

Osmoregulación y equilibrio ácido-base en el crustáceo *Neotrypaea uncinata* (Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidae): consecuencias del parasitismo por *Ionella agassizi* (Bonnier, 1900) (Isopoda: Bopyridae)

Osmoregulation and acid base equilibrium in the crustacean *Neotrypaea uncinata* (Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidae): consequences of parasitism by *Ionella agassizi* (Bonnier, 1900) (Isopoda: Bopyridae)

Carla A. Castillo-Blasco¹, Marcelo E. Lagos¹ y Cristian W. Cáceres¹

¹Departamento de Ecología Costera, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile
ccaceres@ucsc.cl

Abstract. Salinity stress is a major factor determining the abundance and distribution patterns of marine organisms. This is particularly relevant for organisms that live near freshwater sources such rivers and streams, like the ghost shrimp *Neotrypaea uncinata*. In addition branchial chamber of this species is parasitized by the bopyrid isopod *Ionella agassizi*. In consequence, this species is exposed at two stress sources, osmotic due to salinity variations and respiratory for the parasite effects in its respiratory physiology. We evaluated the effects of both salinity and parasitism on the concentration of respiratory molecules and the regulation of the acid-base equilibrium. We measured the hemolymphatic pH, PCO_2 and the concentrations of Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , HCO_3^- , in parasitized and non-parasitized individuals of *Neotrypaea uncinata* exposed to different hypo-osmotic salinities (20, 25, 30 and 35 psu). Results showed that all the individuals, parasitized and non-parasitized, exhibited an osmoconformer behaviour along almost the entire salinity gradient, without effect in the acid base equilibrium in this species. In general, the parasite did not significantly affect the measured variables, this could indicate the presence of compensatory physiological mechanisms.

Key words: Ghost shrimp, salinity, ionic concentration

Resumen. El efecto del estrés por salinidad es uno de los mayores determinantes de los patrones de distribución y abundancia de organismos marinos. Esto es particularmente relevante en aquellos organismos que habitan en zonas adyacentes a cursos de agua dulce, como es el caso del camarón *Neotrypaea uncinata*, parasitado en su cámara branquial por el isópodo bopirido *Ionella agassizi*. Por esta condición, este organismo se encontraría expuesto a una doble condición de estrés, por una parte el estrés osmótico producto de los cambios de salinidad y por otra parte el efecto del parásito en su fisiología respiratoria. Se evaluó el efecto de la salinidad y del parasitismo sobre las concentraciones de iones y la regulación del equilibrio ácido-base. Se realizaron mediciones de las concentraciones de Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , hemocianina, HCO_3^- y de las variaciones de pH y PCO_2 en la hemolinfa de individuos parasitados y no parasitados de *N. uncinata*, sometidos a distintas salinidades hipo-osmóticas (20, 25, 30 y 35 ups). Los resultados mostraron que todos los individuos, parasitados y no parasitados, se comportaron como osmoconformadores a lo largo del gradiente de salinidad, sin observarse diferencias en el equilibrio ácido base de esta especie. En general, la presencia del parásito no afecta significativamente la mayoría de las variables medidas, lo cual indicaría la presencia de mecanismos fisiológicos compensatorios.

Palabras clave: Camarón fantasma, salinidad, concentración de iones

Introducción

En la interacción hospedador-parásito, uno de los temas más relevantes de estudio es la influencia del parasitismo sobre los atributos ecológicos de su hospedador, tanto a nivel individual, poblacional y comunitario. Se ha descrito que un parásito puede alterar el metabolismo de su hospedador o afectar sus componentes del 'fitness', ya

sea retardando el crecimiento, disminuyendo su fecundidad, alterando su comportamiento reproductivo o afectando directamente su supervivencia (Olmos & George-Nascimento 1997, Muñoz & George-Nascimento 1999). Este efecto puede ser directo, del parásito sobre el hospedador; o indirecto, a través de sus interacciones ecológicas (Pulgar *et al.* 1995, Olmos & George-Nascimento 1997, Haye & Ojeda 1998, Muñoz &

George-Nascimento 1999, Meagher & Dudek 2002). Dentro de los efectos directos se encuentran los efectos fisiológicos, en el cual el parásito puede limitar o modular la capacidad de la respuesta del hospedador ante variaciones del ambiente (Astete-Espinoza & Cáceres 2000).

El efecto del estrés por salinidad es uno de los mayores determinantes de los patrones de distribución y abundancia de organismos marinos, particularmente en ambientes estuarinos (Piller *et al.* 1995). A través de cambios en la disponibilidad de iones, las variaciones de salinidad afectan directamente tanto a los mecanismos de osmoregulación, como a los procesos de transporte a través de membranas, impulso nervioso, digestión y metabolismo de los organismos (Rainbow & Black 2001, McGaw 2006). Se ha descrito, que ante cambios en la salinidad del agua, los organismos pueden comportarse como osmoconformadores, organismos cuya habilidad para sobrevivir sin comprometer su viabilidad depende de su capacidad de mantener sus concentraciones internas similares a las del medio (Chen & Chia 1997, Santos & Moreira 1999); o como osmoreguladores, organismos que son capaces de mantener las concentraciones osmóticas e iónicas dentro de ciertos límites, de manera independiente a las concentraciones del medio (Schmidt-Nielsen 1997). En general, los conformadores toleran amplias fluctuaciones internas pero dentro de estrechos límites ambientales, mientras los organismos reguladores toleran limitadas fluctuaciones internas pero dentro de un amplio rango ambiental (Prosser 1991).

