

Actividad patológica producida por esporas juveniles de *kudoa peruvianus* en tejido muscular y hematopoyético de la merluza peruana procedente del norte del Perú

Pathological activity produced by juvenile spores of *kudoa peruvianus* in muscle and hematopoietic tissue of Peruvian hake from northern Peru

Julio Gonzales¹ ^{*}, Pedro Rodenas² .

RESUMEN

El objetivo de la investigación fue conocer la actividad patológica producida por las esporas juveniles de *Kudoa peruvianus*, que al ingresar por los vasos sanguíneos, tejidos hematopoyéticos, tejido neuronal, ganglionar generan daño tanto como esporas monospóricas, dispóricas o polispóricas; o formando plasmodios. Se formaron 5 grupos de un total de 76 merluzas; se analizaron las microfotografías a través del microscopio, en el laboratorio de la Universidad Nacional La Molina (UNALM). En los plasmodios y los vasos sanguíneos, los trofozoitos fueron alargados y con un extremo agudo; mientras que en los tejidos hematopoyéticos mostraron formas únicamente alargadas; y en los tejidos neuronales y ganglionares se mostraron de forma redonda y pequeña. Las esporas que se encontraron en los quistes alargados fueron lobulares y con presencia de glóbulos blancos nucleados. En el quiste redondo también se encontraron células nucleadas redondas estrechamente rodeadas por tejido conectivo y colágeno. Estas células probablemente corresponden a esporoblastos, que luego dan lugar a células valvogenicas, capsulogenicas y esporoplásmicas. La presencia de estas esporas jóvenes siempre presenta una infección grave y generan la formación de tejido conectivo y necrosis a nivel del tejido muscular.

Palabras clave: Tejidos musculares, hematopoyéticos, merluza peruana

ABSTRACT

The objective of the research was to know the pathological activity produced by the juvenile spores of *Kudoa peruvianus*, which when entering through blood vessels, hematopoietic tissues, neuronal tissue, lymph node generate damage as well as monosporic, dysporic, or polyporic spores; or forming plasmodium. Five groups of a total of 76 hakes were formed; the microphotographs were analyzed under the microscope in the laboratory of the Universidad Nacional La Molina (UNALM). In plasmodia and blood vessels, trophozoites were elongated and with a sharp end; while in hematopoietic tissues they showed only elongated forms; and in neuronal and ganglion tissues they were round and small. The spores found in the elongated cysts were lobular and with presence of nucleated white blood cells. Round nucleated cells closely surrounded by connective tissue and collagen were also found in the round cyst. These cells probably correspond to sporoblasts, which later give rise to allogenic, vasculogenic, and sporoplasmic cells. The presence of these young spores always presents a severe infection and generates the formation of connective tissue and necrosis at the level of muscle tissue.

Keywords: Muscle tissues, hematopoietic, Peruvian hake

Recibido: 14/11/2023. Aceptado: 22/12/2023

* Autor para correspondencia

1. Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú. Email: jugofe@lamolina.edu.pe

2. Universidad Nacional Federico Villareal, Perú. Email: prodenas@unfv.edu.pe

INTRODUCCIÓN

La merluza peruana es una especie de importancia comercial y su extracción es controlada por el Ministerio de Producción (PRODUCE) y con base en estudios científicos realizadas por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE), quien determina la biomasa, recomienda el porcentaje de captura y, define la cuota del PRODUCE.

Esta especie se localiza mayormente en la zona norte, es uno de los recursos más importantes para la economía del país, sustenta una importante pesquería de arrastre en la zona de Paita, y se ubica dentro del Sistema Bentodemersal marino, cuya característica es la de presentar una diversidad especiológica, cuya dinámica e interrelaciones también son complejas. En ella domina la merluza, por lo que las variaciones que se presenten en dicho sistema podrán ser observados a través de esta especie.

La merluza posee la ventaja de ocupar un hábitat mesopelágico cuando son juveniles, y demersales cuando son adultos, efectúan migraciones verticales nictemerales para su alimentación, ello permite que esta especie pueda vivir a diferentes condiciones ambientales, demostrando asimismo gran sensibilidad a los valores de temperatura y de oxígeno principalmente y que se encuentra influenciado en función de la ampliación o retracción de la Extensión Sur de la corriente de Cromwell (ESCC), que es responsable de la dinámica poblacional de la merluza y de la oxigenación de los fondos ricos en depósitos de sedimentos que albergan una gran biodiversidad que les sirve de alimento (Espino et al., 2001).

