

EL PERCEBE RIZOCÉFALO *Loxothylacus texanus*
PARÁSITO DE CRUSTÁCEOS DEL GÉNERO *Callinectes*:
UNA REVISIÓN DEL ESTADO DEL CONOCIMIENTO Y SU
IMPACTO AMBIENTAL

González Buendía, Valentina Andrea
Código estudiantil: 201922217888

Mendoza Ahumada, Miguel Andrés
Código estudiantil: 201912212266

Molinares Pacheco, Valentina Andrea
Código estudiantil: 201912214232

Reyes Llanos, María de los Reyes
Código estudiantil: 201812290543

Rosales Casado, Melanni
Código estudiantil: 201922217585

Trabajo de Investigación del Programa de Microbiología

Tutor(es):

Lozano Beltrán, German Enrique

RESUMEN

El género *Callinectes* sp. hace referencia a crustáceos decápodos perteneciente a la familia Portunidae, cangrejos nadadores conocidos como “jaibas”. Su importancia radica en la calidad de su carne, la cual es apetecida para el consumo humano. Estos cangrejos nadadores presentan un caparazón el doble de ancho que de largo y poseen dos dientes frontales, anchos y triangulares. Además, las pinzas son largas y presentan tres espinas gruesas en el margen anterior. Existe dimorfismo sexual en la forma del abdomen, los machos en “T” invertida y las hembras con abdomen redondeado.

Uno de los factores bióticos con mayor impacto sobre las poblaciones de jaiba, es la presencia del parásito *Loxothylacus texanus*, este es pequeño y tiene un cuerpo aplanado en forma de hoja. El ciclo de vida del *Loxothylacus texanus* comienza cuando las hembras adultas del parásito liberan miles de larvas cypriis en el agua. Éstas son conocidas como larvas infectantes y son nadadoras durante un breve período de tiempo, las cuales buscan activamente a un huésped adecuado, siguiendo señales químicas liberadas por los percebes y atrayéndolos hacia ellos. Una vez ha alcanzado la madurez sexual, la hembra adulta produce huevos y el macho libera esperma. A medida que crece, se alimenta de los tejidos y nutrientes del huésped, debilitándolo en el proceso.

Este trabajo de investigación tiene como objetivo principal evaluar posibles efectos sobre poblaciones naturales de cangrejos del género *Callinectes* parasitados por el crustáceo percebe *Loxothylacus texanus* y su posible repercusión en aspectos sociales y económicos para los pescadores de pequeña escala y la industria jaibera, asimismo, se busca estimar los efectos del parásito *L. texanus* en poblaciones naturales de cangrejos nadadores del género *Callinectes* y su relación con la industria pesquera, identificar factores que contribuyen al desarrollo y prevalencia de la infección en cangrejos del género *Callinectes spp.* y analizar el posible impacto sobre poblaciones naturales producido por la interacción huésped-hospedero y por último, proponer medidas de gestión ambiental para el manejo de los ecosistemas estuarinos y marino-costeros que permitan limitar la propagación de la infección en el medio natural.

Para la búsqueda de la información, se hizo uso de varias fuentes documentales, como lo fue Google académico, ScienceDirect y Scopus. La búsqueda se realizó tomando como palabra clave: *Loxothylacus texanus* éste incluido en el título, palabras claves y/o cuerpo de artículos de investigación experimentales y capítulos de libros, publicados por la revista de patología de invertebrados y el diario de biología y ecología marina experimental. El año de publicación, como criterio de búsqueda, no fue tomado en cuenta debido a que el objetivo fue recopilar toda la información posible en una línea de tiempo lo suficientemente larga. De esta manera, se utilizó el campo de búsqueda “ordenar por fecha”. Igualmente, para ampliar la probabilidad de investigación, se incluyó la búsqueda en español e inglés y se agregó como campo de búsqueda adicional “*Callinectes*” AND “crabs”. Finalmente, se seleccionaron las áreas temáticas “ciencias agrícolas y biológicas” y