La adopción de una de estas estrategias puede tener una consecuencia importante para el organismo, ya que la movilización de iones con carga eléctrica genera un importante costo energético (Kirschner 1991, Withers 1992). De acuerdo al principio de compensación (Sibly & Calow 1986), una destinación preferencial de energía a una función va en detrimento de la energía disponible para otras funciones, como crecimiento y reproducción, afectando la adecuación biológica del organismo (Schmidt-Nielsen 1997, Futuyma 1998).

En las branquias, los mecanismos de osmoregulación a nivel molecular involucran la función coordinada de proteínas que se encuentran en la membrana celular de éstas; este órgano es el principal responsable del intercambio con el medio externo de iones como Na^+ , Ca^{2+} , K^+ , Mg^+ y Cl^- , que componen cerca del 90% de la concentración osmolar-hemolinfática (Luquet & Ansaldo 1997, Onken *et al.* 2003). Cambios en la disponibilidad de estos iones afectan directamente la regulación del equilibrio ácido-base, ya que éste compromete interacciones en procesos fisiológicos, como el intercambio entre iones y gases respiratorios a nivel

branquial, en donde el HCO_3^- es intercambiado por Cl^- y el H^+ por Na^+ (Henry *et al.* 1981, Henry & Wheatly 1992, Luquet & Ansaldo 1997, Henry 2001). Además, alteraciones de las concentraciones de iones como Ca^{2+} y Mg^{2+} en la hemolinfa afectan la afinidad de los pigmentos respiratorios por el oxígeno (Truchot 1973, 1975, Weiland & Mangum 1975, Mason *et al.* 1983).

El camarón fantasma *Neotrypaea uncinata* (Milne Edwards, 1837) es una especie de hábitos excavadores que habita en fondos blandos de playas y estuarios (Retamal 1981). Esta especie se encuentra parasitada desde etapas tempranas de su ciclo de vida, en una de las dos cámaras branquiales por el isópodo *Ionella agassizi* (Bonnier, 1900), donde se alojan en parejas de macho y hembra casi en un 100% de los casos, siendo la hembra de mayor tamaño que el macho (Muñoz & George-Nascimento 1999, Muñoz 2001), provocando tanto el rompimiento de las branquias del hospedador, con una reducción de la superficie de intercambio de iones y gases, (Astete-Espinoza & Cáceres 2000), como una fuerte demanda sobre el metabolismo del hospedador, por su gran tamaño corporal (aproximadamente 6% peso hospedador) (Astete-Espinoza & Cáceres 2000).

Dado lo anterior, es esperable que las demandas del parásito limiten fisiológicamente la capacidad de *N. uncinata* de responder a las variaciones de salinidad del medio externo, lo cual se debiera reflejar en una menor capacidad osmoregulatoria de los individuos parasitados y en un mayor efecto en el equilibrio ácido base. Para evaluar lo anterior se expusieron individuos parasitados y no parasitados de *N. uncinata* a diferentes salinidades y se realizaron mediciones en la hemolinfa de la concentraciones de iones y de moléculas asociadas al equilibrio ácido base.

Material y métodos

Se capturaron 80 individuos de *Neotrypaea uncinata*, durante la primavera del año 2000, desde el submareal somero de la desembocadura del estero en la localidad de Lengua ($36^{\circ}45' \text{ S}$; $73^{\circ}10' \text{ W}$), Chile (Fig. 1), zona caracterizada por constantes fluctuaciones de salinidad de entre 24 y 34 ups (Stuardo *et al.* 1993, Siemens *et al.* 2001, Rojas & Ojeda 2005). Los organismos fueron transportados en contenedores con agua de mar y aireación constante al Laboratorio Costero de la Universidad Católica de la Santísima Concepción, donde fueron aclimatados en recipientes con agua de mar a la misma temperatura del agua del lugar de captura ($13 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$) (Stuardo *et al.* 1993), con una salinidad de 30 ups, durante 72 h a la misma temperatura de aclimatación (Chen & Chia 1997, Lucu & Devescovi 1999). La

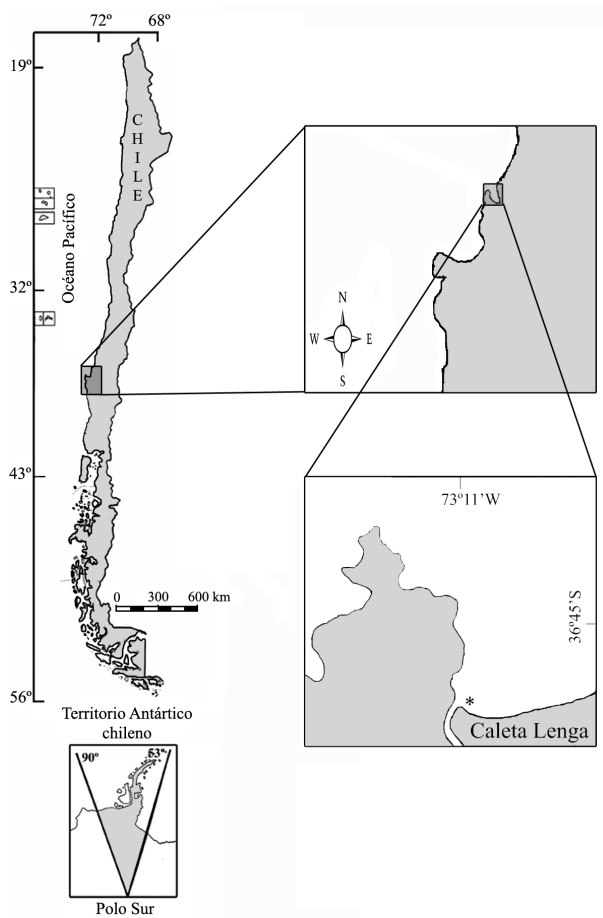


Figura 1

Sitio de muestreo, desembocadura del estero en Caleta Lengua, Bahía San Vicente, Chile (36°45'S; 73°10'W)

