

INTERACTIONS ENTRE LE PARASITE *PROBOPYRUS BITHYNIS*
(ISOPODA, BOPYRIDAE) ET L'UN DE SES HÔTES, LA CREVETTE
MACROBRACHIUM AMAZONICUM (DECAPODA, PALAEMONIDAE)

PAR

OLGA ODINETZ COLLART

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia (INPA),
DBA, CP 478, Manaus AM-69000, Brasil

SUMMARY

Specimens of the prawn *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), parasitized by the isopod *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904, were collected in the Lower Tocantins, Para, up to 300 km from the ocean. All the infested prawns displayed external sexual characters of the immature female. Of the prawns 99.6% carried a single parasite couple in either the right or in the left branchial cavity. The infestation level in the female host population varied between 1.6% and 7.3% in Cameta and between 6.4 and 54.5% upstream in Acaripucu, affecting respectively 4% and 11% of the total prawn population. The length of the female isopod was positively correlated with the length of its host. The mean sizes of infested and non-infested female prawns, and of female parasites, displayed the same seasonal pattern of variation, with higher values from March to August during the time of the host's migration and reproduction, and lower values during the rest of the year during the recruitment of the prawns. The relationship between infestation level and host life cycle suggests a stable interaction between *M. amazonicum* and *P. bithynis* populations.

INTRODUCTION

La castration parasitaire de Crustacés par des isopodes Epicarides provoque fréquemment une altération de la reproduction, voir la stérilisation, et/ou une modification des caractères sexuels secondaires (Reinhard, 1956). Un grand nombre de travaux décrivent des infestations de Bopyridés (voir Beck, 1979). Les interactions entre l'hôte et son parasite ont été étudiées chez *Palaemonetes pugio* Holthuis, 1949 (Anderson, 1975a, 1975b, 1977; Walker, 1977) et chez *P. paludosus* (Gibbes, 1848) (Beck, 1979, 1980a, 1980b), infestés par *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1881), et chez *Macrobrachium ohione* (Smith, 1874) infesté par *P. bithynis* Richardson, 1904 (Truesdale & Mermilliod, 1977). Le parasitisme castrateur revêt une importance écologique dans la mesure où un fort taux d'infestation condamne la population hôte à la mort reproductive (Kuris, 1974).

Le cycle des Bopyridés a été décrit par Reinhard (1949): la larve épicaridium sort du marsupium maternel pour se fixer sur un copépode et s'y transformer en larve microniscus; sur le point de devenir une larve cryptoniscus sexuelle-

2 - JANV. 1992

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° :

40948

Cote :

B Ex 1

ment indifférenciée, elle quitte l'hôte intermédiaire pour infester un crustacé décapode. La première larve cryptoniscus donnera un parasite femelle logé généralement dans la cavité branchiale ou sur l'abdomen de l'hôte; la seconde larve se transformera en mâle qui va se fixer sur l'abdomen de la femelle.

A l'occasion de l'étude de la pêche crevettière et de l'écologie de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) dans le Bas Tocantins (Odinetz Collart, 1987, 1988), des crevettes infestées par l'isopode castrateur *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904 ont été récoltées. Ce travail présente des informations sur l'interaction entre les deux populations, décrivant les variations du taux d'infestation ainsi que l'évolution de la taille de l'hôte et de son parasite en fonction du cycle de *M. amazonicum*.

MATERIEL ET METHODE

La confluence des fleuves Tocantins et Araguaia, à quelques 500 km de Bélem, capitale de l'Etat du Para, délimite la région du Bas Tocantins (fig. 1). L'amplitude moyenne des variations du niveau d'eau dans le Tocantins avoisine 10 m. Le fleuve présente des eaux "claires", selon la définition de Sioli (1975), pendant l'étiage de septembre et des eaux "blanches" pendant la crue de février-mars, la quantité de solides en suspension variant entre 5 mg/l et 250 mg/l (Santos, non-publié). Le pH des eaux superficielles fluctue entre 6 et 8 au cours de l'année, avec une variation verticale négligeable. A Cameta, petite ville de pêcheurs située à 200 km en aval du barrage de Tucuruí, le courant du fleuve s'inverse périodiquement sous l'action de la marée. Le marnage peut atteindre 4 m pendant les basses eaux, mais néanmoins sans aucune pénétration d'eau saumâtre. Cette inversion du courant est observée également à Acaripucu, quelques 80 km plus en amont.

