akentrogónidos (Akentrogonida)

Los akentrogónidos (Fig. 26 y 27) tienen un intervalo taxonómico más amplio respecto a hospederos comprendiendo bellotas de mar, Stomatopoda, Cumacea, Isopoda y decápodos como Caridea, Thalassinidea, Braquiura y Anomura (paguroideos y galatheoideos), sin embargo, por razones desconocidas, Rhizocephala no parasita a Astacidea y Palinura (Høeg & Lützen, 1995).

El ciclo de vida de Akentrogonida es mucho más diverso. La externa virgen carece de una apertura por donde puedan ingresar los machos (Fig. 26). Posterior al acomodo o fijación de las cíprias, no se for-



man ni un kentrogón ni un tricogón y la implantación de las células es realizada por las mismas cipris (Høeg, 1995).

La evidencia disponible indica que una anténula de una cipris de *Clistosaccus paguri* penetra disolviendo activamente la cutícula del hospedero. Las anténulas de *C. paguri* son sorprendentemente similares a las de otras cipris de cirripedios excepto porque son muy largas y delgadas sin otra función especial que la de penetrar. Sin embargo durante la infección del hospedero y la implantación de las células de la cipris macho, la anténula de *C. paguri* atraviesa la cutícula a menudo excediendo el grosor por 50 µm, mientras que en un kentrogón, el estilete especializado y extremadamente delgado, excede el grosor de la cutícula por apenas 1 µm. Otra diferencia con el kentrogón, es que se ha observado que la anténula de *C. paguri* es movida hacia adelante y hacia atrás bombeando mientras penetra la cutícula, mientras que el estilete del kentrogón es introducido en un proceso continuo que dura menos de 30 segundos. Se ha observado también que las cipris hembra de *C. paguri* infectan al hospedero más o menos en el lugar donde emergió la externa, lo que también difiere de los rizocéfalos kentrogónidos (Høeg, 1990; Glenner et al., 2010).

## 5. Referencias

- ÁLVAREZ, F. 1993. *The interaction between a parasitic barnacle, Loxothylacus panopaei Cirripedia: Rhizocephala, and three of its crab host species (Brachyura: Xanthidae) along the east coast of North America*. Ph.D. Dissertation, University of Maryland, College Park, Maryland. 188 pp.
- ÁLVAREZ, F. & J. CALDERÓN 1996. Distribution of *Loxothylacus texanus* (Cirripedia: Rhizocephala) parasitizing crabs of the genus *Callinectes* in the southwestern Gulf of México. *Gulf Research Reports*, **9**: 205-210.
- ANDERSEN, M.L., M. BOHN, J. T. HØEG & P. G. JENSEN 1990. Cyprid ultrastructure and adult morphology in *Ptychascus barnwelli* new species and *P. glaber* (Cirripedia: Rhizocephala), parasites on semi-terrestrial crabs. *Journal of Crustacean Biology*, **10**: 20-28.
- BARNES, M. 1989. Egg production in cirripedes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **27**: 91-166.
- BOXSHALL, G.A. & R. J. LINCOLN 1983. Some new parasitic copepods (Siphonostomatoida: Nicothoidae) from deep-sea asellote isopods. *Journal of Natural History*, **17**: 891-900.
- BRESCIANI, J. & J. T. HØEG 2001. Comparative ultrastructure of the root system in rhizocephalan barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Morphology*, **249**: 9-42.
- CENDRERO, O. 1972. Datos sobre el parasitismo de *Sacculina carcini* en *Carcinus maenas* de la Bahía de Santander. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biológica*, **70**: 131-136.
- DAUGHERTY, S.J. 1969. *Aspects of the ecology, life history, and host-parasite relationship of Loxothylacus panopaei (Sacculinidae) in Chesapeake Bay*. College of William and Mary. 136 pp.
- DAY, J.H. 1935. The life history of *Sacculina*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **77**: 549-83.
- DEMEUSY, Y. 1958. Recherches sur la mue de puberté du décapode Brachyure *Carcinus maenas* Lineé. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, **95**: 253-492.
- GLENNER, H. 2001. Cypris metamorphosis, injection and earliest internal development of the rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* (Gissler). Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae. *Journal of Morphology*, **249**: 43-75.
- GLENNER, H. & M. B. HEBSGAARD 2006. Phylogeny and evolution of life history strategies of the parasitic barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**: 528-538.
- GLENNER, H. & J. T. HØEG 1995. A new motile, multicellular stage involved in host invasion by parasitic barnacles (Rhizocephala). *Nature*, **377**: 147-150.
- GLENNER, H., J. T. HØEG, A. KLYSNER & B. BRODIN LARSEN 1989. Cypris ultrastructure, metamorphosis and sex in seven families of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Acta Zoologica (Stockholm)*, **70**: 229-242.
- GLENNER, H., J. T. HØEG, J. STENDERUP & A. V. RYBAKOV 2010. The monophyletic origin of a remarkable sexual system in akentrogonid rhizocephalan parasites: A molecular and larval structural study. *Experimental Parasitology*, **125**: 3-12.
- HARTNOLL, R.G. 1967. The effects of sacculinid parasites on two Jamaican crabs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **46**: 275-295.
- HØEG, J. T. 1987. Male cypris metamorphosis and a new male larval form, the trichogon, in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia. Rhizocephala). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **317**: 47-63.
- HØEG, J. T. 1990. Akentrogonid host invasion and an entirely new type of life cycle in the rhizocephalan parasite *Clistosaccus paguri* (Thecostraca: Cirripedia). *Journal of Crustacean Biology*, **10**: 37-52.
- HØEG, J. T. 1991. Functional and evolutionary aspects of the sexual system in the Rhizocephala (Thecostraca: Cirripedia). In: Bauer, R.T. & J.W. Martin (eds.). *Crustacean sexual biology*. New York: Columbia University Press. P. 208-227.
- HØEG, J. T. 1992. Rhizocephala. In: Harrison, F.W. & A. G. Humes (eds.). *Microscopic anatomy of invertebrates*. Vol. 9. Crustacea. New York: Wiley-Liss. p 313-345.
- HØEG, J. T. 1995. The biology and life cycle of the Cirripedia Rhizocephala. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **75**: 517-550.

