

## Copépodos Harpacticoida asociados con crustáceos decápodos

Michel E. Hendrickx\* & Frank Fiers\*\*

### Resumen

#### **Copépodos Harpacticoida asociados con crustáceos decápodos.**

Una compilación de la información relacionada con las asociaciones entre los copépodos harpacticoides (Harpacticoida) y los crustáceos decápodos permite enlistar 40 especies de copépodos repartidas entre 20 géneros y nueve familias. Estas especies de copépodos han sido encontradas en cuatro especies de langostas pertenecientes a tres géneros (*Homarus*, *Astacus* y *Austropotamobius*), 30 especies de cangrejos ermitaños (*Diogenidae* y *Paguridae*) y 23 especies de cangrejos braquiuros (*Gecarcinidae*, *Sesarmidae*, *Majidae*, *Xanthidae*, *Pilumnidae*, *Cheiragonidae*, *Mictryidae*). La información disponible previamente indicaba la presencia de este tipo de harpacticoides en el Indo-Pacífico y en el Atlántico, pero no en el Pacífico este. Sin embargo, material revisado recientemente permite señalar la presencia de dos especies del género *Robustunguis* en las aguas del Pacífico mexicano. Los copépodos señalados como asociados de crustáceos decápodos presentan una morfología variable, muy parecida a aquella de las formas libres, aunque en algunos casos se presentan pequeñas adaptaciones a su particular modo de vida (e.g., depresión dorso-ventral, apéndices o estructuras prensiles). Junto con los adultos

### Abstract

#### **Harpacticoid copepods associated with decapod crustaceans.**

A compilation of the information available on associations between harpacticoid copepods (Harpacticoida) and decapod crustaceans indicates that there are 40 species of copepods belonging to 20 genera and nine families involved in this type of association. These species have been found on four species of lobster (*Homarus*, *Astacus* and *Austropotamobius*), 30 species of hermit-crabs (*Diogenidae* and *Paguridae*) and 23 species of brachyuran crabs (*Gecarcinidae*, *Sesarmidae*, *Majidae*, *Xanthidae*, *Pilumnidae*, *Cheiragonidae*, *Mictryidae*). The information available indicated the presence of this type of harpacticoid in the Indo-Pacific and in the Atlantic, but there were no records for the East Pacific. However, recent observations in the field led to the discovery of two species of the genus *Robustunguis* in the Mexican Pacific. The copepods found in association with decapod crustaceans feature a variable morphology, very similar to what is found in free-living forms, although in some cases small adaptations to their peculiar behaviour are observed (e.g., dorso-ventral depression, prehensile appendages or structures). Together with adults

### Résumé

#### **Harpacticoida copépodes associés aux crustacés décapodes.**

Une compilation de l'information traitant les associations entre les copépodes harpacticoides (Harpacticoida) et les crustacés décapodes permet d'établir une liste de 40 espèces de copépodes repartis entre 20 genres et neuf familles. Ces espèces de copépodes ont été obtenues sur quatre espèces de langoustes (*Homarus*, *Astacus* et *Austropotamobius*), 30 espèces de bernard l'ermite (*Diogenidae* y *Paguridae*) et 23 espèces de crabes brachyours (*Gecarcinidae*, *Sesarmidae*, *Majidae*, *Xanthidae*, *Pilumnidae*, *Cheiragonidae*, *Mictryidae*). L'information disponible avant cette compilation indiquait la présence de ce type d'harpacticoides dans l'Indo-Pacifique et dans l'Atlantique, mais pas dans le Pacifique est. Cependant, du matériel obtenu récemment permet de signaler la présence de deux espèces du genre *Robustunguis* dans les eaux du Pacifique mexicain. Les copépodes signalés comme étant associés avec des crustacés décapodes présentent une morphologie variable, très proche de celle des formes de vie libre, bien que dans certains cas il y a de petites adaptations à leur mode de vie particulier (e.g., dépression dorso-ventrale, appendices ou structures préhensiles). En même temps que

\* Unidad Académica Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, PO Box 811, Mazatlán, 82000, Sinaloa, México.

e-mail: michel@ola.icmyl.unam.mx (corresponding author)

\*\* Department of Recent Invertebrates, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Rue Vautier 29, Brussels, B-1000, Belgium.

e-mail: frank.fiers@naturalsciences.be

(generalmente machos, hembras y hembras ovadas), las poblaciones de copépodos encontradas en asociación con los decápodos incluyen a veces estadios copepoditos o nauplii, lo que indica una probable asociación obligada desde muy temprano en el ciclo reproductivo, aunque hay muy pocas observaciones directas al respecto.

(usually males, females and ovigerous females), copepod populations associated with decapod sometimes also include copepodites or nauplius stages, thus indicating that there is an early obligate association during the reproductive cycle, although direct observations are very few.

les adultes (généralement des mâles, femelles et femelles ovigères), les populations de copépodes trouvées en association avec les décapodes comprennent parfois des stades copepodites ou nauplii, ce qui indique que cette association est obligatoire très tôt dans le cycle de vie des copépodes. Cependant, il y a très peu d'observations directes a ce sujet.

**Palabras clave:** Copépodos, Harpacticoida, compilación, asociación, langostas, cangrejos ermitaños y braquiuros.

**Key words:** Copepods, Harpacticoida, compilation, association, lobsters, hermit and brachyuran crab.

**Mots clefs:** copépodos, Harpacticoida, compilation, association, homards, bernards-l' ermite et brachyura.

## Introducción

Los copépodos representan uno de los grupos de mayor importancia ecológica en el ambiente marino. Extremadamente diversificados en el ámbito pelágico, pueden constituir hasta el 90% de la biomasa zooplanctónica en ciertas regiones y épocas del año (Raymont 1963, Campos-Hernández & Suárez Morales 1994). En la red trófica pelágica, además de ser consumidores del fitoplancton, sirven de intermediario entre éste (producción primaria) y los niveles tróficos más elevados, ya que son un elemento muy importante en la dieta de muchas especies (*e.g.*, otros copépodos carnívoros, larvas y estadios adultos de invertebrados pelágicos, pequeños vertebrados) (Landry 1981, Greene 1988). Las especies pelágicas (holoplanctónicas) eclosionan a partir de huevos cargados por las hembras, pasan por seis estadios nauplii, seguidos generalmente de cinco fases copepoditos, todos pelágicos, antes de alcanzar su talla de madurez (adulto o copepodito 6). Debido a este modo de reproducción y de desarrollo, ofrecen a las especies carnívoras una amplia variedad de presas que van desde 0.02 mm (el primer estadio nauplius de especies pequeñas) hasta 1.8 cm en los adultos de las especies más grandes de Calanidae (Raymont 1963, Brusca & Brusca 1990, Mauchline 1998, Walter & Boxshall 2008).

Los copépodos pelágicos han sido recolectados y estudiados de manera intensiva desde el principio del siglo XIX. Basándose en las grandes expediciones científicas de esta

época, investigadores tales como Dana (1847), Claus (1863), Brady (1880), Giesbrecht (1893) y Scott (1909), fueron a la base de nuestro conocimiento actual del grupo en este hábitat. En el caso de los copépodos bentónicos, el interés en estudiarlos de manera sistemática se manifestó más tarde, en gran parte debido al hecho que los muestreos a nivel del bentos se realizaban inicialmente con artes de pesca muy grandes y poco selectivas que solo permitían la recolección de organismos de tamaño superior a un centímetro. El uso de mallas más finas para filtrar el sedimento recolectado por instrumentos de penetración (*i.e.*, dragas y nucleadores) y la curiosidad del investigador permitieron rápidamente detectar la presencia de una rica fauna bentónica.

Al igual que otros grupos de organismos que forman parte de la meiofauna, las especies de copépodos que viven en el ámbito bentónico ya no dependen del ambiente pelágico para su desarrollo o su vida como adulto. A consecuencia, han disminuido fuertemente su capacidad natatoria y han desarrollado un proceso de especialización para una alimentación a nivel del sedimento (Hicks & Coull 1983). Curiosamente, entre los biólogos marinos esta asociación de los copépodos con el bentos es mucho menos conocida que la que mantienen con la columna del agua. Sin embargo, las comunidades de copépodos bentónicos se encuentran en virtualmente todos los niveles batimétricos, desde el litoral hasta el piso batial.

A grandes rasgos los copépodos bentónicos pueden dividirse en dos grandes grupos: aquellas especies asociadas con el sustrato (*e.g.*, fondos arenosos o lodosos, grava conchífera, detritus) y aquellas que se encuentran asociadas de manera permanente o durante la mayor parte de su vida con organismos de vida bentónica (*e.g.*, algas, esponjas, corales, ascidias, poliquetos, moluscos, crustáceos, equinodermos) (Boxshall & Halsey 2004). El primer grupo forma parte de la meiofauna, un término que se refiere al tamaño diminuto de los organismos que la conforman (>63 µm, de talla mayor que la microfauna, pero <500 µm, o sea menor que la macrofauna). Estas especies pueden vivir dentro del sedimento (entre los “granos” de sedimento, llamado el ambiente intersticial) o bien vivir apoyados directamente a la superficie del sedimento, y no presentan una relación obligada (y permanente por lo menos en su estado adulto) con algún organismo bentónico. La meiofauna ha sido relativamente bien estudiada en aguas templadas, en particular en los mares europeos y en el Atlántico oeste (véase Huys *et al.* 1996, Gotto 2004, Walter & Boxshall, 2008). Por el contrario, en regiones tropicales o subtropicales la meiofauna, por lo general, está menos conocida, salvo en algunas localidades. El caso de las costas de México no es la excepción y hasta la fecha, por ejemplo, se cuenta solo con pocos trabajos publicados sobre este tema para la totalidad del Pacífico mexicano (*e.g.*, Gómez & Hendrickx 1997, Gómez & Conroy-Dalton, 2002 ;Gómez, 2003; Gómez *et al.* 2004, Morales-Serna *et al.* 2006).

El segundo grupo de copépodos bentónicos presenta una relación íntima con alguna especie del bentos (flora o fauna), ya sea sesil o móvil, y se le aplica el término general de “fauna asociada” para subrayar este carácter de relación “huésped-inquilino” que poseen. Técnicamente, por su tamaño, estas especies también pertenecen a la “meiofauna”, pero este término es mejor aplicado a la pequeña fauna de los sedimentos. Básicamente, la obtención de copépodos asociados con otros invertebrados requiere de técnicas distintas (*e.g.*, lavado de tejidos con micro-spray, recuperación de líquidos internos con pipetas) y de mucha dedicación y observación.

## Parasitismo y asociación

Según Walter & Boxshall (2008), se estima que por lo menos una tercera parte de las especies de copépodos (4,224 según Ho 2001) está asociada, comensal o parásito, con invertebrados o vertebrados (principalmente peces). A pesar de eso, solamente el 10% de la comunidad internacional de copepodólogos estudian las especies con relaciones simbióticas (Ho 2001). En el caso de los copépodos asociados con invertebrados marinos, la separación entre el carácter “comensal” o “parásito” no es siempre evidente debido a la falta de informaciones que permiten definir con precisión la relación entre el huésped y los organismos asociados con éste (Boxshall & Halsey 2004). El parasitismo debe involucrar forzosamente una relación de dependencia estricta del inquilino hacia el huésped, a menudo relacionada con algún daño físico o con una modificación morfológica en el huésped (Kabata 1981).

Los grupos de copépodos que se han adaptado a un modo de vida estrictamente parásita presentan profundas modificaciones morfológicas que les permiten vivir en un estado totalmente dependiente del huésped que infectan (Gotto 2004). Es el caso de los Poecilostomatoida, los Siphonostomatoida, los Monstrilloida y - en mucho menor grado - del resto de los Cyclopoida (para mayor detalles sobre la afinidad entre los Poecilostomatoida y los Cyclopoida; véase Boxshall & Halsey 2004). El hecho que muchas de estas especies infectan peces (se estima entre 1600 y 1800 el número de especies de copépodos asociados con peces), la mayoría con importancia comercial, ha favorecido desde muy temprano en la historia de la investigación científica su recolección y su estudio. Sin embargo, el hecho que los copépodos parásitos de peces y de invertebrados forman dos grupos muy distintos, favoreció la eclosión de una disciplina dedicada específicamente a los parásitos y otros “asociados” de invertebrados (Kabata 2003).

Como lo subraya Gotto (2004), la asociación de copépodos con invertebrados marinos es generalmente motivada en primer término por el acceso a una fuente de alimentos. En el caso de organismos tales como las esponjas

o los bivalvos, la corriente generada trae al copépodo una fuente inagotable de partículas en suspensión, sin que haya necesidad para éste de buscar su fuente de alimentos en los propios tejidos del huésped. Similarmente, algunos copépodos aprovechan los detritus rechazados por su huésped para alimentarse (*e.g.*, en la cloaca de ascidias o de los gasterópodos) o el ingreso de alimento en la faringe y el tracto digestivo para proveerse de partículas nutritivas (*e.g.*, en ascidias, mejillones o equinodermos). En todos estos casos, nos encontramos con asociaciones (“partnership”) sin perjuicio para el huésped (véase Gotto 1979, 2004).

Sin embargo, en numerosos casos el copépodo aprovecha los tejidos del huésped (organismo a cuyas expensas vive el inquilino, el cual por lo tanto entra en la categoría de “parásito”) como fuente de alimento. Algunos huéspedes, por ejemplo, producen una abundante capa de moco (*e.g.*, Coelenterata) que puede ser usada directamente como alimento. Otros tejidos aprovechados por los copépodos consisten en filamentos branquiales, tegumentos, líquidos vitales (*e.g.*, la sangre, el líquido linfático) y huevos (*e.g.*, en cangrejos). Estas especies pueden ser calificadas de “parásitos” ya que causan un verdadero daño al huésped (Gotto 1979).

El grado de “asociación” entre un copépodo y su huésped puede variar enormemente. Las especies comensales muy a menudo se parecen prácticamente en todos los aspectos a especies de vida libre, y solamente la observación directa de su asociación con alguna otra especie de invertebrados (*i.e.*, su ecología y su comportamiento) permite atribuirle el calificativo de “comensal” o de “asociado”. Otras especies presentan modificaciones morfológicas (*e.g.*, discos de adhesión, garfios, cuerpo inflado o deprimido, modificaciones o simplificación de apéndices, pérdida de apéndices) que varían considerablemente según la parte del cuerpo del huésped que está siendo invadida (Gotto 1979, 1993, 2004).

En su extensa revisión de las asociaciones entre los copépodos y los invertebrados marinos, Gotto (1979) pone en evidencia la

dificultad de definir claramente cual es el tipo de “asociación” que puede existir entre los unos y los otros. En muchos casos, no existen observaciones directas de estas asociaciones y el material es obtenido mediante métodos relativamente primitivos (*i.e.*, filtración del material recolectado en la superficie del invertebrado o del contenido de las cavidades del cuerpo después de un lavado a chorros de agua). Por otro lado, se debe distinguir las “asociaciones” de copépodos que aprovechan solamente la existencia de una estructura construida por algunas especies de invertebrados (*e.g.*, galerías, tubos, bolas de sedimentos) de aquellas asociaciones donde existe realmente una interacción con el invertebrado (Hicks & Coull 1983).

La distinción entre los copépodos de vida libre que invaden ocasionalmente otros invertebrados y aquellos que pueden ser considerados dentro de una verdadera asociación con estos invertebrados es algo complicada. Como criterio básico, se considera el hecho que la especie es encontrada en el huésped no solamente en su estadio adulto, pero también en sus estadios copepoditos, y que se encuentra abundantemente en el huésped (Fiers 1992b). En efecto, eso indica que gran parte del ciclo de vida se desarrolla en asociación con el huésped y que no se trata de la presencia fortuita del organismo “asociado”.