Mateo (1972) describió la presencia del Myxosporidio, *Kudoa peruvianus*, cuyas esporas se caracterizan por ser tetralobuladas (vista frontal) y de forma ovoide comprimida (vista lateral); tridimensionalmente tiene el aspecto de un bulbo o cebolla con una base amplia y el extremo superior agudo. Son bivalvares y poseen cuatro cápsulas ovoides simétricamente dispuestos en su extremo anterior, el esporoplasma carece de vacuolas iodófilas; y en relación con estudios parasito-patológicos en este recurso, han sido tratados por (Okada et al., 1981; Durán y Oliva 1980; Chero et al., 2015), que dan a conocer la presencia de esporas adultas y relacionarlo a los índices parasitarios, sin embargo, existen pocos trabajos sobre patología (Gonzales 2016).

Asimismo, se conoce sobre la actividad que genera este parásito desde que ingresa, hasta localizarse en el músculo para producir hipertrofia, necrosis e histólisis muscular, pero poco sobre la actividad de los primeros estadios como son las esporas pre esporogónicas (juveniles o trofozoitos). Estas esporas también se encuentran en los vasos sanguíneos, los tejidos hematopoyéticos (cardíaco, renal y esplénico), como así lo indican para *Morone americana*, la infección de la musculatura gástrica, intestinal, hígado, bazo y tejido peripancreático (Bunton y Poynton 1991) y; de la musculatura cardíaca, sangre, branquias,

piel e intestino de *Salmo salar* (Morán et al., 1999a; Moran et al., 1999b), quienes determinaron que, con la ayuda del PCR hubo estadios de parásitos encubiertos en estos tejidos causando fuerte infección en estos.

El presente estudio nos permite reportar la secuencia y actividad patológica de estas esporas juveniles desde el ingreso vía el tejido epidérmico hacia el tejido muscular esquelético, su presencia en los tejidos hematopoyéticos, como son el tejido muscular cardiaco, renal, esplénico y; la forma en que afectan a otros tejidos, como son el cordón neuronal, el ganglionar y la formación de quistes aún desconocidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se empleó la coloración Hematoxilina Eosina (H-E) y los siguientes equipos: procesador automático de tejidos, centro de inclusión, micrótopo mecánico, flotador de tejidos, coloreador automático de láminas y plancha de calentamiento, todos de la marca LEICA.

El montaje se hizo en bálsamo del Canadá y todo el trabajo se realizó en el Laboratorio de Biología Reproductiva del Instituto de Mar del Perú (IMARPE) con un total de 304 láminas (4 láminas por ejemplar) y con 5 cortes por lámina haciendo un total de 1520 cortes. Durante la observación al microscopio y las microfotografías tomadas, se cubrió la totalidad de los campos con el objetivo de 10x, haciendo un total de 95,760 campos para las 304 láminas.

La severidad e intensidad de infección se determinó según las alteraciones del tejido (histólisis o proteólisis muscular, necrosis e hipertrofia) y el número de quistes; estos parámetros sirvieron para conocer del daño que generaron las esporas juveniles y adultas a nivel del tejido muscular y la presencia del número de quistes por hospedero en el músculo. Las merluzas parasitadas fueron examinadas y registradas sobre la patología (severidad) producida por quistes de *K. peruvianus* y por la presencia de quistes con esporas adultas (intensidad de infección) en una escala arbitraria, según Patashnik et al., (1982) en una clasificación en 6 categorías; 0= no infección por quistes (0%); 1= trazos de infección (< al 5%); 2= infección leve (5% a 20%); 3= infección moderada (20% a 30%); 4= infección severa (30% a 50%) y 5= demasiada infección o infección en exceso (> a 50%). Las lecturas, el análisis de muestras (visualización de larvas y esporas adultas) y las fotomicrografías se tomaron utilizando un microscopio BH-2 y una cámara microscópica digital de 10 MPx.

RESULTADOS

Los resultados mostraron mayor prevalencia y menor número de quistes en merluzas mayores de 36 cm en comparación con las merluzas entre 29 y 35 cm, debido a que este rango se encuentra en plena madurez sexual, requiriendo mayor energía y por tanto disminuye su respuesta inmunológica. Además, en los ejemplares mayores de 36 cm se observaron quistes de color negro.