“ciencia medioambiental” y no se limitó el territorio de publicación. Pasando de 380 resultados a 38, los cuales cumplen con el sesgo antes mencionado. De la búsqueda se obtuvo que *Callinectes* sp. representa un recurso de aprovechamiento comercial en países como Estados Unidos, México, Colombia y Brasil. En Colombia realizaron el primer registro de esta asociación parasitaria encontrando jaibas infectadas en la Ciénaga Grande de Santa Marta y, posteriormente, se encontraron registros en el golfo de Morrosquillo dando como resultado la ampliación de la distribución geográfica de este parásito. (Young y Campos. 1988). Uno de los principales efectos que causa *L. texanus* a sus hospederos es una condición conocida como *castración parasítica*, descrita en diferentes estudios como un proceso en el que el parásito provoca una atrofia a los gonopodios del hospedero, ensanchamiento del abdomen y pérdida de la posibilidad de reproducirse. *L. texanus* tiene la capacidad de afectar el proceso de muda o ecdisis, deteniendo el crecimiento de las jaibas. Las hembras parasitadas, sufren una hiperfeminización, con una modificación del abdomen que alcanza un ensanchamiento exagerado y atrofiamiento de las gónadas, ocasionando infertilidad.

Por otro lado, se tiene el comportamiento más particular, donde se puede visualizar que los parásitos modifican o alteran el comportamiento de los crustáceos machos afectados, presentando el mismo comportamiento de las hembras ovígeras. Estos acicalan a menudo la externa como si se tratara de una masa ovígera al mismo tiempo que mueven el abdomen para circular agua y de esta manera suministrar oxígeno a los supuestos huevos, teniendo así un embarazo psicológico. Se cree que una de las principales causas de esta condición es la alteración del hepatopáncreas de especies del género *Callinectes* por acción del rizocéfalo *L. texanus*, el cual empieza por un proceso de infección donde una larva hembra infecta al huésped, normalmente después de la muda al penetrar el exoesqueleto blando, dando lugar a una fase o etapa conocida como *interna* que se convierte en una red de finas raicillas que se encargaran de anclar y nutrir el cuerpo reproductivo del parásito conocido como *externa*. Las jaibas tienen importancia ecológica por su papel como reciclador de materia orgánica en los sistemas estuarino-lagunares, a la vez que su pesquería tiene implicaciones económicas y sociales. Uno de los posibles efectos negativos que pueden desestabilizar las poblaciones naturales de jaibas en estos ecosistemas, es la presencia del parásito percebe *L. texanus*, situación que ha despertado el interés de iniciar investigaciones que describan el ciclo de vida y la relación parasitaria entre especies del género *Callinectes* y *L. texanus*.

Desde hace mucho tiempo los pescadores locales que vienen siendo el principal proveedor a las industrias de Jaiba, se han encargado de reconocer la presencia de *L. texanus* en especies del género *Callinectes*, sin embargo, se comenta mucho acerca de esta problemática ambiental puesto que el parásito disminuye la capacidad del cangrejo para reproducirse y competir por recursos, lo que puede tener un impacto negativo en la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos.

PALABRAS CLAVE: Cangrejo nadador, Castración parasitaria, Larva cipris, Marino costero, Parasitismo.

ABSTRACT

The genus *Callinectes* sp. Refers to decapod crustaceans belonging to the family Portunidae, commonly known as “swimming crabs” or “blue crabs.” Their significance lies in the quality of their meat, which is highly desired for human consumption. These swimming crabs have a carapace that is twice as wide as it is long, with two broad, triangular frontal teeth. Additionally, their claws are long and possess three thick spines on the anterior margin. There is sexual dimorphism in the shape of the abdomen, with males having a T-shaped abdomen and females having a rounded abdomen.