Virtualmente todos los grupos de invertebrados marinos tienen algunas especies perteneciendo a los diversos grupos de copépodos asociadas con ellos o con su habitáculo: los Cyclopoida (*e.g.*, en ascidias y corales), los Harpacticoida (*e.g.*, en medusas, turbelarios, ascidias, crustáceos, moluscos, equinodermos, peces y mamíferos marinos), los Poecilostomatoida (*e.g.*, en esponjas, sipuncúlidos, corales, poliquetos, moluscos, crustáceos, equinodermos, salpas, peces) y los Siphonostomatidae (*e.g.*, en esponjas, antozoarios, nudibranquios, equinodermos, ascidias) (Gotto 1979, Vives & Shmeleva 2007). Según Boxshall & Halsey (2004), copépodos “simbiontes” han sido encontrados en Porifera (esponjas), Polychaeta, Mollusca (todos los grupos salvo los Scaphopoda),



Brachiopoda, Arthropoda (véase más adelante), Vestimentifera, Sipunculida, Echiura, Phoronida, Bryozoa, Nemertea, Platyhelminthes, Cnidaria y Echinodermata. Algunas obras básicas sobre este tema son los trabajos de Illg (1958) sobre los Notodelphyidae asociados con las ascidias y los corales, de Lützen (1964) sobre asociaciones con poliquetos en el Atlántico NE, de Dudley (1966) sobre la sistemática, el desarrollo y la ecología de copépodos simbióticos del Pacífico noroeste, de Bouligand (1966) sobre los copépodos asociados a antozoarios, de Humes & Stock (1973) sobre la familia Lichomolgidae y de Humes (1979, 1985) acerca de las asociaciones corales-copépodos.

### Los copépodos Harpacticoida

Los copépodos Harpacticoida están presentes tanto en agua dulce como en aguas salobres y marinas (Boxshall & Halsey 2004). La extensa monografía de los Harpacticoida del mundo publicada por Lang (1948) es todavía considerada como la base de los estudios acerca de este grupo de organismos. En este trabajo, se incluyen unas 1,200 especies. Sin embargo, Lang (1948) solo pudo enlistar siete especies con una relación demostrada con alguna especie de invertebrados. Estas peculiares relaciones con los invertebrados fueron estudiadas más detalladamente a partir de los años 50's, dando florecimiento a una especialidad cubierta por muchos investigadores (véase Gotto 1979). Simultáneamente, se mejoraron las técnicas de recolección y de separación de la meiofauna de los sedimentos (véase Higgins & Thiel 1988) y se incrementó de manera espectacular el número de especies de Harpacticoida asociadas con el sedimento al mismo tiempo que se descubrieron más ejemplos de relaciones obligadas entre algunas especies e invertebrados marinos (Wells 2007).

Al igual que los demás copépodos de vida bentónica, los Harpacticoida son organismos muy pequeños, generalmente de forma alargada y esbelta, aunque algunas especies son más bien de forma ovalada o fuertemente deprimido dorso-ventralmente (Hicks & Coull 1983). Los Copepoda Harpacticoida constituyen, en general, el segundo grupo

más abundante de la meiofauna después de los nematodos, aunque suelen ser dominantes en sedimentos con granos gruesos y en las algas con densidades de hasta 1,000,000 de individuos por metro cuadrado (Boxshall & Halsey 2004). La mayoría de los individuos de vida intersticial miden entre 0.2 y 1.0 mm de longitud total, por lo que se requiere de técnicas de separación muy precisas y no dañinas para extraerlos del sedimento (Higgins & Thiel 1988). El desarrollo post-embrionario de los Harpacticoida incluye por lo general seis nauplius y cinco copepoditos antes de llegar al estado adulto (a veces considerado como el estado copepodito 6), pero ninguna de estas fases es pelágica salvo en las pocas especies de Harpacticoida holoplanctónicas (Hicks & Coull 1983).

De acuerdo con la amplia compilación sobre la diversidad de los copépodos publicada por Boxshall & Halsey (2004), los Harpacticoida están divididos en 52 familias que contienen aproximadamente 3,640 especies. Eso representa casi la tercera parte de todas las especies de copépodos conocidas, unas 12,000 especies (Walter & Boxshall 2008). También es de notar el trabajo de Wells (2007), el cual enumera todas las especies de Harpacticoida conocidas, con claves de identificaciones y la descripción de los caracteres taxonómicos más importantes.

### Asociaciones de los Harpacticoida con Crustacea Decapoda

Al igual que en el caso de la mayoría de los copépodos parásitos o comensales, los copépodos harpacticoidos invaden el huésped en un estadio juvenil de vida libre (Gotto 2004), aunque en muchos casos se desconoce con exactitud el ciclo de desarrollo completo. En el caso particular de los crustáceos decápodos, la información disponible es muy limitada. Por lo general, se refiere a la descripción de las especies encontradas (con o sin los estadios copepoditos) y a algunos datos acerca de su abundancia y de los huéspedes. Raras veces se indican datos acerca del micro-hábitat que ocupan los copépodos, de su propagación de un huésped a otro, o de su dispersión dentro de un ecosistema dado.

En total se tiene registrados 40 especies de copépodos Harpacticoida asociados de manera obligatoria con una o varias especies de crustáceos decápodos. Comparativamente con el inicio del estudio de los copépodos pelágicos, el descubrimiento de copépodos harpacticoides asociados con decápodos es relativamente reciente. Si bien las especies encontradas en asociación con estos crustáceos pertenecían por lo general a familias o géneros de vida libre ya descritos anteriormente, es solamente en 1913 que se describió la primera asociación comprobada entre un Harpacticoida y un cangrejo, *Cancrincola jamaicensis* Wilson, 1913. La primera cita de una asociación de un harpacticoido con la superficie del caparazón de un cangrejo remonta a 1940 (Wilson 1913, Sewell 1940).

Por lo general, los investigadores que estudian los crustáceos decápodos no necesitan revisar los especímenes bajo una magnificación muy elevada. En general, una ampliación de entre 10x y 20x es suficiente para poder observar las características taxonómicas de las especies de cangrejos. A esta amplitud, los copépodos Harpacticoida no son discernibles. Por otro lado, algunas especies se han adaptado a una vida críptica, particularmente dentro de las cavidades branquiales que, por lo general, no son revisadas durante el proceso de identificación. Finalmente, es de pensar que la mayoría de los expertos en cangrejos quienes podrían detectar la presencia de algunos copépodos sobre el caparazón del cangrejo o dentro de su cavidad branquial, llegarían a la conclusión que la presencia de estos organismos es fortuita.

Dentro de los crustáceos decápodos existen actualmente registros de Harpacticoida asociados con las langostas de río y del mar, con cangrejos ermitaños y con cangrejos verdaderos (Boxshall & Halsey 2004, Wells 2007). En total, solamente 57 especies de crustáceos decápodos han sido identificadas como huésped confirmado de un Harpacticoida (Cuadro 1), recordándose que el término de "asociación" implica una verdadera relación permanente o predominante con el huésped de parte del inquilino.

## Asociación con Astacidea

A pesar de que los Astacidea constituyen un grupo extremadamente diversificado y con una evidente importancia comercial (Holthuis 1991), poco se sabe acerca de la presencia de copépodos harpacticoides asociados con estas especies y –hasta la fecha– solamente existen tres registros confirmados (Cuadro 1). Los registros correspondientes a *Attheyella pilosa* Chappuis, 1929, y a *A. carolinensis* Chappuis, 1932, ambas encontradas en especies de langostas (Astacidea) de agua dulce, son todavía insuficientes para asegurar el carácter exclusivo de la asociación y solo se encontraron especímenes adultos en las langostas (Bowman *et al.*, 1968).

\*\* Con 303 especies conocidas, los Ameiridae es una de las tres familias de Harpacticoida más diversificada, con representantes en aguas marinas hasta dulce. Han sido encontrados hasta 6,300 m de profundidad. Solamente en el género *Nitokra* se encuentran algunas especies asociadas con invertebrados (turbelaria –“flatworms”–, medusas, isópodos, decápodos) (Boxshall & Halsey 2004). *Nitokra divaricata* Chappuis, 1925 (Fig. 1 A, B), ha sido encontrado entre las branquias de *Astacus fluviatilis* Fabricius, 1775 (hoy reconocido como sinónimo junior de *Astacus astacus* Linnaeus, 1758), en el río Somes, en Rumania y posteriormente en toda Europa central. Lang (1948) cita como huésped adicional a *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 (ahora en el género *Pontastacus*) y Defaye (1996) a *Austropotamobius torentium* (Schrank, 1803).

La referencia original de Chappuis (1925) menciona dos especímenes de *N. divaricata* encontrados en un tubo que contenía un espécimen de “*Potamobius*” recolectado sobre una estalagmita en la cueva de Paros, Rumania. Un año más tarde, Chappuis (1926) se refirió a este material como *Astacus fluviatilis*. También hace referencia nuevamente al material citado por Chappuis (1925), indicando como huésped a *Astacus fluviatilis*. La referencia original a “*Potamobius*” se refería a un género que entro en la sinonimia de *Astacus*, posteriormente en desuso para “*fluviatilis*”.

**Cuadro 1.** Lista de los copépodos Harpacticoida que presentan por lo menos un registro de asociación con alguna(s) especie(s) de crustáceos decápodos (*i.e.*, camarones, langostas, cangrejos ermitaños y cangrejos verdaderos). Se siguió la secuencia taxonómica de Boxshall & Halsey (2004). Para cada especie de copépodo se indican los estadios descritos en la literatura (en la descripción original, salvo indicación contraria), la lista de huéspedes conocidos, la ubicación en el huésped (*e.g.*, caparazón, branquias) y la distribución geográfica conocida a la fecha.

Familia	Especies de copépodos	Estadios descritos	Huésped	Ubicación	Distribución geográfica (copépodos)
EN ASTACIDEA					
Ameiridae	<i>Nitokra divaricata</i> Chappuis, 1924	Adulto H	<i>Astacus fluviatilis</i> (= <i>A. astacus</i> ), <i>A. leptodactylus</i> (presentemente en <i>Pontastacus</i> ), <i>Austropotamobius</i> <i>torrentium</i> ("Crayfish")	Cavidad branquial	Europa central
Miraciidae	<i>Amphiascus ampullifer</i> Humes, 1953	Adultos M, H	<i>Homarus americanus</i>	Ver Nicholls 1957	Quebec, Canadá, y costa este de USA
	<i>Sacodiscus ovalis</i> (C.B. Wilson, 1944)	Adultos M, H, Adultos M, H, CI, CII, CIII, CIV, CV (Humes, 1960)	<i>Homarus americanus</i>		
EN ANOMURA					
Canuellidae	<i>Brianola elegans</i> Hammond, 1973	Adultos M, H	<i>Diogenes senex</i>	Dentro de la concha	Australia
	<i>Brianola pori</i> Hammond, 1973	Adultos M, H	<i>Diogenes senex</i>	Dentro de la concha	Australia
	<i>Brianola sydneyensis</i> Hammond, 1973	Adultos M, H	<i>Diogenes senex</i>	Dentro de la concha	Australia
	<i>Intersunaristes dardani</i> (Humes & Ho, 1969)	Adultos M, H	Cangrejos ermitaños. <i>Calcinus</i> <i>latens</i> , <i>Clibanarius virescens</i> , <i>Dardanus deformis</i> , <i>D. guttatus</i> , <i>D. lagopodes</i> , <i>D. megistos</i> , <i>D.</i> <i>scutellatus</i>	Dentro de la concha	
	<i>Sunaristes paguri</i> Hesse, 1867		Cangrejos ermitaños. <i>Clibanarius erythropus</i> , <i>Diogenes</i> <i>pugillator</i> , <i>Pagurus bernhardus</i> , <i>P.</i> <i>cuanensis</i>	Dentro de la concha	Europa del Oeste
	<i>Sunaristes tranteri</i> Hammond, 1973	Adultos M, H	Cangrejos ermitaños. <i>Calcinus</i> <i>gaimardi</i> , <i>C. latens</i> , <i>C. minutus</i> , <i>Dardanus guttatus</i> , <i>D. lagopodes</i> , <i>Diogenes senex</i> , <i>Trizopagurus</i> <i>strigatus</i>	Dentro de la concha	Indo-Pacífico
	<i>Sunaristes inaequalis</i> Humes & Ho, 1969	Adultos M, H	Cangrejos ermitaños. <i>Calcinus</i> <i>latens</i> , <i>Clibanarius carnifex</i> , <i>C.</i> <i>virescens</i> , <i>Dardanus megistos</i> , <i>D.</i> <i>scutellatus</i>	Dentro de la concha	Indo-Pacífico
<i>Sunaristes japonicus</i> Ho, 1986	Adultos M, H	Cangrejos ermitaños. <i>Pagurus</i> <i>geminus</i> , <i>P. similis</i> , <i>P. japonicus</i> , <i>Clibanarius bimaculatus</i>	Dentro de la concha	Japón	
Porcellidiidae	<i>Porcellidium</i> <i>brevicaudatum</i> Thompson & A. Scott, 1903	Adulto H. Adultos M, H (Humes & Ho, 1969b)	Cangrejos ermitaños. <i>Dardanus</i> <i>megistos</i> , <i>D. guttatus</i> , <i>D. lagopodes</i> , <i>D. deformis</i> , <i>D. scutellatus</i> , <i>Clibanarius virescens</i> , <i>Calcinus</i> <i>latens</i> , <i>Pagurus</i> sp.	Dentro de la concha	Océano Indico W, Molucas, Nueva Caledonia
	<i>Porcellidium tapui</i> Hicks & Weber, 1983	Adultos M, H	<i>Paguristes barbatus</i> , <i>P.</i> <i>pilosus</i> , ? <i>P. setosus</i> , <i>Pagurus novizealandiae</i> , <i>P.</i> <i>traversi</i> , <i>P. rubricatus</i> , <i>P.</i> <i>spinulimanus</i> , <i>Pylopagurus</i> <i>stewarti</i> , <i>Australeremus cooki</i> , <i>Lophopagurus thompsoni</i>	Dentro de la concha	Nueva Zelandia
	<i>Porcellidium paguri</i> Ho, 1986	Adultos M, H	<i>Pagurus geminus</i> , <i>P. japonicus</i> , <i>Clibanarius bimaculatus</i>	Dentro de la concha	Japón
Tisbidae	<i>Paraidya occulta</i> Humes & Ho, 1969	Adultos M, H	Cangrejos ermitaños. <i>Dardanus</i> <i>megistos</i> , <i>D. guttatus</i>		

Cuadro 1. Continuación...

