
HERMAFRODITISMO EN CAMARONES: EL SISTEMA SEXUAL Y SU RELACIÓN CON ATRIBUTOS SOCIOECOLÓGICOS

RAYMOND T. BAUER

Existe tanta variación en la composición taxonómica y estructura ecológica ("biodiversidad") entre comunidades de organismos, como la que hay en sistemas reproductores, lo cual refleja la diversidad de fuerzas selectivas que actúan en diferentes sistemas genéticos. Una pregunta importante en la ecología de la reproducción es ¿por qué hay sexos separados en algunas especies mientras el hermafroditismo es adaptativo para otras? ¿Cuál combinación de fuerzas selectivas (ecológicas, demográficas, sociales) e historia filogenética explica la distribución de sistemas sexuales entre los varios grupos de organismos? Entre un grupo de crustáceos, los camarones carideos, hay especies con sexos separados (gonocoria), otras con hermafroditismo secuencial, y otras con hermafroditismo simultáneo. Este último es un sistema sexual recientemente descrito en el género *Lysmata* por Bauer y Holt (1998), Fiedler (1998) y Bauer (2000). Por ello, los sistemas sexuales de camarones carideos pueden servir como modelos para estudiar los factores responsables de que un sistema sexual evolucione en lugar de otro. El propósito de este artículo es discutir la evolución del hermafroditismo en los carideos con énfasis en el hermafroditismo simultáneo en *Lysmata*, un sistema sexual único hasta ahora en los crustáceos decápodos, grupo que incluye los camarones, las langostas y los cangrejos.

Sistemas Sexuales de Camarones Carideos

Aunque la mayoría de los carideos tiene sexos separados (gonocoria), aproximadamente 10-15% de las 2500 especies son hermafroditas protándricos. En la protandria, un individuo maduro primero como macho pero más tarde cambia el sexo a hembra. En una distribución de frecuencias de tamaños en la población, los individuos más pequeños son machos mientras que los individuos más grandes son hembras (Figura 1), con poca superposición entre el tamaño de machos grandes y hembras pequeñas. Por lo general, en el área de superposición, hay individuos transicionales que muestran características morfológicas entre macho y hembra (Figura 1). Hay diferentes variaciones de este caso de protandria, que es el más sencillo (Bauer, 2000). En algunas especies del género *Pandalus* y en *Processa edulis* y *Crangon crangon*, la mayoría de los individuos de la población cambian sexo pero hay también hembras primarias (Bauer, 2000). Como en las hembras de especies gonocóricas, estas hembras primarias empiezan la vida bentónica como hembras juveniles y luego maduran como hembras sin pasar por una fase masculina. Otra variación de la protandria se encuentra en el carideo *Thor manningi*, en la que el 50% de la población se compone de hermafroditas protándricos pero el otro 50%

está constituido por machos primarios que nunca se transforman en hembras (Bauer, 1986).

Hermafroditismo Simultáneo en el Camarón *Lysmata*

A comienzos del siglo pasado, Spitschakoff (1912) describió el sistema reproductivo del camarón europeo *Lysmata seticaudata*. En todos los individuos de cualquier edad, la parte anterior de las dos gónadas era ovárica, mientras la parte posterior era testicular, es decir, las gónadas eran "ovotestes" (Figura 2a). Los individuos pequeños exhibían características externas de machos (fase masculina, "FM") mientras que los individuos más grandes tenían rasgos de hembras y producían embriones (fase femenina, "FF"). Spitschakoff (1912), al observar que la parte testicular del ovotestes era activa durante la FM y la parte ovárica durante la FF, concluyó que el sistema sexual de *L. seticaudata* era un hermafroditismo protándrico. Berreur-Bonnenfant y Charmiaux-Cotton (1965) estudiaron histológicamente las gónadas de *L. seticaudata* y confirmaron que, contrario a otros carideos con protandria, los ductos masculinos eran retenidos durante la FF, aún cuando la gónada estaba llena de oocitos vitelogénicos (maduros) (Figura 2a). Aunque estos autores observaron que la producción de esperma se mantenía durante la FF, no investigaron ni sugirieron la po-