Tous les échantillons de crevettes proviennent de pêches effectuées avec des engins traditionnels de la région: casiers ou matapi, palissade ou pari et petite senne de plage ou rede camaroeira, décrits par Odinetz Collart (1987). A Cameta, trois échantillons de 500 g, pêchés par des engins différents, ont été achetés sur le marché local: tous les mois de janvier à mars 85 puis de septembre à janvier 86, deux fois par mois en mai et août et trois fois par mois en juin et juillet pendant la migration de reproduction des crevettes. Des pêches expérimentales au casier ont été effectuées à Acaripucu tous les deux mois de janvier 85 à juin 86. Les crevettes ont été conservées dans l'alcool à 70%. Au laboratoire, le sexe de chaque *M. amazonicum* a été déterminé, la longueur céphalothoracique mesurée au 0,1 mm près, du creux de l'orbite au bord postérieur du céphalothorax et les individus infestés par l'isopode ont été séparés. La localisation du parasite *P. bithynis* a été notée, et la longueur totale des femelles, mâles et larves mesurée à 0.01 mm près. La présence de mâle ou de larve sur l'abdomen de la femelle a été notée.

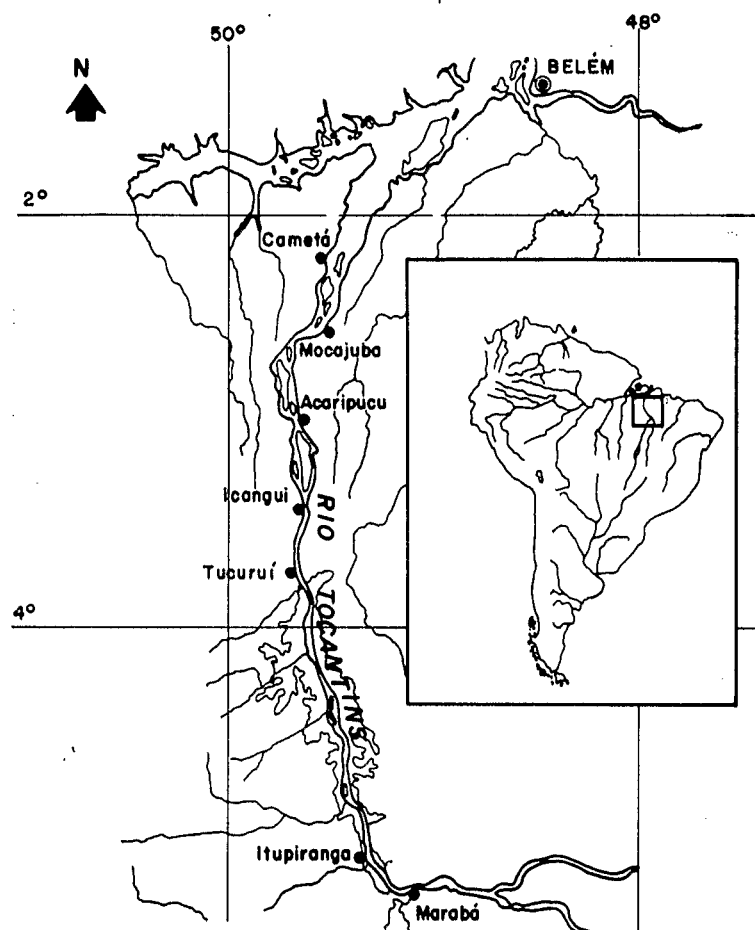


Fig. 1. Localisation géographique de la zone d'étude.

RESULTATS

1. Distribution géographique. — *M. amazonicum* est largement distribuée en Amérique du Sud, dans les bassins de l'Orénoque, de l'Amazone et du Paraguay (Holthuis, 1952). En Amazonie brésilienne, cette espèce est très abondante dans les eaux dites "blanches", riches en sédiments et en sels dissous de calcium et de magnésium, ainsi que dans les lacs des plaines inondées (varzêa). Elle est en revanche beaucoup plus rare dans les fleuves d'eaux "noires", acides et pauvres en éléments nutritifs, ainsi que dans les cours d'eau de terre ferme (igarapés). Son affinité ancestrale avec le milieu marin est suggérée par un développement larvaire de type long (Magalhães, 1985) et le fait qu'elle puisse compléter son cycle vital aussi bien en eau saumâtre (Martins, non-

publié; Guest & Durocher, 1979) que dans les eaux douces continentales qui représentent l'essentiel de son habitat (Magalhães, non-publié; Gamba, 1984).