Familia	Especies de copépodos	Estadios descritos	Huésped	Ubicación	Distribución geográfica (copépodos)
EN BRACHYURA					
Laophontidae	<i>Carcinocaris serrichelata</i> Cottarelli, Bruno & Rebera, 2006	Adultos M, H	Xanthidae	Caparazón	Filipinas
	<i>Hemilaophonte janinae</i> Jakubisiak, 1932	Adultos M, H. Adultos M, H (Fiers, 1992)	Cangrejo araña. <i>Maja squinado</i>	Cavidad branquial	Atlántico NE
	<i>Laophonte commensalis</i> Raibaux, 1961	Adultos M, H	Cangrejos xantidos. <i>Xantho floridus</i> , <i>X. pilipes</i> , <i>X. rivulosus</i>	Sobre el caparazón	Mediterráneo, Francia (Atlántico E)
	<i>Loureiophonte majacola</i> Fiers, 1993	Adultos M, H	Cangrejo araña. <i>Maja squinado</i>	Sobre el caparazón	Islas Canarias (Atlántico E)
	<i>Mictyricola typica</i> Nicholls, 1957	Adultos M, H	<i>Mictyris platycheles</i>	Porción ventral del torax y base de los maxilípedos	Tasmania
	<i>Mictyricola proxima</i> Nicholls, 1957	Adultos M, H	<i>Mictyris longicarpus</i>	Porción ventral del torax y base de los maxilípedos	Australia, Queensland
	<i>Paralaophonte majae</i> Petkovski, 1964	Adultos M, H	Cangrejo araña. <i>Maja squinado</i>	Cavidad branquial	Mediterráneo
	<i>Paralaophonte ormieresi</i> Raibaut, 1968	Adultos M, H	Cangrejo araña. <i>Maja squinado</i>	Cavidad branquial	Mediterráneo
	<i>Paralaophonte royi</i> (Jakubisiak, 1932)	Adulto H	Cangrejo araña. <i>Maja squinado</i>	Cavidad branquial	Francia, Ghana (Atlántico E)
	<i>Robustunguis unguatus</i> Fiers, 1992	Adultos M, H	Cangrejo peludo. <i>Pilumnus sayi</i>	Sobre el caparazón	Florida, México (Atlántico Central W)
	<i>Robustunguis minor</i> Fiers, 1992	Adulto H	Cangrejo peludo. (?) <i>Pilumnus</i> sp.	Sobre el caparazón	Kenia (océano Índico)
	<i>Robustunguis</i> sp. 1		<i>Pilumnus townsendi</i>	Sobre el caparazón	Pacífico mexicano
	<i>Robustunguis</i> sp. 2		<i>Daira americana</i>	Sobre el caparazón	Pacífico mexicano
	<i>Xanthilaophonte trispinosa</i> (Sewell, 1940)	Adultos M, H, CI, CII, CIII, CIV, CV (Fiers, 1991)	Cangrejo peludo. <i>Pilumnus</i> sp. Cangrejo soldado, <i>Myctiris</i> sp. Xanthidae	Sobre el caparazón	Océano Índico, Pacífico tropical W, Filipinas
	<i>Xanthilaophonte carcinicola</i> Fiers, 1991	Adultos M, H	Cangrejo peludo. <i>Pilumnus vespertilio</i>	Sobre el caparazón	Indonesia
Miraciidae	<i>Amphiascus elongatus</i> Ito, 1972	Adultos M, H, CV	<i>Telmessus cheiragonus</i>	Cavidad branquial	Japón
Cancrincolidae	<i>Cancrincola jamaicensis</i> Wilson, 1913	Adultos M, H, CI, CII, CIII, CIV, CV (Fiers, 1990)	Cangrejo terrestre. <i>Cardisoma guanhumi</i> , <i>C. armatum</i>	Cavidad branquial	Caribe, Florida, Brasil, Atlántico E
	<i>Cancrincola longiseta</i> Humes, 1957	Adultos M, H, CI, CII, CIII, CIV, CV (Fiers, 1990)	Cangrejos de mangles. <i>Goniopsis cruentata</i> , <i>Sarmatium curvatum</i> , <i>Sesarma huzardi</i>	Cavidad branquial	Costa central del Atlántico de Africa, Atlántico SW
	<i>Cancrincola abbreviata</i> Humes, 1957	Adultos M, H	Cangrejos de mangles. <i>Sesarma huzardi</i> , <i>S. angolese</i> , <i>Sarmatium curvatum</i>	Cavidad branquial	Costa central del Atlántico de Africa
	<i>Cancrincola plumipes</i> Humes, 1941		Cangrejos de mangles. <i>Sesarma cinereum</i> , <i>S. reticulatum</i>	Cavidad branquial	USA, costa del Atlántico



Cuadro 1. Continuación...

Familia	Especies de copéodos	Estadios descritos	Huésped	Ubicación	Distribución geográfica (copéodos)
Canthocamptidae	<i>Antillesia cardisomae</i> Humes, 1958	Adultos M, H. Adultos M, H. CIII, CIV, CV (Fiers, 1990)	Cangrejo terrestre. <i>Cardisoma</i> <i>guanhumii</i>	Cavidad branquial	Florida hasta Venezuela
	<i>Abscondicolla humesi</i> Fiers, 1990	Adultos M, H, CI, CII, CIII, CIV, CV (Fiers, 1990)	Cangrejos terrestres. <i>Cardisoma</i> <i>hirtipes</i> , <i>C. rotundum</i>	Cavidad branquial	Papua-Nueva Guinea (norte)
	<i>Pholesticus wilsoni</i> (Pearse, 1930)	Adultos M, H. Adultos M, H (Humes, 1947)	Cangrejos de mangles. <i>Sesarma</i> <i>haemotocheir</i> , <i>S. pictum</i>	Cavidad branquial	Japón
	<i>Pholesticus orientalis</i> Humes, 1947	Adultos M, H (Humes, 1947)	Cangrejos de mangles. <i>Sesarma</i> sp.	Cavidad branquial	Borneo
	<i>Pholesticus rectiseta</i> Humes, 1956	Adultos M, H, CV	Cangrejos de mangles. <i>Sesarma</i> sp.	Cavidad branquial	Madagascar

La descripción original de *N. divaricata* es muy somera y no incluye una figura de un individuo completo. Sin embargo, fue redescrita por Defaye (1996) (véase Fig. 1, A, B).

\*\* La familia Miraciidae, que contienen los *Diosaccidae sensu* Lang (1948), comprende en total 364 especies, en su mayoría bentónicas en sedimentos marinos o (raramente) en agua dulce. Algunas especies son de hábitat pelágico. Una sola especie, *Amphiascus ampullifer* Humes, 1953 (Fig. 1 C, D), ha sido encontrada entre las branquias de la langosta americana, *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837.

\*\* Los Tisbidae contienen 143 especies. La mayoría vive sobre la superficie del sedimento y en algas. Una especie es conocida como parásito de peces, y otras están asociadas con moluscos y con crustáceos. *Unicalteutha ovalis* C.B. Wilson, 1944, fue descubierta en la parte externa del caparazón de *Homarus americanus* en Newfoundland, Canadá. Posteriormente, esta especie de Harpacticoida (Fig. 1 G, H) fue asignada al género *Sacodiscus* por Humes (1960), quien redescubrió la especie (copepoditos I a V y adultos de ambos sexos; hembras con aprox. 20 huevos) basándose en una abundante serie de especímenes obtenidos a partir de unas 200 langostas adquiridas en el comercio. Desafortunadamente, en este caso el material que sirvió a la redesccripción fue recolectado en el agua que sirvió para matar a las langostas y no se pudo contar con más información acerca de su ubicación en los

huéspedes. Según Humes (1960), se encontraron también algunos nauplius pero no se pudo asignarlos con seguridad a *Sacodiscus ovalis*.

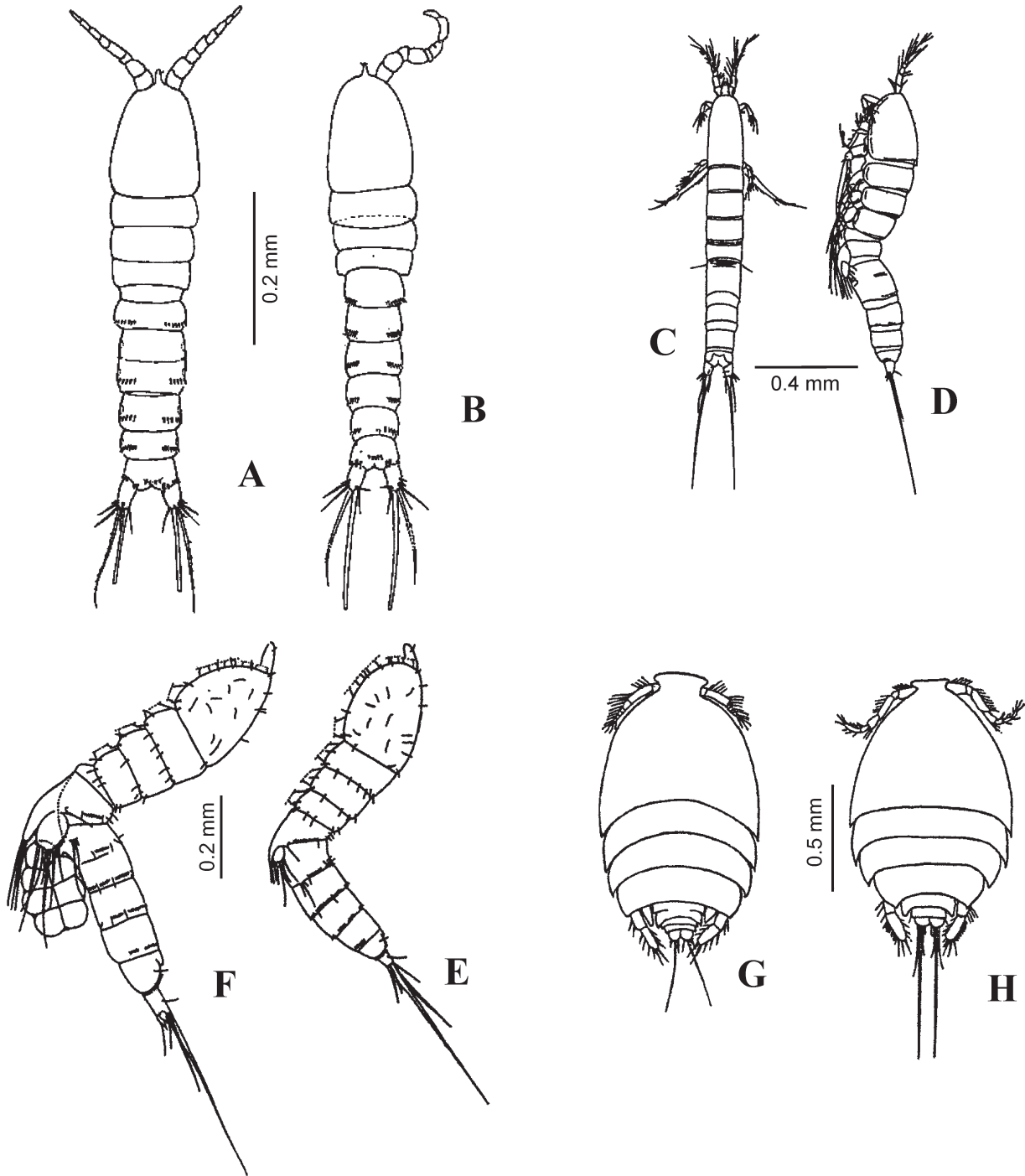
#### Asociación con cangrejos anomuros. Paguridae, Diogenidae

Los Harpacticoida se encuentran también asociados con los cangrejos ermitaños (Paguridae y Diogenidae) aunque, hasta donde se sabe, la mayoría de las 12 especies reconocidas viven dentro de la concha del cangrejo, pero parecen mantener con ésta una relación obligada. La primera especie descrita dentro de esta asociación fue *Sunaristes paguri* Hesse, 1867, encontrada en *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758) que se distribuye en el Atlántico este (Humes & Ho 1969a). Posteriormente, esta misma especie de copéodo fue registrada en otros cangrejos ermitaños. Otras especies asociadas con Diogenidae o Paguridae fueron descubiertas pero prácticamente no se tiene datos ecológicos, biológicos o de comportamiento acerca de estas especies de copéodos (véase Humes & Ho 1969b, Humes 1971, 1972, Boxshall & Halsey 2004). Tampoco queda esclarecido si las conchas vacías que usan los ermitaños son también ocupadas por los copéodos o si la presencia del cangrejo es una condición obligatoria para su colonización.

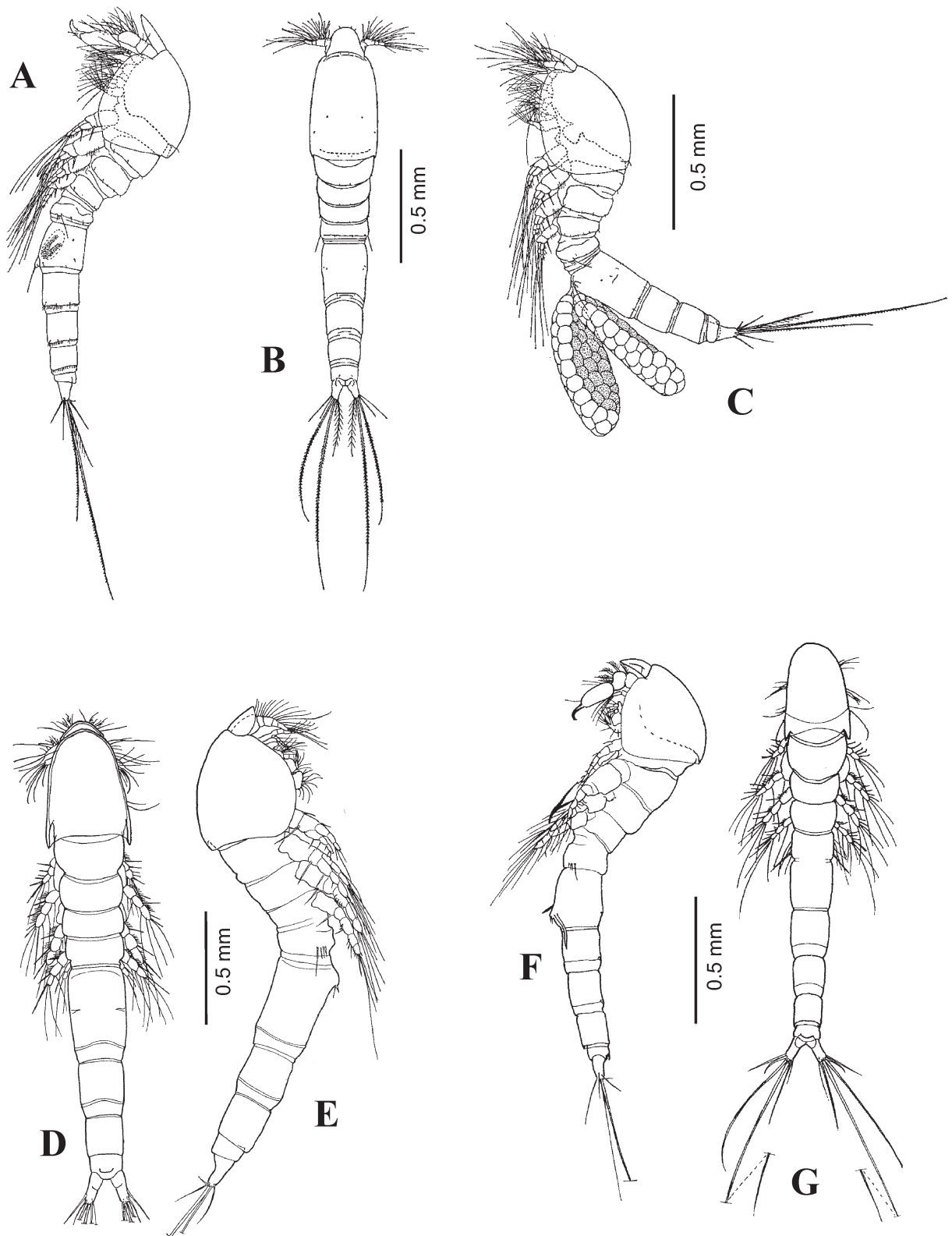
\*\* La familia Canuellidae (48 especies en total) comprende especies de vida libre (epibentónicos, intersticiales) distribuidas desde la zona intermareal hasta 2,000 m de profundidad (Boxshall & Halsey 2004). Además de

dos especies asociadas con un erizo irregular de aguas profundas o con un anfípodo tubícola, incluye ocho especies asociadas con una o más de una especies de cangrejos ermitaños

(Cuadro 1). El género *Sunaristes* (cuatro especies) y una especie de *Intersunaristes*, *I. dardani* (Humes & Ho 1969a), viven dentro de la concha de los gasterópodos usada por los



**Figura 1.** A-B. *Nitokra divaricata* Chappuis, 1925, hembra, vista dorsal (A) y macho, vista dorsal (B). C, D. *Amphiascus ampullifer* Humes, 1953, macho (C) y hembra (D), vista lateral, apéndices no representados. E, F. *Amphiascus elongatus* Itô, 1972, hembra, vistas dorsal (E) y lateral (F). G, H. *Sacodiscus ovalis* (C.B. Wilson, 1944), hembra (G) y macho (H), vista dorsal. A, B, reproducidos de Defaye, 1996; C, D, de Humes (1953); E, F, de Itô, 1972; G, H, de Wilson (1944).