También se determinaron la Severidad e Intensidad de Infección (0 a 5) según Patashnik et al. (1982), teniendo en cuenta el número de quistes de *K. peruvianus*, en el músculo de la merluza, según clase de tamaño y las alteraciones histológicas, como son la proteólisis, necrosis e hipertrofia; además de estas alteraciones, también presentaron hiperplasia, provocada mayormente por los trofozoitos sueltos o formando los plasmodios (Gonzales, 2016).

La proteólisis muscular o histólisis genera un rechazo al consumidor por presentar el músculo lechoso o blando y que mayormente se debe a la gran cantidad de trofozoitos que se hallaron solos, formando plasmodios o cerca de las esporas adultas por lo que el daño a los tejidos es más por los trofozoitos que por las esporas adultas. Giuletti, citado por Lorentzen (2019), considera que comer las merluzas con estos quistes no es dañino y además considera que en Perú este parásito puede afectar alrededor de la mitad de todas las merluzas, por lo que sería importante determinar la certeza de esta afirmación.

Se observaron diferentes estructuras microscópicas desde el ingreso por el tejido epidérmico, luego la dermis y las primeras áreas del tejido muscular e invadiendo una gran parte e incluyendo el ingreso de esporas individuales entre las fibras musculares para seguir su maduración hasta formar los quistes adultos. Este proceso fue visualizado microscópicamente lo que confirma el desarrollo del ciclo biológico de este parásito y que también lo reporto Lom, J. & Dyková, I. (2006). Estas estructuras fueron clasificadas como esporas pre-esporogónicas, esporas juveniles o llamados también trofozoitos, las cuales se caracterizan por ser de una sola espora (monospóricas), dos esporas (dispóricas) o un plasmodio con muchas esporas (polispóricas) y que generalmente se han observado en myxosporidios celozoicos. Estas mismas estructuras también fueron observadas por Lom y Dyková (1992), quienes consideran que, durante la morfogénesis directa de la espora, las células esporogónicas producen esporoblastos que consiguen dar origen a células valvogénicas, capsulogénicas y esporoplásmicas, cada una de las cuales tiene un papel predeterminado en la formación de la espora.

La presencia de trofozoitos de *K. peruvianus* en los vasos sanguíneos conllevó a analizar el bazo, corazón y riñón con la ayuda de un microscopio DH 2 Olympus (1500 aumentos). Al revisar dichos tejidos, se determinó grandes cantidades de estructuras alargadas y muy semejantes a los trofozoitos, lo que refuerza la intensa infección de dichos órganos, como también lo indican para *Morone americana*, la infección de

la musculatura gástrica, intestinal, hígado, bazo y tejido peripancreático (Bunton y Poynton 1991) y; de la musculatura cardíaca, sangre, branquias, piel e intestino de *Salmo salar* (Morán et al., 1999a; Moran et al., 1999b), quienes determinaron con la ayuda del PCR la presencia de estadios de parásitos encubiertos en estos tejidos.

Dentro del tejido muscular, los trofozoitos también producen daño al cordón neuronal, tejido ganglionar y a veces se ha visto como rodean a un quiste con esporas adultas hasta destruirlo y generando tejido conectivo. En los vasos sanguíneos (arterias y venas), que son pequeños ductos por donde circulan las células sanguíneas y encargados del transporte del oxígeno, fueron también localizados en cortes de los tejidos del músculo esquelético y al revisar la totalidad de las láminas, llamó la atención como estos trofozoitos de *K. peruvianus*, se hallaron en el interior de los vasos sanguíneos; presentaron forma alargada con un núcleo central y parecen ser refringentes; asimismo se hallaron también por fuera de dicho órgano provocando una fuerte infección y formación de tejido conectivo y de colágeno (Figs. 1A, 1B). En varios cortes transversales del tejido muscular esquelético se observó que el cordón neuronal estuvo completamente infectado de esporas juveniles, al extremo de presentar tejido conectivo alrededor de dicho órgano (Fig. 1C). También se observó una estructura ganglionar infectada por esporas juveniles (Fig. 1D).