PALABRAS CLAVE / Cambio de Sexo / Carideo / Hermafroditismo / *Lysmata* /

Recibido: 08/03/2001. Aceptado: 25/06/2001

Raymond T. Bauer. Ph.D. en Biología Marina, Institución Scripps de California, Universidad de California, San Diego. Profesor, Departamento de Biología, Universidad de Louisiana. Dirección: Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, Lafayette, Louisiana, 70504-2451, EEUU. e-mail: rtbauer@louisiana.edu

sibilidad de que los individuos en esa fase pudieran reproducirse como machos. Kagwade (1982), quien observó la presencia de ovotestes y ductos masculinos en los FF de una especie relacionada (*Exhippolysmata ensirostris*), propuso que los FF eran hermafroditas simultáneos, es decir, individuos que podían reproducirse como machos y/o hembras. Bauer y Holt (1998), motivados por estas investigaciones y por una variedad de observaciones anecdóticas, estudiaron el sistema sexual de *Lysmata wurdemanni* del noroeste del golfo de México. Como en *L. seticaudata*, los individuos más pequeños de la población de *L. wurdemanni* son FM con características masculinas externamente pero tienen "ovotestes" con las partes ováricas en una etapa inmadura (Figura 2b). No se encontraron juveniles con características femeninas. Los FM pueden cambiar a FF cuando alcanzan suficiente tamaño para la producción de embriones. Sin embargo, muchos no cambian a FF sino cuando alcanzan un tamaño mayor. En el cambio de FM a FF, los individuos pierden los apéndices masculinos, muestran las características femeninas asociadas con la crianza de embriones, pero retienen los ductos masculinos y la habilidad de producir esperma (Figura 2b,c).

Videograbaciones cronológicas ("time-lapse video") de parejas de FF demostraron por primera vez que un FF puede copular como macho y fertilizar con éxito otro FF después de su muda predesove (Bauer y Holt, 1998).

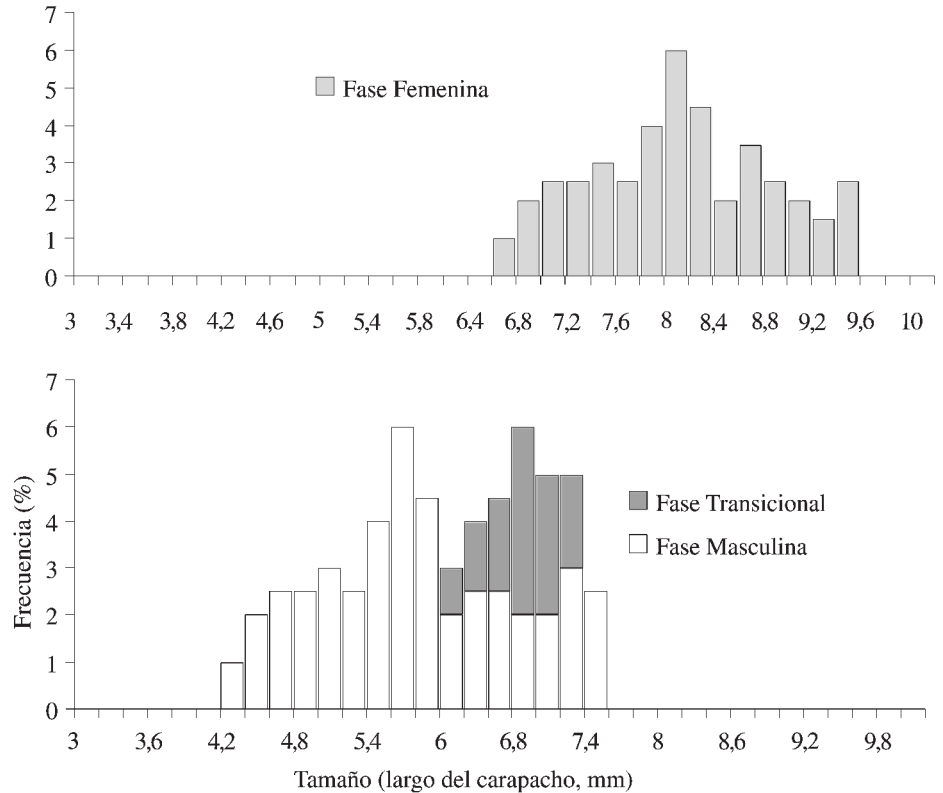


Figura 1. Frecuencia de tamaños de machos (fase masculina) y hembras (fase femenina) en una especie protándrica en la que un individuo comienza como macho pero deviene hembra cuando alcanza un tamaño mayor. Los individuos transicionales son machos en el proceso de cambiar sexo, los cuales muestran una disminución de características masculinas y un desarrollo de características femeninas.