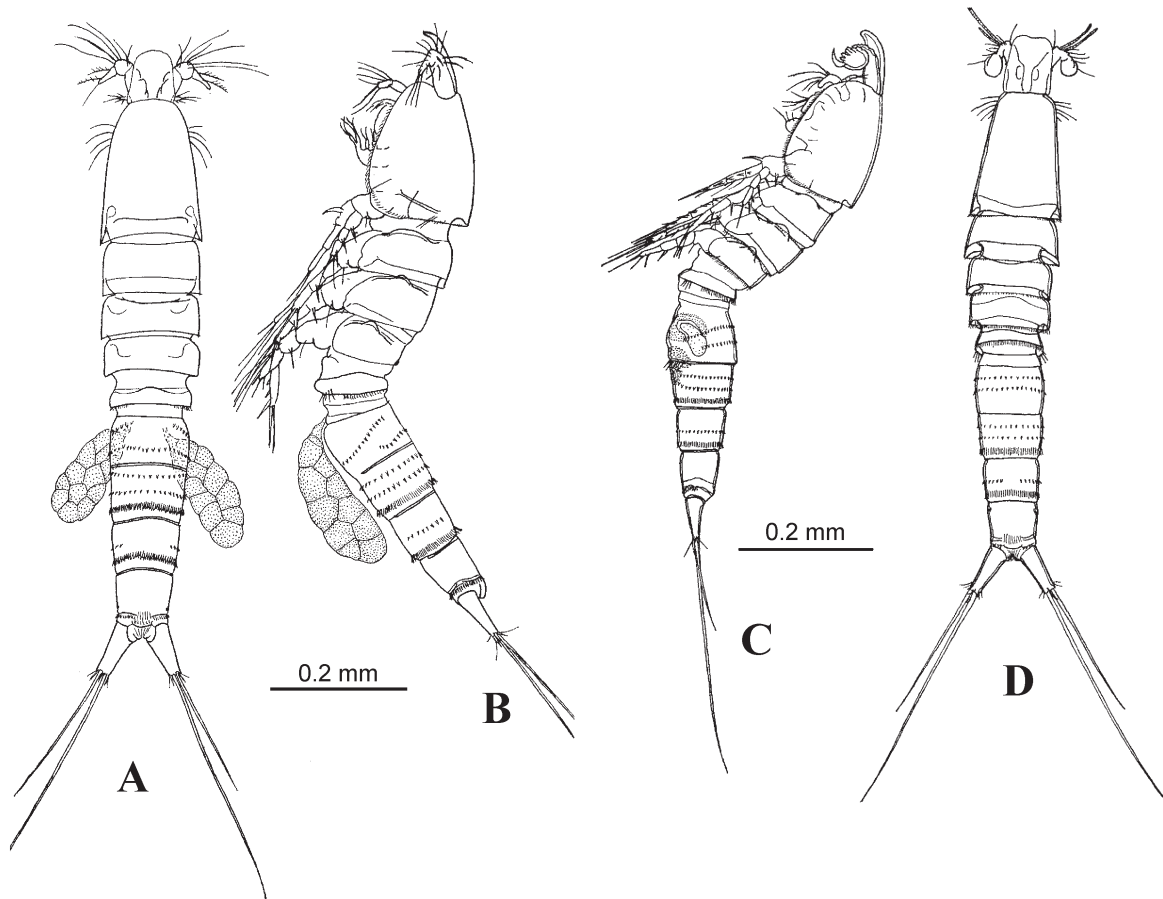


**Figura 2.** A-C. *Intersunaristes dardani* (Humes & Ho, 1969), hembra, vistas dorsal (A) y lateral (B), y macho, vista lateral (C). D-G. *Sunaristes tranteri* Hamond, 1973, hembra, vistas dorsal (D) y lateral (E), macho, vistas dorsal (F) y lateral (G). A-C, reproducido de Humes & Ho (1969a); D-G, de Hamond (1973).

ermitaños y parecen ser asociados obligados (Ho 1988). Han sido encontradas en no menos de 20 especies de cangrejos ermitaños (Cuadro 1) y no poseen una relación específica estricta con el huésped, pues algunas especies han sido encontradas hasta en siete especies de cangrejos ermitaños. Por otro lado, de las 24 especies de ermitaños, una tiene hasta tres especies de copépodos asociados y cinco hasta dos (Huys 1995), lo cual demuestra una baja relación de especificidad huéspedes-inquilinos. En ningún caso se tiene información precisa acerca del lugar donde se refugian los copépodos en la concha que carga el cangrejo ni acerca de su permanencia (*i.e.*, ciclo reproductivo, duración) dentro de esta concha.

El género *Brianola* contiene solamente siete especies (Boxshall & Halsey 2004). Tres de estas fueron descritas por Hammond (1973): *B. elegans* Hammond, 1973 (Fig. 3 A-D), *B. pori* Hammond, 1973 y *B. sydneyensis* Hammond,

1973, todas recolectadas en especímenes de *Diogenes senex* en las cercanías de Sydney, Australia. Según Hammond (1973), 1,000 ejemplares de *D. senex* fueron examinados y se encontraron 27 especímenes de *B. elegans*, 94 de *B. pori* y 126 de *B. sydneyensis*, además de *Sunaristes tranteri* (véase infra). Hammond (1973) indica que la presencia de estas especies en *D. senex* era "simultánea"; sin embargo, los datos que presenta no permiten concluir que las especies de *Brianola* recolectadas eran simpátricas, pues los cangrejos ermitaños fueron fijados y lavados en conjunto. *Brianola stebleri* Monard, 1926, fue observada dentro de la concha de *Pagurus bernhardus* en el área de Roscoff, Francia (F. Fiers observ. pers.). El género *Brianola* no es citado como "asociado" de cangrejos ermitaños por Boxshall & Hasley (2004). Las hembras cargan aproximadamente 100 (*B. sydneyensis*) o 50 (*B. elegans*) huevos (extrapolado a partir de ilustraciones).



**Figura 3.** *Brianola elegans* Hammond, 1973, hembra, vistas dorsal (A) y lateral (B), macho, vista lateral (C) y dorsal (D). A-D, reproducidos de Hammond (1973).



*Intersunaristes dardani* (Humes & Ho 1969a) (Fig. 2 A-C) fue descrita originalmente en el género *Sunaristes* y asignada posteriormente a *Intersunaristes* Huys, 1995, que contiene solamente dos especies. La segunda especie, *I. curticaudatus* (Thompson & Scott, 1903), fue obtenida después de lavar una muestra de invertebrados, por lo que no se ha podido asignarle un posible huésped y su estatuto como especie "asociada" a algún invertebrado permanece incierto. Humes & Ho (1969a) no proporcionan el número de huevos cargados por las hembras de *I. dardani*, pero según la ilustración original hay por lo menos 130-150. No hay información sobre el lugar preciso donde podrían alojarse los copépodos en la concha. El material recolectado por Humes & Ho (1969a) corresponde, en promedio a 1,7 copépodo por concha de cangrejo (seis especies) en conchas perteneciendo a 10 géneros de gasterópodos (i.e., *Murex*, *Cassis*, *Fasciolaria*, *Tonna*, *Turbo*, *Bursa*, *Lambis*, *Cypraea*, *Trochus* y *Cerithium*). Humes (1971) señala la presencia de *I. dardani* en cinco especies de cangrejos ermitaños capturados en el atolón Eniwetok, incluyendo el primer registro en *Dardanus scutellatus* (H. Milne Edwards, 1848). En promedio, el número de especímenes de copépodos (y copepoditos) recolectados por huésped fue muy bajo (0.9), lo cual indica una baja incidencia en este tipo de asociación y eso a pesar de que no existe mucha especificidad en la relación inquilino-huésped. Tampoco el tipo de concha utilizado por parte de los cangrejos parece ser un factor limitativo, pues en este caso Humes (1971) encontró especímenes de *I. dardani* en conchas perteneciendo a cinco géneros de gasterópodos (i.e., *Conus*, *Cerithium*, *Cypraea*, *Strombus* y *Terebra*).

*Sunaristes inaequalis* Humes & Ho, 1969. Humes & Ho (1969a) no dan información acerca del número de huevos cargados por las hembras (por lo menos 150 de acuerdo con la ilustración incluida en la descripción) y no hay indicación acerca del lugar donde se refugian los copépodos. La descripción original corresponde a una pequeña serie de especímenes, recolectados en un número no bien definido de cangrejos ermitaños, con una incidencia variable de entre 0.3 hasta 12 copépodos por cangrejo (Humes & Ho 1969a).

En el caso de *Sunaristes japonicus* Ho, 1986, conocido solamente de Japón, tampoco se cuenta con información precisa acerca del micro-hábitat de esta especie, obtenida mediante el lavado de conchas. Las hembras cargan por lo menos 60-100 huevos (extrapolado de una ilustración).

*Sunaristes paguri* Hesse, 1867. Descrita originalmente como inquilina de *Pagurus bernhardus*, ha sido encontrada posteriormente en tres huéspedes adicionales (Cuadro 1) y citada para el océano Índico y para Papua-Nueva Guinea. Sin embargo, se considera que los registros fuera del Atlántico NW, el Mediterráneo y el mar Negro son dudosos y requieren ser confirmados (véase Humes & Ho 1969a).

*Sunaristes tranteri* Hamond, 1973 (Fig. 2 D-G), fue recolectada originalmente en *Diogenes senex* Heller, 1865. Según Hamond (1973), se encontraron 55 especímenes del copépodo (incluyendo algunos copepoditos) en 1,200 ejemplares de *D. senex* revisados (incidencia media de solo 0.05). Además, en el lavado de las conchas se encontraron especies de copépodos de otras familias así como otros pequeños invertebrados.

\*\* La familia Porcellidiidae comprende 57 especies, la mayoría (*Porcellidium* spp.) encontradas en algas en la zona de rompientes. Sus mandíbulas y el primer par de pereiópodos presentan una adaptación en forma de ventosa. Una especie está asociada con un erizo de mar y otras tres con cangrejos ermitaños de las familias Diogenidae y Paguridae (Cuadro 1) en el Indo-Pacífico (Hicks & Webber 1983, Ho 1986). Nuevamente, no se cuenta con información precisa acerca del lugar donde se refugian los copépodos en la concha que carga el cangrejo ni acerca de su permanencia dentro de esta concha. Sin embargo, algunos autores (Humes & Ho 1969b) consideran que la frecuencia de aparición del copépodo en el lavado de conchas y el número de especímenes encontrados son suficientes para indicar una relación permanente con el habitáculo. Las especies de *Porcellidium* asociadas con las cangrejos ermitaños presentan un caparazón fuertemente deprimido dorso-ventralmente

(Fig. 4 A), lo que le facilita ciertamente su adhesión a las conchas. A primera vista, pueden confundirse con algunos isópodos, pero de tamaño mucho más pequeño. La adhesión de las especies de *Porcellidium* asociadas con algas está facilitada por la presencia de una ventosa ventral, resultado de la modificación de los palpos mandibulares y del primer par de pereiópodos (Boxshall & Halsey 2004). Una modificación similar (apéndices formando una copa) existe en las especies asociadas con los cangrejos ermitaños (Ho 1986) pero no existen observaciones directas acerca de su uso o funcionamiento.

De acuerdo con Humes & Ho (1969b), *Porcellidium brevicaudatum* Humes & Ho, 1969 (Fig. 4 A) presenta un alto nivel de incidencia en su relación asociativa con los cangrejos ermitaños, con, en promedio, 15 inquilinos por cangrejo (max. de 173 copépodos y copepoditos en un solo huésped). Tampoco existe una fuerte especificidad en la relación, pues el copépodo ha sido encontrado en ocho especies de cangrejos (Cuadro 1) refugiados en por lo menos siete géneros de gasterópodos (*i.e.*, *Tonna*, *Bursa*, *Murex*, *Lambis*, *Conus*, *Cypraea* y *Cassis*) (Humes & Ho 1969b). Hembras con 2-6 huevos.

La descripción de *Porcellidium paguri* Ho, 1986 fue basada en la recolección de aproximadamente 250 especímenes del copépodo después de lavar las conchas de más de 160 especímenes de tres especies de cangrejos ermitaños, lo cual indica una incidencia media muy baja del inquilino en las conchas (1.6). La hembra de esta especie carga entre 3 y 6 huevos (Ho 1986).

En el caso de *Porcellidium tapui* Hicks & Weber, 1983, se cita una notable riqueza de huéspedes (10 especies en cinco géneros) y una incidencia muy variable (mínimo uno, máximo 23 copépodos por huésped). Se encuentra desde la zona intermareal hasta 200 m de profundidad. Hicks & Weber (1983) indican la presencia de numerosos copepoditos en varias especies de huéspedes pero sin describirlos.

\*\* *Paraidya occulta* Humes & Ho, 1969 (Fig. 4 B), un miembro de la familia Tisbidae (véase supra) ha sido encontrada en los cangrejos ermitaños *Dardanus megistos* (Herbst,

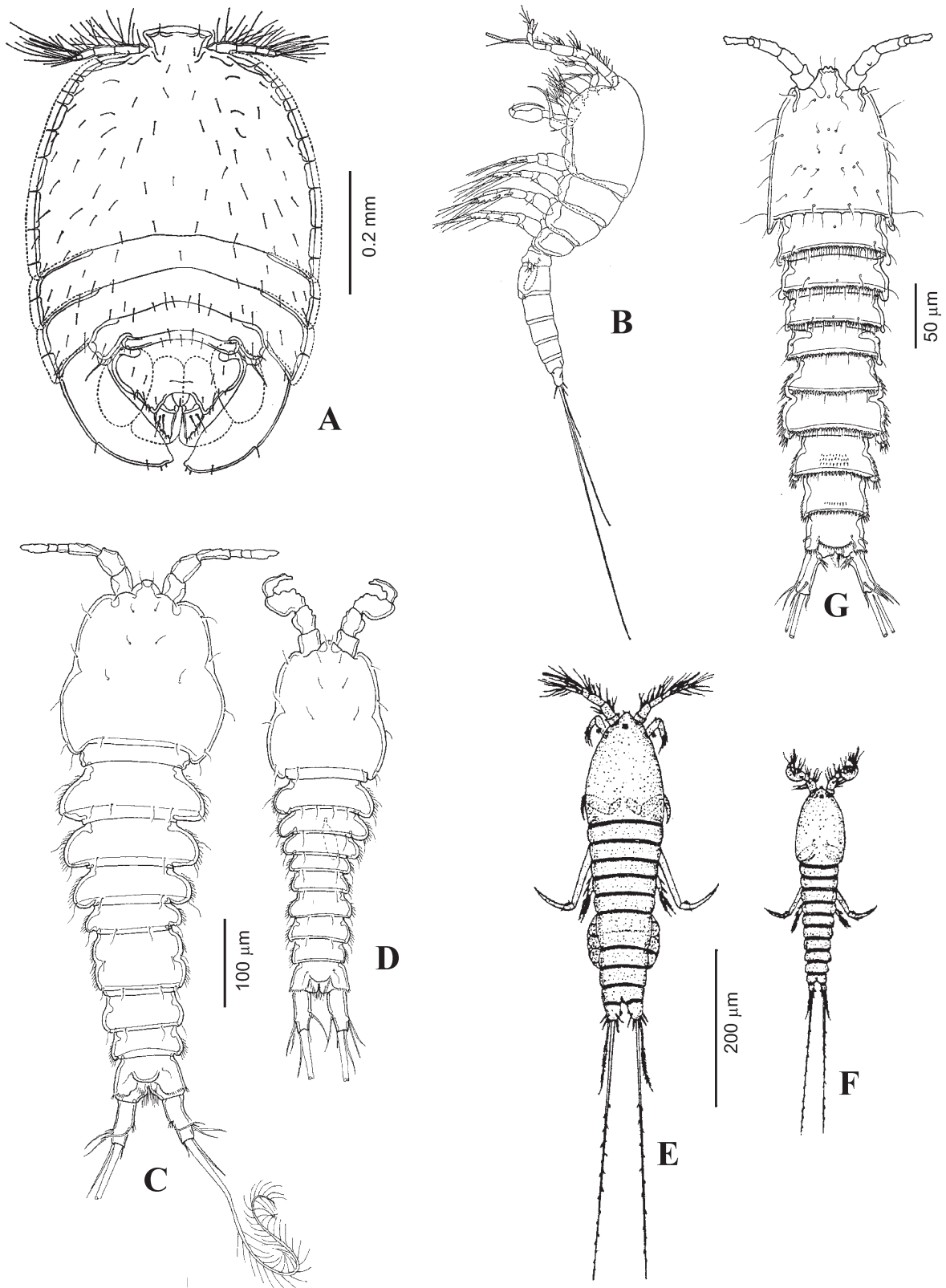
1804) y *D. guttatus* (Olivier, 1812) (Cuadro 1). Comparativamente con las especies del género *Porcellidium*, que ocupan un hábitat similar (*i.e.*, dentro de las conchas de los cangrejos ermitaños), *P. occulta* presenta una morfología general muy parecida a los copépodos de vida libre, con el cuerpo ciclopiforme, por lo que es de suponer que posee un comportamiento y un modo de vida distintos a aquel de los *Porcellidium* que presentan un cuerpo fuertemente aplanado dorso-ventralmente. Según Humes & Ho (1969b), *P. occulta* presenta una incidencia variable, desde 2 hasta 196 inquilinos en la concha de un solo cangrejo ermitaño (media de 15). Entre el material que sirvió para la descripción original, las hembras ovadas cargaban en general 3-4 huevos (algunos ejemplares con 1-2 huevos) (Humes & Ho 1969b).

