



CLASE PYCNOGONIDA

Orden Pantopoda

Esperanza Cano Sánchez
& Pablo José López González

Biodiversidad y Ecología de Invertebrados Marinos. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla. Avda. Reina Mercedes 6, 41012 Sevilla (España). ecano@us.es

1. Breve descripción del grupo y caracteres diagnósticos

1.1. Diagnósis

Dentro de la clase Pycnogonida, los pantópodos son los únicos que aún tienen representantes actuales. Son conocidos como “arañas de mar”, y se trata de un grupo que tiene el cuerpo dividido en tres partes: céfalon, tórax o tronco (generalmente segmentado) y abdomen extraordinariamente reducido. En el céfalon encontramos: una probóscide en cuyo extremo se abre la boca; un tubérculo ocular, situado dorsalmente; y tres pares de apéndices (quelíferos, palpos y ovígeros). Estos animales presentan generalmente cuatro pares de patas marchadoras multiarticuladas (ocasionalmente cinco e incluso seis) y un abdomen muy reducido.

1.2. Morfología (Figuras 1 y 2)

La terminología que se utiliza para describir y nombrar las partes del cuerpo de los pycnogónidos varía ligeramente dependiendo de los autores que han estudiado este grupo. Muchos autores consideran el cuerpo formado por **céfalon**, **tórax** o tronco y **abdomen**, otros en cambio los denominan siguiendo los patrones de segmentación en quelicerados, considerando cefalotórax o prosoma (**céfalon** y **tórax**) y **abdomen** u opistosoma.

El cefalotórax está formado por los segmentos cefálicos y por los torácicos. Los apéndices de los pycnogónidos (desde la zona anterior a la posterior) son **quelíferos**, **palpos**, **ovígeros** y **patas marchadoras**. En la mayoría de los pycnogónidos el tórax lo forman cuatro segmentos, y consecuentemente tiene cuatro pares de patas. Sin embargo, algunos géneros presentan cinco e incluso seis segmentos, con sus correspondientes pares de patas. Cada pata se articula con una prolongación de los segmentos del tronco, llamadas procesos laterales. El primer segmento torácico se encuentra fusionado con el **céfalon**. La ornamentación del cuerpo ocurre a nivel dorsal y particularmente en los **procesos laterales**, siendo ésta muy variada en espinas, setas, tubérculos, proyecciones simples o arborescentes, etc.

El **céfalon** puede aparecer como una estructura corta y compacta o alargada en forma de cuello. En su zona dorsal podemos encontrar el **tubérculo ocular**, cuya morfología es muy variable, pudiendo ser alargado, redondeado, bajo, o incluso estar ausente. Típicamente el tubérculo ocular es portador de dos pares de **ojos** pigmentados de igual tamaño, aunque hay especies que presentan el par anterior y el posterior de distinto tamaño, pero otras los tienen translúcidos y en otras incluso están ausentes.

En la zona anterior del céfalon encontramos la **probóscide**, que es un órgano succionador alargado en cuyo extremo se abre la boca, que frecuentemente está rodeada por tres labios. Su morfología y proporciones son muy variables, por lo que algunos autores incluso han propuesto un sistema de clasificación de tipos de probóscides (Fry & Hedgpeth, 1969) según su diámetro distal y proximal, su curvatura, la presencia de dilataciones y su inserción en el segmento cefálico.

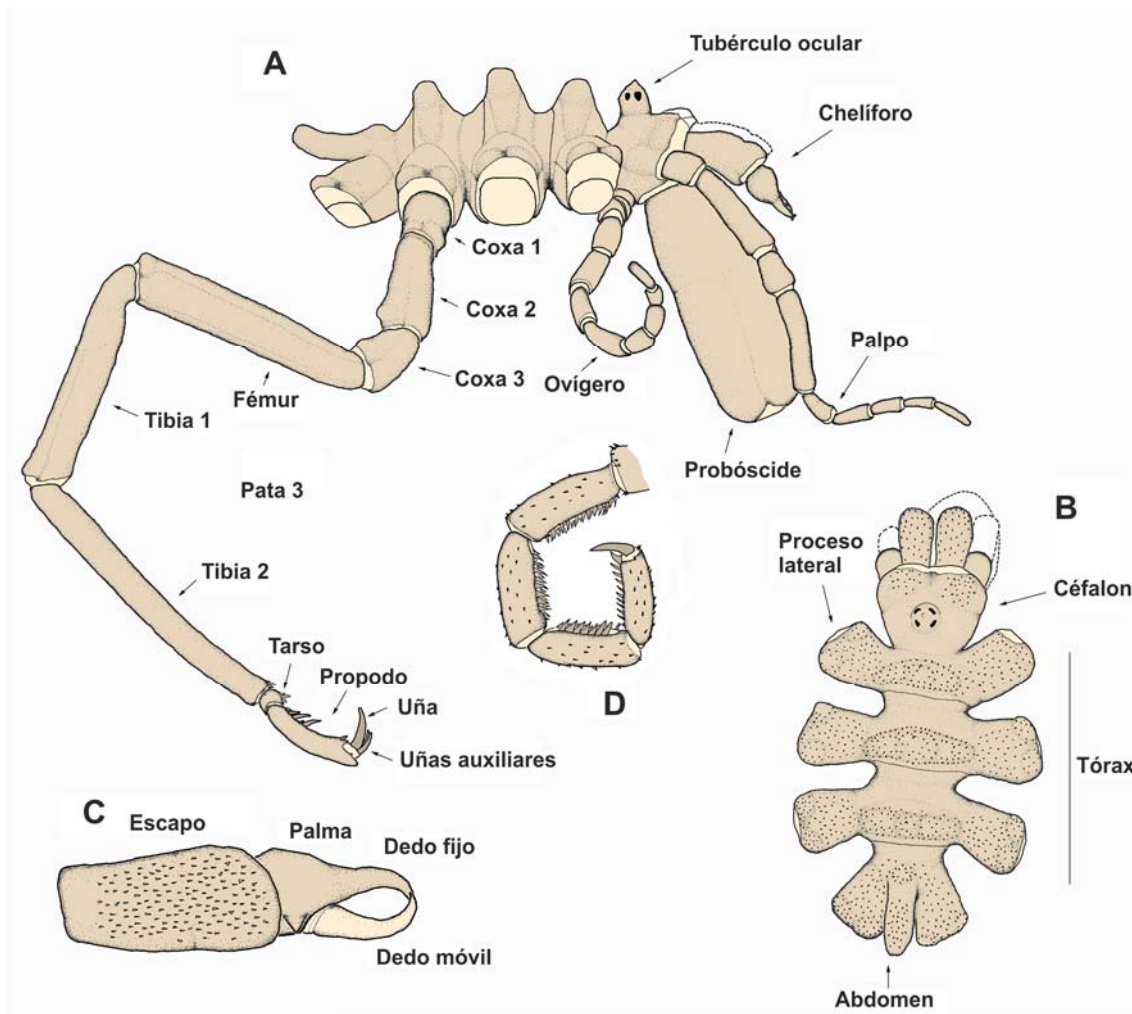


Figura 1. Dibujo idealizado de un picnogónido. **A.** Visión lateral. **B.** Visión dorsal. **C.** Quelíforo (modificado de Cano-Sánchez & López-González, 2013). **D.** Strigilis de *Colossendeis australis* Hodgson, 1907 (modificado de Cano-Sánchez & López-González, 2007).

Los **quelíforos** son el primer par de apéndices cefálicos, que, cuando son funcionales, intervienen en la manipulación del alimento. Se encuentran dorsalmente a la probóscide y en general son un apéndice quelado. Cada quelíforo está formado por un artejo basal (**escapo**) y una quela formada por un **dedo móvil** que se articula con la **palma** del **dedo fijo**. Los dedos en su parte interna pueden estar dentados o no. El quelíforo es un apéndice que se encuentra presente en todas las larvas de picnogónidos pero su grado de desarrollo es muy variable en los adultos. Existen géneros con escapos formados por dos artejos, en otros la quela presenta una reducción muy severa e incluso existen géneros en los que el quelíforo está ausente.