Además, un FF predesove puede copular de una a dos horas. Aunque parece morfológicamente posible que un FF predeso-

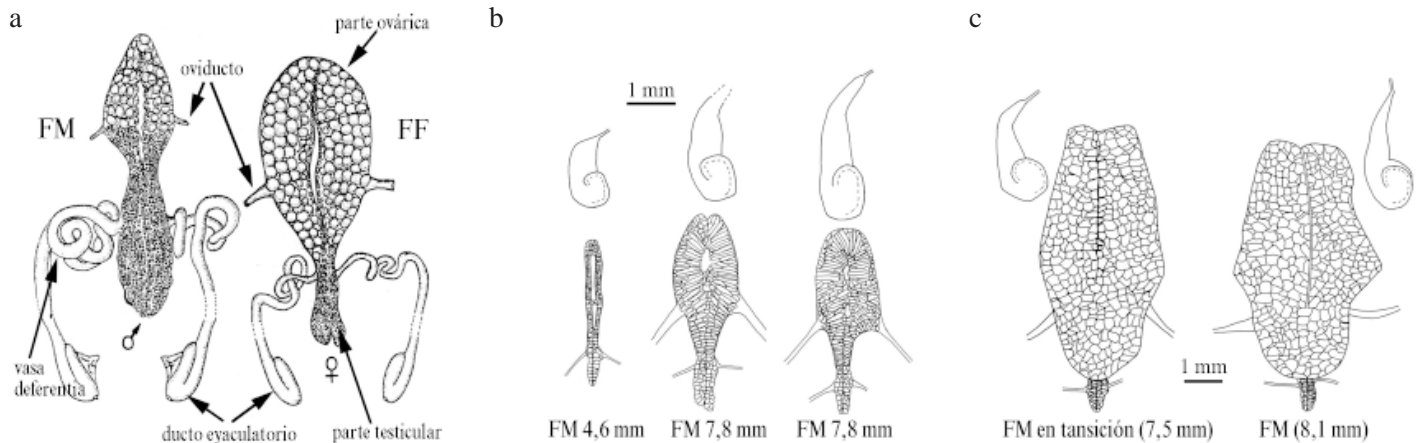


Figura 2. Las gónadas hermafroditas de los camarones *L. seticaudata* (a) (adaptada de Charniaux-Cotton, 1975) y *L. wurdemanni* (b-c) (adaptadas de Bauer y Holt, 1998). En (a) se ven las gónadas completas, las partes ováricas con oviductos y las partes testiculares con ductos masculinos (vasos deferentes y ductos eyaculatorios) en tanto el macho (la fase masculina, FM) como la hembra (la fase femenina, FF). En b, se ve que un FM pequeño (4,8mm largo de carapacho, LC) tiene "ovotestes", con ductos masculinos (solamente las porciones proximales de los ductos están ilustradas) y los ductos eyaculatorios (uno ilustrado por separado arriba de la gónada); las partes ováricas no están bien desarrolladas y no tienen oviductos obvios. En un FM grande (7,8mm LC) se ven claramente los oviductos anteriormente en las partes ováricas, igual en apariencia como en las gónadas de un FF (7,9mm LC) que ha desovado recientemente (sin oocitos maduros). En c se ve un FF (8,1mm LC) cerca de desove con las partes ováricas hinchadas con oocitos maduros (vitelogénicos). Nótese que los dos FF en b y c tienen gónadas con partes testiculares, ductos masculinos y ductos eyaculatorios. En c se ve las gónadas de un FM de 7,5mm LC que está en el estado transicional, es decir, con características masculinas externamente pero con gónadas predesovadoras como las del FF al lado en c. Tal FM transicional va a cambiar completamente sus características a femeninas en la muda predesove que se aproxima.

vador pueda autofertilizarse, observaciones de los FF mantenidos en aislamiento no demuestran que puedan hacerlo. Un FF aislado puede mudar y desovar normalmente, pero los oocitos no están fertilizados y son descartados por el FF. En resumen, Bauer y Holt (1998) demostraron que los FF de *L. wurdemanni* son hermafroditas simultáneos, que pueden fertilizar a otros FF pero no autofecundarse.

Bauer (2000) llamó este sistema sexual “hermafroditismo simultáneo protándrico” (HSP), en el cual un individuo comienza la vida bentónica como macho pero después cambia a hermafrodita simultáneo con características femeninas (FF). Fiedler (1998) realizó observaciones sobre *L. amboinensis* que indican que esta especie también tiene HSP. Puesto que los FF de *L. seticaudata* (Figura 2) y otras especies de *Lysmata* (Bauer, 2000) retienen los ductos masculinos y las partes testiculares de las gónadas, es muy probable que también tengan el sistema sexual HSP. Es necesario hacer observaciones sobre el apareamiento para confirmar esto en otras especies de *Lysmata*.