One of the biotic factors with a major impact on crab populations is the presence of the parasite *Loxothylacus texanus*, a small leaf-shaped flat-bodied crustacean. The life cycle of *Loxothylacus texanus* begins when adult female parasites release thousands of cypris larvae into the water. These larvae, known as infective larvae, are swimmers for a brief period and actively seek out a suitable host, following chemical signals released by barnacles, attracting them towards themselves. Once they reach sexual maturity, the adult female produces eggs, and the male releases sperm. This complete life cycle can take several months to complete within the host. As it grows, the parasite feeds on the tissues and nutrients of the host, weakening it in the process. The parasite also induces changes in the host, such as the formation of reproductive structures, alteration of the reproductive system, and a phenomenon known as parasitic castration. These morphological changes are adaptations of the parasite to complete its life cycle but have a negative impact on the health and behavior of the parasitized crab, leading to deformities in the male appendages (gonopods) or in the ovigerous structures (responsible for carrying the eggs) of the female.

The main objective of this research work is to evaluate the possible effects on natural populations of *Callinectes* crabs parasitized by the barnacle crustacean *Loxothylacus texanus* and its potential repercussions on social and economic aspects for small-scale fishermen and the crab industry. Additionally, it aims to estimate the effects of the parasite *L. texanus* on natural populations of swimming crabs of the genus *Callinectes* and its relationship with the fishing industry, identify factors contributing to the development and prevalence of the infection in *Callinectes* crabs, and analyze the possible impact on natural populations caused by the host-parasite interaction. Lastly, it aims to propose environmental management measures for the management of estuarine and coastal ecosystems to limit the spread of the infection in the natural environment.

For the search of bibliographic information, various documentary sources were used, including Google Scholar, ScienceDirect, and Scopus. The search was conducted using the keyword “*Loxothylacus texanus*” included in the title, keywords, and/or body of experimental research articles and book chapters published by the Invertebrate Pathology Journal and the Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. The year of publication was not taken into account as a search criterion, as

the aim was to compile as much information as possible over a sufficiently long timeline up to the present. Thus, the search field “sort by date” was used. Additionally, to broaden the research probability, searches were conducted in both Spanish and English, and “*Callinectes*” AND “crabs” were included as an additional search field. Finally, the thematic areas “agricultural and biological sciences” and “environmental science” were selected, and the publication territory was not limited. From 380 results, 38 were selected, which fulfill the aforementioned. The search revealed that *Callinectes* sp. Represents a commercially valuable resource in countries such as the United States, Mexico, Colombia, and Brazil. In Colombia, the first record of this parasitic association was found, with infected crabs discovered in the Ciénaga Grande de Santa Marta. Subsequently, records were found in the Gulf of Morrosquillo, resulting in the expansion of the geographical distribution of this parasite (Young and Campos, 1988). One of the main effects caused by *L. texanus* on its hosts is a condition known as parasitic castration, described in various studies as a process in which the parasite induces atrophy of the host’s gonopods, abdominal swelling, and loss of reproductive ability. *L. texanus* has the ability to affect the molting process, stopping the growth of the crabs. Parasitized females undergo hyperfeminization, with a modified abdomen that becomes excessively enlarged and a degeneration of the gonads, leading to infertility.

On the other hand, there is a more peculiar behavior where parasites modify or alter the behavior of affected male crustaceans, exhibiting the same behavior as ovigerous females. They often groom the external parasite as if it were an egg mass while moving their abdomen to circulate water and supply oxygen to the presumed eggs, resulting in a psychological pregnancy. It is believed that one of the main causes of this condition is the alteration of the hepatopancreas of *Callinectes* species by the rhizocephalan *L. texanus*. This process begins with an infection where a female larva infects the host, usually after molting by penetrating the soft exoskeleton. This leads to an internal phase or stage, which transforms into a network of fine rootlets that anchor and nourish the reproductive body of the external parasite. Crabs have ecological importance as organic matter recyclers in estuarine-lagoon systems, while their fishing has economic and social implications. One of the potential negative effects that can destabilize natural crab populations in these ecosystems is the presence of the barnacle parasite *L. texanus*. This situation has sparked interest in initiating research to describe the life cycle and the parasitic relationship between species of the genus *Callinectes* and *L. texanus*. For a long time, local fishermen, who have been the main suppliers to the crab industries, have been recognizing the presence of *L. texanus* in species of the genus *Callinectes*. However, there is significant discussion about this environmental issue since the parasite reduces the crab’s ability to reproduce and compete for resources, which can have a negative impact on the biodiversity of aquatic ecosystems.