- HØEG, J. T. & J. LÜTZEN 1985. *Crustacea Rhizocephala*. Marine invertebrates of Scandinavia 6. Oslo: Norwegian University Press. 92 p.
- HØEG, J. T. & J. LÜTZEN 1995. Life cycle and reproduction in the Cirripedia Rhizocephala. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **33**: 427-485.
- HØEG, J. T. & E. G. RITCHIE 1985. Male cypris settlement and its effects on juvenile development in *Lernaeodiscus porcellanae* Müller (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **87**: 1-11.
- HØEG, J.T. & L. E. RITCHIE 1987. Correlation between cypris age, settlement rate and anatomical development in *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **67**(01): 65-75.
- KNUCKEY, I.A., P. J. F. DAVIE & L. R. G. CANNON 1995. *Loxothylacus ihlei* Boschma, (Rhizocephala) and its effects on the mud crab, *Scylla serrata* (Forskål), in northern Australia. *Journal of Fish Diseases*, **18**: 389-395.
- KORN, O.M., A.V. RYBAKOV & S.D. KASHENKO 2000. Larval development of the rhizocephalan *Sacculina polygenea* (Crustacea: Cirripedia). *Russian Journal of Marine Biology*, **26**(5): 373-377.
- LARSEN, M.H., J. T. HØEG & K. N. MOURITSEN 2013. Influence of infection by *Sacculina carcini* (Cirripedia, Rhizocephala) on consumption rate and prey size selection in the shore crab *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **446**: 209-215.
- LÜTZEN, J. 1984. Growth, reproduction, and life span in *Sacculina carcini* Thompson (Cirripedia: Rhizocephala) in the Isefjord, Derjmark. *Sarsia*, **69**: 91-106.
- LÜTZEN, J. 1985. Rhizocephala (Crustacea: Cirripedia) from the deep sea. *Galathea Reports*, **16**: 99-112.
- MOURITSEN, K.N. & T. JENSEN 2006. The effect of *Sacculina carcini* infections on the fouling, burying behaviour and condition of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Marine Biology Research*, **2**: 270-275.
- NIELSEN, S.O. 1970. The effects of the rhizocephalan parasites *Peltogaster paguri* Rathke and *Gemmosaccus sulcatus* (Lilljeborg) on five species of paguridan hosts (Crustacea: Decapoda). *Sarsia*, **42**: 17-32.
- O'BRIEN, J. 1984. Precocious maturity of the majid crab, *Pugettia producía*, parasitized by the rhizocephalan barnacle, *Heterosaccus californicus*. *Biological Bulletin*, **166**: 384-395.
- ORTON, J.H. 1936. On the rate of growth of *Sacculina carcini* Thompson in *Carcinus maenas* (Pennant). *Annals and Magazine of Natural History Series* **10**, 16: 617-625.
- PAYEN, G.G., M. HUBERT, Y. TURQUIER, C. RUBILIANI & C. CHASSARD-BOUCHAUD 1981. Infestations expérimentales de crabes juvéniles par la sacculine. Ultrastructure des racines parasitaires en croissance et relations avec la niasse ganglionnaire ventrale de l'hôte. *Canadian Journal of Zoology*, **59**: 1818-1826.
- PONOMARENKO, E.A., O. M. KORN & A. V. RYBAKOV 2005. Larval development of the parasitic barnacle *Heterosaccus papillosus* (Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae) studied under laboratory conditions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **85**: 921-928.
- REINHARD, E.G. 1950. An analysis of the effects of a sacculinid parasite on the external morphology of *Callinectes sapidus* Rathbun. *Biological Bulletin*, **98**: 277-288.
- RITCHIE, L.E. & J. T. HØEG 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. *Journal of Crustacean Biology*, **1**: 334-347.