Study site, stream mouth in Caleta Lengua, San Vicente Bay, Chile (36°45'S; 73°10'W)

presencia del parásito *Ionella agassizi* fue determinada mediante inspección ocular de la cámara branquial. Los individuos de *N. uncinata* fueron separados en parasitados y no parasitados y asignados en la misma proporción sexual y tamaños equivalentes, a cuatro tratamientos con salinidades distintas: 20, 25, 30 y 35 ups, por un periodo de 72 h a $13 \pm 0,5^\circ\text{C}$ (Chen & Chia 1997, Lucu & Devescovi 1999), distribuyendo grupos de cinco individuos en recipientes de 8 L a la misma temperatura de aclimatación, burbujeo constante de aire y recambio diario de agua durante el desarrollo del experimento. Las salinidades en cada tratamiento se lograron con la adición de NaCl y/o agua destilada según correspondiera. La salinidad fue medida mediante un refractómetro (Vista A366ATC).

Al término del periodo experimental, a cada ejemplar de *N. uncinata* se le extrajeron 500 μL de hemolinfa desde la región pericárdica del cefalotórax, mediante punción con una jeringa de 1mL. La hemolinfa fue centrifugada a 2000 rpm por 10 min y el sobrenadante congelado en nitrógeno líquido para su análisis posterior.

Análisis de muestras

Para determinar las concentraciones de los iones Cl^- , Na^+ y K^+ , se diluyó una muestra de 50 μL de hemolinfa en 450 μL de agua deionizada, luego se midió sus concentraciones con un electrodo Ion-sensitivo (AVL-983-S). Los valores de pH, PCO_2 y HCO_3^- se midieron a través de un equipo analizador de gases en sangre (AVL-995).

Para medir la concentración hemolinfática de hemocianina se utilizó la metodología descrita en trabajos anteriores (Astete-Espinoza & Cáceres 2000). La absorbancia fue medida a 335 nm (Nickerson & Van Holde 1971).

Análisis estadístico

Las relaciones entre la salinidad en el medio y las variables medidas en la hemolinfa fueron evaluadas mediante ANDEVA de dos vías, utilizando parasitismo y salinidad como factores fijos, seguida de una prueba *a-posteriori* de Tukey. La homogeneidad de varianza se evaluó mediante la prueba de Levene, posteriormente los datos no homogéneos fueron transformados a logaritmo (Zar 1996).

Resultados

La supervivencia al finalizar el periodo experimental fue de 88,75%, observándose mortalidad solo en el grupo de 20 ups, distribuyéndose equitativamente entre los individuos parasitados y no parasitados. De los individuos sobrevivientes de *Neotrypaea uncinata*, 35 fueron hembras y 36 machos; de estos, 35 individuos presentaban una pareja de parásitos (macho y hembra) en su cámara branquial. El peso promedio de los individuos fue de $1,29 \pm 0,04$ g siendo los individuos parasitados de menor tamaño que los individuos no parasitados (Andeva de dos vías $F_{(1,67)} = 88,24$ $P < 0,001$), no siendo estadísticamente significativos los efectos de sexo ni de la interacción entre ambos factores.

Concentraciones de iones

Ion Calcio

El análisis de la variación de las concentraciones hemolinfáticas de Ca^{2+} indica un efecto significativo de la salinidad, aumentando las concentraciones

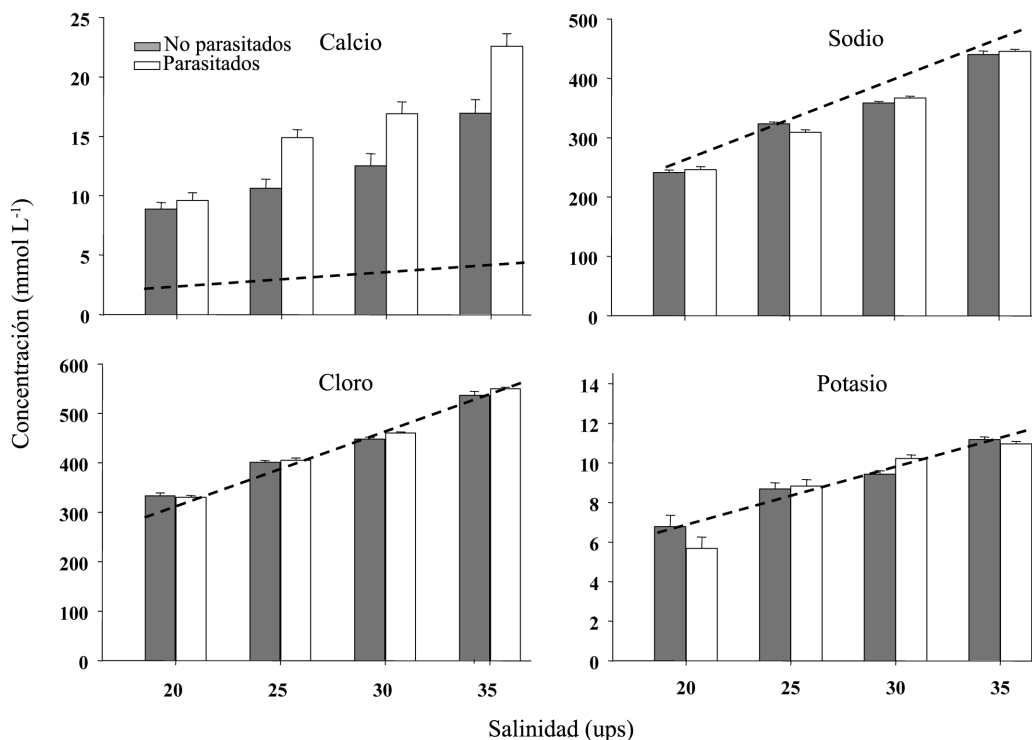


Figura 2

Valores medios de concentraciones hemolinfáticas de iones en organismos no parasitados y parasitados de *Neotrypaea uncinata* expuestos a distintas salinidades ($x \pm EE$). La línea quebrada muestra las concentraciones del medio