KEYWORDS: Swimming crab, Parasitic castration, Cypris larva, Coastal marine, Parasitism.

REFERENCIAS

1. Álvarez-León, R., & Blain-Garzón, L. (1993). Registro de *Loxothylacus* (Crustacea Cirripedia: Sacculidae) en el suroeste del Caribe colombiano. UDA-Rev. Actualidades Biológicas, 19(67),39. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.329850>
2. Álvarez, F. & J. Calderón. (1996). Distribución de *Loxothylacus texanus* (Cirripedia: Rhizocephala) Parasitizing Crabs of the Genus *Callinectes* in the Southwestern Gulf of Mexico. Informes de investigación del Golfo 9 (3): 205-210. <https://doi.org/10.18785/grr.0903.08>
3. Álvarez, F., Bortolini, JL & Høeg, JT (2010). Anatomía de externas vírgenes y maduras de *Loxothylacus texanus*, parásito del cangrejo azul oscuro *Callinectes rathbunae* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae). Diario de Morfología, 271 (2), 190-199. <https://doi.org/10.1002/jmor.10790>
4. BIOCYT (2008): Biología, Ciencia y Tecnología, número 11, julio-septiembre (2010). Publicación trimestral editada en la Facultad de Estudios Superiores. Iztacala, UNAM. Avenida De Los Barrios, número 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, México, C. P. 54090. <http://www.iztacala.unam.mx/biocyt>
5. Boone, E., Boettcher, A., Sherman, T. & D, O'Brien J. (2004): What constrains the geographic and host range of the rhizocephalan *Loxothylacus texanus* in the wild?, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Volume 309, Issue 2, Pages 129-139, ISSN 0022-0981. doi:10.1016/j.jembe.2004.03.013
6. Bortolini J. & Alvarez, F. (2008): Hepatopancreas alteration of the blue crab *Callinectes sapidus* by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus*, Journal of Invertebrate Pathology, Volume 99, Issue 3, Pages 354-356, ISSN 0022-2011. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.08.004>
7. Cochran, M. (1935). The skeletal musculature of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. Smith, Misc. Coll, 92, 1-76. <http://hdl.handle.net/10088/24009>
8. Delage, Y. (1884). Évolution de la sacculine (*Saculina carcini* Thomps) crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des kentrogonides. Zoologie Expérimentale et Générées. Series 2, 2. 417-736. <https://www.sudoc.fr/17051854X>
9. Glenner H, Høeg, J. & O'Brien, J. (2000) Estadio vermigon invasivo en los percebes parásitos *Loxothylacus texanus* y *L. panopaei* (Sacculinidae): cierre del ciclo de vida de los rizocéfalos. Biología Marina 136 , 249–257. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2006000200001>
10. Giard, A. (1887). La castration parasitaire et son influence sur les caracteres extérieurs du sexe male chez les Crustaces decapodes. Bull. Sci. Du Dep Nord, 18, 1-28. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(56\)90007-8](https://doi.org/10.1016/0014-4894(56)90007-8)
11. Glenner, H & Hoeg, J. (1994). Metamorphosis in the Cirripedia Rhizocephala and the homology of the kentrogon and trichogon. Zoologica Scripta.161-173. doi:10.1111/j.1463-6409.1994.tb00382.x