### Asociación con cangrejos Brachyura

Actualmente se conocen 25 especies de Harpacticoida asociados de manera permanente con especies de Brachyura, perteneciente a las familias Camthocamptidae, Cancrincolidae, Laophontidae y Miraciidae (Cuadro 1). De estas 25 especies, dos son aún no descritas, siete fueron descritas antes de 1950, nueve antes de 1970 y siete posteriormente. Nueve especies fueron descritas para el Atlántico, nueve para el Indo-Pacífico oeste, tres para el Mediterráneo y dos para Australia-Tasmania (Cuadro 1). Estas 25 especies se dividen en tres grupos: 1) las especies que viven al exterior de los cangrejos, esencialmente en la superficie de caparazón céfalo-torácico (nueve especies); 2) las especies que viven en los apéndices bucales (dos especies); 3) las especies que viven dentro de las cavidades branquiales (14 especies) (Cuadro 1). Jakubisiak (1932) y posteriormente Gotto (2004) consideran también *Canuella perplexa* T. Scott, 1893, una especie cuya asociación con el cangrejo *Maja squinado* (Herbst, 1788) es considerada dudosa.

### Especies asociadas con el caparazón

\*\* Todas las especies de copépodos harpacticoides asociadas con el caparazón de los Brachyura pertenecen a la familia Laophontidae (263 especies conocidas). Esta familia comprende especies de vida libre,



**Figura 4.** A. *Porcellidium brevicaudatum* Humes & Ho, 1969, hembra, vista dorsal. B. *Paraidya occulta* Humes & Ho, 1969, hembra, vista lateral. C, D. *Hemilaophonte janinae* Jakubisiak, 1932, hembra (C) y macho (D), vista dorsal. E, F. *Laophonte commensalis* Raibaux, 1961, hembra (E) y macho (F), vista dorsal. G. *Loureirophonte majacola* Fiers, 1993, hembra, vista dorsal. A, reproducido de Humes & Ho (1969b); B, de Humes & Ho (1969b); C, D, de Fiers (1992a). E, F, de Raibaux (1961); G, de Fiers (1993).



muchas veces asociadas con algas, comunes en la zona intermareal y en la plataforma continental y registradas hasta 2,765m de profundidad. Han sido encontrados también en aguas salobres. Típicamente presentes en el hábitat intersticial, han sido encontrados también asociados con Cnidaria, Briozoa (Ectoprocta), Teredinidae, Isopoda, Brachyura y holoturias (Boxshall & Halsey 2004). En total son 15 las especies de Laophontidae encontradas en el caparazón de alguna especie de braquiuros y para los cuales se reconoce un proceso asociativo no fortuito (Cuadro 1). Comparativamente con las demás especies de Laophontidae, las especies que viven entre las setas del caparazón de cangrejos presentan un caparazón liso y una reducción de las extensiones laterales de los somitos abdominales (Fiers 1992b). Esta simplificación en la ornamentación del caparazón está seguramente relacionada con la necesidad de poder desplazarse fácilmente entre la densa pilosidad de los huéspedes.

*Carcinocaris serrichelata* Cottarelli, Bruno & Berera, 2006 (Fig. 5), fue recolectada en las Filipinas, entre las setas del caparazón de especies no identificadas de Xanthidae. Presenta una fuerte reducción de los pereiópodos y un maxilípodo robusto, en forma de garfio, que le permite aferrarse a las setas del huésped. Se han observado especímenes en posición de copulación *in situ*; las hembras ovadas cargan 2-8 huevos. Junto con *C. serrichelata*, se detectó la presencia de especímenes de *Xanthilaophonte trispinosa* (Sewell, 1940) en el mismo huésped (Cottarelli *et al.* 2006).

*Laophonte commensalis* Raibaut, 1961 (Fig. 4 E, F), registrada en tres especies del género *Xantho* (Cuadro 1). Las observaciones realizadas por Raibaut (1961) con especímenes vivos indican que los copépodos se desplazan entre las setas de los cangrejos, aferrándose a éstas con los maxilípedos y el primer par de pereiópodos. Separadas del huésped, los copépodos se desplazan con dificultad y tienden a regresar sobre el caparazón de su huésped. Nota también la presencia de *L. commensalis* entre las setas de los pleópodos de los cangrejos hembras y señala una incidencia de máximo 50 copépodos por cangrejo.

Dos de las especies asociadas con el caparazón en especies de *Pilumnus* pertenecen al género *Robustunguis* (Cuadro 1): *Robustunguis ungulatus* Fiers, 1992, y *Robustunguis minor* Fiers, 1991 (Fig. 7 A, B). Ambas especies se caracterizan por el desarrollo del primer pereiópodo en un garfio prensil, con el dactilo pectinado, que les permite amarrarse fuertemente a las setas del caparazón (Fig. 8 A). La acción prensil es generalmente muy fuerte. Aún en especímenes de cangrejos fijados por muchos años, todavía se puede observar copépodos agarrados con el garfio en su posición natural, lo que indica que la acción de los productos de fijación (etanol o formaldehído) utilizados al recolectar y fijar los cangrejos no induce el desprendimiento de los copépodos. No se tiene registro del número de huevos cargados por las hembras. En el caso de *R. ungulatus*, Fiers (1992b) indica la presencia de 63 copépodos en dos especímenes de *Pilumnus sayi* (31.5 copépodos por cangrejo). En *R. minor* solo se encontraron tres copépodos (cangrejo Xanthidae dañado) (Fiers, 1992b).

*Xanthilaophonte carcinicola* Fiers, 1991 (en *Pilumnus*) (Fig. 7 H-J) y *X. trispinosa* (Sewell, 1940) (en *Pilumnus* y *Mictyris*) poseen un maxilípodo en forma de garfio y los primeros pereiópodos muy alargados, con la uña ligeramente recurvada y pectinada, que probablemente se apoya sobre los otros segmentos terminales para formar una pseudo-garra (Fig. 2). Debido a la escasez de información y la necesidad de revisar el estatuto de esta

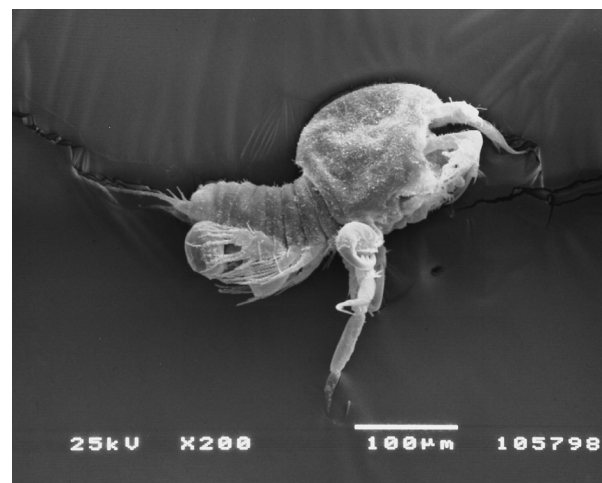


Figura 5. *Carcinocaris serrichelata* Cottarelli, Bruno & Berera, 2006.



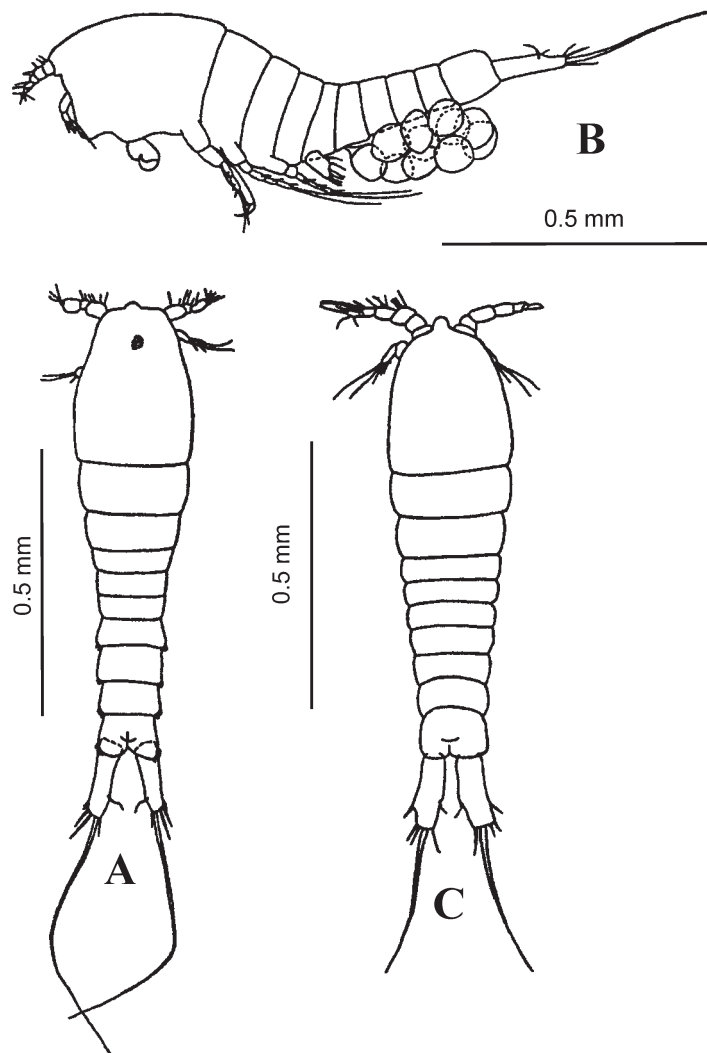
especie (originalmente descrita en *Laophonte*), fue redescrita por Fiers (1991) y asignada a un nuevo género, *Xanthilaophonte*. Ha sido señalada recientemente en especies de "Xanthidae" de las Filipinas por Cottarelli *et al.* (2006). Según Fiers (1991), la reducción de la ornamentación dorsal en ambas especies de *Xanthilaophonte*, comparativamente con el género más afín de los Laophontidae (*i.e.*, *Echinolaophonte*), está relacionada con su tipo de vida, entre las setas de los cangrejos, un comportamiento en el cual la presencia de espinas representaría una desventaja para la movilidad.

En el caso de *Xanthilaophonte carcinicola*, Fiers (1991) señala la presencia de tres copépodos encontrados en el espécimen de *Pilumnus vesperilio* examinado.

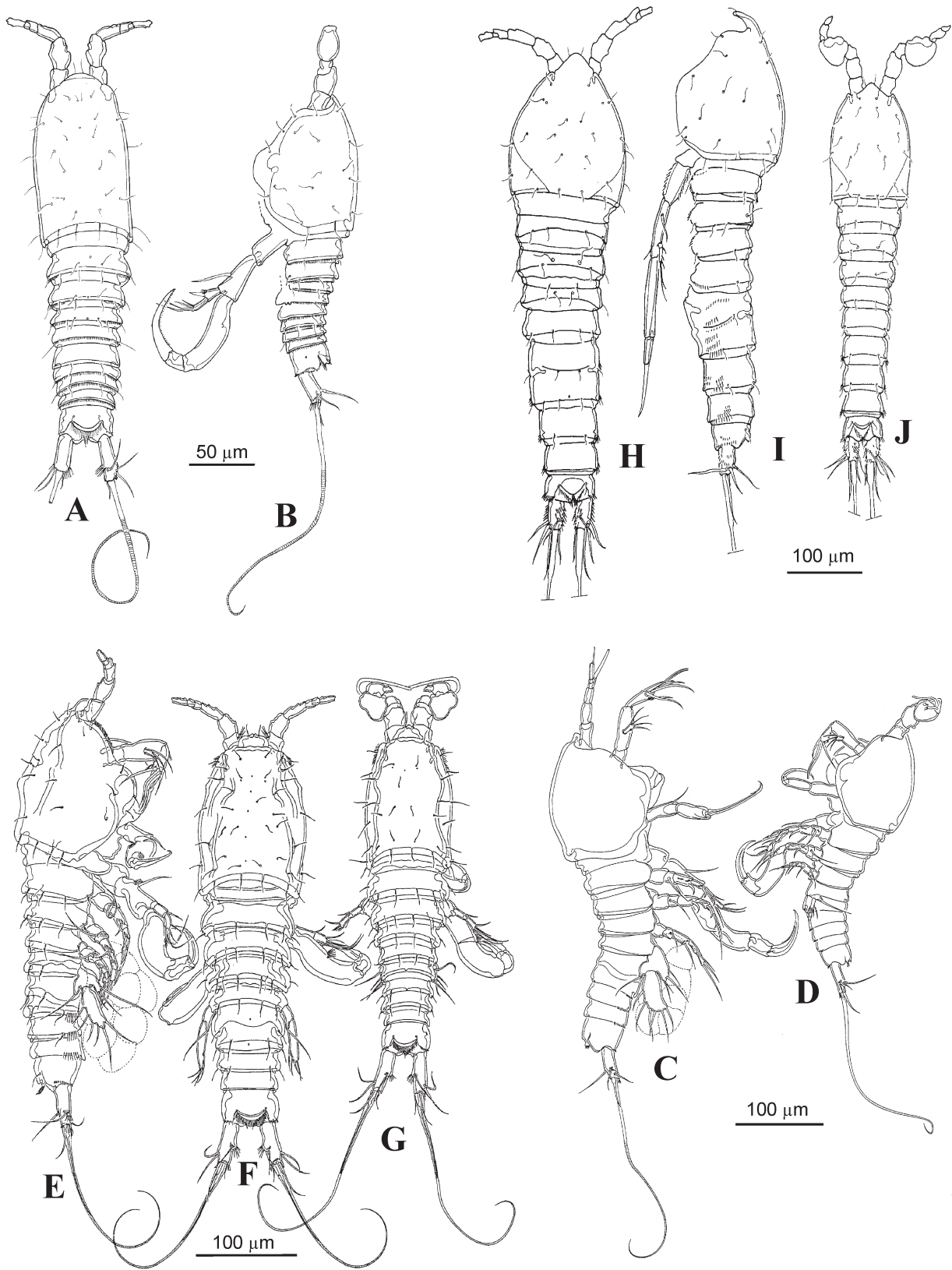
### Especies asociadas con setas torácicas y bucales

Las dos especies encontradas en setas torácicas y bucales de cangrejos pertenecen al género *Mictyricola*, también en la familia Laophontidae (Cuadro 1). Ambas descritas por Nicholls (1957), poseen una distribución limitada a la región Australiana y han sido encontradas exclusivamente en cangrejos soldados del género *Mictyris*. Los cangrejos "soldier crabs", "sand crab", o "burrowing crabs" corresponden a una familia monotípica (Mictyridae) y típicamente asociados con las lagunas costeras y las llanuras lodosas en proximidad de bosques de mangle.