Dans le Bas Tocantins, la fermeture du barrage de Tucuruí, en septembre 1984, va modifier les peuplements aquatiques de la région (Merona et al., 1987), provoquant une mortalité massive de *M. amazonicum* dans le réservoir en décembre lors de la montée des eaux. Mais un an plus tard, de nouvelles populations de crevettes s'y développent avec des abondances relatives comparables à celles de l'aval (Odinetz Collart, 1988).

L'isopode parasite *Probopyrus bithynis* a été observé sur *Macrobrachium ohione* (Smith, 1874) en Floride (Richardson, 1904, 1905; Truesdale & Mermilliod, 1977), sur *M. acanthurus* (Wiegmann, 1836) au Nicaragua (Richardson, 1904, 1905), sur *M. olfersii* (Wiegmann, 1836) au Mexique et en Colombie (Pearse, 1915) et sur *M. amazonicum*, en Guyane anglaise (Van Name, 1925, sous le nom de *M. lamarrei*). Dans le bassin du Tocantins, des *M. amazonicum* infestés ont été collectés jusqu'à Acaripucu, à quelques 300 km de l'océan atlantique. Aucune crevette parasitée n'a été observée dans le lac de Tucuruí.

2. Hôte et parasite. — Toutes les crevettes *M. amazonicum* parasitées par *P. bithynis* présentent des caractères sexuels secondaires femelles. L'appendice masculina est absent de la 2^{ème} paire de pléopodes; la longueur de l'endopodite et l'exopodite n'est pas différente de celle d'individus non parasités. Aucune crevette ne possédait d'ovaires à maturité ni d'oeufs dans la cavité abdominale. Sur les 909 hôtes infestés, 906 portaient un seul parasite, indifféremment du côté gauche (n = 459) ou du côté droit (n = 447), et 3 individus présentaient une double infestation. Dans un seul cas, les deux femelles parasites, accompagnées de leur mâle, étaient logées dans la même cavité branchiale et dans les deux autres cas, les deux couples parasites occupaient chacun un côté de l'hôte. Sur les 912 femelles *P. bithynis*, 865 étaient accompagnées seulement d'un mâle fixé sur leur abdomen, 20 d'une larve cryptoniscus et 27 n'étaient pas accompagnées.

3. Evolution saisonnière du taux de parasitisme. — A Cameta, sur les 9 833 *M. amazonicum* femelles collectées, 763 étaient parasitées par *P. bithynis*. Le pourcentage de femelles parasitées varie entre 17,9% (janvier) et 1,6% (juillet-août), avec une moyenne de 7,33% (fig. 2). Considérant le sex-ratio global de l'ensemble des échantillons récoltés, l'infestation concerne 4% de la population hôte. Le taux de parasitisme présente une variation saisonnière avec des valeurs supérieures à la moyenne de décembre à mai et des valeurs plus faibles de juillet à novembre. Une fréquence plus importante de femelles parasitées s'observe quand celles-ci prédominent dans la population.

Le taux d'infestation est beaucoup plus élevé à Acaripucu où sur 738 femelles capturées, 146 étaient parasitées. Le pourcentage de femelles parasitées varie entre 54,5% (juin 86) et 6,4% (septembre 86), avec une moyenne men-