12. Glenner, H. & Hebsgaard, M. (2006). Phylogeny and evolution of life history strategies of the parasitic barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 528-538. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.004>
13. H. Vazquez-Lopez & F. Alvarez, (2007). Presencia espacio-temporal del parásito Cirripede *Loxothylacus texanus* en el Subsistema Lagunar-Estuario de Alvarado, Veracruz, México. *Revista Internacional de Investigación Zoológica*, 3: 157-168. doi: 10.3923/ijzr.2007.157.168
14. Hoeg, J. (1985). Male cypris settlement in *Clistosaccus paguri* Lilljeborg (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 89, 221-235. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90128-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90128-5).
15. Hoeg, J. (1987). Male cypris metamorphosis and a new male larval form, the trichogon, in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 317, 47-63. <https://doi.org/10.1098/rstb.1987.0047>
16. Hoeg, J. (1990). Akentrogonid host invasion and an entirely new type of life cycle in the rhizocephalan parasite *Clistosaccus paguri* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Zoomorphology*, 107, 299-311. <https://doi.org/10.1134/S1063074021050072>
17. Hoeg, J. (1995). The biology and the life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia). Department of Cell Biology and Anatomy, Institute of Zoology, University of Copenhagen, Denmark. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 75, 517-550. <https://doi.org/10.1017/S0025315400038996>
18. Hoeg, J. & Lützen, J. (1995). Life cycle and reproduction in the Cirripedia Rhizocephala. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 33. In press. <https://www.researchgate.net/publication/285842726>
19. Holly A. Rogers, Sabrina S. Taylor, John P. Hawke, Julie A. Anderson Lively, Variations in prevalence of viral, bacterial, and rhizocephalan diseases and parasites of the blue crab (*Callinectes sapidus*), *Journal of Invertebrate Pathology*, Volume 127, 2015, Pages 54-62, ISSN 0022-2011, <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.03.002>
20. Jour, E. Boone JBoettcher, Sherman, A, Jack. & T. OBrien. (2003): Characterization of settlement cues used by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus* *Marine Ecology Progress Series Mar Ecol Prog Ser* 187 19 252. doi: 10.3354/meps252187
21. Lázaro-Chávez, E., Alvarez, F., & Rosas, C. (1996). Records of *Loxothylacus texanus* (Cirripedia: Rhizocephala) Parasitizing the Blue Crab *Callinectes sapidus* in Tamiahua Lagoon, Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 16(1), 105–110. doi:10.2307/1548935
22. López, H. V., Noguera, F. Á., López, J. F., & Hiriart, J. L. V. Aspectos relevantes sobre el cirripedio parásito *Loxothylacus texanus* (Rhizocephala: Saeculinidae) en condiciones de laboratorio. *Revista de Zoologica*. 10. 19-24. <https://www.researchgate.net/publication/236650845>