Variación en la Duración de la Fase Masculina

En *L. wurdemanni* un FM puede cambiar a FF cuando alcanza un largo del carapacho (LC) de 6mm (Figura 3a). A pesar de que un FF puede reproducirse como macho y hembra, una ventaja considerable, hay bastantes FM que cambian a FF cuando alcanzan un tamaño mucho mayor de 6mm (Figura 3b,c). De hecho, es posible que unos pocos FM nunca cambien a FF (Figura 3c), aunque tengan la capacidad morfológica de hacerlo. ¿Por qué algunos FM tardan en cambiar a hermafroditas simultáneos, un estado sexual que parece tan favorable al éxito reproductor del individuo? Esto se explicaría si los FM tuvieran más éxito en fertilizar los FF predesovadores que los mismos FF cuando usan su sistema masculino. Es decir, si hay una competencia para la fertilización de un FF predesove entre un FM y otro FF, ¿quién va a ganar? Si el FM es mejor copulando como macho que un FF, entonces en algunas circunstancias demográficas (cuando hay una alta abundancia relativa de FF en la población) puede ser más ventajoso permanecer como FM que cambiar a FF. Igualmente, si los FM grandes tienen más éxito en obtener copulaciones con FF predesovadores que los FM más pequeños, puede ser ventajoso tardar en cambiar a FF, según las proporciones de FM pequeños, FM grandes y FF en la pobla-

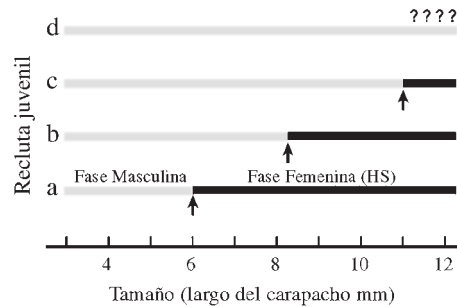


Figura 3. Diferentes trayectorias de desarrollo sexual posibles para una recluta juvenil en una población de *L. wurdemanni*. El cambio de la fase masculina a la fase femenina puede ocurrir a tamaños variables (a-c). Es posible que algunos individuos nunca cambien a fase femenina (d) aunque sean morfológica y fisiológicamente capaces de hacerlo.

ción. Con base en datos de pesca, Charnov (1981) proporcionó evidencia de que los machos del camarón protándrico *Pandalus borealis* podían ajustar el tamaño de transmutación a hembra según la proporción de éstas en la población. En cambio, Bergström (1997) propuso una hipótesis selectiva para explicar los mismos datos de *P. borealis*. Dicha selección opera sobre la frecuencia de los genotipos que determinan el tamaño (edad) para mutar de macho a hembra.

¿Basándose en la frecuencia y tipo de interacciones con otros individuos, puede un macho estimar la proporción de diferentes tipos sexuales en una población y luego “decidir” el cambio fisiológico a hembra? Datos de estudios sobre peces hermafroditas demuestran que una transformación en la composición sexual de los individuos en un grupo social puede causar un cambio de sexo en un individuo del grupo en pocos días (Chan y Yeung, 1983; Ross, 1990). En el camarón *Macrobrachium rosenbergii*, a partir de la misma cohorte se pueden desarrollar diferentes tipos de machos (Ra’anan y Sagi, 1985). Aunque la mayoría de los machos son pequeños y con pinzas relativamente poco desarrolladas, hay unos pocos machos grandes con pinzas hiperdesarrolladas que son territoriales y defienden harenes de hembras cerca del momento del desove. También es posible encontrar machos en un estado intermedio entre los pequeños y los grandes en la población. Aunque todos los machos son capaces de copular, son los grandes (territoriales) quienes fertilizan a la mayoría de las hembras. Cuando los machos territoriales son removidos de la población, algunos de los machos intermedios cambian a territoriales, y algunos de los pequeños cambian al estado inter-

medio. Tomando en consideración estos ejemplos de cómo la composición sexual puede influir el desarrollo sexual en peces y camarones, es muy posible que en *L. wurdemanni*, y otras especies del género, los FM puedan controlar el cambio a FF dependiendo de las proporciones de los FM y los FF en su ambiente.