*Mictyricola typica* Nicholls, 1957, ha sido encontrada solamente en *Mictyris platycheles* H. Milne Edwards, 1852 ("sand crab") y



**Figura 6.** A-C. *Mictyricola proxima* Nicholls, 1957, hembra, vistas dorsal (A) y lateral (B), y macho, vista dorsal (C). A-C, reproducido de Nicholls (1957).



**Figura 7.** A, B. *Robustunguis minor* Fiers, 1992, hembra, vista dorsal (A) y macho, vista lateral (B). C, D. *Robustunguis* sp. 1 (sobre *Pilumnus townsendi*), hembra (C) y macho (D), vista lateral. E-G. *Robustunguis* sp. 2 (sobre *Daira americana*), hembra, vistas lateral (E) y dorsal (F), y macho, vista dorsal (G). H-J. *Xanthilaophonte carcinicola* Fiers, 1991, hembra, vistas dorsal (H) y lateral (I), y macho, vista dorsal (J). A, B, reproducido de Fiers (1992b); H-J, de Fiers (1991).

*Mictyricola proxima* Nicholls, 1957 (Fig. 6 A-C), solamente en *Mictyris longicarpus* Latreille, 1806 ("soldier crab") (Cuadro 1). Ambas especies de copépodos se alojan entre las setas presentes en las placas esternales (porción torácica del caparazón ventral), por debajo del abdomen replegado, y también entre las setas ubicadas en la base de los pereiópodos y de los maxilípedos (ocasionalmente entre las setas de estos mismos maxilípedos). En las hembras del cangrejo, pueden establecerse también entre las setas de los pleópodos de los somitos abdominales. Se aferran a las setas por medio de los maxilípedos (Nicholls, 1957). Según Nicholls (1957), este tipo de hábitat, siempre húmedo y bien protegido, favorece la presencia de ambas especies de *Mictyricola* que se alimentan de partículas diversas retenidas entre las setas del cangrejo. En el caso de *M. platycheles*, Nicholls (1957) observa entre las setas la presencia de cinco estadios nauplii, sin relacionarlos explícitamente con *M. typica* y sin ilustrarlos. En el caso de *M. longicarpus* encontró solamente dos estadios nauplii (probablemente los 3° y 5°), brevemente ilustrados y atribuidos a *M. proxima*.

### Especies asociadas con las cavidades branquiales

El primer registro de un copépodo Harpacticoida encontrado en la cavidad branquial de un braquiuro ocurrió en 1913, con el descubrimiento de *Cancrincola jamaicensis* Wilson, 1913, dentro de un cangrejo terrestre muy común en el Atlántico tropical: *Cardisoma guanhumi* (Latreille, 1828) (Wilson 1913). Se tuvo que esperar 17 años más antes de que se descubriera una segunda especie con el mismo comportamiento (Pearse 1930). Las mayores contribuciones al estudio de estas especies comensales se deben a A.G. Humes, quien descubrió y describió no menos de seis especies en cangrejos terrestres (Humes 1941, 1947, 1956, 1957, 1958) (Cuadro 1). Desde entonces, se han sumado otras especies para llegar a un total de 14 con este tipo de comportamiento.

\*\* Miraciidae. *Amphiascus elongatus* Itô, 1972 (Fig. 1 E, F), fue recolectada en la cavidad branquial de *Telmessus cheiragonus* (Tilesius, 1812) (Cheiragonidae). Junto con *A. ampullifer*

(véase supra), es la segunda especie de este género asociada con crustáceos decápodos.

\*\* Laophontidae. Al igual que contienen especies asociadas con las setas del caparazón de varias especies de cangrejos, los Laophontidae poseen también especies que habitan dentro de las cavidades branquiales de este grupo de crustáceos. De manera notable, todas las especies de Laophontidae encontradas en este hábitat son asociados obligados de la misma especie de cangrejo: *Maja squinado* (Herbst, 1788). No hay información acerca del número de huevos cargados por las hembras.

*Hemilaophonte janinae* Jakubisiak, 1932 (Fig. 4 C, D) fue descrita brevemente sobre la base de un ejemplar hembra. En esta especie, Jakubisiak (1932) resalta la reducción de los apéndices natatorios y de sus setas, la fuerte depresión dorsoventral y el desarrollo particular del primer par de maxilípedos y del primer par de pereiópodos, características que corresponden bien con un modo de vida comensal.

*Loureiophonte majacola* Fiers, 1993 (Fig. 4 G) fue obtenida a partir de lavados de ejemplares de *Maja squinado*. De acuerdo con Fiers (1993), *L. majacola* es un asociado obligado de este cangrejo araña, aseveración que se ve reforzada por el hecho que el examen de muestras de algas recolectadas en la misma área no reveló la presencia de este copépodo.

*Paralaophonte majae* Petkovski, 1964. Las ilustraciones provistas por Petkovski (1964) son de muy baja calidad y con una definición pobre. No presenta una vista *in toto* de ningún ejemplar.

*Paralaophonte ormieresi* Raibaut, 1968, fue encontrado en la costa francesa del Mediterráneo. Raibaut (1968) proporciona una fotografía de dos individuos de *P. ormieresi in situ*, entre las lamelas branquiales del cangrejo araña (véase Fig. 8, B) e indica que el cuerpo esta deprimido dorso-ventralmente.

*Paralaophonte royi* (Jakubisiak, 1932) fue descrito brevemente, solamente sobre la base de ejemplares hembras, y no existen evidencias muy fuertes a favor de un comportamiento comensal, salvo en lo que se refiere a la reducción de los apéndices natatorios.

\*\* Los Canthocamptidae comprenden en total 744 especies y es la familia de Harpacticoida más diversificada. Típica de agua dulce, donde es la familia dominante, está también presente en cuevas, en terrenos húmedos y en ambientes salobres y marinos hasta 1,200 m de profundidad (Boxshall & Halsey 2004). El género *Pholetiscus* contiene solamente tres especies, todas asociadas con cangrejos de manglares, dentro de las cavidades branquiales del género *Sesarma* (Humes 1956) (Cuadro 1).

*Pholesticus wilsoni* (Pearse, 1930) fue encontrada originalmente en la cavidad branquial de un espécimen de *Sesarma haemotocheir* (de Haan, 1833) (18 copépodos). Posteriormente, fue recolectada en *S. pictum* (de Haan, 1835). Las hembras de *P. wilsoni* cargan entre 4-9 huevos (Pearse 1930).

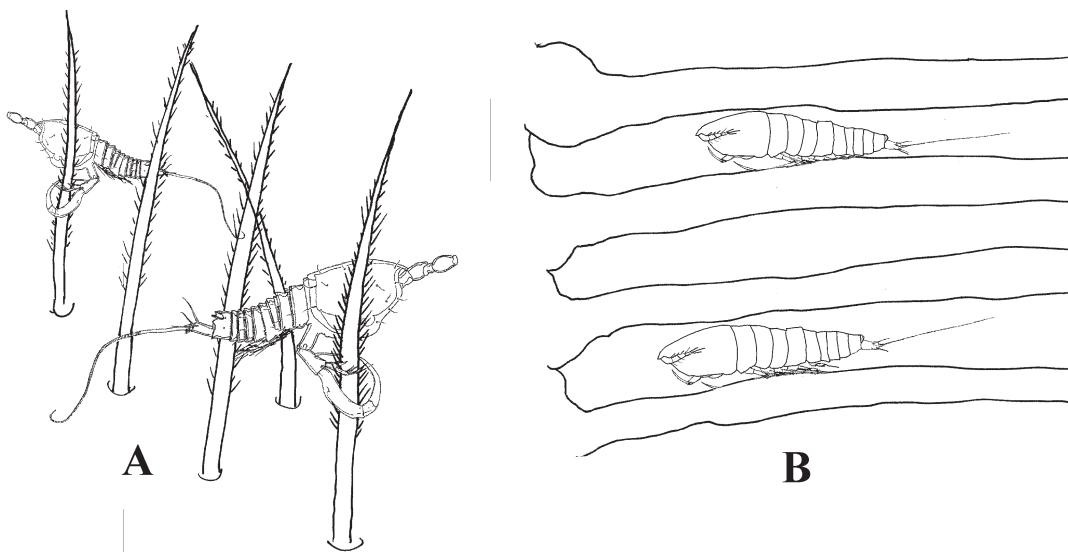
En el caso de *Pholesticus orientalis* Humes, 1947 (Fig. 9 J), más de 70 especímenes fueron encontrados en la cavidad branquial de tres especies de cangrejos, *S. taeniolatum* Miers, 1877, *S. eumolpe* (de Man, 1895), y *S. palawanense* (Rathbun, 1914). Las hembras de *P. orientalis* cargan entre 7 y 11 huevos (Humes 1947).

*Pholesticus rectiseta* Humes, 1956 fue recolectada originalmente en la cavidad branquial de *Sesarma meinerti* (de Man, 1887) (563 especímenes en 24 cangrejos, 23 en promedio por

huésped). Las hembras ovadas de *P. rectiseta* cargan, en promedio, 11 huevos (Humes 1956).

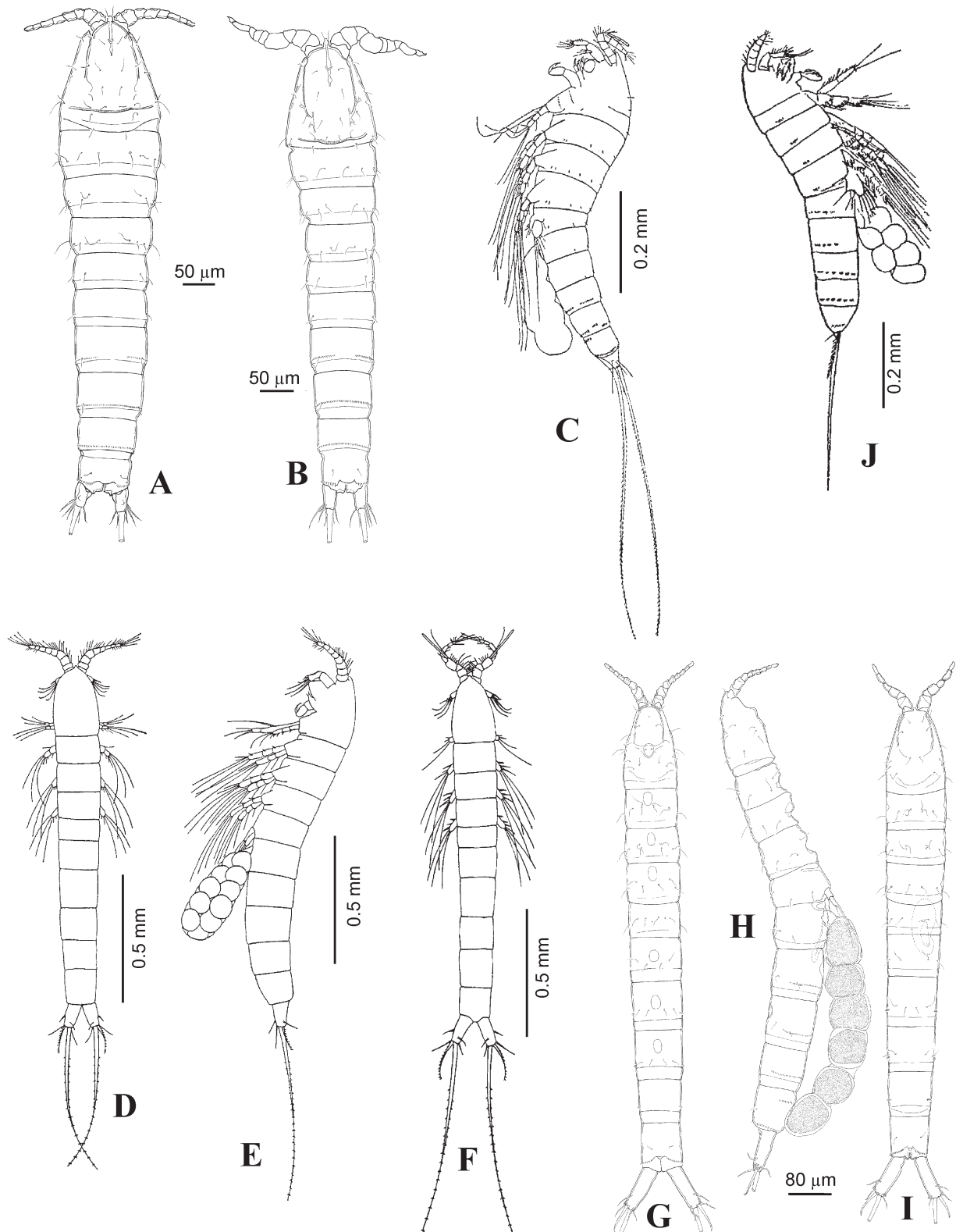
\*\* La familia Cancrincolidae fue creada para acomodar siete especies de copépodos, anteriormente incluidas en los Ameridae, todas encontradas en la cavidad branquial de cangrejos de las familias Grapsidae y Gecarcinidae en el Atlántico y en Papua-Nueva Guinea (Cuadro 1) (Humes 1958, Fiers 1990). Los Cancrincolidae presentan unos primeros pereiópodos prensiles, con fuertes espinas, que podrían facilitar su vida dentro de la cavidad branquial de los cangrejos. Sin embargo, no existe ninguna observación directa que permiten respaldar este posible comportamiento prensil. Por otro lado, de acuerdo con Fiers (1990) *Cancrincola jamaicensis* y *Antillesia cardisomae* Humes, 1958, también han sido encontradas en muestras de sedimentos, lo que demuestra su capacidad en mantener –por lo menos de manera temporánea– una vida libre, fuera de las cavidades branquiales. Es posible que estas especies puedan entrar y salir regularmente de las cavidades branquiales, pero no se tiene información al respecto.

La descripción de *Antillesia cardisomae* (Fig. 9 D-F) se basó en una serie de más de 60 individuos (machos y hembras) obtenidos a partir de la cavidad branquial de *Cardisoma guanhumi*. Las hembras ovadas examinadas tenían entre 5 y 9 huevos.



**Figura 8.** A. Alojamiento de *Paralaophonte ormiersi* Raibaut, 1926, entre las lamelas branquiales de *Maja squinado*. B. Posición probable de *Robustunguis* sp. 1 entre las setas dorsales de *Pilumnus towsendi*. A. Adaptado de una fotografía de Raibaut (1926); B, de una fotografía *in situ* y de la figura 6B.