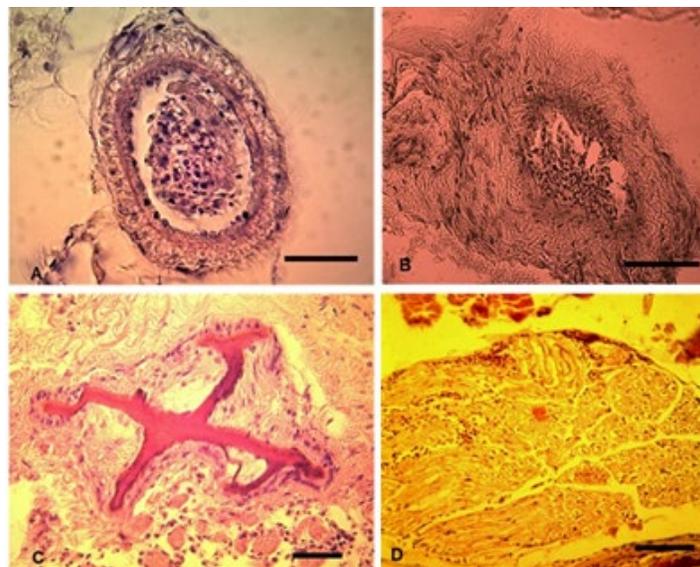


Figura. 1. (1A) cantidad de trofozoitos alargados y refringentes en la luz de vaso sanguíneo. (1B) Vaso sanguíneo intensamente infectado, interna y externamente y, formación de gran cantidad de tejido conjuntivo. (1C). El cordón neuronal intensamente infectado por presencia de trofozoitos redondos y formación de tejido conjuntivo por pérdida de tejido muscular. (1D) Tejido ganglionar intensamente infectado por trofozoitos redondos y necrosis del tejido muscular. La medida de las barras es 50 μ m. La coloración fue en Hematoxilina – Eosina.

Las merluzas que fueron muestreadas en el 2015 por Gonzales (2016), al realizar la impronta se pudo observar que el tejido muscular cardiaco, el tejido renal y el esplénico presentaron unas estructuras alargadas con un pequeño abultamiento en la zona central y que en una comparación cuantitativa con las células sanguíneas (eritrocitos y glóbulos blancos), fueron estas estructuras (trofozoitos) las que se encontraron en mayor cantidad que las células sanguíneas, y se asemejaron mucho a los trofozoitos hallados en el tejido muscular, bien podrían tratarse de estadios juveniles (esporas pre esporogónicas) de *K. peruvianus*, lo que nos estaría indicando la intensa infección no solamente en el tejido muscular esquelético, los vasos sanguíneos, el cordón neuronal, el tejido ganglionar, sino también el corazón, bazo y riñón. Por las grandes cantidades halladas en dichos tejidos, estaríamos frente a una fuerte infección y que de alguna manera estarían perjudicando la salud del pez recortando la vida y por ende provocando una intensa contaminación en el ecosistema marino. Las microfotografías fueron tomadas empleando un celular LG G3 Beat de 13 megapíxeles (Fig. 2A).