23. O'Brien, J. & A. Boettcher. (2004): Effects of salinity on larval stages of the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus*: survival and metamorphosis in response to the host, *Callinectes sapidus*, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 302, Issue 2, Pages 165-176, ISSN 0022-0981. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.10.012>
24. Pérez, C. (1933). Action de la Sacculine sur les caracteres sexuels extérieurs du *Pachygrapsus marmoratus*. *C. R. Soc. Biol. Pariss.* 113: 1027-1029. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(56\)90007-8](https://doi.org/10.1016/0014-4894(56)90007-8).
25. Potts, F. (1910). Observations on the changes in the common shore-crab caused by *Saculina*. *Proc. Cambr. Soc.* 15,96-100. <http://hdl.handle.net/2433/257814>
26. Randall J., Hochberg, T. Bert, P. Steele & S. Brown. (1992). Parasitization of *Loxothylacus texanus* on *Callinectes sapidus*: aspects of population biology and effects on host morphology. Volume 50, Number 1, January 1992, pp. 117-132(16).
27. Robles, R, Alvarez, F. & Alcaraz, G. (2002). Oxygen consumption of the crab *Callinectes rathbunae* parasitized by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus* as a function of salinity *Marine Ecology Progress Series Mar Ecol Prog Ser* 189 - 194. DOI: 10.3354/meps235189.
28. Ritchie, L & Hoeg, J. (1981). The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. *Journal of Crustacean Biology*, 1, 334-347. <https://doi.org/10.2307/1547966>.
29. Reinhard, E. (1950). An analysis of the effects of a sacculinid parasite on the external morphology of *Callinectes sapidus* Rathbun. *The Catholic University of America. Washington, D.C. The Biological bulletin.* Vol 98. Published by The Marine biological Laboratory. 277-288. <https://doi.org/10.2307/1538676>.
30. Sherman, T. D., Boone, E., Morris, A. B., Woodard, A., Goldman, E., Martin, D. L., Gautier, C., & O'Brien, J. J. (2008). Investigations of Internal Interactions between the Parasitic Barnacle *Loxothylacus texanus* (Rhizocephala: Sacculinidae) and Its Host *Callinectes sapidus* (Brachyura: Portunidae) Using PCR Techniques. *Journal of Crustacean Biology*, 28(2), 220–227. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990367>.
31. Tindle, S. Boone, E, O'Brien, J. & Boettcher, A. (2004) Effects of salinity on larval stages of the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus*: survival and metamorphosis in response to the host, *Callinectes sapidus*, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 302, Issue 2, Pages 165-176, ISSN 0022-0981. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.10.012>
32. Vásquez, H & Álvarez, F. (2010). Efectos del Rizocéfalo *Loxothylacus texanus* Boschman 1933, sobre *Callinectes rathbunae* Contreras 1930. *Universidad Nacional Autónoma de México. Biocyt. Biología, Ciencia y Tecnología*, 1(1): 1-6. DOI: 10.22201/fesi.20072082.2008.1.16841

33. Vázquez, H. (2015). Clase Thecostraca: Superorden Rhizocephala: Órdenes Kentrogonida y Akentrogonida. Universidad Autónoma de México. Rev IDEA-SEA, 103: 1-19. <https://www.sea-entomologia.org>
34. Vázquez-López, H. (2022). Primer registro de cinco externas de *Loxothylacus texanus* en *Callinectes rathbunae* en una laguna costera del golfo de México. *Novitates Caribaea*. DOI:<https://doi.org/10.33800/nc.vi19.282>.
35. Vázquez-López, H., Alvarez, F. Cházaro-Olvera, S. (2009). Externa Emergence of *Loxothylacus texanus* Boschma, 1933 (Cirripedia, Rhizocephala) on the Crab, *Callinectes rathbunae* Contreras, 1930 under Laboratory Conditions. *Crustaceana*, 82(5), 555–563. DOI: 10.1163/156854009X404725
36. Veillet, A. (1945). Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathees par les Rhizocephales et les Epicarides. *Ann. Inst. Ocean*, 22, 193-341. Doctoral Thesis, University of Paris.
37. Walker, G. (1985). The cypris larvae of *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93(1-2), 131-145. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90154-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90154-6)
38. Walker, G. (1992). Cirripedia. Microscopic anatomy of invertebrates. Vol 9. *Crustacea*, 249-311. New York.
39. Wardle, W. & Tirpak, A. (1991). Ocurrencia y distribución de un brote de infección por *Loxothylacus Texanus* (Rhizocephala) en cangrejos azules en la Bahía de Galveston, Texas, con especial referencia al tamaño y la coloración de las estructuras reproductivas externas del parásito, *Journal of Crustacean Biología*, volumen 11, número 4, páginas 553–560. doi:10.2307/1548525
40. Young, P. S. & Campos, N. H. (1988). Cirripedia (Crustacea) de la zona intermareal e infralitoral de la región de Santa Marta, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 18. doi:<https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1988.18.0.449>.