Mean values of haemolymphatic ionic concentrations in non parasitized and parasitized individuals of *Neotrypaea uncinata* exposed to different salinities ($x \pm EE$). The broken line shows medium ion concentration

hemolinfáticas con la salinidad (Fig. 2, Tabla 1), y siendo significativamente diferentes entre todas las salinidades (Tukey *a-posteriori* $P < 0,05$). En relación con este ión también se observó un efecto significativo del parasitismo, siendo los individuos parasitados los que presentaron una mayor concentración de este ión (Fig. 2) (Tabla 1). No se observó un efecto significativo de la interacción entre salinidad y parasitismo (Tabla 1).

Ion Cloro

El análisis de la variación de las concentraciones hemolinfáticas de Cl^- indicó un efecto significativo asociado al aumento de la salinidad del medio (Fig. 2) (Tabla 1), siendo significativamente diferentes entre todas las salinidades ensayadas (Tukey *a-posteriori* $P < 0,05$). Las concentraciones hemolinfáticas de Cl^- no fueron afectadas significativamente ni por el parasitismo ni por la interacción entre este factor y salinidad (Tabla 1).

Ion Sodio

La salinidad se relacionó positivamente con las concentraciones de Na^+ en hemolinfa (Fig. 2, Tabla 1),

siendo estadísticamente diferentes las concentraciones en todas las salinidades ensayadas (Tukey *a posteriori* $P < 0,05$). En relación con este ión no se observó un efecto significativo del parasitismo (Tabla 1), pero sí un efecto de la interacción entre ambos factores dado por la concentración medida en el grupo de individuos no parasitados a un salinidad de 20 ups. (Tukey *a posteriori* $P < 0,05$).

Ion Potasio

El análisis de las variaciones de las concentraciones de K^+ en individuos parasitados y no parasitados (Fig. 2), señaló que no existe un efecto significativo del parasitismo (Tabla 1). Se observaron diferencias en las concentraciones entre todas las salinidades ensayadas (Tukey *a posteriori* $P < 0,05$). Para este ión se observó una interacción significativa entre salinidad y parasitismo dado principalmente por la similitud de las concentraciones medidas en individuos parasitados y no parasitados a 25 ups con la concentración media en individuos no parasitados a 30 ups (Tukey *a posteriori* $P < 0,05$).

Tabla 1

Resultados de las ANDEVAs de dos vías, efecto de la salinidad y del parasitismo sobre las concentraciones hemolinfáticas en *Neotrypaea uncinata*

Two way ANOVA results of parasitism and salinity effect in haemolymphatic concentrations in *Neotrypaea uncinata*

		GF	MS	F	P
Ca ²⁺	Parasitismo	1	232,6	27,93	0,00
	Salinidad	3	246,31	29,58	0,00
	P*S	3	14,36	1,72	0,17
	Error	63	8,33		
Cl ⁻	Parasitismo	1	722,81	3,43	0,07
	Salinidad	3	3908,85	18,53	0,00
	P*S	3	206,58	0,98	0,41
	Error	63	211		
Na ⁺	Parasitismo	1	20,95	0,13	0,72
	Salinidad	3	1471,5	9,32	0,00
	P*S	3	514,41	3,26	0,03
	Error	63	157,85		
K ⁺	Parasitismo	1	0,15	0,24	0,62
	Salinidad	3	58,93	94,83	0,00
	P*S	3	2,26	3,63	0,02
	Error	63	0,62		
PH	Parasitismo	1	0	0,07	0,80
	Salinidad	3	0,01	0,37	0,77
	P*S	3	0,06	2,3	0,09
	Error	63	0,03		
Hc	Parasitismo	1	0,01	0,09	0,77
	Salinidad	3	0,09	0,57	0,64
	P*S	3	0,07	0,42	0,74
	Error	63	0,16		
PCO ₂	Parasitismo	1	32,95	2,68	0,11
	Salinidad	3	43,12	3,5	0,02
	P*S	3	39,8	3,24	0,03
	Error	63	12,3		
HCO ₃ ⁻	Parasitismo	1	13,26	3,52	0,07
	Salinidad	3	9,77	2,6	0,06
	P*S	3	15,11	4,01	0,01
	Error	63	3,76		
% Humedad	Parasitismo	1	0	0	1,00
	Salinidad	3	62,36	8,05	0,00
	P*S	3	1,75	0,23	0,88
	Error	63	7,75		

GL = Grados de libertad, CM = Cuadrados medios, P = Probabilidad

Valores respiratorios

pH

Los valores de pH de la hemolinfa (Fig. 3) no presentaron una variación significativa asociada a las variaciones de salinidad, ni a la presencia del parásito. Tampoco se observó una interacción entre ambos factores (Tabla 1).

Hemocianina

Las concentraciones de la molécula transportadora de oxígeno, hemocianina, no presentó efectos significativos de la salinidad, parasitismo o de la interacción entre ambos factores (Fig. 3) (Tabla 1).