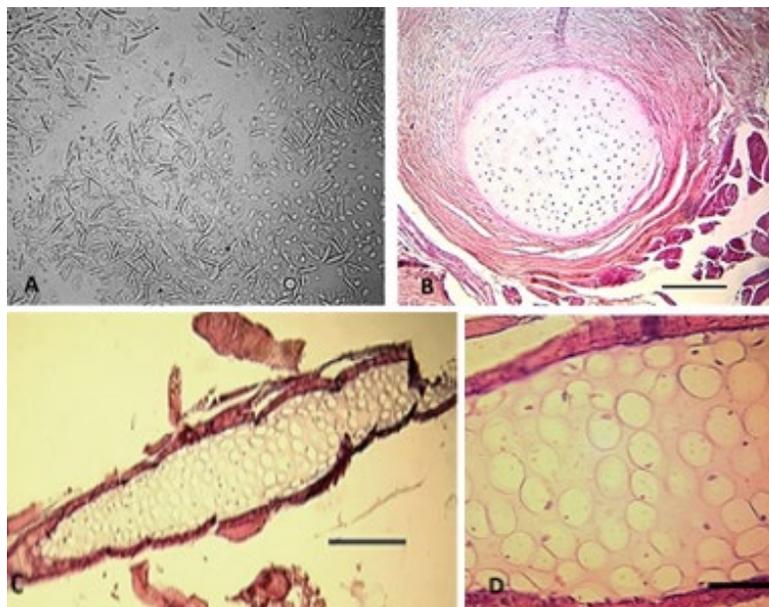


Figura. 2. (2A) Grandes cantidades de trofozoitos alargados en el tejido esplénico. (2B) Quiste redondeado con células nucleadas, hallado en el tejido muscular y rodeado de tejido conjuntivo y fibras de colágeno. Barra= 200 μ m. (2C) Quiste lobulado, alargado con células blancas y nucleadas. Barra= 200 μ m. (2D) Células redondas blanquecinas y nucleadas cubiertas por la membrana quística. Barra= 50 μ m. La coloración fue en Hematoxilina-Eosina.

Paralelamente al estudio de la totalidad de láminas coloreadas, se halló en dos ejemplares un quiste y una estructura alargada. El quiste fue de forma ovoide a circular en cuyo interior se encontraron numerosas células blanquecinas, redondeadas y con pequeñas manchas oscuras, posiblemente corresponda al

núcleo, y estuvo rodeado de tejido conectivo fibroso y de colágeno (Fig. 2B). Fue hallado en un ejemplar macho de 36 cm de longitud total y sin haber presentado quistes con esporas adultas de *k. peruvianus*. La otra estructura tiene forma alargada con los extremos agudos o, a veces el lado anterior más ancho que el posterior y de bordes lobulados; presenta en su interior formas muy semejantes a lo descrito anteriormente, presenta una cubierta que protege a la parte interna (Figs. 2C, 2D). Estos resultados reportados en este estudio podrían tratarse parte del ciclo biológico de *K. peruvianus* y tal vez, muy relacionados a las esporas descritas por Lom y Dyková (1992) cuando se refiere a la morfogénesis directa de la espora, es decir, que las células esporogónicas producen esporoblastos que consiguen dar origen a células valvogénicas, capsulogénicas y esporoplásmicas.

El haber observado células blancas al interior de estas estructuras (alargadas o redondas), también se han observado en algunos quistes muy maduros en el tejido muscular (Gonzales, 2016). La bibliografía consultada en la mayoría de los casos, no describen este acontecimiento ni mucho menos se han observado imágenes que ayuden a esclarecerlo, por lo que considero que deben ser investigados con mayor intensidad y dilucidar si son o no, parte del ciclo biológico de *K. peruvianus*.

DISCUSIÓN

El Mar de Grau o Cuarta Región Natural, es un medio excepcional que genera una gran diversidad de organismos vivientes, sustentado en la producción primaria generado por el fitoplancton primario. Sobre este nivel se desarrollan poblaciones de peces, crustáceos, moluscos, mamíferos, aves, etc. determinando lo importante que es la pesquería peruana. La merluza posee la ventaja de ocupar un hábitat mesopelágico cuando son juveniles, y demersales cuando son adultos, efectuando migraciones verticales nictemerales para su alimentación. Estas características bioecológicas le facilitan vivir a diferentes condiciones ambientales, demostrando asimismo gran sensibilidad a los valores de temperatura y de oxígeno principalmente (Espino et al. 2001). Con relación a la reproducción, por lo general la presencia de reproductores de mayores tallas, se desplazan hacia el norte, a mayores profundidades y son los responsables de los intensos desoves; mientras que los individuos medianos desovan a partir de 2 años, y durante eventos El Niño donde desovan hasta 1 año (Perea et al. 1998).

Zevallos y Blaskovic (2001), analizaron la información durante 1960 – 2001 producto de la pesca exploratoria, reportaron cerca de 20 familias y 33 especies de peces típicamente demersales, como fauna acompañante de la merluza. En ese sentido y considerando la elevada intensidad de infección que se presentan en las merluzas de mayor tamaño, es importante realizar un estudio parasito-patológico de

estas especies acompañantes y compararlo con la merluza quien se ve afectada en su propio ecosistema, dependiendo mucho de la intensidad de infección, es decir, que cuando mayor es el número de quistes dentro del tejido muscular esquelético, la especie en estudio se ve afectada en el crecimiento y perjudicada en sus movimientos para desplazarse y ser una presa fácil para sus depredadores entre las que se encuentran las mismas merluzas o cuando los pescadores artesanales lo revierten al mar por hallar la textura del pez muy blanda, alterando el ecosistema marino e incrementando el parasitismo y la intensidad de infección.