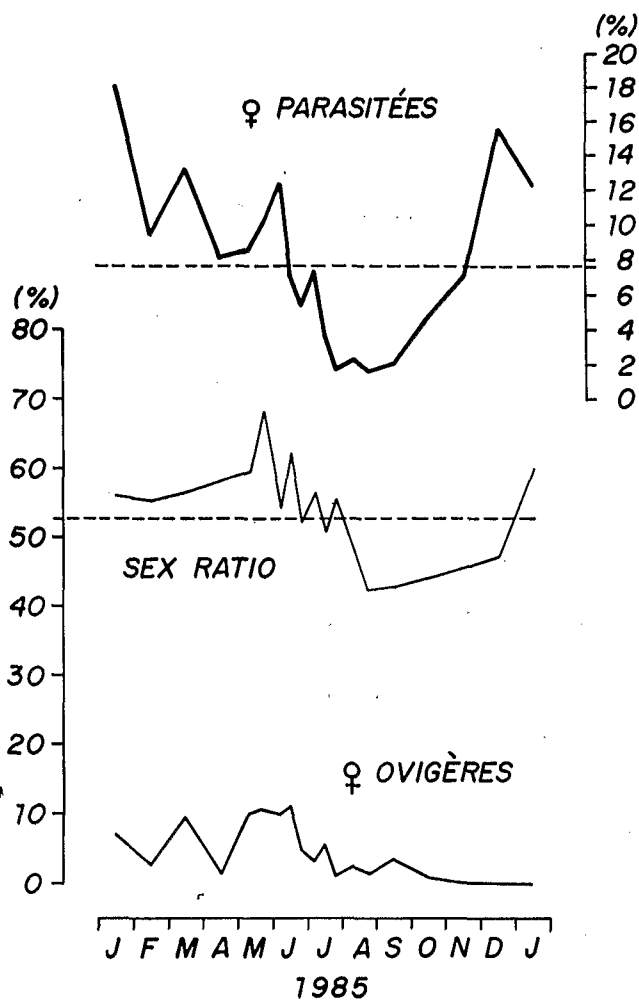


Fig. 2. Evolution saisonnière du pourcentage de femelles ovigères, du sex-ratio et du taux de parasitisme par *P. bithynis* chez les crevettes femelles dans la population de *M. amazonicum* échantillonnée à Cameta en 1985.

suelle de 22,5%, soit globalement 11% de la population échantillonnée (fig. 3).

4. Parasitisme en fonction de la taille de l'hôte. — La méthode d'échantillonnage employée est sélective: 98% des crevettes récoltées présentent une taille supérieure à 7 mm Lc. La plus grosse femelle *M. amazonicum* observée mesure 25 mm Lc (longueur de carapace). Dans les échantillons de Cameta, le pourcentage de parasitisme est indépendant de la taille des crevettes infestées (test $G = 30,58$; $P < 0.01$; $ddl = 15$). Dans ceux d'Acaripucu en revanche, le

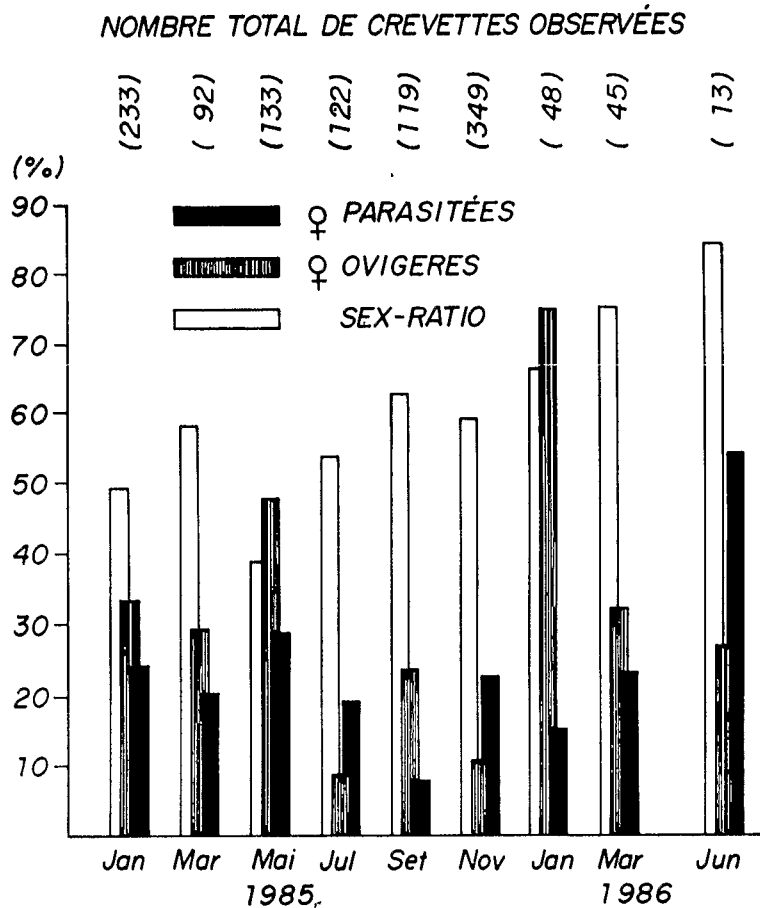


Fig. 3. Evolution saisonnière du pourcentage de femelles ovigères, du sex-ratio et du taux de parasitisme par *P. bithynis* chez les crevettes femelles dans la population de *M. amazonicum* échantillonnée à Acaripucu en 1985-86.

taux d'infestation dépend de la taille de l'hôte ($G = 16,59$; $P > 0,05$; $ddl = 12$), les individus de plus grande taille étant moins parasités: 12,6% en moyenne pour les femelles de taille supérieure à 14 mm Lc et 24,8% pour celles de taille inférieure à 14 mm Lc (fig. 4).