**Figura 9.** A, B. *Cancrincola longiseta* Humes, 1957, hembra (A) y macho (B), vista dorsal. C. *Cancrincola plumipes* Humes, 1941, hembra, vista lateral. D-F. *Antillesia cardisomae* Humes, 1958, hembra, vistas dorsal (D) y lateral (E), y macho, vista dorsal (F). G-I. *Abscondicolla humesi* Fiers, 1990, hembra en vistas dorsal (G) y lateral (H), y macho, vista dorsal (I) (apéndices no representados). J. *Pholesticus orientalis* Humes, 1947, hembra, vista lateral. A, B, reproducidos de Fiers (1990); C, de Humes (1941); D-F, de Humes (1958); G-I, de Fiers (1990); J, de Humes (1947).

*Abscondicolla humesi* Fiers, 1990 (Fig. 9 G-I), fue encontrada en la cavidad branquial de dos especies de *Cardisoma* (Cuadro 1). De acuerdo con Fiers (1990), quien examinó otras especies de Gecarcinidae presentes en la misma área sin poder localizar material adicional de *A. humesi*, la presencia de numerosos copépodos en *C. hirtipes* y *C. rotundum* se debe a la ecología de los huéspedes, quienes excavan madrigueras más cercanas a la línea de costa, con un mayor nivel de agua en el fondo y mayor humectación. Existe la posibilidad que los nauplius, ausentes de las cavidades branquiales de estas especies, nadan libremente en el agua de las madrigueras. Las hembras de *A. humesi* cargan seis huevos.

*Canrcincola plumipes* Humes, 1941 (Fig. 9 C) fue encontrada en la cámara branquial de *Sesarma reticulatum* (Say, 1817). Las hembras ovadas cargan con 2-9 huevos. En esta especie, el segundo maxilípodo termina en gancho, pectinado en su mitad distal, lo que denota probablemente una función prensil. Humes (1941) resalta la ausencia de modificaciones muy significativas en el género *Canrcincola* en relación con su modo de vida. Destaca que han conservado su capacidad natatoria pero que se sabe muy poco acerca de su ciclo de vida. No indica la presencia de estadios copepoditos en la descripción de *C. plumipes*. Para esta misma especie, Humes (1958) registra un total de 100 especímenes recolectados en las cámaras branquiales de 19 especímenes de *Sesarma cinereum* (Bosc, 1802) (media, 5 por cangrejo).

*Canrcincola jamaicensis* fue encontrada en *Cardisoma guanhumii* en la bahía Montego, Jamaica. Wilson (1913) relata que casi todos los especímenes de *C. guanhumii* revisados estaban infestados por *C. jamaicensis* en las branquias, donde los copépodos se trepan en los filamentos branquiales con la ayuda de las segundas antenas y de los maxilípedos. Destaca también la capacidad natatoria conservada por esta especie, y eso a pesar de que se encuentra asociada con un huésped (*C. guanhumii*) que tiene un hábitat típicamente terrestre, con una sola corta salida al mar en época de reproducción. Finalmente, emite la hipótesis que la modificación de las mandíbulas en *C. jamaicensis* (i.e., en forma

de proboscis) podría estar relacionada con un comportamiento parasitario. De acuerdo con Humes (1957), las hembras de *C. jamaicensis* cargan entre 8 y 15 huevos.

*Canrcincola longiseta* Humes, 1957 (Fig. 9 A, B). De acuerdo con los datos proporcionados por Humes (1957), en total se encontraron 1,262 especímenes de *C. longiseta* en las cavidades branquiales de 19 especímenes de *Goniopsis cruentata* (en promedio, 67 inquilinos por huésped). Las hembras ovadas de *C. longiseta* cargan de 8 a 16 huevos (Humes, 1957).

*Canrcincola abbreviata* Humes, 1957. En el caso de esta especie, Humes (1957) señala un total de 2,543 especímenes de *C. abbreviata* en 58 especímenes de *Sesarma huzardi* (Desmarest, 1825) (en promedio, 44 inquilinos por huésped) y 419 copépodos de la misma especie en 21 *S. curvatum* (en promedio, 20 inquilinos por huésped). Las hembras ovadas de *C. abbreviata* cargan de 6 a 13 huevos (Humes 1957).

## Discusión

Hasta la fecha se tiene conocimiento de la presencia de 40 especies de copépodos Harpacticoida asociados con algunas especies de crustáceos decápodos. De acuerdo con Raibaut (1968), Feltkamp (1960) cita dos especies de Harpacticoida encontrados en las branquias de *Maja squinado*: *Paralaophonte brevis* (Claus, 1863) y *Pseudobradia parvula* Sars, 1920 (Ectinosomatidae). Sin embargo, Feltkamp (1960) subraya el hecho que ambas especies son comunes en la región y bien conocidas en su estadio libre, por lo que concluye que su presencia en las cavidades branquiales de los cangrejos examinados es pasajera. Por lo anterior, estos dos harpacticoidos no fueron considerados como especies "asociadas" con braquiuros.

Comparativamente con la extraordinaria diversidad alcanzada por los copépodos en general y los copépodos de vida bentónica en particular, son realmente pocas las especies que han sido registradas en asociación con alguna especie de crustáceos decápodos. Si bien han sido detectadas en muchas regiones del mundo (véase Cuadro 1), es de apreciar la notable ausencia de registros para el

Pacífico este previo a este trabajo. Existe un enorme potencial para este tipo de asociación en la subregión tropical (México hasta el norte de Perú), donde abundan las especies de Diogenidae, Paguridae, Majidae (*s.l.*), Pilumnidae, Grapsidae y Gecarcinidae (véase Hendrickx 1995, Hendrickx & Harvey 1999; Ayón-Parente & Hendrickx 2010). Aún en las zonas de ventilas hidrotermales de esta región, que cuentan con algunos de los puntos más explorados a nivel planetario, no se ha detectado la presencia de Harpacticoida asociados con algún grupo de invertebrados. De hecho, son muy pocos los registros de este orden de copépodos disponibles para este tipo de ecosistema (Boxshall & Halsey 2004).

Los pocos esfuerzos realizados para encontrar especímenes de Cancrincolidae dentro de la cavidad branquial de cangrejos originarias del Pacífico este no han dado resultados. Es posible que con un mayor esfuerzo de recolección y con la revisión de un abanico más amplio de especies se pudiera encontrar una mayor riqueza de copépodos asociados con crustáceos decápodos en la región, como lo indica el descubrimiento de dos especies de *Robustunguis* en dos huéspedes (*i.e.*, *Pilumnus townsendi* Rathbun, 1923 y *Daira americana* Stimpson, 1860) en la costa oeste de México (Cuadro 1), que representa el primer registro de este género y de copépodos asociados con Brachyura para todo el Pacífico este. La presencia de *Robustunguis* en el caparazón de estas especies de braquiuros no es de sorprender, pues ambas poseen numerosas setas distribuidas en el caparazón. Además, *R. ungulatus* era conocido de una especie de *Pilumnus* del Atlántico oeste y la segunda especie, *R. minor*, procede probablemente de otra especie de *Pilumnus* o de un género afín en la costa este de África (Cuadro 1). En el Pacífico mexicano se encuentran nueve especies de *Pilumnus*, y no sería sorprendente que otras de éstas hagan el papel de hospederos para alguna especie de este género de harpacticoido. De igual manera, el examen minucioso de las cavidades branquiales de especímenes de los cangrejos terrestres o anfibios presentes en el Pacífico mexicano (*e.g.*, *Cardisoma crassum* Smith, 1870, *Gecarcinus quadratus* de Saussure,

1870, *Goniopsis pulchra* (Lockington, 1876), *Sesarma sulcatum* Smith, 1870) podría revelar la presencia de especies de Cancrincolidae asociados. Finalmente, el Pacífico este alberga una rica fauna de Majoidea (cangrejos arañas), muchos de éstos con el caparazón provisto de numerosas setas (*e.g.*, *Collodes*, *Eucinetops*, *Pitho*, *Notolopas*) o cubierto de vellosidades (*e.g.*, *Neodoclea*, *Macrocoeloma*) donde podrían alojarse algunos inquilinos permanentes. No hay representantes de los Mictyridae en el Pacífico este, pero su hábitat está ocupado por el género *Uca*, extremadamente diversificado a lo largo de las costas americanas y particularmente en América central (Crane 1975). Aún considerando que existe una fuerte variación entre las especies, el género *Uca* puede presentar una pilosidad relativamente abundante en el caparazón, en los pereiópodos y en la región pterigostomiana (por debajo de las órbitas y en ambos lados de los apéndices bucales). Esta última región es de particular interés, pues parece jugar un papel en los procesos respiratorios y de enfriamiento de los cangrejos mediante el reciclaje del agua de las branquias (Crane 1975).

Al igual que en el caso de los Anomura y Brachyura, no existe registros previos de una asociación entre los copépodos Harpacticoida y las "langostas" (*s.l.*). No hay representantes de los Homaridae en el Pacífico este. En cambio, hay especies de Palinuridae (las langostas espinosas) y de los Scyllaridae, y una especie marina de Astacidea. Sin embargo, ninguna de estas especies ha sido analizada debidamente en búsqueda de copépodos asociados. Tampoco existen registros de asociaciones con copépodos en el caso de las especies de Astacidea de aguas dulces, a pesar de que este grupo está fuertemente representado en las aguas continentales de México y del continente americano.

Es importante recordar que la recolección de copépodos asociados con organismos macrobentónicos requiere adoptar una metodología muy estricta y minuciosa con el fin de no dañar los especímenes y garantizar que la muestra no esta contaminada por copépodos de vida libre. En efecto, el sedimento en el cual viven o sobre el cual se apoyan la mayoría de

los organismos macrobentónicos es el hábitat de una gran variedad de especies de harpacticoides. Por lo tanto, es indispensable evitar cualquier contaminación con sedimentos al momento de capturar los organismos. Después de examinar la fauna de harpacticoides que vive en el caparazón de *Maja squinado*, Jakubisiak (1932) reporta la presencia de no menos de 28 especies. Evidentemente, la mayoría estaba asociada con las algas, las esponjas y otros tipos de organismos o detritus colocados en el caparazón por el cangrejo, cuyo comportamiento incluye precisamente esta actividad decorativa. Jakubisiak (1932) retiene solamente dos de las 28 especies dentro de la categoría de "comensal".

En el caso de los cangrejos semi-terrestres, es importante también considerar el nivel en el cual las especies construyen sus madrigueras con respecto al nivel del mar. En efecto, la incidencia de copépodos asociados con la cavidad branquial aumenta en especies cuyas madrigueras poseen un mayor nivel de humectación (Fiers, 1990).

En la mayoría de los casos, las descripciones de especies asociadas con los crustáceos decápodos se limitan a la descripción de los adultos, macho y hembra (ocasionalmente un solo sexo fue descrito) (Cuadro 1). A pesar de que en algunas ocasiones los autores citan la presencia de estadios copepoditos (*e.g.*, Humes & Ho 1969a, Ho 1986) capturados junto con los adultos, éstos no fueron descritos. Humes (1947, 1960) y posteriormente Fiers (1990 y contribuciones posteriores) dieron mayor importancia a los copepoditos, pues su presencia en el huésped proporciona informaciones acerca del ciclo de vida del inquilino y la descripción minuciosa de los estadios de desarrollo reviste mucha importancia para entender las afinidades entre especies, por ejemplo dentro del mismo género.

No siempre los autores citan el número de huevos cargados por las hembras recolectadas. En la mayoría de los casos este número es muy reducido, lo cual indica una capacidad de dispersión limitada que favorece el mantenimiento de la población dentro de límites territoriales restringidos. Sin embargo, no

existe evidencia directa de la permanencia de las especies dentro de su hábitaculo (*e.g.*, concha de cangrejo ermitaño o cavidad branquial) por lo que se desconoce si el ciclo completo de reproducción pueda efectuarse allí.

Comparativamente con el orden de los Harpacticoida tratados en este trabajo y que suma 40 especies asociadas con crustáceos decápodos, solamente existen registros positivos de una asociación (no parasitaria) obligada o casi permanente en el caso de algunas especies que pertenecen a dos otros ordenes de Copepoda: los Cyclopoida y los Sphonostomatoida. Dentro de los Cyclopoida, en la familia Claussidiidae, especies de los géneros *Clausidium* (11 especies) y *Giardella* (monotípico) han sido encontradas asociadas con especies de *Callianassa* (*s.l.*), en la superficie del caparazón o entre las branquias. Las especies de *Clausidium* se caracterizan por la presencia de pequeñas ventosas en los pereiópodos 1-4 que les permite sujetarse al huésped (Humes 1949, Boxshall & Halsey 2004). La familia Kelleriidae tiene un representante, *Kelleria pectinata* (A. Scott, 1909), que también vive en la madriguera del Callianassidae *Axius* (*Neaxius*) *acanthus* (A. Milne Edwards, 1878) (A. Scott 1909).

Dentro de los Siphonostomatoida, la familia Dirivultidae contiene 52 especies, todas asociadas con colonias de invertebrados (poliquetos, moluscos, Vestimentifera, crustáceos) de aguas profundas, en particular en las ventilas hidrotermales del Pacífico este donde se ha encontrado la mayoría de las especies (Tsurumi *et al.* 2003, Boxshall & Halsey 2004). Entre estas, *Stygiopontus pectinatus* Humes, 1987, y *S. cladarus* Humes, 1996, han sido encontradas asociadas con camarones del género *Rimicaris* (Viatcheslav *et al.*, 2006).

Los Nicothoidae contienen 128 especies, todas asociadas con crustáceos (Ostracoda, Leptostraca, Cumacea, Mysidacea, Isopoda, Amphipoda, Tanaidacea, Decapoda). Dieciocho especies han sido encontradas en decápodos, ya sea en la parte exterior del caparazón o en las branquias. Estas especies pertenecen a géneros que no presentan adaptaciones particulares, sin comportamiento parasítico



(Humes & Boxshall 1993). Sin embargo, es de notar que dentro de la misma familia, muchas especies son parásitos de la masa de huevos del huésped y adoptan una morfología externa similar a la de un pequeño huevo (Bowman & Kornicker 1967, Boxshall & Halsey 2004). Gotto (2004: 256), por ejemplo, señala el caso llamativo de *Choniosphaera maedanis* (Bloch & Gallien 1933), asociado con la masa de huevos de los cangrejos *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) y *Maja squinado* y que mimetiza la forma de un huevo del cual se alimenta.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a M. Cristina Bruno, Universita della Tuscia, Italia, por facilitarnos la fotografía de la figura 5, así como a E.J. Brill y K. Sierag, Leiden, por autorizar la reproducción de las figuras 2 A-C y 4 A-B y a István M., Editor en jefe de la Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, por autorizar la reproducción de la figura 1 A-B. MEH agradece al Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB) y a Thierry Backeljau, responsable del Departamento de Invertebrados Recientes, por haberlo recibido durante su estancia de año sabático en Bruselas, Bélgica, y a la Dirección General de Apoyo al Personal Académico de la UNAM por el apoyo recibido durante esta estancia.