En la investigación, no podemos corroborar lo manifestado por los autores (Olivera et al. 2008; Poulin y Mouritsen 2006; Adlerstein y Francis 1991), sin embargo, resaltamos que en las muestras investigadas mediante cortes histológicos se ha detectado la presencia en el tejido epidérmico y dermis, esporas pre esporogónicas (mono, di y polispóricas), que podrían ser el medio por donde se logra la infestación del pez. Poulin y Mouritsen (2006) consideran que los parásitos pueden regular la densidad poblacional del hospedero; influir en la diversidad de la comunidad béntica total y; afectar la cadena alimentaria intertidal. Mouritsen et al. (2005), sostienen que el efecto sinérgico del parasitismo y el cambio climático ha sido enfatizado como potencialmente importante para la dinámica poblacional del hospedero y de la estructura comunitaria. Ambos autores consideran que estos efectos podrían potencializarse debido al cambio climático, conducir al colapso de las poblaciones de peces, e inclusive causar impactos en el funcionamiento de los ecosistemas.

Adlerstein y Francis; (1991) y; Kabata y Whitaker; (1985), consideran que las esporas de *Kudoa* son importantes no solo por ser mejores indicadores para la identificación de la especie, sino también juegan un rol importante en el ciclo de vida de estos parásitos. La espora es el estadio que sirve como un medio de dispersión del parásito y como una fuente de infección para nuevos hospederos; de la misma manera sostienen que al liberarse del músculo de un pez muerto, esta debe flotar en el agua y hacer contacto con un nuevo pez e infectarlo, es decir, podríamos estar en un ecosistema que estaría actuando como “caldo de cultivo” para incrementar la infección a esta misma especie u otras especies, principalmente a las especies acompañantes; es también probable que los peces moribundos podrían estar dispuestos a ser devorados por los predadores; de cualquier modo el hecho de liberarse, serían más densos que el agua y luego gradualmente caen y son ligeramente descendidos a niveles más profundos que el hábitat de su hospedero potencial, incrementando de esa manera la infección de su propio ecosistema, por ello es importante conocer el ciclo biológico de la merluza peruana y mucho más aún, sabiendo que las esporas pre esporogónicas son más dañinas que las esporas adultas.

CONCLUSIONES

La investigación da a conocer el comportamiento de las esporas juveniles dentro de la merluza y que no solo se encuentran en el tejido muscular, sino también en otros tejidos como son el tejido cardiaco, esplénico y renal que por primera vez son reportados en este estudio para la merluza peruana; asimismo, la invasión en otros tejidos, sanguíneo, neuronal, ganglionar por lo que se requiere intensificar el estudio de estas esporas como también, conocer la actividad patológica que generan por ser más dañinas que las esporas adultas.

También se reporta la presencia y actividad patológica del parásito *Kudoa peruvianus* en diferentes tejidos de peces. Se observaron alteraciones histológicas significativas, como proteólisis, necrosis e hipertrofia en el tejido muscular, así como la formación de quistes. Estos hallazgos sugieren un impacto negativo en la salud de la merluza peruana, lo que podría afectar la pesca comercial y provocar contaminación en el ecosistema marino. Además, se destaca la importancia de realizar estudios parasitopatológicos en otras especies acompañantes de la merluza para comprender mejor el impacto general de la infección parasitaria en el ecosistema marino. Estos hallazgos subrayan la necesidad de una mayor comprensión de la biopatología, la transmisión y el impacto ambiental de los parásitos en la pesca comercial de la merluza peruana, con implicaciones para la gestión y conservación de los recursos pesqueros.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adlerstein S, Francis RC. 1991. Offshore Pacific Whiting: A parasite study. Fish. Res. Inst., Univ. Washington. Pgs.:1-12.
- Bunton TE, Poynton SL. 1991. *Kudoa* sp. (myxosporea, Multivalvulida) infection in juvenile white perch, *Morone americana* (Gmelin): histopathology and spore morphology. J. Fish Dis.14:589-94.
- Chero J, Cruces C, Iannacone J, Sáez G, Alvarino L, Diestro A. 2015. Prevalencia de infección por *Kudoa peruviana*, Mateo (1972) (Myxosporea: Kudoidae) en la musculatura somática de la merluza peruana *Merluccius gayi peruanus* (Ginsburg, 1954) (Perciformes: Merlucciidae) de la Costa central del Perú. Neotropical Helminthology Vol. 9 (1):73-85.
- Durán L, Oliva M. 1980. Estudio parasitológico en *Merluccius gayi peruanus* Ginsburg, (1954). Bol. Chil. Paras. Vol 35(1-2):18-21.