Los **palpos** son el segundo par de apéndices cefálicos y pueden tener funciones sensoriales, intervenir en la alimentación e incluso asumir funciones de limpieza. Presentan una inserción lateral respecto a la probóscide, y están formados por un número de artejos y grado de desarrollo muy variable (hasta un máximo de 10 artejos en las formas actuales), llegando a estar ausente en algunas familias.

Los **ovígeros** son el tercer par de apéndices del céfalon, y son exclusivos de los picnogónidos. La función de los ovígeros es de limpieza y, además, en la mayoría de los géneros en los machos es donde se retienen los huevos hasta su eclosión, en algunos incluso algo más allá, produciéndose en ellos los primeros estados de desarrollo postembrionario. Estos apéndices se encuentran en la zona ventral del céfalon, normalmente entre la inserción de la probóscide y el primer par de procesos laterales. En la mayoría de las especies están formados por 10 artejos, aunque este número varía dependiendo del género y el sexo. Es frecuente que cuando los cuatro últimos artejos están curvados, portan espinas y termina en una uña se denomine al conjunto "**strigilis**" (término propuesto por Child, 1997). Las especies que presentan un ovígero corto, con pocos segmentos, o sin espinas probablemente no lo utilicen para la limpieza (Arnaud & Bamber, 1987).

Las **patas** son típicamente marchadoras y están formadas por ocho artejos, tres coxas proximales (**coxa 1**, **coxa 2** y **coxa 3**), un **fémur**, dos tibias (**tibia 1** y **tibia 2**), un **tarso** y un **propodo** que normalmente lleva una **uña** terminal (muchos autores incluyen la uña como un artejo más). Además, esta uña terminal puede llevar un par de **uñas auxiliares**. Las patas pueden ser glabras o presentar una ornamentación variable, con espinas, tubérculos o largas setas; es frecuente que a nivel del propodo aparezcan espinas en su zona ventral.

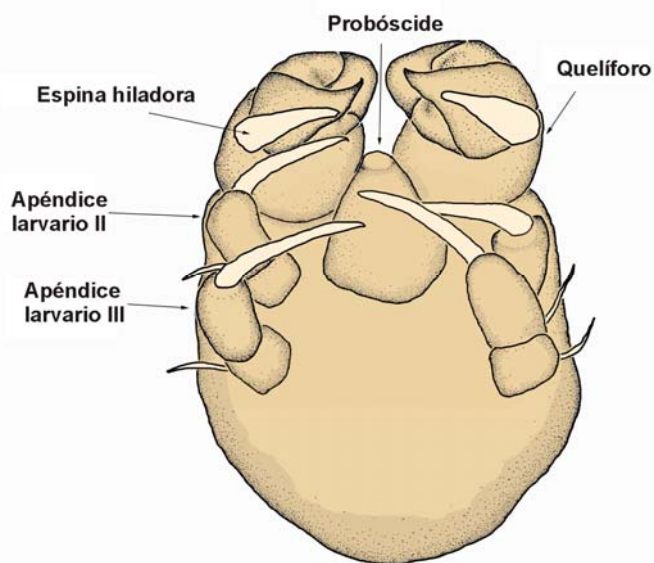


Figura 2. Imágenes de pycnogónidos mostrando su variabilidad morfológica.

En la zona terminal del tórax se encuentra el opistosoma o **abdomen**, que está muy reducido. En su zona distal se abre el ano.

Debido a que los segmentos torácicos son muy reducidos, las gónadas y divertículos del digestivo se extienden por el interior de las patas. Así, los poros sexuales (gonoporos) se abren en la superficie ventral de la segunda coxa de las patas. Los poros masculinos suelen ser redondeados y los femeninos ovalados. Es frecuente que en la superficie del fémur de los machos se abran las glándulas cementantes en el extremo de un tubérculo o tubo, con distinto grado de desarrollo. Estas glándulas producen una sustancia que aglutinará las masas de huevos en sus patas ovígeras. En las hembras grávidas el fémur aparece más abultado.

Figura 3. Dibujo ventral de la larva protonymphon de *Ammothea minor* (modificado de Cano-Sánchez & López-González, 2013).



1.3. Historia natural

Los picnogónidos son un pequeño grupo de quelicerados marinos, que se conocen vulgarmente como “arañas de mar”. En general tienen un tamaño muy variable, desde menos de 1 mm a más de 70 cm con las patas extendidas, aunque es frecuente que los que viven en zonas templadas sean de pequeño tamaño. Suelen aparecer en muy bajas densidades y ser crípticos con el sustrato en el que viven (Arnaud & Bamber, 1987; Child, 1997; Hedgpeth, 1947). Este grupo tiene gran plasticidad para adaptarse al ambiente y es frecuente que especies abisales sean ciegas o que las que viven en zonas con fuerte batida de olas presenten el cuerpo compactado y/o uñas muy desarrolladas. La mayoría de ellos viven en ambientes rocosos, sobre algas, sobre invertebrados bentónicos y algunos incluso pueden nadar activamente en la columna de agua (Arnaud & Bamber, 1987; King, 1973; Morgan *et al.*, 1964).

Los conocimientos sobre el modo y ciclo de vida y el desarrollo de los picnogónidos son muy limitados (Bain, 2003a; Gillespie & Bain, 2006; Wilhelm *et al.*, 1997). La mayoría son de vida libre, aunque hay algunos que son considerados comensales o parásitos (Arnaud, 1978; Arnaud & Bamber, 1987; Russel & Hedgpeth, 1990). En general son depredadores de invertebrados, en su mayoría sésiles o de movimientos lentos (Bain, 1991; Genzano, 2002). Se alimentan por succión, introducen su probóscide en la pared corporal de su presa y succionan sus líquidos (Arnaud & Bamber, 1987) o bien absorben a la presa entera. Se ha registrado depredación sobre hidrozooos hidroideos (Arnaud & Bamber, 1987; Lovely, 2005; Staples, 1997), antozoos (Arango, 2001; Mercier & Hamel, 1994), medusas (Child & Harbison, 1986; Okuda, 1940), briozoos (Clark, 1976; Ryland, 1976) moluscos, lamelibranquios, nudibranquios, equinodermos, poliquetos, así como sobre algunas algas (Arnaud, 1976; Arnaud & Bamber, 1987; Benson & Chivers, 1960; Munilla, 1981, 1982) o detritívoros (Wyer & King, 1974), y en algunos casos son muy selectivos con la presa de la que se alimentan (Fry, 1965).

El comportamiento reproductivo en los picnogónidos es aun ampliamente desconocido en la mayoría de las especies. De hecho, hay algunas familias en las que nada se sabe y de la que sólo se conoce algún espécimen inmaduro.

En general se ha asumido que es el macho el que inicia el cortejo, aunque se ha detectado que en algunas especies es realmente la hembra (Bain & Govedich, 2004). Se ha observado que en el apareamiento el macho frota su ovígero sobre el cuerpo de la hembra, esto parece que la induce a realizar la puesta y transferir los huevos a las patas ovígeras del macho (Arnaud & Bamber, 1987; Nakamura & Sekiguchi, 1980). Una vez que los huevos han sido puestos al cuidado del macho estos son fertilizados y aglutinados, con el moco que produce la glándula cementante del fémur de los machos, en una masa compacta de huevos; el macho puede transportar a la vez varias puestas fertilizadas de diferentes hembras (Bain & Govedich, 2004) (Fig. 4A). Hay familias en las que nunca se han descrito casos de machos que transporten puestas, lo que ha llevado a pensar que puedan presentar desarrollo directo o incubación interna (Arnaud & Bamber, 1987).