Presión parcial de CO₂

La PCO₂ (Fig. 3) no presentó efectos significativos del parasitismo, pero sí de la salinidad (Tabla 1). En esta variable se observó una interacción significativa entre los factores salinidad y parasitismo, siendo los individuos no parasitados a 20 y 35 ups significativamente diferentes de los otros grupos analizados (Tukey *a-posteriori* $P < 0,05$).

Ion Bicarbonato

La concentración HCO₃⁻ (Fig. 3) no se vio afectada por la salinidad, ni por el parasitismo como factores independientes (Tabla 1). La interacción entre ambos factores fue significativa, siendo el grupo no parasitado a 20 ups y 35 ups los que presentaron concentraciones de esta moléculas mayores que las de los otros tratamientos experimentales (Tukey *a posteriori* $P < 0,05$).

Porcentaje de humedad

El resultado del contenido de agua de los individuos de *N. uncinata* expuestos a las diferentes concentraciones experimentales, indicó que solo se encontraron diferencias en los organismos expuestos a la salinidad de 20 ups (Tukey *a-posteriori* $P < 0,05$) (Fig. 3, Tabla 1).

Discusión

En la mayoría de las especies de crustáceos estudiadas se ha evidenciado una estrecha relación entre salinidad, regulación iónica y equilibrio ácido-base, principalmente por el efecto de la salinidad del medio sobre las concentraciones hemolinfáticas de iones, como sodio, cloro y potasio, las cuales influyen en el balance ácido-base (Demers *et al.* 2006).

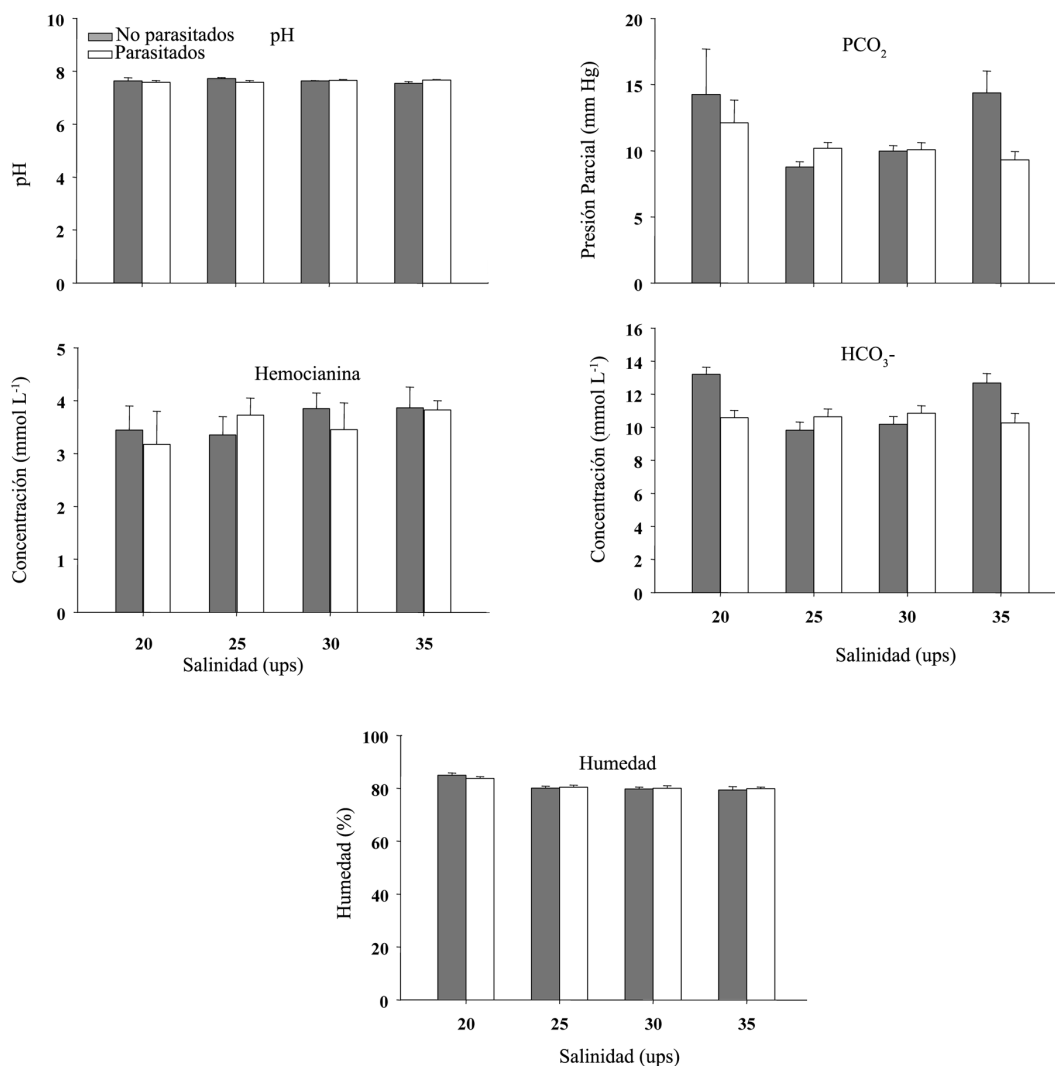


Figura 3

Valores medios de concentraciones hemolinfáticas y porcentaje de humedad corporal en organismos no parasitados y parasitados de *Neotrypaea uncinata* expuestos a distintas salinidades ($x \pm EE$)

Mean values of haemolymphatics concentrations and body humidity percentage in non parasitized and parasitized individuals of *Neotrypaea uncinata* exposed to different salinities ($x \pm EE$)

En animales, la regulación de la concentración de sales en los fluidos corporales es esencial para mantener la viabilidad, ya que varios sistemas y órganos dependen de concentraciones específicas de iones como Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , para su correcto funcionamiento (Truchot 1990, Luquet & Ansaldo 1997). En *Neotrypaea uncinata*, la concentración de iones se encuentra dentro de los rangos descritos para otras especies de camarones fantasmas (Kirshner 1991).