L'évolution saisonnière de la taille moyenne des individus infestés ne montre pas de différence significative avec celle de la population de crevettes échantillonnées, ni à Cameta ($r = 0,89$; $P < 0,01$; $ddl = 17$), ni à Acaripucu ($r = 0,72$; $0,01 < P < 0,05$; $ddl = 8$; fig. 5).

5. La taille du parasite. — La taille du parasite présentant une corrélation significative ($P < 0,1$) avec celle de son hôte dans tous les échantillons de Cameta, les tailles moyennes respectives montrent une variation saisonnière identique ($r = 0,95$; $ddl = 17$; fig. 5). On observe, tant pour l'hôte que pour le

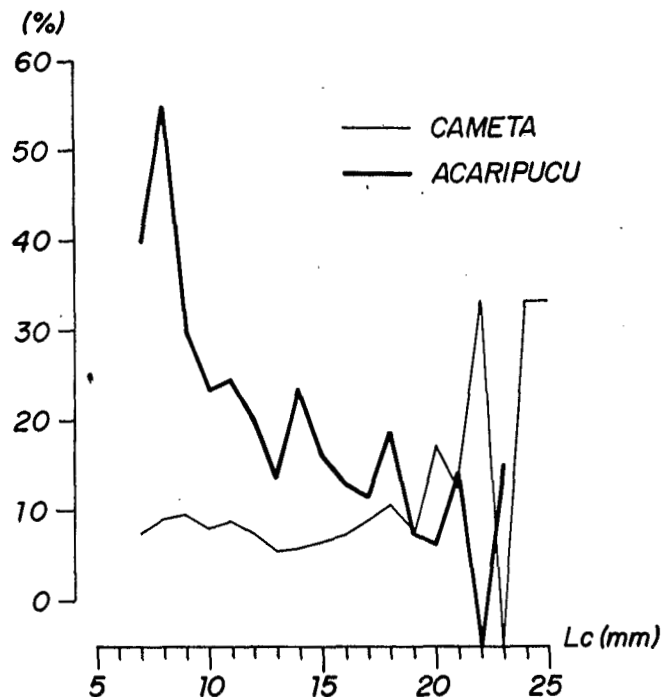


Fig. 4. Pourcentage de *M. amazonicum* femelles parasitées par *P. bithynis* en fonction de la taille des crevettes hôtes dans les échantillons de Cameta et d'Acaripucu.

parasite, une oscillation générale avec des valeurs supérieures à la moyenne de mars à août, période d'immigration et de reproduction des crevettes adultes, et des valeurs inférieures à la moyenne tout le reste de l'année pendant le recrutement de l'hôte (Odinetz Collart, 1987).

DISCUSSION

1. Distribution géographique. — Dans la famille des Bopyridae, seul le genre *Probopyrus* Girard & Bonnier se rencontre dans les eaux douces. Dans le Bas Tocantins, l'isopode parasite a été observé à 300 km de l'océan atlantique alors que son hôte possède une distribution continentale beaucoup plus vaste. Aucune crevette infestée n'a été récoltée ni en Amazonie Centrale dans la région de Manaus, ni dans l'Ucayali au Pérou (obs. pers.). La distribution des bopyridés est limitée par celle du copépode d'eau saumâtre qui sert d'hôte intermédiaire à la larve épicaridium ainsi que par la capacité de la crevette hôte à effectuer des migrations vers l'amont des fleuves. Par ailleurs les courants de marée montante peuvent faciliter la dispersion des larves cryptoniscus qui vont se fixer sur la crevette hôte. *M. amazonicum* remonte en masse le Tocantins en mai et juin. Néanmoins ces migrations sont limitées, survenant vraisemblablement