Los huevos son transportados en el ovígero hasta su eclosión y en algunos casos el macho continúa el transporte de larvas hasta que han sufrido varias mudas (Fig. 4B). Normalmente del huevo eclosiona una larva “protonymphon”, típica de picnogónidos y caracterizada por poseer una probóscide y tres pares de apéndices larvarios, el par I que se corresponde con los quelíforos y dos pares de apéndices larvarios (II y III) (Fig. 3) (Bain & Govedich, 2004; Cano-Sánchez & López-González, 2009, 2010, 2013; Wilhelm *et al.*, 1997). En algunos casos del huevo eclosiona directamente un estadio postlarvario, considerándose entonces que el estadio protonymphon ocurre dentro del huevo (Bamber, 2007), aunque también existen algunos estudios contradictorios (Brenneis *et al.*, 2011a). En cualquier caso, una vez que abandonan el macho poco se conoce de su desarrollo posterior. Postlarvas y juveniles de distintas especies se han encontrado sobre diferentes invertebrados marinos, pero el ciclo de vida completo se conoce en pocas de ellas (Bain, 2003a).

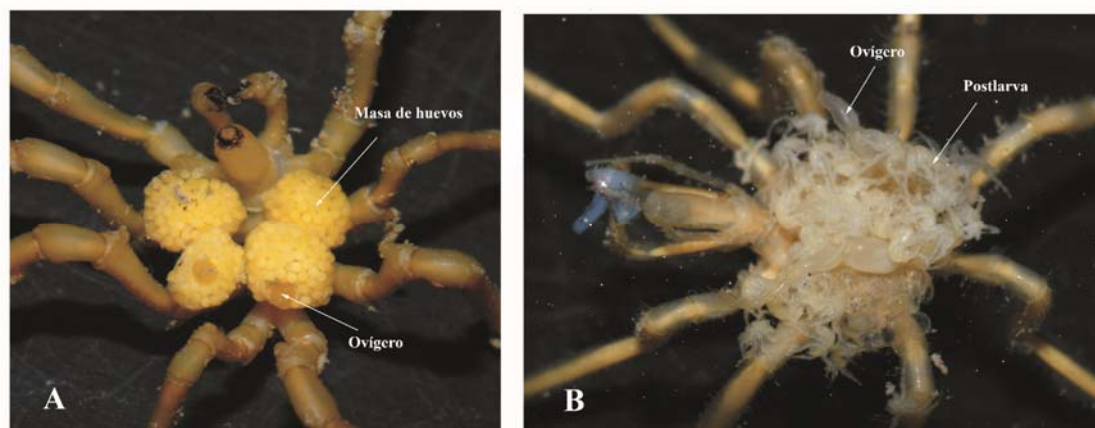


Figura 4. A. Macho ventral portando masas de huevos en sus ovígeros. B. Macho ventral portando postlarvas.

Las larvas y postlarvas de los picnogónidos tienen estructuras que les permiten agarrarse a la pata ovígera del macho o al hospedador. Su morfología particular y relativo grado de desarrollo se relaciona, básicamente, con cuánto tiempo permanecen en el ovígero del macho y de la forma de vida que tengan posteriormente. Estas estructuras son los apéndices larvarios II y III (que se considera serán los palpos y ovígeros en el futuro estado adulto) y la denominada espina de hilado (que es donde se abre la glándula de la seda) que se encuentra en el escapo del quelífero.

Es importante definir los criterios para considerar qué es larva o postlarva, ya que es una terminología controvertida en este grupo. Muchos trabajos (Bain, 2003a, 2003b; Behrens, 1984; Bogomolova, 2007; Bogomolova & Malakhov, 2003, 2006; Burris, 2011; Cano-Sánchez & López-González, 2009; Gillespie & Bain, 2006; Okuda, 1940; Vilpoux & Waloszek, 2003) consideran que aquellos estados inmaduros en los que las patas marchadoras no están completamente desarrolladas son estados larvarios. En cambio en otros estudios (Bamber, 2007; Cano-Sánchez & López-González, 2010, 2013), sólo reconocen un estadio larvario, la protonymphon, mientras que el resto de estadios son postlarvarios.

El desarrollo postembrionario de los picnogónidos es poco conocido, por lo que se han realizado diferentes propuestas basadas en distintos criterios. Dogiel (1913) propuso tres tipos de desarrollo según la forma de vida de las larvas: (1) ectoparásitos de hidrozooos, (2) endoparásitos de la cavidad gastrovascular de hidrozooos, y (3) lecitotróficos sobre las patas ovígeras del macho. Posteriormente Bain (2003a) propuso cuatro patrones de desarrollo según: el primer estado que eclosiona del huevo; la forma de vida de las larvas; y la secuencia en la que se desarrollan las patas en los estados sucesivos. Dichos patrones fueron nombrados como "protonymphon o protonymphon típico", "larva enquistada", "protonymphon atípico" y "larva anclada". Siguiendo los mismos criterios Bogomolova (2007) y Bogomolova & Malakhov (2003, 2004, 2006) propusieron un quinto patrón de desarrollo "protonymphon lecitotrófico". Las diferencias entre ellos básicamente son:

- "protonymphon o protonymphon típico" el primer estadio es la larva protonymphon la cual abandona al macho (Fig. 5A) y vive como ectoparásito de hidroideos. Durante varias mudas los apéndices larvarios I a III se irán desarrollando para formar los definitivos quelíferos, palpos y patas ovígeras; mientras que la aparición de las patas marchadoras en los siguientes estados es estrictamente secuencial (Bain, 2003b; Bogomolova, 2007; Bogomolova & Malakhov, 2003; Gillespie & Bain, 2006; Okuda, 1940; Vilpoux & Waloszek, 2003).

- "larva enquistada" el primer estadio es la larva protonymphon la cual abandona al macho y parasita la cavidad gastrovascular de cnidarios. Los apéndices larvarios II y III desaparecen tras la primera muda y aparecen los primordios de tres pares de patas a la vez, mientras que el cuarto aparece posteriormente (Fig. 5D) (Bain, 2003a; Bogomolova & Malakhov, 2003; Lovely, 2005; Staples & Watson, 1987).

- "protonymphon atípico" el primer estadio es la larva protonymphon que abandona el macho y se instala en la cavidad del manto de bivalvos o en poliquetos sedentarios. En las pocas especies estudiadas, la protonymphon muda a un estadio morfológicamente similar, y en la siguiente muda aparecen los primordios de todas las patas marchadoras a la vez (Fig. 5C) (Bain, 2003a; Ohshima, 1933, 1937).

- "larva anclada" el primer estadio es postlarvario, ya que presenta un par de quelíferos, los apéndices larvarios II y III están ausentes y están presentes los primordios de los dos primeros pares de patas marchadoras. Este estado no se alimenta (vive de sus reservas) y permanece en las patas ovígeras del macho hasta alcanzar estados más avanzados (Fig. 5B) (Bain, 2003a, 2003 b; Brenneis *et al.*, 2011b; Bogomolova & Malakhov, 2003, 2004; Nakamura, 1981).

- "protonymphon lecitotrófico" el primer estado es la larva protonymphon que no abandona al macho y se alimenta de sus reservas, permaneciendo en los ovígeros del macho hasta estados avanzados. La aparición de las patas marchadoras es secuencial en los sucesivos estados (Fig. 5E) (Bogomolova, 2007; Bogomolova & Malakhov, 2003, 2004, 2006).