-
- Espino M, Samamé M, Castillo R. (Edits) 2001. La Merluza Peruana (*Merluccius gayi peruanus*), Biología y Pesquería. IMARPE. Pgs. 120.
- Gonzales J. 2016. Incidencia parasitaria, producida por quistes de *Kudoa peruvianus* en músculo de la merluza (*Merluccius gayi peruanus*, Ginsburg 1954), que afectan su biopatología y el ambiente marino. Tesis Doctorado en Medio Ambiente y D. S., Univ. Nac. F. Villareal, Lima-Perú. Pgs.138.
- Kabata Z, Whitaker DJ. 1985. Parasites as a Limiting Factor in Exploitation of Pacific Whiting, *Merluccius productus*. Marine Fisheries Review Vol. 47(2):55-59.
- Lom J, Dyková I. 1992. Protozoan parasites of fishes. Developments in Aquaculture and Fisheries Science, 26. Elsevier SC. Publi. B. V. Amsterdam. Pgs.: 1-315.
- Lom, J. & Dyková, I. (2006). Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. Folia Parasitol. Vol. 53. Pgs.:1 – 36.
- Lorentzen E. 2019. Flesh of fish turned liquid by parasite. Inst. Mar. Res. Pgs.:1-4
- Mateo E. 1972. “Investigación parasitológica de la Merluza (*Merluccius gayii peruanus*)”. Inf. Inst. Mar, Perú-Callao, 40:1-13.
- Moran J, Margolis L, Webster JM, Kent ML. 1999. Development of *Kudoa thyrsites* (Myxozoa: Myxosporidia) in netpen-reared Atlantic salmon determined by light microscopy and a polymerase chain reaction test. Dis Aquat Org, Vol. 37:185-193.
- Moran J, Margolis L, Webster JM, Kent ML. 1999a. Natural and laboratory transmission of the marine myxozoan parasite *Kudoa thyrsites* to Atlantic salmon. J. Aquat. Anim. Health 11:110-115.
- Mouritsen KN, Tompkins DM, Poulin R. 2005. Climate warming may cause a parasite – induced collapse in coastal amphipod population. Oecologia 146:476-483.
- Okada M, Areche N, Ysikawa E. 1981. Myxosporidian Infestation of Peruvian Hake. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 47(2):229-238.
- Olivero J, Barrios M, Baldiris R. 2008. Merluzas (*Merluccius gayi*) parasitadas adquiridas en establecimientos comerciales de Cartagena y Barranquilla (Cap. 6), In: Parásitos en peces colombianos: están enfermando nuestros ecosistemas?, Olivero, J. and R. Baldiris (Edits). Pgs.:1-120., Texto, Univ. Cartagena (Colombia).
- Patashnik M, Herman S, Groninger Jr, Barnet H, Kudo G, Koury B. 1982. Pacific Whiting, *Merluccius productus*: I. Abnormal Muscle Texture Caused by Myxosporidian-Induced Proteolysis. Marine Fisheries Review, Vol. 44(5):1-13.

- Perea A, Buitrón B, Mecklenburg E. 1998. Condición reproductiva y maduración temprana de la merluza, *Merluccius gayi peruanus*. Crucero BIC José Olaya Balandra 9806-07. Informe del Instituto del Mar del Perú 138:56-62.
- Poulin R, Mouritsen KN. 2006. Climate change, parasitism and the structure of intertidal ecosystem. Jour. Helminthol. 80:183-191.
- Ruggiero MA, Gordon DP, Orrell TM, Bailly N, Bourgoïn T, Brusca RC, Cavalier-Smith T, Guiry MD, Kirk PM. 2015. A Higher Level Classification of All Living Organisms. PLoS ONE 10(4):1-60. USA.
- Zeballos J, Blaskovic V. 2001. Identidad taxonómica y variación de la fauna acompañante de la merluza. In: La Merluza Peruana (*Merluccius gayi peruanus*), Biología y Pesquería. IMARPE. 120p.