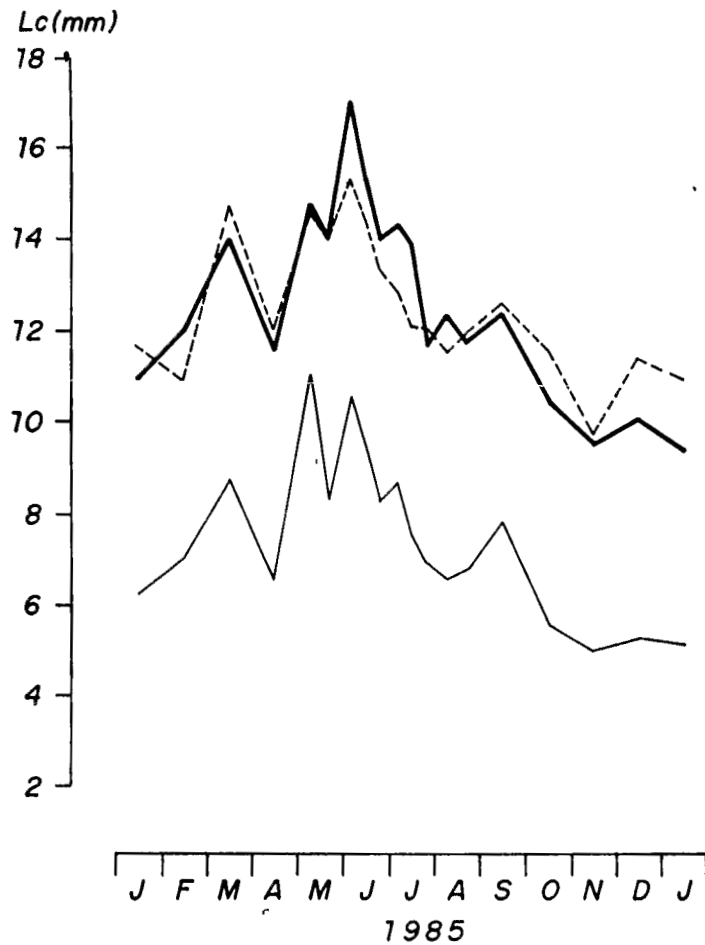


Fig. 5. Evolution saisonnière de la taille moyenne des *M. amazonicum* femelles échantillonnées à Cameta (—), des crevettes parasitées (---) et des femelles parasites *P. bithynis* (—).

blement par vagues successives, car aucune crevette infestée n'a été observée en amont d'Acaripucu.

2. Infestation. — Si une infestation bilatérale par des bopyridés est observée sur un grand nombre d'hôtes, celle-ci reste généralement limitée, ne dépassant que rarement 4% du total des individus parasités (voir Beck, 1979). Dans le Bas Tocantins, le pourcentage d'infestation bilatérale est nettement inférieur au pourcentage de crevettes parasitées dans l'ensemble de la population. Une situation identique est observée par Truesdale & Mermilliod (1977) chez *M. ohione*. La fixation d'une larve cryptoniscus semble donc être inhibée par la présence d'un couple de parasites dans l'une des cavités branchiales. Dans les 4 cas de double parasitisme observés, les femelles de *P. bithynis* présentent des

tailles similaires, suggérant une fixation simultanée des deux larves. Les crevettes hôtes étant de petite taille ($L_c < 10$ mm) et leurs parasites, des femelles immatures toutes accompagnées d'un mâle, il est impossible de discuter l'existence d'une éventuelle compétition reproductive entre les deux isopodes. La présence d'un seul ou d'un nombre limité de parasites sur un individu-hôte est un phénomène généralisé que Esch et al. (1977) expliquent par une forte compétition pour les ressources d'une part, et l'émission de substances chimiques inhibant la fixation d'individus de la même espèce, d'autre part.

3. Castration parasitaire. — En général, les bopyridés affectent la reproduction de leur hôte définitif ou le stérilisent, modifiant parfois leurs caractères sexuels externes (Reinhard, 1956). Beck (1979) observe un parasitisme plus élevé de *Probopyrus pandalicola* chez les femelles de *Palaemonetes paludosus*. L'auteur relie cette préférence, observée également chez d'autres bopyridés, à l'avantage qu'aurait le parasite à infester des individus de grande taille, les crevettes femelles étant plus abondantes que les mâles dans les classes de taille supérieures. Les mâles de *P. paludosus* ont leur caractère sexuel secondaire féminisé mais ne sont pas castrés par *Probopyrus pandalicola*. En Papouasie Nouvelle Guinée, 6.7% de la population de *Macrobrachium weberi* (De Man) est parasitée par *Palaegyge bengalensis* Chopra, 1923, et tous les individus infestés sont des femelles immatures. En revanche, *Probopyrus bithynis* parasite indifféremment les *Macrobrachium ohione* mâles et femelles (Truesdale & Mermilliod, 1977), mais une seule crevette infestée était porteuse d'oeufs, suggérant une diminution de la reproduction de l'hôte par son parasite. Dans le Bas Tocantins, tous les *M. amazonicum* infestés présentent des caractères sexuels secondaires de femelle. Néanmoins, l'effet castrateur du bopyre semble réversible car deux crevettes ayant perdu récemment leur parasite, comme l'attestait la déformation bien visible de la cavité thoracique vide, ont été observées avec des oeufs (Odinetz Collart, 1987).