En esta especie, la regulación de las concentraciones de Ca^{2+} es del tipo hiperosmótica, manteniéndose por el

bombeo del ión desde el medio, probablemente asociado a su rol estructural como componente del exoesqueleto. Taylor *et al.* (1985) señalan que las concentraciones de Ca^{2+} son acumuladas y mantenidas a niveles constantes entre 20 y 40 ups, lo cual es común entre crustáceos (Greenaway 1976). Además, la concentración de este ión se ve directamente afectada por la presencia del parásito, exhibiendo los organismos no parasitados valores promedios más bajos que los parasitados. El aumento de las concentraciones de este ión en individuos parasitados puede estar asociado a su rol como segundo mensajero

en los mecanismos de acción de la parasitosis (Lovett & Sibley 2003) o su rol en el metabolismo del parásito (Astete-Espinoza & Cáceres 2000, Toft *et al.* 1993).

Considerando que los iones estudiados participan mayormente en la regulación osmótica, la alta correlación que tienen esos iones respecto a la salinidad, indicaría mayoritariamente osmoconformidad en todo el intervalo de salinidad, ya que exceptuando al ión Calcio, las variaciones en las concentraciones hemolinfáticas de iones con respecto al medio son menores al 10%. Sin embargo, teóricamente estos organismos solo podrían realizar eficientemente funciones vitales como reproducción y crecimiento, dentro de un rango más estrecho, ya que si la disponibilidad de iones disminuye, el proceso de ecdisis se verá limitado. Tal es el caso de *Callinectes sapidus*, que posee una gran habilidad para sobrevivir en un amplio rango de salinidades pero se reproduce y realiza ecdisis cuando posee una alta disponibilidad de Ca^{2+} (Neufeld & Cameron 1992). Se ha descrito para crustáceos como *Petrolisthes laevigatus* la posibilidad de que el CaCO_3 se disgregue en Ca^{2+} y HCO_3^- , habilidad que sería utilizada en periodos de estrés fisiológico respiratorio (Lagos & Cáceres 2008); para *N. uncinata* podría ocurrir que el parásito al obstruir las branquias, su hospedador sea afectado por una hipoxia funcional, lo cual induciría la liberación de calcio desde el exosqueleto.

Solo se observó mortalidad en los organismos expuestos a la menor salinidad (20 ups) lo que indicaría que bajo esta salinidad los organismos no serían capaces de sobrevivir, al no tener la capacidad de regular eficientemente las concentraciones internas de iones, lo cual ocurriría tanto en organismos parasitados como no parasitados.

En términos generales, el parasitismo no estaría influyendo directamente la regulación osmótica de Na^+ , Cl^- y K^+ en *N. uncinata*, ya que las concentraciones de estos iones no se vieron afectadas por la presencia o no del parásito, pero sí directamente por la salinidad. El ión Na^+ se encontró en menor cantidad en la hemolinfa que en el medio, no así el K^+ que presentó altas concentraciones en todas las salinidades. Aquí se puede evidenciar una alta regulación de estos iones, que en crustáceos es realizada a nivel branquial por la Na^+-K^+ ATPasa (Morris & Greenaway 1992, Santos & Moreira 1999). Según Santos & Moreira (1999) probablemente la extrusión de Na^+ se produce después de un aumento de este ión en el medio. No obstante lo anterior para ambos iones se observó una interacción entre parasitismo y salinidad, particularmente en salinidades intermedias, lo cual indicaría que la disminución del área branquial producto del parasitismo afectaría el sustrato físico para

la acción de la enzima Na^+K^+ ATPasa, lo cual ocurre en el rango de salinidades en el que se produciría reproducción y crecimiento, ya que en las salinidades extremas se estaría dentro de la zona de estrés fisiológico, donde es posible observar efectos deletéreos sobre el desarrollo, crecimiento y reproducción (Kassahn *et al.* 2009).

Existen otros factores que podrían estar afectando las concentraciones de iones, como la disponibilidad de alimento, el tamaño corporal o el grado de hidratación del organismo. El efecto de la disponibilidad de alimento se disminuye por el periodo de aclimatación (Chen & Chia 1997, Lucu & Devescovi 1999), el efecto del tamaño corporal está incorporado en las mediciones de concentración, ya que el volumen hemolinfático es proporcional al tamaño corporal (Luquet com. pers.¹) y las diferencias en el contenido de agua son inferiores al 5% del peso total del animal y no modifican las conclusiones finales del trabajo.

La regulación del equilibrio ácido-base, que se puede ver afectada tanto por diferencias en la salinidad del agua (Truchot 1981) como por la respiración del organismo (Gannon & Henry 2001), depende de la relación entre el pH, la PCO_2 y la concentración de HCO_3^- (Lagos & Cáceres 2008). Los valores promedios de HCO_3^- y PCO_2 fueron similares a los encontrados en *Callinectes sapidus*, *Carcinus maenas* y *Petrolisthes laevigatus* (Henry & Wheatly 1992, Lagos & Cáceres 2008); y el hecho que *N. uncinata* no presentara diferencias significativas en estas variables, se puede deber a que estos organismos utilizarían como principal mecanismo de compensación el intercambio de iones a nivel branquial y el parasitismo no estaría afectando esta función. Los mayores valores de PCO_2 y HCO_3^- , que son indicadores de acidosis respiratoria, se presentaron en las salinidades extremas, 20 y 35 ups, pero solo en organismos no parasitados. Esto indicaría que existe un efecto del parásito sobre la respiración en condiciones extremas, como se ha visto en otros estudios en donde la concentración de lactato en organismos no parasitados fue mayor que en los parasitados (Astete & Cáceres 2000). Probablemente el parásito induce a su hospedador a mantener una mayor respuesta metabólica en estas condiciones, para asegurar de alguna manera su supervivencia en condiciones que son adversas para él. Este fenómeno se ha visto en otros crustáceos como *Hemigrapsus crenulatus*; en esta especie la presencia del parásito induce a alteraciones conductuales y fisiológicas

¹Luquet CM. Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina

en donde los organismos parasitados tienden a tener una mayor respuesta metabólica y fisiológica producto de la presencia del parásito (Haye & Ojeda 1998, Rojas & Ojeda 2005).