También hay que considerar que la condición de hermafrodita simultáneo puede no ser tan ventajosa como parece. Es posible que en los FF el costo energético de mantener simultáneamente un sistema masculino y uno femenino reduzca la producción de embriones que un individuo femenino puro podría producir. Si esto es cierto, es posible que, según la composición sexual de la población, un FM deba y pueda retardar el cambio a FF. Otra posibilidad para explicar la presencia de FM grandes sería que los FF puedan cambiar nuevamente a FM dependiendo de las proporciones sexuales de la población. Por otro lado, se debe recordar que el desove de un FF siempre será fertilizado, dado que todo el resto de la población puede copular como macho, mientras que un FM tiene mucha competencia para fertilizar un FF predesovador. De lo anterior se desprende que, obviamente, hay muchas hipótesis que pueden ponerse a prueba sobre los cambios de FM a FF en esta especie.

Atributos Socioecológicos de *Lysmata*

Las especies de *Lysmata* tienen un sistema hermafrodita (HSP) que es único entre los crustáceos decápodos. ¿Existe acaso una característica de la ecología o sistema social de *Lysmata* que actúe como una fuerza selectiva y explique la evolución de HSP exclusivamente en este género de carideos? Desafortunadamente, hay mucha variación en la ecología, demografía y etiología de especies de *Lysmata* y los pocos estudios hasta la fecha sobre los atributos socioecológicos de las especies de *Lysmata* no han permitido detectar ninguna característica exclusiva al género. Según sus atributos socioecológicos, las especies de *Lysmata* pueden ser clasificadas tentativamente en dos grupos: especies “parejas” y especies “muchedumbres” (Tabla I; Bauer, 2000). En el primero, los FF viven en parejas hermafroditas, por lo general en asociación con anémonas (por ejemplo, *L. grabhami*, Wirtz, 1997). La densidad de la población es baja en estas especies. Aunque todas las especies de *Lysmata* tienden a alimentarse del tejido muerto, mucus y ectoparásitos de algunos peces, este comportamiento está especialmente desarrollado en las especies “parejas” tales como *L. debelius*, *L. grabhami*, y *L.*

TABLA I
 ATRIBUTOS SOCIOECOLÓGICOS DE ESPECIES “PAREJAS”
 Y ESPECIES “MUCHEDUMBRES” EN CAMARONES DEL GÉNERO *Lysmata*,
 UN HERMAFRODITA SIMULTÁNEO PROTÁNDRICO

Atributo Socioecológico	Especies “Parejas”	Especies “Muchedumbres”
Organización Social	los FF viven en parejas	los FF viven juntos con los FM en grupos
Densidad Poblacional	baja	alta
Limpieza de Peces	especializada	no bien desarrollada
Distribución Geográfica	tropical	templado-tropical

amboinensis. En los arrecifes tropicales, estos camarones mantienen puestos o estaciones de servicio durante el día, donde anuncian su presencia a los “clientes” (los peces) con movimientos oscilantes del cuerpo y de las antenas. Los miembros de estas especies exhiben colores muy vivos que los ayudan en atraer los peces a sus puestos de limpieza (Limbaugh *et al.*, 1961). En cambio, en las especies “muchedumbres” tales como *L. wurdemanni*, *L. seticaudata* y *L. californica*, los FF viven juntos con otros FF y FM en grupos grandes en cuevas y bajo rocas, en áreas geográficas templadas. Aunque también tienden a limpiar materia de los cuerpos de peces u otros organismos que los dejan montar, no presentan el comportamiento de limpieza viva u otra adaptación específica para la limpieza. En resumen, es difícil reconocer algún rasgo en común entre estos dos grupos que pueda explicar la evolución de HSP en el género *Lysmata*.

Hipótesis sobre la Evolución de HSP en *Lysmata*: Historia Filogenética

Obviamente, el HSP evolucionó a partir de una especie con cambio de sexo de macho a hembra; es decir, una especie protándrica. En tal especie, la hipótesis de “Ventaja por Tamaño” (Ghiselin, 1969; Warner, 1975) explica que la dirección de cambio ocurra de macho a hembra y no lo opuesto. En los camarones carideos, un individuo pequeño es capaz de producir esperma y servir como macho, pero necesita alcanzar una talla mayor para producir los oocitos de gran tamaño característicos de los carideos. En las hembras, la fecundidad está positivamente relacionada con el tamaño. En cambio, en los machos de muchas especies de carideos gonocóricos, no hay aumento en el éxito reproductor con el incremento en tamaño. Esto ocurre en especies en las que el macho no guarda ni defiende a una sola hembra sino que hace contacto con muchas hembras para así

aumentar la probabilidad de encontrar una hembra predesovadora receptiva (“pura búsqueda” de Wickler y Seibt, 1981; Bauer y Abdalla, 2001). De hecho, con un sistema de apareamiento así, un tamaño pequeño puede ser ventajoso para el macho permitiéndole escapar a la atención de los depredadores.