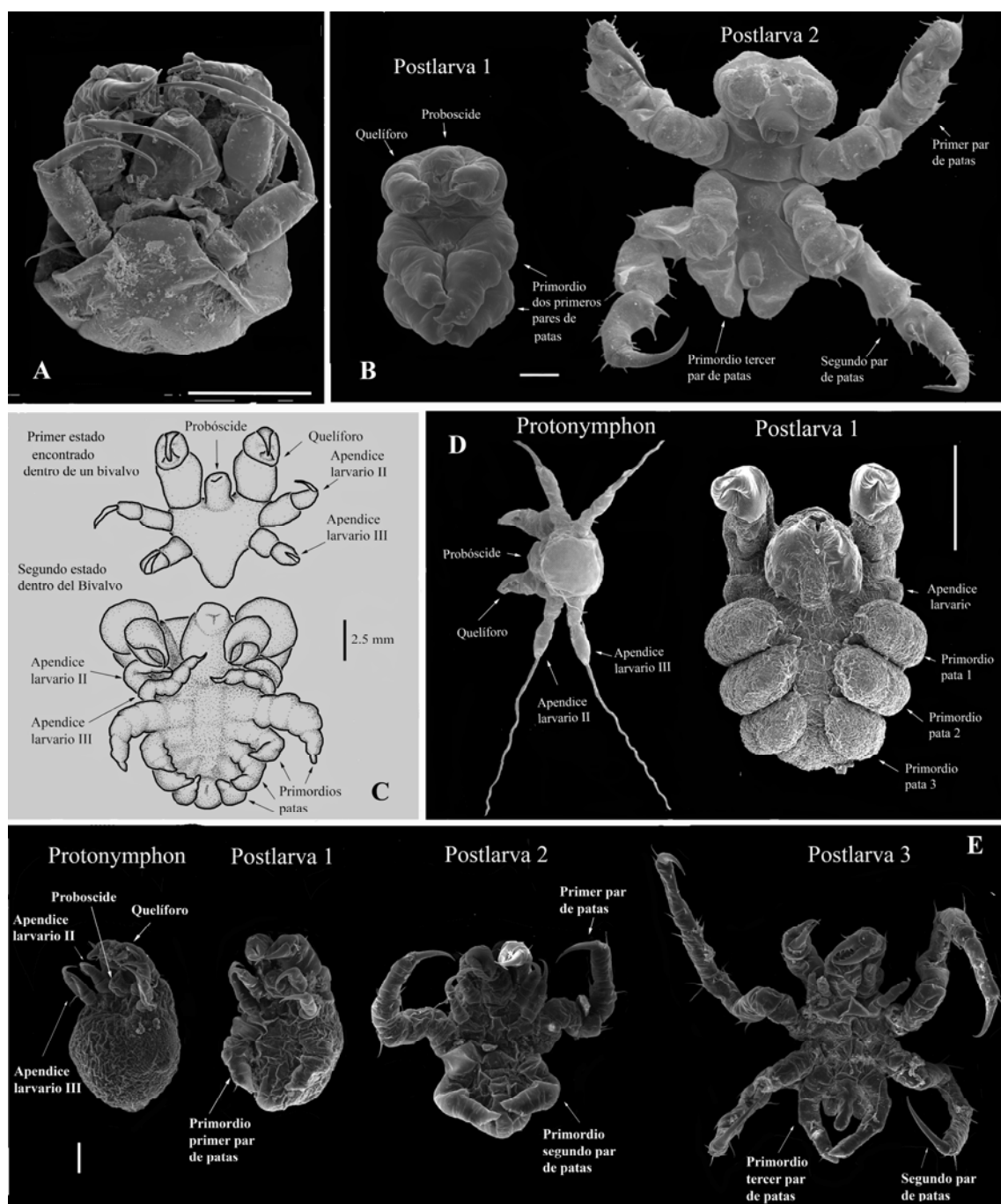


Figura 5. Primeros estados de desarrollo postembrionarios de distintas especies. **A.** Fotografía SEM larva protonymphon de *Ammothea clausi* Pfeffer, 1889. **B.** Fotografía SEM de los dos primeros estados postembrionarios de *Pseudopallene* sp. (ambas imágenes proporcionadas por G. Brenneis). **C.** Dibujos de los dos primeros estados encontrados dentro de un bivalvo de *Nymphonella tapetis* Ohshima, 1927 (modificado de Bain, 2003.). **D.** Fotografía SEM de los dos primeros estados postembrionarios de *Phoxichilidium tubularie* Lebour 1945 (modificado de Lovely, 2005). **E.** Fotografías SEM primeros estados del desarrollo postembrionario de *Nymphon unguiculatum* Hodgson 1915 (modificado de Cano-Sánchez & López-González, 2010) (Escala 100 µm, excepto C, 2,5 mm).

Excepto el patrón “protonymphon atípico” los restantes coinciden con los propuestos por Dogiel (1913). En los últimos años han aparecido nuevos estudios sobre el desarrollo postembrionario de distintas especies, y algunos de ellos no se pueden incluir en ningún patrón de desarrollo de los propuestos. Así Burris (2011) consideró que esta terminología confunde morfología larvaria y tipo de desarrollo, y propuso una nueva terminología: “ectoparásito”, “endoparásito”, “enquistado”, “anclado” y “anclaje prolongado”, en un intento de relacionar cuatro características morfológicas larvarias (tamaño, número y grado de desarrollo de los apéndices, presencia/ausencia de espina de hilado y morfología de los artejos terminales de los apéndices) con la forma de desarrollo postembrionario. Sin embargo esta terminología es difícil de aplicar en algunas especies. Lo que sí podemos decir, con el nivel de conocimiento actual, es que en general las larvas tienen tamaño y morfología similar cuando tienen patrones

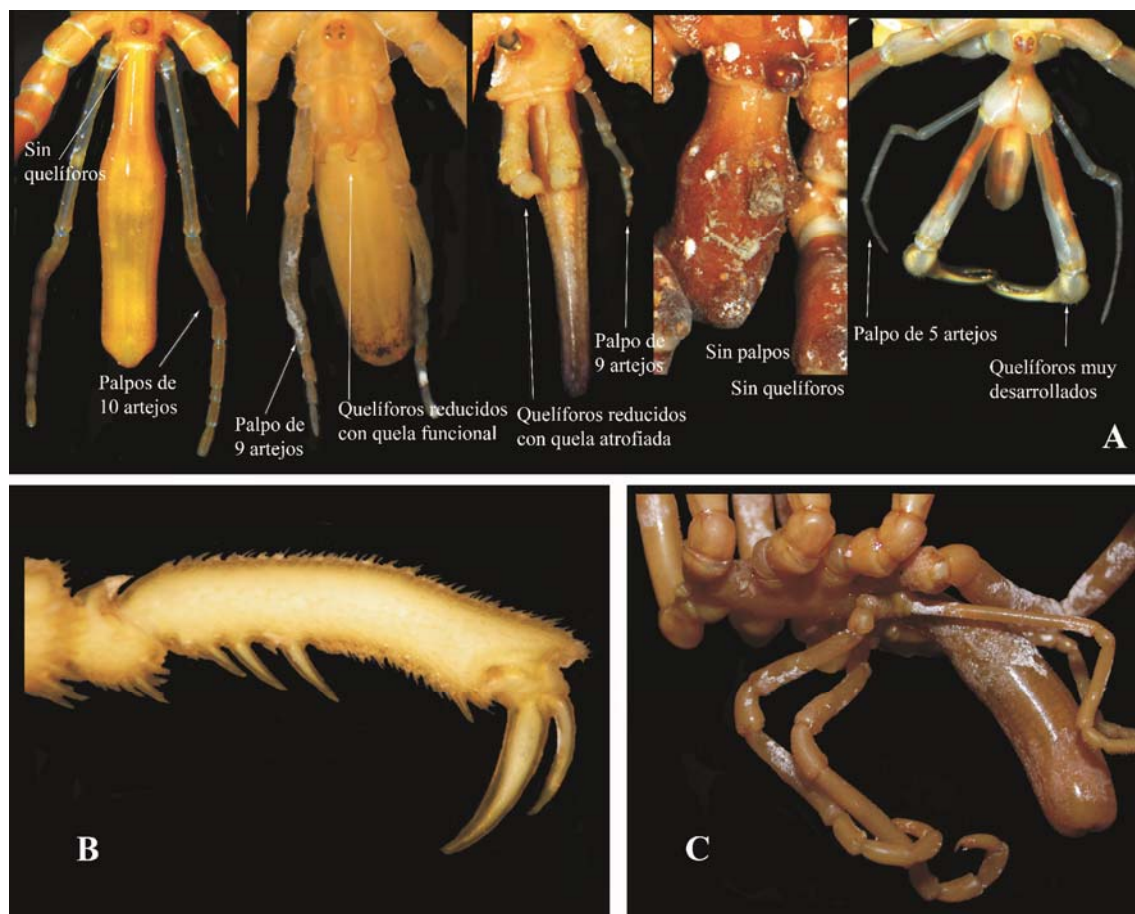


Figura 6. Caracteres utilizados en la separación de familias. **A.** Quelíforos y palpos con distinto grado de desarrollo. **B.** Presencia de uñas auxiliares. **C.** Ovígeros.

de desarrollo postembrionarios similares (Bogomolova, 2007; Bogomolova & Malakhov, 2003), aunque no siempre se pueden asociar ciertas características morfológicas de los estados postembrionarios con los tipos de desarrollo postembrionarios que presentan. Sería necesario conocer el desarrollo postembrionario de más especies para poder identificar con más fiabilidad posibles patrones en los ciclos de vida de los picnogónidos.