- RYBAKOV, A.V. & J. T. HØEG 1992. Anatomy of *Arcturosaccus kussakini*, new genus, new species (Rhizocephala: Akentrogonida), from the ultraabyssal isopod *Antarcturus zenkewitchi* Kussakin (Arctiridae). *Journal of Crustacean Biology*, **2**: 592-599.
- VÁZQUEZ-LÓPEZ, H. 2000. *Desarrollo larval del cirripedio parásito Loxothylacus texanus en condiciones de laboratorio*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 69 p.
- VÁZQUEZ-LÓPEZ, H. & F. ÁLVAREZ 2008. Efectos del rizocéfal *Loxothylacus texanus* Boschma 1933, sobre *Callinectes rathbunae* Contreras 1930. *BIOCYT Biología, Ciencia y Tecnología*, **1**(1): 1-6.
- VÁZQUEZ-LÓPEZ, H., F. ÁLVAREZ-NOGUERA & J. FRANCO-LÓPEZ 2006a. First record on larval development of the cirripedian parasite *Loxothylacus texanus* (Cirripedia-Rhizocephala) under laboratory conditions in México. *International Journal of Zoological Research*, **2**(1): 91-99.
- VÁZQUEZ-LÓPEZ, H., F. ÁLVAREZ, J. FRANCO, A. MORÁN & S. CHÁZARO 2006b. Observations on the behavior of the dark crab *Callinectes rathbunae* Contreras parasitized with the rhizocephalan *Loxothylacus texanus* Boschma. *International Journal of Zoological Research*, **2**(4): 344-353.
- VÁZQUEZ-LÓPEZ, H., F. ÁLVAREZ & S. CHÁZARO-OLVERA 2009. Externa emergence of *Loxothylacus texanus* Boschma, 1933 (Cirripedia, Rhizocephala) on the crab, *Callinectes rathbunae* Contreras, 1930 under laboratory conditions. *Crustaceana*, **82**(5): 555-563.
- VEILLET, A. 1941. Observations sur les crabes sacculinés et la Sacculine. I. *Bulletin de l'Institut Océanographique*, **(802)**: 1-8.
- VEILLET, A. 1945. Recherches sur le parasitisme des crabes et des galathées par les rhizocéphales et les Epicarides. *Anuales de l'Institut Océanographique*, Monaco, **22**: 193-341.
- WALKER, G. 1985. The cypris larvae of *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea cirripedia rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **93**: 131-145.
- WALKER, G. 1987. Further studies concerning the sex ratio of the larvae of the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thompson. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **106**: 151-63.
- WALKER, G. 2001. Some observations on the epizoic barnacle *Octolasmis angulata* within the branchial chambers of an Australian swimming crab. *Journal of Crustacean Biology*, **21**(2): 450-455.
- WALKER, G. & R. J. G. LESTER 1998. The effect of salinity on the development of *Heterosaccus lunatus* larvae (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Crustacean Biology*, **18**: 650-655.

- WALKER, G., A. S. CLARE, D. RITTSCHOF & D. MENSCHING 1992. Aspects of the life-cycle of *Loxothylacus panopaei* [sic (Gissler)], a sacculinid parasite of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): a laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **157**: 181-193.
- 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**(2): 101-110.
- YANAGIMACHI, R. 1961. The life-cycle of *Peltogasterella* (Cirripedia, Rhizocephala). *Crustaceana*, **12**: 183-186.
- YOSHIDA, R., M. HIROSE, H. K. MOK & E. HIROSE 2012. The first records of Peltogastrid Rhizocephalans (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) on hermit crabs (Paguroidea) in Taiwan and differences in prevalences among collection sites. *Zoological Studies*, **51**(7): 1027-1039.