Astete & Cáceres (2000) señalan que en *N. uncinata* los individuos parasitados poseerían una menor concentración de hemocianina, atribuido a que se ocuparía como fuente proteica para compensar las necesidades energéticas provocadas por un período de infección prolongado. En el presente estudio no se encontraron diferencias significativas, probablemente asociado a la no inclusión de hembras reproductivas.

Dado que la salinidad del agua en hábitats costeros puede variar constantemente a través del año, los individuos pueden variar sus características hemolinfáticas. Bajo condiciones de laboratorio, las especies eurihalinas pueden osmoregular más adecuadamente que otras especies, habilidad que puede estar ajustada en gran medida a la aclimatación (Thurman 2003). Esta capacidad de osmoregulación existe en muchas especies y es una considerable flexibilidad fisiológica que permite un amplio rango de adecuación al medio.

Agradecimientos

El presente escrito es parte de la tesis de grado de CCB, para optar al grado académico de Licenciado en Ciencias c/m Biología Marina y al título profesional de Biólogo Marino de la Universidad Católica de la Sma. Concepción. Los autores agradecen a los evaluadores anónimos por sus sugerencias y comentarios que mejoraron el trabajo sustantivamente.

Literatura citada

- Astete-Espinoza LP & CW Cáceres. 2000.** Efecto del parasitismo del isopodo bopirido *Ionella agassizi* (Isopoda: Epicaridea) (Bornier, 1900) sobre la fisiología nutricional del nape *Neotrypaea uncinata* (Edwards, 1837) (Decapoda: Thalassinidea). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 243-252.
- Chen JC & PG Chia. 1997.** Osmotic and ionic concentrations of *Scylla serrata* (Porskal) subjected to different salinity levels. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 117: 239-244.
- Demers A, C Souty-Grosset, MC Trouilhé, L Füreder, B Renai & F Gherardi. 2006.** Tolerance of three European native species of crayfish to hypoxia. *Hydrobiologia* 560: 425-432.
- Futuyma DJ. 1998.** *Evolutionary biology*, 749 pp. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Gannon AT, N Arunakul & RP Henry. 2001.** Respiratory, cardiovascular, and hemolymph acid-base changes in the amphibious crab, *Cardisoma guanhumi*, during immersion and emersion. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 34(2): 73-92.
- Greenaway P. 1976.** Regulation of haemolymph calcium concentration of the crab *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Biology* 64: 149-57.
- Haye PA & FP Ojeda. 1998.** Metabolic and behavioral alterations in the crab *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) induced by its acanthocephalan parasite *Proflicollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228: 73-82.
- Henry RP. 2001.** Environmentally mediated carbonic anhydrase induction in the gills of euryaline crustaceans. *Journal of Experimental Biology* 204: 991-1002.
- Henry RP & MG Wheatly. 1992.** Interaction of respiration, ion regulation, and acid-base balance in the everyday life of aquatic crustaceans. *American Zoologist* 32: 407-416.
- Henry RP, GA Kormanik, NJ Smatresk & JN Cameron. 1981.** The role of CaCO₃ dissolution as a source of HCO₃⁻ for the buffering of hypercapnic acidosis in the aquatic and terrestrial decapod crustaceans. *Journal of Experimental Biology* 94: 269-274.
- Kassahn KS, RH Crozier, HO Pörtener & MJ Caley. 2009.** Animal performance and stress: responses and tolerance limits at different levels of biological organisation. *Biological Reviews* 84: 277-292.
- Kirschner LB. 1991.** Water and ions. En: Prosser CL (ed). *Environmental and metabolic animal physiology. Comparative Animal Physiology* 1: 13-107. Wiley-Liss, New York.
- Lagos ME & CW Cáceres. 2008.** Como afecta la exposición aérea el equilibrio ácido base de organismos móviles del intermareal: *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda: Porcellanidae), como caso de estudio. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43: 591-59.
- Lovett JL & LD Sibley. 2003.** Intracellular calcium stores in *Toxoplasma gondii* govern invasion of host cells. *Journal of Cell Science* 116: 3009-3016.
- Lucu C & M Devescovi. 1999.** Osmoregulation and branchial Na⁺, K⁺-ATPase in the lobster *Homarus gammarus* acclimated to dilute seawater. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234: 291-304.
- Luquet CM & M Ansaldo. 1997.** Acid-Base balance and ionic regulation during emersion in the estuarine intertidal crab *Chasmagnathus granulata* Dana (Decapoda Grapsidae). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 117: 407-410.