1.4. Distribución

Tienen una distribución mundial, se encuentran en todos los océanos y en todos los hábitats marinos, desde zonas intermareales hasta las profundidades abisales.

1.5. Interés científico y aplicado

La mayoría de los estudios que se han realizado sobre los picnogónidos son taxonómicos, en los que abundan las descripciones de especies, y son muy pocos aquellos referentes a su biología. Es un grupo animal que tiene una serie de características, por las que tradicionalmente se ha considerado un conjunto “menor” dentro de la fauna marina, como son **1)** el que suelen aparecer en muy baja densidad, **2)** son frecuentemente especies crípticas con el medio en el que viven, **3)** son inconspicuos y **4)** carecen de importancia económica (Arnaud & Bamber, 1987; Child, 1997). En Europa, este hecho se agrava dado que en nuestras aguas son normalmente de muy pequeño tamaño.

La mayoría de las especies de picnogónidos se encuentran normalmente asociadas a otros animales, asociaciones que implican a invertebrados sésiles o de movimientos lentos utilizados como alimento (Bain, 1991; Genzano, 2002). Así, su posición trófica relativa en las comunidades bentónicas se encuentra algo por encima de cnidarios y moluscos, entre otros (Iken *et al.*, 2001). Por lo tanto independientemente de los intereses humanos, es necesario resaltar la importancia que tienen los picnogónidos en las cadenas tróficas bentónicas y el valor intrínseco que tiene este grupo para la biodiversidad marina.

1.6. Principales caracteres diagnósticos para la separación de familias

- Quelíforos. Ausencia o presencia. Grado de desarrollo. Grado de desarrollo de la quela (Fig. 6A).
- Palpos. Ausencia o presencia. Número de artejos que lo forman (Fig. 6A).
- Número de pares de gonoporos.
- Ovígeros. Presencia en ambos sexos o solo en el macho. Número de artejos que lo forman (Fig. 6C).
- Presencia de uñas auxiliares en las patas marchadoras (Fig. 6B).

2. Sistemática interna

La posición filogenética de los picnogónidos ha sido muy controvertida durante muchos años. Los picnogónidos son el grupo hermano del resto de quelicerados, o de todos los artrópodos. Así dependiendo del estudio que consideremos los picnogónidos aparecerán con distinta categoría taxonómica. En los últimos años son numerosos los estudios que parecen apoyar la hipótesis de que son el grupo hermano del resto de quelicerados. Por esta razón lo vamos a tratar con la categoría taxonómica de clase.

La sistemática del grupo a niveles superiores de género o especie ha sido poco trabajada. Tradicionalmente se han reconocido 10 familias, pero en los últimos años las clasificaciones propuestas señalan 11 familias (Arango & Wheeler, 2007; Bamber, 2007; Bamber & Nagar, 2014), aunque hay géneros de difícil clasificación (*incertae sedis*). En estas propuestas se reconocen dentro de la Clase Pycnogonida Latreille, 1810 cuatro órdenes de los que sólo el Orden Pantopoda Gerstacker, 1863 tiene representantes actuales.

El orden Pantopoda se subdivide en dos subórdenes (con un número muy desigual de representantes): Stiripasterida Fry, 1978 y Eupantopodida Fry, 1978. Los representantes del suborden Stiripasterida se caracterizan por presentar una probóscide delgada, anillada y con la boca ventrodistal de dos labios. En este suborden sólo se reconoce una familia, Austrodecidae Stock, 1954 (con casi 60 especies descritas y solo dos de ellas citadas en la zona iberomacaronésica). En cambio, los eupantopódidos poseen una probóscide no anillada y boca distal con tres labios (la mayoría de los picnogónidos), en ellos se incluyen seis superfamilias (Tabla I).

Tabla I. Características esenciales de las superfamilias del suborden Eupantopodida y familias que las integran

Superfamilia	Familia
Ascorhychoidea Pocock, 1904*	Ammotheidae Dohrn, 1881 Ascorhynchidae Hoek, 1881
Tronco de 4 segmentos; quelíforos variables; palpos de 4 a 9 artejos; ovígeros 10 articulados; gonoporos en 1 a 4 pares de patas; no migración anterior de los ganglios del tronco.	
Colossendeidoidea Hoek, 1881	Colossendeidae Hoek, 1881
Tronco de 4 a 6 segmentos; quelíforos solo en formas polímeras; palpo 10 articulado; ovígeros 10 articulados; gonoporos en los 4 pares de patas; migración anterior de los ganglios del tronco	
Nymphonoidea Pocock, 1904	Callipallenidae Hilton, 1942 Nymphonidae Wilson, 1878 Pallenopsidae Fry, 1978
Tronco de 4 a 6 segmentos; quelíforos con quela funcional; palpo de 0 a 5 artejos; ovígero 10 articulado; gonoporos en 2 o en 4 pares de patas en machos y en 4 pares de patas en hembras; no migración anterior de los ganglios del tronco.	
Phoxichilidoidea Sars, 1891	Endeidae Norman, 1908 Phoxichillidae Sars, 1891
Tronco de 4 segmentos; quelíforos ausentes o con quela funcional; palpos ausentes o son pequeños tubérculos; ovígero ausente en hembras y de 6 a 8 artejos en machos; gonoporos en los 4 pares de patas; no migración anterior de los ganglios del tronco	
Pycnogonoidea Pocock, 1904	Pycnogonidae Wilson, 1878
Tronco de 4 o 5 segmentos; quelíforos y palpos ausentes; ovígero ausente en hembras y en machos está ausente o de 4 a 9 artejos; gonoporos de los machos en los cuatro pares de patas, en 1 o en 2 y en las hembras en los cuatro; no migración anterior de los ganglios del tronco	
Rhynchothoracoidea Fry, 1978	Rhynchothoracidae Thompspon, 1909
Tronco de 4 segmentos; quelíforos ausentes; palpos de 4 a 6 artejos; ovígeros de 9 artejos en hembras y de 10 en machos; gonoporos en el último par de patas; no migración anterior de los ganglios del tronco.	

*En esta superfamilia hay nueve géneros en *incertae sedis*

3. Diversidad del grupo

En la actualidad a nivel mundial hay descritas unas 1350 especies de pycnogónidos, de ellas, en la información actualmente publicada, al menos 67 están presentes en el entorno iberomacaronésico. Aunque reportes recientes elevan a más de 60 sólo las especies presentes en la Península Ibérica (Munilla, 2011; Munilla & Soler-Membrives, 2014); con representantes en todas las familias reconocidas (Tabla II).

Tabla II. Número de especies citadas en las zonas iberomacaronésicas por familias

Familia	Península Ibérica	Canarias	Azores	Madeira e I. Salvajes
Ammotheidae Dohrn, 1881	17	6	7	–
Ascorhynchidae Hoek, 1881	6	1	–	–
Colossendeidae Hoek, 1881	6	1	4	–
Callipallenidae Hilton, 1942	6	3	1	–
Nymphonidae Wilson, 1878	7	–	–	–
Pallenopsidae Fry, 1978	3	1	–	–
Endeidae Norman, 1908	2	1	2	–
Phoxichiliidae Sars, 1891	9	4	6	2
Pycnogonidae Wilson, 1878	5	–	–	–
Rhynchothoracidae Thompspon, 1909	3	1	2	–
Austrodecidae Stock, 1954	2	–	–	–
<i>Incertae sedis</i>	1	–	–	–
Totales	67	18	22	2

FUENTE DE DATOS sobre la abundancia de especies en las distintas zonas: Bamber & Costa (2009), Camp & Ros (1980), Esquete *et al.* (2013), Munilla (1982, 1987, 1991, 1997), Ross & Munilla (2004); Sánchez & Munilla (1987, 1989), Soler-Membrive & Munilla (2011), Stock (1990), Varela *et al.* (2009).