Aunque la hipótesis de “Ventaja por Tamaño” explica la dirección de cambio de FM a FF en *Lysmata* con HSP, hasta ahora no hay explicación al porqué de la capacidad de los FF de retener la función masculina evolucionó solamente en este género y no en otros con especies protándricas. ¿Por qué el HSP ha evolucionado únicamente (hasta donde se sabe) en el género *Lysmata*, teniendo sus especies una dicotomía tan marcada en ecología, demografía y comportamiento? En ausencia de una fuerza selectiva obvia común a las especies actuales, hay que formular y someter a prueba hipótesis sobre la historia evolucionaria del grupo. He propuesto una hipótesis que puede servir como un guión del proceso evolutivo que terminó en HSP en *Lysmata* (Bauer, 2000). Según esta hipótesis, el antepasado de *Lysmata* era una especie protándrica que se mantenía en bajas densidades poblacionales debido a una limitación de recursos ambientales. Según Ghiselin (1969), la dificultad para encontrar pareja cuando la densidad poblacional es baja constituye una fuerza selectiva que promueve la evolución de hermafroditismo simultáneo. En un hermafrodita simultáneo, cuando un individuo encuentra a otro, la probabilidad de reproducirse se duplica, porque el individuo puede tanto fertilizar como ser fertilizado. Bajo estas circunstancias, está justificado el costo energético de mantener la función femenina y masculina a la vez, siempre y cuando esto sea genéticamente posible. En el antepasado de *Lysmata*, el sistema social de vivir en parejas hermafroditas constituyó otra adaptación para asegurar la presencia de un individuo con quién copular. En las especies

“parejas,” cuando un FF se aproxima al desove, el otro FF puede servir como macho y viceversa.

Así que la hipótesis de “baja densidad poblacional” puede explicar la evolución del HSP en las especies con un antepasado protándrico. ¿Cómo se explica entonces el HSP en las especies “muchedumbres” en las que no faltan individuos con los que aparearse? Una hipótesis es que las especies “muchedumbres” son descendientes de una especie “pareja” que entró un ambiente en que la abundancia de recursos permitió desarrollar una alta densidad poblacional. El sistema social de vivir en parejas desapareció porque con una alta densidad poblacional no había escasez de parejas y así desapareció la fuerza selectiva que mantenía la vida en pareja. No hubo selección en las especies “muchedumbres” en contra al HSP, heredado de su antepasado, porque el saldo entre el costo de mantener ambos sistemas sexuales y el beneficio extraído del aumento en el éxito reproductivo siguió siendo positivo.

Otras Hipótesis

El HSP ocurre solamente en el género *Lysmata* (y posiblemente en el género relacionado *Exhippolysmata*; ver Kagwade, 1982) aunque el hermafroditismo protándrico sencillo ocurre en varios otros grupos de carideos. Se debe tomar en cuenta la posibilidad de que la combinación de circunstancias (fuerzas selectivas) que llevaron a la evolución de HSP en *Lysmata* fueron únicas, y por eso el sistema de HSP ha evolucionado en carideos una sola vez, hasta donde se sabe. Ésta no es una explicación muy satisfactoria porque es casi imposible someter a prueba este tipo de hipótesis, que es análoga a la que se ha propuesto para explicar la expansión de los mamíferos en diversos nichos después de la extinción de los dinosaurios por los efectos del impacto de un asteroide hace 65 millones de años (una hipótesis de “contingencia histórica”; Gould, 1989).

También hay que considerar la posibilidad de que el HSP evolucionó en *Lysmata* no por una combinación de fuerzas selectivas únicas como las sugeridas arriba sino por una alteración en la genética o en los mecanismos de desarrollo embrionario que determinan el sexo en camarones. Nuestro conocimiento de determinación de sexo en camarones y otros crustáceos malacostracos es como sigue (revisión en Bauer, 2000). Un juvenil pequeño tiene el potencial de ser macho o hembra. Si hay desarrollo de la glándula androgénica (GA) en el cefalotorax, el individuo se hace un macho.

Sin el desarrollo de esta glándula, que tiene un rudimento (“anlage”) en el embrión de los dos sexos, el individuo llega a ser hembra. Los pocos estudios sobre estos procesos en camarones y sus parientes muestran que la determinación de sexo es muy flexible (Legrand *et al.*, 1987; Rigaud *et al.*, 1997). Por eso ha surgido hermafroditismo secuencial en los isópodos y carídeos. En resumidas cuentas, un factor que desvía el desarrollo de sexo puede producir individuos intersexuales (Rigaud *et al.*, 1997).