- Mason RP, CP Mangum & G Godettem. 1983.** The influence of inorganic ions and acclimation salinity on haemocyanin-oxygen binding in the blue crab *Callinectes sapidus*. The Biological Bulletin 164: 104-123.
- McGaw IJ. 2006.** Feeding and digestion in low salinity in an osmoconforming crab, *Cancer gracilis* II: Gastric evacuation and motility. Journal of Experimental Biology 209: 3777-3785.
- Meagher S & SN Dudek. 2002.** Effects of *Trichinella spiralis* on survival, total mass, and organ mass of oldfield mice (*Peromyscus polionotus*). Journal of Parasitology 88: 833-838.
- Morris MA & P Greenaway. 1992.** High affinity, Ca²⁺ specific ATPase and Na⁺K⁺-ATPase in the gills of a supralittoral crab *Leptograpsus variegatus*. Comparative Biochemistry and Physiology A 102: 15-18.
- Muñoz G. 2001.** 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). Revista Chilena de Historia Natural 74: 755-761.
- Muñoz G & M George-Nascimento. 1999.** Efectos reproductivos recíprocos en la simbiosis entre napes (Decapoda: Thalassinidea) e isópodos bopyridos (Isopoda: Epicaridea) en Lenga, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 72: 49-56.
- Neufeld DS & JN Cameron. 1992.** Postmoult uptake of calcium by the blue crab (*Callinectes sapidus*) in water of low salinity. Journal of Experimental Biology 171: 283-299.
- Nickerson KW & KE van Holde. 1971.** A comparison of molluscan and arthropod hemocyanin. I. Circular dichroism and absorption spectrum. Comparative Biochemistry and Physiology B 39: 855-872.
- Olmos VL & M George-Nascimento. 1997.** El gremio de larvas de Digenea en un caracol del sur de Chile *Chilina dombeyana*: ¿Qué indica la tasa metabólica de los hospedadores parasitados? Revista Chilena de Historia Natural 70: 109-118.
- Onken H, M Tresguerres & CM Luquet. 2003.** Active NaCl absorption across posterior gills of hyperosmoregulating *Chasmagnathus granulatus*. Journal of Experimental Biology 206: 1017-1023.
- Piller S, R Henry, J Doeller & D Kraus. 1995.** A comparison of the gill physiology of two euryhaline crab species, *Callinectes sapidus* and *Callinectes similis* energy production, transport-related enzymes and osmoregulation as a function of acclimation salinity. Journal of Experimental Biology 198: 349-358.
- Prosser CL. 1991.** Introduction: Definition of comparative physiology: theory of adaptation. En: Prosser CL (ed). Environmental and metabolic animal physiology. Comparative Animal Physiology 1: 1-11. Wiley-Liss, New York.
- Pulgar J, M Aldana, E Vergara & M George-Nascimento. 1995.** La conducta de la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) en relación al parasitismo por el acantocéfalo *Profilicollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985) en el sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 68: 439-450.
- Rainbow PS & WH Black. 2001.** Effects of changes in salinity on the apparent water permeability of three crab species: *Carcinus maenas*, *Eriocheir sinensis* and *Necora puber*. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 264: 1-13.
- Retamal M. 1981.** Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. Gayana Zoología 44: 1-256.
- Rojas JM & FP Ojeda. 2005.** Altered dopamine levels induced by the parasite *Profilicollis antarcticus* on its intermediate host, the crab *Hemigrapsus crenulatus*. Biological Research 38(2): 259-266.
- Santos MCF & GS Moreira. 1999.** Time course of osmotic compensations to acute salinity exposure in the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 235: 91-104.
- Schmidt-Nielsen K. 1997.** Animal physiology. Adaptation and environment. 608 pp. Cambridge University Press. New York.
- Sibly RM & P Calow. 1986.** Physiological ecology of animals: An evolutionary approach, 179 pp. Blackwell, Oxford.
- Siemens RA, SM Stephen & JM Cancino. 2001.** The effect of physical and chemical parameters on the macroinfaunal community structure of San Vicente bay, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 74(2): 429-444.
- Stuardo J, C Valdovinos, R Figueroa & A Ochipinti. 1993.** Los ambientes costeros del Golfo de Arauco y área adyacente. Serie Monografías Científicas, Centro EULA (Chile) 9: 1-157.
- Taylor AC, S Morris & CR Bridges. 1985.** Modulation of haemocyanin oxygen affinity in the prawn, *Palaemon elegans* (Rathke) under environmental salinity stress. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 94: 167-180.
- Thurman C. 2003.** Osmoregulation in fiddler crabs (*Uca*) from temperate Atlantic and Gulf of Mexico coasts of North America. Marine Biology 142: 77-92.
- Toft CA, A Aeschlimann & L Bolis. 1993.** Parasite-Host associations: coexistence or conflict? 383 pp. Redwood Books, Trowbridge.

- Truchot JP. 1973.** Fixation et transport de l'oxygène par le sang de *Carcinus maenas*: variations en rapport avec diverses conditions de température et salinité. *Netherlands Journal of Sea Research* 7: 482-495.
- Truchot JP. 1975.** Factors controlling the *in vitro* and *in vivo* oxygen affinity of the hemocyanin in the crab *Carcinus maenas*. *Respiration Physiology* 24: 173-189.
- Truchot JP. 1981.** The effect of water salinity and acid-base state on the blood *acid-base* balance in the euryhaline crab *Carcinus maenas* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 68: 555-561.
- Truchot JP. 1990.** Respiratory and ionic regulation in invertebrates to both water and air. *Annual Reviews of Physiology* 52: 61-76.
- Weiland AL & CP Mangum. 1975.** The influence of environmental salinity on hemocyanin function in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Journal of Experimental Zoology* 193: 265-273.
- Withers PC. 1992.** *Comparative animal physiology*, 949 pp. Saunders's College Publishing, Fort Worth.
- Zar JH. 1996.** *Biostatistical analysis*, 662 pp. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

Recibido el 17 de abril de 2009 y aceptado el 24 de septiembre de 2009