4. Estado actual de conocimiento del grupo

En general los estudios sobre este grupo animal son escasos, en muchos casos incompletos, y además la información disponible podemos considerar que está sesgada por la intensidad de los esfuerzos de muestreo que se realizan en zonas concretas (Arnaud & Bamber, 1987; Coll *et al.*, 2010). Como ejemplo podemos mencionar que en los últimos 30 años se ha realizado un número considerable de estudios sobre las arañas de mar del litoral occidental mediterráneo, con lo que los conocimientos sobre las especies presentes en la zona son sustancialmente mayores que los de cualquier otra (Arnaud, 1976, 1987; Chimenz, 2000; Chimenz & Lattazi, 2003; Krapp, 1973; Munilla, 1982, 1993a, 1993b, 1997; Ros, 2004). Esto evidencia que la información que existe sobre los pycnogónidos iberomacaronésicos en su conjunto es muy deficiente y que queda una gran cantidad de trabajo que realizar.

5. Principales fuentes de información disponibles

La información disponible sobre la arañas de mar es relativamente escasa, altamente dispersa y específica. Está muy fragmentada en muchos artículos, relativos a zonas muy distintas del planeta, a profundidades dispares y en general son estudios taxonómicos de descripción de especies. De hecho, cuando se incluyen en trabajos generales de comunidades, es frecuente que se mantengan a niveles taxonómicos altos dada la dificultad en su identificación específica (Biscoito *et al.*, 2006; Cortés *et al.*, 2012).

Manuales sobre la fauna de pycnogónidos de áreas geográficas concretas son escasos y dispersos. Así los manuales en castellano que se pueden utilizar para identificar pycnogónidos son escasos y apenas se puede citar el capítulo dedicado a ellos en el "*Curso práctico de Entomología*" (Munilla, 2004) en el que se incluye una pequeña clave para identificar familias. Resulta de utilidad el volumen dedicado a los pycnogónidos ibéricos del proyecto "Fauna Ibérica" en el que se describen las especies ibéricas citadas, así como pequeñas claves para su identificación (Munilla & Soler-Membrives, 2014). También resulta muy útil para la identificación de especies mediterráneas la clave que presenta Stock (1968) en su trabajo sobre la fauna del Mediterráneo noroccidental.

Existen numerosos trabajos sobre la fauna pycnogónida de otras zonas geográficas, algunas próximas y otras muy distantes de la iberomacaronésica, pero que pueden ser de utilidad: Francia (Bouvier, 1923), Italia central (Civitavecchia y su entorno) (Chimenz *et al.*, 1979), Ecuador (Bamber & Takahashi, 2005), noreste del océano Atlántico (Bamber, 1983, 2002; Bamber & Thurston, 1995), Costa oeste de Norteamérica (Cole, 1904), Nueva Caledonia (Bamber, 2004a, 2004b, 2011), Reino Unido (Bamber, 2012; King & Crapp, 1971), Taiwan (Bamber, 2004c), Yemen (Bartolino & Krapp, 2007), Antártida (Child, 1994a, 1994b, 1995a, 1995b, 1995c; Calman, 1915; Fry & Hedgpeth, 1969; Gordon, 1932, 1938, 1944, entre muchos otros), Ártico (Cole, 1921), etc.

Una propuesta de fácil acceso sobre la ordenación sistemática de todos los picnogónidos del mundo se puede consultar *on line* en la Pycnabase (Bamber & Nagar, 2014: <http://www.marinespecies.org/pycnobase>).

Entre otros trabajos relevantes que no sean taxonómicos o faunísticos, y que aborden otros aspectos, deberíamos citar a Arnaud & Bamber (1987) pues abarca los aspectos generales de la biología de los picnogónidos, Bamber (2007) que realiza un estudio sistemático del grupo; o Bain (2003a) que recopila la información existente, hasta el momento, sobre los tipos de desarrollo postembrionario de los picnogónidos.

6. Agradecimiento

Agradecemos al Dr. Georg Brenneis (Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Biologie/Vergleichende Zoologie) la cesión de las imágenes originales incluidas en la figura 5B para este trabajo. Así como al Dr. Eric Lovely (Director-Biology Program, Arkansas Tech University) y la Editorial Northeastern Naturalist por el permiso para incluir en este trabajo las imágenes de la figura 5D.

7. Referencias

- ARANGO, C. P. 2001. Sea spiders (Pycnogonida) from the Great Barrier Reef, Australia, feed on fire corals and zoanths. *Memoirs of the Queensland Museum*, **46**: 656.
- ARANGO, C. P. & W. C. WHEELER 2007. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics*, **23**: 255-293.
- ARNAUD, F. 1976. Sur quelques pycnogonides de Turquie et de la mer Ege Méditerranée orientale. *Acta Ecológica Iranica*, **1**: 68-72.
- ARNAUD, F. 1978. A new species of *Ascorhynchus* (Pycnogonida) found parasitic in an opisthobranchiate mollusc. In: Sea Spiders (Pycnogonida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **63**: 99-104.
- ARNAUD, F. & R. BAMBER 1987. The biology of Pycnogonida. *Advances in Marine Biology*, **24**: 1-96.
- BAIN, B. A. 1991. Some observations on biology and feeding behavior in two southern California pycnogonids. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **61**: 63-64.
- BAIN, B. A. 2003a. Larval types and a summary of postembryonic development within the pycnogonids. *Invertebrate Reproduction and Development*, **43**: 193-222.
- BAIN, B. A. 2003b. Postembryonic development in the pycnogonid *Austropallene cornigera* (Family Callipallenidae). *Invertebrate Reproduction and Development*, **43**: 181-192.
- BAIN, B. A. & F. R. GOVEDICH 2004. Courtship and mating behavior in the Pycnogonida (Chelicerata: class Pycnogonida): a summary. *Invertebrate Reproduction and Development*, **46**: 63-79.
- BAMBER, R. N. 1983. Some deep water Pycnogonids from the north-east Atlantic. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **77**: 65-74.
- BAMBER, R. N. 2002. Bathy pelagic pycnogonids (Arthropoda, Pycnogonida) from the Discovery deep-sea cruises. *Journal of Natural History*, **36**: 715-727.
- BAMBER, R. N. 2004a. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from French Cruises to Melanesia. *Zootaxa*, **551**: 1-27.
- BAMBER, R. N. 2004b. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from New Caledonia, Fiji and Tonga: new records and new species. In: Marshall B. & Richer de Forges B. (eds), *Tropical Deep-Sea Benthos*, volume 23. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **191**: 73-83. Paris
- BAMBER, R. N. 2004c. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) from Taiwan, with description of three new species. *Zootaxa*, **458**: 1-12.
- BAMBER, R. N. 2007. A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda). In: Zhang Z.Q., Shear W.A. (eds) *Linnean Tercentenary. Progress in invertebrate taxonomy. Zootaxa*, **1668**: 295-312.
- BAMBER, R. N. 2011. The sea-spiders (Arthropoda: Pycnogonida) of Admiralty Bay, King George Island. *Polish Polar Research*, **32**: 27-38.
- BAMBER, R. N. 2012. Anthropogenic spread of the immigrant sea-spider *Ammothea hilgendorffii* (Arthropoda: Pycnogonida: Ammotheidae) in UK waters. *Marine Biodiversity Records*, **5**: 1-5.
- BAMBER, R. N. & A. C. COSTA 2009. The pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) of Sao Miguel, Azores, with description of a new species of *Anoplodactylus* Wilson, 1878 (Phoxilidiidae). *Açoreana*, **6**: 167-182.
- BAMBER, R. N. & A. EI NAGAR (Eds.) 2014. *Pycnabase: World Pycnogonida Database*. Accesible (2014) en: <http://www.marinespecies.org/pycnobase/>
- BAMBER, R. N. & Y. TAKAHASHI 2005. Some littoral sea spiders (arthropoda: Pycnogonida) from Ecuador, with a new species of *Anoplodactylus* Wilson, 1878 (Phoxilidiidae). *Zootaxa*, **815**: 1-8.
- BAMBER, R. N. & M. H. THURSTON 1995. The deep-water pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) of the northeastern Atlantic Ocean. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **115**: 117-162.
- BARTOLINO, V. & F. KRAPP 2007. Littoral Pycnogonida from the Socotra Archipelago. *Contributions to Zoology*, **76**: 221-233.
- BEHRENS, W. 1984. Larvenentwicklung und Metamorphose von *Pycnogonum litorale* (Chelicerate, Pantopoda). *Zoomorphology*, **104**: 266-279.
- BENSON, P. H. & D. C. CHIVERS 1960. A pycnogonid infestation of *Mytilus californianus*. *The veliger*, **3**: 16-18.