Entre los carídeos, la protandria es el tipo de hermafroditismo más común. Hay dos ideas sobre el sexo genotípico de individuos de carídeos protándricos (Bauer, 2000). Una hipótesis es que originalmente un factor (ver abajo) cambió el desarrollo sexual en machos genéticos y esto resultó en la degeneración de la GA después de que los individuos actúan como machos por un cierto período de tiempo. Sin las hormonas masculinas, el individuo cambia a hembra, como se ha demostrado en varios experimentos (revisión en Charniaux-Cotton y Payen, 1981). Otra hipótesis es que el sexo genotípico original de los camarones protándricos es femenino. En este caso, un desarrollo anormal del rudimento de la GA durante la etapa juvenil de hembras genéticas puede provocar el desarrollo de características masculinas (Bauer, 2000). Posiblemente el hermafroditismo protándrico empezó por una o otra de estas dos razones en diferentes grupos. Posiblemente lo que ha pasado en la evolución de hermafroditismo simultáneo en *Lysmata* es que los factores que causaron el cambio de sexo tuvieron un efecto parcial o incompleto. Los individuos (FF) retuvieron los ductos masculinos aunque presentaban el fenotipo femenino. Así, estos individuos obtuvieron una ventaja reproductiva inmediata, habiendo una fuerte presión selectiva a favor de estas características en cualquier ambiente o en cualesquiera circunstancias socioecológicas.

¿Cuál tipo de “factor” podría haber desviado el desarrollo sexual para producir individuos con HSP? Por supuesto, una mutación en el sistema genético que controla el desarrollo sexual puede explicar la aparición de un genotipo para HSP. Los mecanismos genéticos del desarrollo sexual no son sencillos ni bien conocidos en camarones u otros crustáceos (Legrand *et al.*, 1987; Lécher *et al.*, 1995; Rigaud *et al.*, 1997). La evidencia actual sugiere que un cambio en solamente unos genes claves puede resultar en una variedad de diferentes tipos sexuales. También hay otros factores no genéticos que pueden influir la

sexualidad de crustáceos. Es posible que el HSP (y también el hermafroditismo protándrico) en camarones puede tener su origen en una infección microbiana. Hay parásitos intracelulares, transmitidos por la hembra a sus embriones en el citoplasma del oocito, que cambian el desarrollo sexual en crustáceos, por ejemplo, los microsporidios en los anfípodos (Bulnheim y Vávra, 1968) y la bacteria *Wolbachia*, especialmente en los isópodos (Rigaud *et al.*, 1997; Stouthamer *et al.*, 1999). Estos parásitos, transmitidos por vía materna, causan a menudo la feminización de machos genéticos en anfípodos e isópodos. En algunos casos, esta infección ha provocado el desarrollo de individuos intersexuales. En cualquier caso, bien sea por mutación en los genes de determinación de sexo o por infección de parásitos intracelulares, la evolución de hermafroditismo en camarones fue un evento fortuito. El que este tipo de eventos sea aleatorio podría explicar la exclusividad del HSP en *Lysmata*, la desigual distribución taxonómica de todos los tipos de hermafroditismo entre los camarones carídeos.

Perspectivas Para el Siglo XXI

¿Qué es necesario para someter a prueba la hipótesis propuesta anteriormente sobre la evolución de HSP en *Lysmata*? Se deben estudiar en la naturaleza los detalles del sistema reproductivo de la mayoría, sino todas, las especies del género, además de su ecología, demografía, y etología. Luego, usando caracteres tradicionales (morfológicos), así como moleculares, es necesario obtener una filogenia de las especies del género para determinar cuáles son las especies ancestrales y cuáles son las descendientes. Una genealogía del género permitiría constatar si la idea de que el HSP se desarrolló primero en especies “parejas” es factible.

Se debe reconocer que hay límites a la energía y tiempo que deberían invertirse en dilucidar estas cuestiones. Para llevar a cabo las observaciones y análisis necesarios para someter a prueba la hipótesis sobre HSP, e hipótesis semejantes en otros organismos, se requerirían ingentes recursos económicos y horas de trabajo. Aún así, es casi imposible estudiar extensamente la biología natural de estas especies acuáticas, muchas de las cuales son nocturnas. La tecnología podría, empero, ayudar a resolver tales retos. Hoy existen o están en desarrollo los equipos que permiten registrar la vida de animales submarinos, aunque su costo es todavía prohibitivo para la mayoría de los investigadores. Además,