### Referencias

- Ayón-Parente, M. & M.E. Hendrickx. 2010. Diversity and distribution of the hermit crabs of the family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the eastern Pacific. *Biology of Anomura III. Nauplius Sp. Issue* 18(1): 1-12.
- Băcescu, M. 1967. Fauna Republicii Soc. România, Crustacea 4(9): 1-212.
- Bouligand, Y. 1966. Recherches récentes sur les Copépodes associés aux Anthozoaires. Pp. 267-306. *In: The Cnidaria and their Evolution. Symposia of the Zoological Society of London* 16. Academic Press, London & New York.
- Bowman, T.E. & L.S. Kornicker 1967. Two new crustaceans; the parasitic copepod *Shaeronellopsis monothrix* (Chonistomatidae) and its myodocopid ostracod host *Parasterope pollex* (Cylindroleberidae) from the southern New England coast. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 123 (3613): 1-28.
- Bowman, T.E., R. Prins & B.F. Morris. 1968. Notes on the harpacticoid copepods *Attheyella pilosa* and *A. carolinensis*, associates of crayfishes in the eastern United States. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 81: 571-586.
- Boxshall, G. A. & S. H. Halsey. 2004. *An Introduction to Copepod Diversity*. The Ray Society, London. 412 pp.
- Brady, G.S. 1880. A monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British Islands. Vol 2. The Ray Society, London. 182 pp.
- Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland. 922 pp.
- Campos-Hernández, A. & E. Suárez-Morales. 1994. Copépodos pelágicos del Golfo de Mexico y Mar Caribe. I. Biología y sistemática. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), Chetumal, Quintana Roo. 353 pp.
- Chappuis, P.A. 1925. Description de deux harpacticides nouveaux de Transylvanie. *Bull. Soc. Sci. Cluj.* 2(1): 23-26.
- Chappuis, P.A. 1926. Harpacticiden aus der Kiemenhöhle des Flusskrebse. *Archiv Hydrobiol.* 17:515-520, figs. 1-4.
- Chappuis, P.A. 1927. Harpacticiden aus der Kiemenhöhle des Flusskrebse. *Archiv Hydrobiol.* 17: 515-520.
- Claus, C. 1863. Die frei lebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig 1-230, pls. 1-37.
- Cottarelli V., M.C. Bruno & R. Berera. 2006. Variazioni sul tema I: Description of *Carcinocaris serrichelata*, gen. nov. sp. nov., associated with xanthid crabs and new data on the distribution of *Xanthilaophonte trispinosa* (Copepoda: Harpacticoida). *Vie et Milieu* 56(3): 203-213.
- Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton University Press. 736 pp.
- Dana, J.D. 1847. Conspectus crustaceorum, in orbis terrarum circumnavigatione, Caroli Wilkes, e classe Reipublicae foederatae duce, collectorum auctore. Pars 1. Crustacea Copepoda. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 1:149-154.
- Defaye, D. 1996. Redescription of *Nitokra divaricata* Chappuis, 1923 (Copepoda. Harpacticoida) with first records from *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungar.* 42(2): 145-155.
- Dudley, 1966. Development and Systematics of Some Pacific Marine Symbiotic Copepods. University of Washington Publications in Biology 21. University of Washington Press, Seattle and London. 282 pp.
- Feltkamp, C.A. 1960. Harpacticides trouvés sur des branchies de crabes. *Crustaceana* 1(1):71-72.
- Fiers, F. 1990. *Abscondicola humesi* n. gen. n. sp. from the gill chambers of land crabs and the definition of the Cancrincolidae n. fam. (Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., Biol.* 60: 69-103.

- Fiers, F. 1991. Allocation of *Laophonte trispinosa* Sewell to *Xanthilaophonte* gen. nov. and the description of *X. carcinicola* spec. nov. (Harpacticoida: Laophontidae). Zool. Meded. 65: 287-312.
- Fiers, F. 1992a. A redescription of *Hemilaophonte janinae* Jakubisiak (Copepoda, Harpacticoida), a laophontid living in the gill chambers of the common spider crab. Belg. J. Zool. 122: 211-222.
- Fiers, F. 1992b. *Robustunguis* gen. nov., a genus of decapod associated Laophontids (Copepoda: Harpacticoida). Zool. Meded. 66: 399-412.
- Fiers, F. 1993. The laophontid genus *Loureiophonte* Jakobi, 1953 (Copepoda, Harpacticoida). Zool. Meded. 67: 207-238.
- Giesbrecht, W.. 1893. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte, Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel 19:1-831, pls. 1-54. (1892)
- Gómez, S. 2003. Three new species of *Enhydrosoma* and a new record of *Enhydrosoma lacunae* (Copepoda: Harpacticoida) from the Eastern Tropical Pacific. J. Crust. Biol. 23(1): 94-118.
- Gómez, S. & M.E. Hendrickx. 1997. Distribution and abundance of meiofauna in a subtropical coastal lagoon in the southeastern Gulf of California, Mexico. Mar. Poll. Bull. 34(7): 582-587.
- Gómez, S. & S. Conroy-Dalton. 2002. Description of *Ancorabolus hendrickxi* sp. nov. (Copepoda: Harpacticoida: Ancorabolidae) from the neotropics and notes on caudal ramus development within oligoarthran harpacticoids. Cah. Biol. Mar. 43: 111-129.
- Gómez, S., J. W. Fleeger, A. Rocha-Olivares & D. Foltz. 2004. Four new species of *Cletocamptus* Schrankewitsch, 1875, closely related to *Cletocamptus deitersi* (Richard, 1897) (Copepoda: Harpacticoida). J. Nat. Hist. 37: 2669-2732.
- Gotto, R.V. 1979. The Association of Copepods with Marine Invertebrates. Adv. Mar. Biol. 16: 1-109.
- Gotto, R.V. 1993. Commensal and parasitic copepods associated with marine invertebrates (and whales): keys and notes for identification of the species. Synopses of the British Fauna, New Series 46:1-264.
- Gotto, V. 2004. Commensal and Parasitic Copepods associated with Marine Invertebrates. Second revised edition. Synopses of the British Fauna, New Series 46: 1-352.
- Greene, C. H. 1988. Foraging tactics and prey-selection patterns of omnivorous and carnivorous calanoid copepods. Pp. 295-302. In: G.A. Boxshall & H.K. Schminke (eds.). Biology of Copepods. Kluwer Academic Publishers. 639 pp.
- Hamond, R. 1973. Four new copepods (Crustacea: Harpacticoida, Canuellidae) occurring with *Diogenes senex* (Crustacea: Paguridea) near Sydney. Proc. Linn. Soc. New South Wales 97(2): 165-201.
- Hendrickx, M.E. 1995. Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique. 65: 125-150.
- Hendrickx, M.E. & A.W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. Belg. J. Zool. 129 (2): 327-352
- Hicks, G. F. 1977. Species associations of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait. New Zealand. J. Mar. Freshw. Res. 11: 621-643.
- Hicks, G.F. & B.C. Coull. 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. Oceanogr. Mar. Biol., Ann. Rev. 21: 67-175.
- Hicks G.R.F. & W.R. Webber. 1983. *Porcellidium tapui*, new species (Copepoda: Harpacticoida), associated with hermit crabs from New Zealand, with evidence of great morphological variability and a dimorphic male. J. Crust. Biol. 3(3):438-453.
- Higgins, R.P. & H. Thiel. 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington. 488 pp.
- Ho, J.-S. 1986. Harpacticoid copepods of the genera *Sunaristes* and *Porcellidium* associated with hermit crabs in Japan. Rep. Sado Mar. Biol. Stat. 16: 21-38.
- Ho, J. S. 1988. Cladistics of *Sunaristes*, a genus of harpacticoid copepods associated with hermit crabs. Pp. 555-560 In: G.A. Boxshall & H.K. Schminke (eds.). Biology of Copepods. Proceedings of the Third International Conference on Copepoda. Dev. Hydrobiol., Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London.
- Ho, J.-S. 2001. Why do symbiotic copepods matter? Hydrobiologia 453/454: 1-7.
- Holthuis, L.B. 1986. Decapoda. Pp. 589-615. In: L. Botosaneanu (ed.). Stygofauna Mundi. A Faunistic, Distributional, and Ecological Synthesis of the World Fauna inhabiting Subterranean Waters (including the Marine Interstitial). E.J. Brill & Dr. W. Backhuys, Leiden. 740 pp.
- Holthuis, L.B. 1991. FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fish. Synop. 125 (13): 1-292.
- Humes, A. 1941. A new harpacticoid copepod from the gill of a marsh crab. Proc. U. S. Natl. Mus. 90(3110): 379-386.
- Humes, A. 1947. A new harpacticoid from Bornean crabs. J. Wash. Acad. Sci. 37(5): 170-178.
- Humes, A.G. 1949. A new copepod (Cyclopoida: Clausidiidae) parasitic on mud shrimps in Louisiana. Trans. Am. Microsc. Soc. 48 (2): 93-103.
- Humes, A.G. 1953. Two new semiparasitic harpacticoid copepods from the coast of New Hampshire. J. Wash. Acad. Sci. 43(11): 360-373.

- Humes, A.G. 1956. *Pholetiscus rectiseta* n. sp. des cavités branchiales d'un crabe à Madagascar (Copepoda, Harpacticoida). Mém. Inst. Sci. Madagascar, ser A, 11: 79-84.
- Humes, A.G. 1957. The genus *Cancrincola* (Copepoda, Harpacticoida) on the west coast of Africa. Bull. IFAN 19, ser. A, 1: 180-197.
- Humes, A.G. 1958. *Antillesia cardisomae* n. gen., n. sp. (Copepoda, Harpacticoida) from the gill chambers of land crabs, with observations on the related genus *Cancrincola*. J. Wash. Acad. Sci. 48: 77-89.
- Humes, A.G. 1960. the harpacticoid copepod *Sacodiscus* (= *Unicalteutha*) *ovalis* (C.B. Wilson, 1944) and its copepodid stages. Crustaceana 1(3): 279-294.
- Humes, A.G. 1971. *Sunaristes* (Copepoda, Harpacticoida) associated with hermit crabs at Eniwetok Atoll. Pac. Sci. 25: 429-532.
- Humes, A.G. 1972. *Sunaristes* and *Porcellidium* (Copepoda, Harpacticoida) associated with hermit crabs in New Caledonia. Cah. ORSTOM, ser. Océan. 10 (5): 263-266.
- Humes, A. G. 1979. Coral-inhabiting copepods from the Moluccas, with a synopsis of cyclopoids associated with scleractinian corals. Cah. Biol. Mar. 20: 77-107.
- Humes, A.G. 1985. A review of the Xarifiidae (Copepoda, Poecilostomatoida), parasites of scleractinian corals in the Indo-Pacific. Bull. Mar. Sci. 36: 467-632.
- Humes, A. G. 1988. Copepoda from deep-sea hydrothermal vents and cold seeps.. Pp. 549-554. In: G.A. Boxshall & H.K. Schminke (eds.). Biology of Copepods. Proceedings of the Third International Conference on Copepoda. Dev. Hydrobiol., Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London.
- Humes, A.G. & G.A. Boxshall. 1993. *Pseudonicothoe branchialis* (Crustacea: Copepoda: Siphonostomatoida: Nicotoidae), living on the pandalid shrimp *Heterocarpus sibogae* off northwestern Australia. Proc. Biol. Soc. Wash. 106(2):315-324.
- Humes, A.G. & J.-S. Ho. 1969a. The genus *Sunaristes* (Copepoda, Harpacticoida) associated with hermit crabs in the Western Indian Ocean. Crustaceana 17(1): 1-18.
- Humes, A.G. & J.-S. Ho. 1969b. Harpacticoid copepods of the genera *Porcellidium* and *Paraidya* associated with hermit crabs in Madagascar and Mauritius. Crustaceana 17(2): 113-130.
- Humes, A.G. & J.H. Stock. 1973. A revision of the family Lichomolgidae Kossman, 1877, Cyclopoid copepods mainly associated with marine Invertebrates. Smithsonian. Contrib. Zool. 127: 1-368.
- Huys, R. 1995. A new genus of Canuellidae (Copepoda, Harpacticoida) associated with Atlantic bathyal sea-urchins. Zool. Scripta 24(3): 225-243.
- Huys, R., J.M. Gee, C.G. Moore & R. Hamond. 1996. Marine and brackish water harpacticoid copepods. Part 1. Keys and notes for identification of the species. In: Barnes, R.S.K. & J.H. Crothers (eds.). Synopses of the British Fauna, New Series 51(1):1-352.
- Illg, P.L. 1958. North American copepods of the family Notodelphyidae. Proc. U. S. Natl. Mus. 107 (3390): 463-649.
- Itô, T. 1972. Description and records of marine harpacticoid copepods from Hokkaido, IV. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Zool.) 18(2): 305-336.
- Jakubisiak, S. 1932. Sur les Harpacticoides hébergés par *Maia squinado*. Bull. Soc. Zool. Fr. 57:506-513.
- Kabata, Z. 1981. Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: Problems and perspectives. Adv. Parasit. 19: 1-71.
- Kabata, Z. 2003. Copepods Parasitic on Fishes. Synopsis of the British Fauna (New Series). Revised edition. Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association by Field Study Council. 47: 1-274.
- Landry, M.R. 1981. Switching between herbivory and carnivory by the planktonic marine copepod, *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 65: 77-82.
- Lang, K. 1948. Monographie der Harpacticiden. Vols. 1,2. Hakan Ohlsson's Boktryckeri, Lund; reprinted Nordiska Bokhandeln, Stockholm 1:1-896, figs. 1-361; 2:897-1682, figs. 362-607, maps 1-378.
- Lützen, J. 1964. Parasitic copepods from marine polychaetes of eastern North America. Naturaliste Can. 91(10): 255-267.
- Mauchline, J. 1998. The Biology of Calanoid Copepods. In: Blaxter, J.H.S., A.J. Southward & P.A. Tyler (eds.). Advances in Marine Biology. Volume: 33. The Scottish Association for Marine Sciences, United Kingdom. Academic Press, New York. 710 pp.
- Morales-Serna, F. N., Gómez, S. & Bustos-Hernández, I. M. 2006. Spatial and temporal variation of taxonomic composition and species richness of benthic copepods (Cyclopoida and Harpacticoida) along a polluted coastal system from north-western Mexico during two contrasting months. Pp. 41-59. In: M. E. Hendrickx, (ed.) Contributions to the study of East Pacific Crustaceans. Vol. 4(1). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México.
- Nicholls, A.G. 1957. Harpacticoid copepods commensal with crabs. Annals Mag. Nat. Hist. 12(10): 896-904.
- Pearse, A.S. 1930. Parasites of Japanese Crustacea. Annot. Zool. Jap. 13: 1-8.
- Petkovski, T. 1964. Bemerkenswerte Entomostracen aus Jugoslavien. Acta Mus. Maced. Sci. Nat. 9: 147-181.
- Raibaut, A. 1968. *Paralaophonte ormieresi* n. sp., copépode harpacticoidé trouvé sur les branchies de *Maia squinado* (Herbst) (Crustacea, Decapoda). Bull. Soc. Zool. Fr. 93: 451-457.

- Raymont, J.E.G. 1963. Plankton and productivity in the oceans. Pergamon Press, Oxford. 660 pp.
- Scott, A. 1909. The Copepoda of the Siboga Expedition. Part I. Free-swimming, littoral and semi-parasitic Copepoda. Siboga Expeditie, Monograph, Leiden 29a: 1-323.
- Sewell, R.B.S. 1940. Copepoda, Harpacticoida. Sci. Rep. John Murray Exped. 7(2):117-382.
- Tsurumi, M., R.C. de Graaf & V. Tunnicliffe. 2003. Distributional and biological aspects of copepods at hydrothermal vents of the Juan de Fuca Ridge, north-east Pacific Ocean. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 83(3): 469-477.
- Viatcheslav, N.I., P. Martínez Arbizu & J. Stecher. 2006. Copepods of the family Dirivultidae (Siphonostomatoida) from deep-sea hydrothermal vent fields on the Mid-Atlantic Ridge at 14°N and 5°S. Zootaxa 1277: 1-21.
- Vives, F. & A.A. Shmeleva. 2007. Crustacea, Copépodos Marinos I. Calanoida. Fauna Iberica 29. Museo Nacional de Ciencias Naturales y Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. 1152 pp.
- Walter, T.C. & G.A. Boxshall. 2008. World of Copepods database. Consultado del 5 de mayo de 2010: <http://www.marinespecies.org/copepoda>.
- Wells, J.B.J. 2007. An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). Zootaxa 1568: 1-872.
- Wilson, C.B. 1913. Crustacea parasites of West Indian fishes and land crabs, with description of a new genus and species. Proc. U. S. Natl. Mus. 44: 189-277.

**Recibido:** 4 de octubre de 2010.

**Aceptado:** 5 de julio de 2011.