- BISCOITO, M., A. J. ALMEIDA & M. SEGONZAC 2006. Preliminary biological characterization of the Saldanha hydrothermal field at the Mid-Atlantic Ridge (36°34'N, 32°26'W, 2200m). *Cahers de Biologie Marine*, **47**: 421-427.
- BOGOMOLOVA, E. C. 2007. Larvae of three sea spider species of the genus *Nymphon* (Arthropoda: Pycnogonida) from the White Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, **33**: 145-160.
- BOGOMOLOVA, E.V. & V. V. MALAKHOV 2003. Larvae of sea spiders (Arthropoda, pycnogonida) of the White Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, **82**:1-17.
- BOGOMOLOVA, E.V. & V. V. MALAKHOV 2004. Fine morphology of sea spider larvae (Arthropoda, Pycnogonida) of the White Sea. *Zoologicheskii Bespozvonochnykh*, **1**: 3-28.
- BOGOMOLOVA, E. V. & V. V. MALAKHOV 2006. Lecithotrophic Protonymphon is a special type of postembryonic development of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida). *Doklady Biological Sciences*, **409**: 328-331.
- BOUVIER, E. L. 1923. *Pycnogonides*. Faune de France, 7: 1-169.
- BRENNEIS, G., C. P. ARANGO & G. SCHOLTZ 2011a. Morphogenesis of *Pseudopallene* sp. (Pycnogonida, Callipallenidae) I: embryonic development. *Development Gene and Evolution*, **221**: 309-328.
- BRENNEIS, G., C. P. ARANGO & G. SCHOLTZ 2011b. Morphogenesis of *Pseudopallene* sp. (Pycnogonida, Callipallenidae) II: postembryonic development. *Development Gene and Evolution*, **221**: 329-350.
- BURRIS, Z. P. 2011. Larval morphologies and potential developmental modes of eight sea spider species (Arthropoda: Pycnogonida) from the southern Oregon coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **91**: 845-855.
- CALMAN, W.T. 1915. Pycnogonida. British Antarctic (Terra Nova) Expedition, 1910. *Zoology*, **3**: 1-74.
- CAMP, J. & J. ROS 1980. Comunidades bentónicas de sustrato duro del litoral NE español. VIII. Sistemática de los grupos menores. *Investigaciones pesqueras*, **44**: 199-209.
- CANO-SÁNCHEZ, E. & P. J. LOPEZ-GONZALEZ 2009. Novel mode of postembryonic development in *Ammothea* genus (Pycnogonida: Ammotheidae) from Antarctic waters. *Scientia Marina*, **73**: 541-550.
- CANO-SÁNCHEZ, E & P. J. LÓPEZ-GONZÁLEZ 2010. Postembryonic development of *Nymphon unguiculatum* Hodgson 1915 (Pycnogonida, Nymphonidae) from the South Shetland Islands (Antarctica). *Polar Biology*, **33**: 1205-1214.
- CANO-SANCHEZ, E. & P. J. LÓPEZ-GONZÁLEZ 2013. New data concerning postembryonic development in Antarctic *Ammothea* species (Pycnogonida: Ammotheidae). *Polar Biology*, **36**: 1175-1193.
- CHILD, C. A. 1994a. Antarctic and subantarctic Pycnogonida I. The family Ammotheidae. Biology of the Antarctic Seas XXIII. *Antarctic Research Series*, **63**: 1-48.
- CHILD, C. A. 1994b. Antarctic and subantarctic Pycnogonida II. The family Austrodecidae. Biology of the Antarctic Seas XXIII. *Antarctic Research Series*, **63**: 49-99.
- CHILD, C. A. 1995a. Antarctic and subantarctic Pycnogonida III. The family Nymphonidae. Biology of the Antarctic Seas XXIII. *Antarctic Research Series*, **69**: 1-68.
- CHILD, C. A. 1995b. Antarctic and subantarctic Pycnogonida IV. The families Colossendeidae and Rhynchothoraxidae. Biology of the Antarctic Seas XXIII. *Antarctic Research Series*, **69**: 69-111.
- CHILD, C. A. 1995c. Antarctic and subantarctic Pycnogonida V. The family Pycnogonidae, Phoxilidiidae, Endeidae and Callipallenidae, including the genus Pallenopsis. Biology of the Antarctic Seas XXIII. *Antarctic Research Series*, **69**: 113-160.
- CHILD, C. A. 1997. Antarctic and Subantarctic Pycnogonida: Nymphonidae, Colossendeidae, Rhynchothoraxidae, Pycnogonidae, Endeidae and Callipallenidae. *Antarctic Science*, **9**: 111-112.
- CHILD, C. A. & G. R. HARBISON 1986. A parasitic association between a pycnogonid and a seychomedusa in midwater. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **66**: 113-117.
- CHIMENZ, C. 2000. Pycnogonidi delle coste italiane: quadro delle conoscenze (Pycnogonida). *Memorie Della Società Entomologica Italiana*, **78**: 541-574.
- CHIMENZ, C. & L. LATTANZI 2003. Mediterranean Pycnogonida: faunistic, taxonomical and zoogeographical considerations. *Biogeographia*, **24**: 251-262.
- CHIMEZ, C., P. M. BRIGNOLI & G. BASCIANO 1979. Pantopodi del porto de Civitavecchia e dintorni (Italia Centrale). *Cahiers de biologie Marine*, **20**: 471-497.
- CLARK, W. C. 1976. The genus *Rhynchothorax* Costa (Pycnogonida) in New Zealand waters. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **6**: 287-296.
- COLE, L. J. 1904. Pycnogonida of the west coast of north America. *Harriman Alaska Expedition with Cooperation of Washington Academy of Science*, New York. 331 pp.
- COLE, L. J. 1921. Pycnogonida. En: *Report of the Canadian Arctic Expedition 1913-16*.
- COLL, M., C. PIRODDI, J. STEENBEEK, K. KASCHNER K, F. BEN RAIS LASRAM, et al. 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE*, **5**: e11842.
- CORTÉS, J., R. VARGAS-CASTILLO & J. NIVIA-RUIZ 2012. Marine biodiversity of Bahía Culebra, Guanacaste, Costa Rica: published records. *Revista de Biología Tropical*, **60**: 31-71.
- DOGIEL, V. 1913. Embryologische studien en Pantopoden. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, **107**: 575-741.
- ESQUETE, P., R. N. BAMBER, J. MOREIRA & J. S. TRONCOSO 2013. Pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) in seagrass meadows: the case of O Grove inlet (NW Iberian peninsula). *Thalassas*, **29**: 25-33.
- FRY, W. G. 1965. The feeding mechanisms and preferred foods of three species of *Pycnogonida*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **12**: 195-233.
- FRY, W. G. & J. W. HEDGPETH 1969. Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. Fauna of the Ross Sea, 7. *Memoirs of the New Zealand Oceanographic Institute*, **49**: 1-139.