4. Variation du taux de parasitisme. — La taille du bopyridé étant corrélée avec celle de son hôte, la variation saisonnière du taux de parasitisme résulte de l'interaction entre la période d'infestation de *M. amazonicum* par la larve cryptoniscus, le recrutement et la croissance de l'hôte. A Cameta, le parasitisme atteint sa valeur maximale en décembre et en janvier, après le recrutement des jeunes crevettes, quand les femelles immatures prédominent dans la population. L'augmentation du taux d'infestation observée en mai et juin dans les deux stations correspond à la migration en masse d'une population composée essentiellement de femelles à maturité. Sa diminution en juillet-novembre traduit la grande mortalité des crevettes adultes. La taille à la première ponte de *M. amazonicum* étant de 11,3 mm dans le Bas Tocantins (Odinetz Collart, 1987), la fréquence plus élevée d'individus infestés parmi les femelles de taille inférieure à 14 mm L_c dans les échantillons d'Acaripucu suggère une mortalité

plus élevée parmi les crevettes non infestées à la première ponte que parmi les individus parasités.

Le taux d'infestation de *M. amazonicum* par *P. bithynis*, 4% de la population à Cameta et 11% à Acaripucu, avoisine ceux cités par d'autres auteurs: 3% pour *M. ohione* infesté par le même isopode (Truesdale & Mermilliod, 1977), 3 et 5% pour *Palaemonetes pugio* infesté par *Probopyrus pandalicola* (Anderson, 1977; Walker, 1974). Bourdon (1968), dans sa synthèse sur les Bopyridés des mers européennes, rapporte des valeurs maximales de 40%. Néanmoins des valeurs plus élevées ont été observées chez *Palaemonetes paludosus* avec 97% de la population infestée par *Probopyrus pandalicola* en Floride (Beck, 1979).

5. Interactions hôte-parasite. — Kuris (1974) assimile le parasitisme castrateur à un type spécialisé de prédation, chaque parasite provoquant la mort reproductive de son hôte; un taux élevé d'infestation serait alors responsable du non renouvellement de la population hôte. Le contrôle de la population parasite intervient à deux niveaux: l'infrapopulation représentant tous les isopodes présents sur un seul hôte et la suprapopulation qui contient l'ensemble des stades de développement du parasite dans le milieu (Esch et al., 1977; Beck, 1979). L'inhibition de la fixation d'une larve cryptoniscus par la présence d'un couple de parasites sur l'hôte, suggérée par le nombre extrêmement réduit de double infestation, contrôle l'infrapopulation du parasite. Dans le Bas Tocantins, le taux de parasitisme est lié au cycle de l'hôte, et les tailles moyennes des crevettes infestées, des femelles non parasitées et du parasite présentent les mêmes variations saisonnières, suggérant des interactions stables entre *M. amazonicum* et *P. bithynis*.

REMERCIEMENTS

Les recherches ont été effectuées à l'Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) avec une participation financière d'ELETRONORTE, dans le cadre de la convention scientifique ORSTOM/INPA/CNPQ. L'auteur remercie vivement le Dr. Vernon E. Thatcher, INPA, pour l'identification du *Probopyrus bithynis*.

REFERENCES

- ANDERSON, G., 1975a. Larval metabolism of the epicaridian isopod parasite *Probopyrus pandalicola* and metabolic effects of *P. pandalicola* on its copepod intermediate host *Acartia tonsa*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 50 (A): 747-751.
- , 1975b. Metabolic response of the caridean shrimp *Palaemonetes pugio* to infection by the adult epibranchial isopod parasite *Probopyrus pandalicola*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 50 (A): 201-207.
- , 1977. The effects of parasitism on energy flow through laboratory shrimp populations. *Marine Biology*, 42: 239-251.