en un estudio así es necesaria la participación de un número sustancial de investigadores, la cual incrementaría substancialmente el costo del proyecto. Pero, como hemos visto que ha ocurrido con la exploración del cosmos y con los avances recientes en el estudio del genoma humano, cualquier proyecto razonable es posible con suficientes fondos y esfuerzos. El éxito de este tipo de empresas dependerá en último término de que los gobiernos del mundo puedan poner los estudios científicos básicos entre sus prioridades, lo cual seguirá siendo un asunto de índole política y social, más que científica.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Jesús Eloy Conde y la Comisión Organizadora del Simposio “Ecología Tropical para el Siglo XXI”, así como la asistencia económica de la National Science Foundation, USA (beca OCE-9982466) y la Neptune Foundation. Esta publicación es la Contribución # 78 del Laboratory of Crustacean Research, University of Louisiana at Lafayette, USA.

REFERENCIAS

- Bauer RT (1986) Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *Biological Bull.* 170: 11-31.
- Bauer RT (2000) Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *J. Crustacean Biol., Special Number 2*: 116-128.
- Bauer RT, Holt GJ (1998) Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in the decapod Crustacea. *Marine Biol.* 132: 223-235.
- Bauer RT, Abdalla JH (2001) Male mating tactics in the shrimp *Palaemonetes pugio* (Decapoda, Caridea): precopulatory mate guarding vs. pure searching. *Ethology* 107: 185-200.
- Bergström BI (1997) Do protandric pandalid shrimp have environmental sex determination? *Marine Biol.* 128: 397-407.
- Berreur-Bonnenfant J, Charniaux-Cotton H (1965) Hermaphroditisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette *Pandalus borealis* Kröyer. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 90: 240-259.
- Bulnheim HP, Vávra, J (1968) Infection by the microsporidian *Octoporea effeminans* sp. n., and its sex determining influence in the amphipod *Gammarus duebeni*. *J. Parasitol.* 54: 241-248.
- Chan STH, Yeung WSB (1983) Sex control and sex reversal in fish under natural conditions. En Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (Eds.) *Fish Physiology* 9(B). Academic Press. New York. pp. 171-221.
- Charniaux-Cotton H (1975) Hermaphroditism and gynandromorphism in malacostracan Crusta-

- cea. En Reinboth R (Ed.) *Intersexuality in the Animal Kingdom*. Springer Verlag. New York. pp. 91-105.
- Charniaux-Cotton H, Payen G (1981) Sexual differentiation. En Bliss DE, Mantel LH (Eds.) *The Biology of Crustacea. Vol. 9. Integuments, Pigments, and Hormonal Processes*. Academic Press. New York. pp. 217-299.
- Charnov EL (1981) Sex reversal in *Pandalus borealis*: effect of a fishery? *Marine Biol. Lett.* 2: 53-57.
- Fiedler GC (1998) Functional, simultaneous hermaphroditism in female-phase *Lysmata amboinensis* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). *Pacific Science* 52: 161-169.
- Ghiselin MT (1969) The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.* 44: 189-208.
- Gould SJ (1989) *Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton. New York. 347 pp.
- Kagwade PV (1982) The hermaphrodite prawn *Hippolysmata ensirostris* Kemp. *Indian J. of Fisheries* 28: 189-194.
- Lécher PD, Defaye D, Noël P (1995) Chromosomes and nuclear DNA of Crustacea. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 27: 85-114.
- Legrand JJ, Legrand-Hamelin E, Juchault P (1987) Sex determination in the Crustacea. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 62: 439-470.
- Limbaugh C, Pederson H, Chace FA Jr. (1961) Shrimps that clean fishes. *Bulletin of Marine Science Gulf and Caribbean* 11: 237-257.
- Ra'anan Z, Sagi A (1985) Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *Biological Bull.* 169: 592-601.
- Rigaud T, Juchault P, Mocquard JP (1997) The evolution of sex determination in isopod crustaceans. *Bioessays* 19: 409-416.
- Ross RM (1990) The evolution of sex-change mechanisms in fishes. *Environmental Biology of Fishes* 29: 81-93.
- Spitschakoff T (1912) *Lysmata seticaudata* Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 100: 190-209.
- Stouthamer R, Breeuwer JAJ, Hurst GDD (1999) *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. *Annual Rev. Microbiol.* 53: 71-102.
- Warner RR (1975) The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *American Naturalist* 109: 61-82.
- Wickler W, Seibt U (1981). Monogamy in Crustacea and Man. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57: 215-234.
- Wirtz P (1997) Crustacean symbionts of the sea anemone *Telematactis cricoides* at Madeira and the Canary Islands. *J. Zool., London* 242: 799-811.