- GENZANO, G.N. 2002. Associations between pycnogonids and hydroids from the Buenos Aires litoral zone, with observations on the semi-parasitic life cycle of *Tanytulum orbiculare* (Ammonotheidae). *Scientia Marina*, **66**: 83-92.
- GILLESPIE, J. M. & B. A. BAIN 2006. Postembryonic development of *Tanystylum bealensis* (Pycnogonida, Ammonotheidae) from Barkley Sound, British Columbia, Canada. *Journal of Morphology*, **256**: 308-317.
- GORDON, I. 1932. Pycnogonida. *Discovery Reports*, **6**: 1-138.
- GORDON, I. 1938. Pycnogonida. *Australian Antarctic expedition*, 40 pp.
- GORDON I. 1944. Pycnogonida. Reports of the British. *Australian and New Zealand Antarctic Research Expedition (series B)*, **5**: 1-172.
- HEDGPETH, J. W. 1947. On the evolutionary significance of the Pycnogonida. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **106**: 1-54.
- IKEN, K., T. BREY, U. WAND, J. VOIGT & P. JUNGHANS 2001. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography*, **50**: 383-405.
- KING, P. E. 1973. *Pycnogonida*. London: Hutchinson, 144 pp.
- KING, P. E. & G. B. CRAPP 1971. Littoral pycnogonids of the British Isles. *Fld. Studies*, **3**: 455-480.
- KRAPP, F. 1973. Pycnogonida from Pantelleria and Catania, Sicily. *Beaufortia*, **21**: 55-74.
- LOVELY, E. C. 2005. The life history of *Phoxichilidium tubularie* (Pycnogonida: Phoxichilidiidae). *North-eastern Naturalist*, **12**: 77-92.
- MERCIER, A. & J. HAMEL 1994. Deleterious effects of a pycnogonids on the sea anemone *Bartholomea annulata*. *Canadian Journal of Zoology*, **72**: 1362-1364.
- MORGAN, E., A. NELSON-SMITH & E. W. KNIGHT-JONES 1964. Responses of *Nymphon gracile* (Pycnogonida) to pressure cycles of tidal frequency. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **41**: 825-836.
- MUNILLA, T. 1981. Contribució al coneixement de la distribució ecològica dels picnogònides a la Costa Brava Catalana. *Bulletin del Institut Català de Historia Natural*, **47**: 77-86.
- MUNILLA, T. 1982. Picnogonifauna existente en la feocífea *Halopteria* de la costa alicantina. En: *Actas del Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino* J. Ros & F.X. Niell (ed.): 221-224. Cuadernos de Biología Marina, Barcelona.
- MUNILLA, T. 1987. Picnogónidos costeros del Norte de España. *Miscelanea Zoológica*, **11**: 369-373.
- MUNILLA, T. 1991. Picnogónidos capturados en la Campana "Antártida 8611". *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **7**: 3-44.
- MUNILLA, T. 1993a. Contribució a la picnogonifauna del Mediterráneo Español. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"*, **89**: 445-455.
- MUNILLA, T. 1993b. Pycnogonids from southern Spain: Fauna 1 Project. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **73**: 543-553.
- MUNILLA, T. 1997. Picnogónidos capturados en las campañas Fauna II y Fauna III. *Orsis*, **12**: 65-70.
- MUNILLA, T. 2004. Picnogónidos. Pp. 253-263, en José Antonio Barrientos (ed), *Curso práctico de entomología*. Asociación Española de Entomología, Alicante, 947 pp.
- MUNILLA, T. 2011. Las arañas de mar, esos desconocidos picnogónidos. Ponencia presentada en el XII Jornadas del grupo ibérico de aracnología Plentzia (Bizkaia). 23-25 Septiembre. Accesible (2014) en: <http://www.blogmuseuciencias.org/wp-content/uploads/resums-de-les-ponencies.pdf>
- MUNILLA, T. & A. SOLER-MEMBRES 2014. *Picnogónida*. Fauna Ibérica Vol. 39. M.A. Ramos et al. (eds), Madrid, 293 pp.
- NAKAMURA, K. 1981. Post embryonic development of a pycnogonid, *Propallene longiceps*. *Journal of Natural History*, **15**: 49-62.
- NAKAMURA, K. & K. SEKIGUCHI 1980. Mating behaviour and oviposition in the pycnogonid *Propallene longiceps*. *Marine Ecology (Progress Series)*, **2**: 163-168.
- OHSHIMA, H. 1933. Young pycnogonids found parasitic on nudibranchs. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, **14**: 61-66.
- OHSHIMA, H. 1937. The life-history of "*Nymphonella tapetis*" Ohshima ("Pantopoda, Eurycyidae"), *Comptes Rendus du XIIème Congrès International de Zoologie*, Lisbonne, 1935: 1616-1626.
- OKUDA, S. 1940. Metamorphosis of a pycnogonid parasitic in a hydromedusa. *Journal of the Faculty Science. Hokkaido Imperial University Series VI. Zoology*, **7**: 73-86.
- ROS, J. L. 2004. Los picnogónidos (Srthropoda, Pycnogonida) del litoral granadino: faunística, distribución ecológica y datos fenológicos. *Acta Granatense*, **3**: 3-10.
- ROS, J. L. & T. MUNILLA 2004. Picnogónidos o arañas de mar. Generalidades y fauna andaluza. En: *Proyecto Andalucía. Naturaleza XVI: Zoología*. Publicaciones Comunitarias, S. L. (ed.): 383-398.
- RUSSELL, D. J. & J. W. HEDGPETH 1990. Host utilization during ontogeny by two pycnogonid species (*Tanystylum duospinum* and *Ammonothea hilgendorfi*) parasitic on the hydroid *Eucopella everta* (Coelenterata, Campanulariidae). *Bijdragen Tot De Dierkunde*, **60**: 215-224.
- RYLAND, J. S. 1976. Pycnogonid predators. En: *Physiology and Ecology of Marine Bryozoans. Advances in Marine Biology*, **14**: 417-421.
- SÁNCHEZ, E. L. & T. MUNILLA 1987. Picnogónidos (Pycnogonida) de la comunidad de *Dendrophyllia ramea* en el Sureste de Tenerife. *Vieraea*, **17**: 179-188.
- SÁNCHEZ, E. L. & T. MUNILLA 1989. Estudio ecológico de los primeros Picnogónidos litorales de las islas Canarias. *Cahiers de Biologie Marine*, **30**: 49-67.
- SOLER-MEMBRIVES, A & T. MUNILLA 2011. A new species of *Nympho* Fabricius, 1794 (Pycnogonida: Nymphonidae) from northern Spain. *Zootaxa*, **2798**: 31-36.

- STAPLES, D. A. 1997. Sea spiders or pycnogonids (Phylum Arthropoda). En: *Marine Invertebrates of Southern Australian, Part. III*. Sheppard S.A. & Davies M. (ed.): 1041-1072. South Australian Research and Development Institute.
- STAPLES, D. A. & J. E. WATSON 1987. Associations between pycnogonids and hydroids. In: *Modern Trends in the Systematics, Ecology, and Evolution of Hydroids and Hydromedusa*, J. Bouillon (ed.), Oxford University Press, 1987, pp. 215-226.
- STOCK, J. H. 1968. Pycnogonides. Faune marine des Pyrénées Orientales. *Vie et Milieu*, **19**: 1-38.
- STOCK, J. H. 1990. Macaronesian Pycnogonida. *Zoologische Mededelingen*, **16**: 205-233.
- VARELA, C., J. MOREIRA & V. URGORRI 2009. Inventario de la fauna asociada a hidrozoos en la ría de Ferrol (NO península Ibérica). *Nova acta Científica Compostelana (Biología)*, **18**: 95-109.
- VILPOUX K. & D. WALOSZEK 2003. Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum littorale* (Strom, 1762) and the tagmosis of the body of Pantopoda. *Arthropod Structure and Development*, **37**: 349-383.
- WILHELM, E. D., D. BUCKMANN & K. H. TOMASCHKO 1997. Life cycle and population dynamics of *Pycnogonum littorale* (Pycnogonida) in natural habitat. *Marine Biology*, **129**: 601-606.
- WYER, D. & P. E. KING 1974. Feeding in British littoral pycnogonids. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **2**: 177-184.