- BECK, J. T., 1979. Population interaction between a parasitic castrator, *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae), and one of its freshwater shrimp host, *Palaemonetes paludosus* (Decapoda: Caridae). *Parasitology*, **79**: 431-449.
- , 1980a. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola* on the sex characters of one of its caridean shrimp host, *Palaemonetes paludosus*. *Biol. Bull. Woods Hole*, **158** (1): 1-15.
- , 1980b. Life history relationships between the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* and of one of its fresh water shrimp host, *Palaemonetes paludosus*. *American Midland Naturalist*, **104** (1): 135-154.
- BOURDON, R., 1968. Les Bopyridae des mers européennes. *Mémoires Mus. Nat. Hist. Nat., Paris*, (A) **50**: 77-424.
- ESCH, G. W., T. C. HAZEN & J. M. AHO, 1977. Parasitism and r- en K-selections. In: G. W. ESCH, ed., *Regulation of parasite population*. (Academic Press, New York and London).
- GAMBA, A. L., 1984. Different eg-associated and larval development characteristics of *Macrobrachium jelskii* and *Macrobrachium amazonicum* (Arthropoda: Crustacea) in a Venezuelan continental lagoon. *Intern. Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, **7**: 135-142.
- GUEST, W. C. & P. P. DUROCHER, 1979. Palaemonid shrimp, *Macrobrachium amazonicum*: effects of salinity and temperature on survival. *The Progressive Fish Culturist*, **41** (1): 14-18.
- HOLTHUIS, L. B., 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II The subfamily Palaemoninae. *Occ. Pap. Allan Hancock Found.*, **12**: 1-396, pls. 1-55.
- KURIS, A. M., 1974. Trophic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids. *Quarterly Review Biology*, **49**: 129-148.
- MAGALHÃES FILHO, C. U., non-publié. Desenvolvimento larval em cativeiro e influência do pH e tipo de água na sobrevivência dos adultos de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Dissertação de Mestrado*, 1984, INPA, Manaus, Brasil.
- , 1985. Desenvolvimento larval obtido em laboratório de palaemonídeos da Região Amazônica. I. *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda). *Amazoniana*, **9** (2): 247-274.
- MARTINS, F. D., non-publié. Consumo de oxigênio do camarão canela *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Decapoda, Macrura) frente a variação de salinidade em condições de laboratório. *Dissertação de Engenheiro de Pesca*, 1977, Univ. Fed. do Ceará, Fortaleza, Brasil.
- MERONA, B. DE, J. L. DE CARVALHO & M. M. BITTENCOURT, 1987. Les effets immédiats de la fermeture du barrage de Tucuruí sur l'ichtyofaune en aval. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **20** (1): 73-84.
- ODINETZ COLLART, O., 1987. La pêche crevettière de *Macrobrachium amazonicum* (Palaemonidae) dans le Bas Tocantins après la fermeture du barrage de Tucuruí (Brésil). *Rev. Hydrobiol. trop.*, **20** (2): 131-144.
- , sous presse. Aspectos ecológicos do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) no Baixo Tocantins (Pa-Brasil). *Memoria de la Soc. Ciencias Nat. La Salle*.
- PEARSE, A. S., 1915. An account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **49**: 531-555, figs. 1-9, pls. 70-73.
- REINHARD, E. G., 1949. Experiments on the determination and differentiation of sex in the bopyrid *Stegophryxus hyptis* Thompson. *Biol. Bull. Woods Hole*, **96**: 17-31.
- , 1956. Parasitic castration of Crustacea. *Exp. Parasitol.*, **5**: 79-107.
- RICHARDSON, H., 1904. Key of the isopods of the Atlantic coast of North America with description of new and little known species. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **23**: 493-579.
- , 1905. A monograph of the Isopods of North America. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, **54**: i-liii, 1-727, figs. 1-34.
- SANTOS, A. DOS, non-publié. *Limnologia do sistema Tocantins-Araguaia: aspectos físicos e biogeoquímicos*. Tese de Doutorado, 1983, Univ. Fed. de São Carlos, Brasil. 257 pp.
- SIOLI, H., 1975. Tropical river/the Amazon. In: B. A. WITTON, (ed.), *River Ecology*. (Blackwell Sci. Publ., Oxford, London).

- TRUESDALE, F. M. & W. J. MERMILLIOD, 1977. Some observations on the host-parasite relationship of *Macrobrachium ohione* (Smith) (Decapoda, Palaemonidae) and *Probopyrus bithynis* Richardson (Isopoda, Bopyridae). *Crustaceana*, **32**: 216-220.
- VAN NAME, W. G., 1925. The isopods of Kartabo Bartica district, British Guiana. *Zoologica*, **6** (5): 461-503.
- WALKER, S. P., 1977. *Probopyrus pandalicola*: discontinuous ingestion of shrimp hemolymph. *Exp. parasitol.*, **41**: 198-205.