

CLASE MAXILLOPODA:

SUBCLASE COPEPODA:

Orden Cyclopoida

Maria Rosa Miracle

Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias Biológicas. ICBiBE. Universitat de València. 46100 Burjassot (Valencia, España). rosa.miracle@uv.es

* Ilustración de cabecera: *Macrocyclus albidus* Jurine, L. 1820. *Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève*. (Uno de los dibujos de ciclopoide más antiguos).

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los ciclopoideos son microcrustáceos de la clase Maxillopoda, Subclase Copepoda y dentro de ésta del superorden Podoplea. Viven en todos los ambientes acuáticos del mundo presentando formas planctónicas, bentónicas y toda clase de asociaciones con otros organismos, desde comensales a parásitos. Son de pequeño tamaño, de 0,5 a 3 mm de longitud en general (las hembras de algunas especies parásitas pueden ser mayores, de 4 a 6 mm y en el caso de *Lernaea* –o gusano ancla– parásito de peces de agua dulce las hembras pueden tener de 10 a 20 mm).

El cuerpo de los copépodos se divide en las dos regiones típicas de los crustáceos **prosoma** y **urosoma**. En el suborden Podoplea la división entre las dos partes del cuerpo pasa por los somitos torácicos que llevan el 4º y 5º par de patas (a diferencia de los Gimnoplea en los que la división es entre el somito con el 5º par de patas y el somito genital, lo que los separa de los calanoides). En los Ciclopoides esta división o línea de articulación (tagmosis) entre las dos partes del cuerpo es profunda y claramente visible con un estrechamiento notable del cuerpo (lo que los separa de los harpacticoides). Es también característico de los ciclopoideos presentar un prosoma abultado en su parte media. Los copépodos tienen como característica propia de la clase, la fusión del primer somito torácico con el cefalosoma (cabeza), llevando dicho somito un par de maxilípedos, apéndices utilizados en la alimentación, que se consideran derivados de un primer par de patas que cambió su función locomotora por la alimentaria. En la mayoría de ciclopoideos (a diferencia de los calanoides) el segundo somito torácico está también integrado en el cefalosoma constituyendo el cefalotórax, pero éste es ya portador de un primer par de patas locomotoras. Después del cefalotórax indiviso, los ciclopoideos presentan los restantes somitos divididos, cuatro torácicos con un par de patas cada uno (2º a 5º par), el somito genital (que sería el 7º somito torácico), los somitos abdominales sin apéndices y el telson o somito anal acabado en dos ramas caudales con sedas terminales. Una característica de los copépodos es que la hembra es portadora de sacos ovígeros externos. Los ciclopoideos llevan dos sacos ovígeros simétricos adheridos lateralmente a cada lado del somito genital, carácter que comparte con otros órdenes de copépodos, pero que los diferencia de los calanoides y harpacticoides con saco/s central. Algunas especies parásitas de ciclopoideos pueden tener una bolsa incubadora situada dorsalmente en el tórax.

Los ciclopoideos se pueden diferenciar de los copépodos con cuerpo tipo podoplea por alguno de estos caracteres: (1) las anténulas (1º par antenas) de los machos son geniculadas y simétricas, con la capacidad de doblar las dos anténulas para agarrar a la hembra; (2) las antenas (2º par) son unirrámeas, ya que el exópodo ha quedado reducido a una o pocas sedas; (3) la mandíbula es del tipo masticatorio (gnatostoma); (4) las patas locomotoras están en general bien desarrolladas y todas ellas conectadas entre sí por una placa intercoxal; (5) la pata 5ª o sexual, simétrica e igual en los dos sexos, es muy diferente de las demás patas y considerablemente reducida, pero siempre está presente, por lo menos con una seta; y (6) un único poro copulador en el somito genital.

Es difícil que los copépodos dejen restos fósiles (solo se han encontrado fósiles en tres ocasiones). Los únicos fósiles de ciclopoideos que se han encontrado son del Mioceno en el desierto de Mojave (Palmer, 1960), pero es un grupo de mayor antigüedad. En base a la distribución de las formas libres de agua dulce actuales Boxhall & Jaume (2000) han indicado que éstas provienen de un primer pulso de colonización de las aguas dulces, desde el mar, que tuvo que haber ocurrido antes de la fragmentación de Pangea, por tanto los ciclopoideos tendrían que haberse originado mucho antes. Con motivo del descubrimiento y descripción reciente de los restos más antiguos de copépodos (Harpacticoida) en sedimentos bituminosos del Carbonífero de Omán, los autores, Selden *et al.* (2010), han propuesto un árbol filogenético de los copépodos atendiendo a la morfología y los datos existentes de secuencias de ADN, según el cual, los ciclopoideos se separaron del orden de los Misophrioides justo antes del Jurásico y éstos de los otros órdenes de Podoplea en el Devónico y Podoplea de Gimnoplea en el Silúrico. Por último, el orden Geylloidea se separó de los ciclopoideos mucho más recientemente (Neógeno).

1.1. Morfología (los términos en negrita se representan en las figuras 1 a 3)

El cuerpo de los copépodos está claramente segmentado y consta de 16 somitos organizados en tres partes principales que se caracterizan por sus apéndices. A continuación se detalla la morfología externa de estas partes en los ciclopoideos adultos. No son consideradas aquí los caracteres de las hembras de algunas especies parásitas que pueden mostrar modificaciones muy acusadas (haciéndolas irreconocibles incluso como crustáceos).

Cefalotorax (Fig.1 y 2)

Es la parte anterior indivisa del cuerpo de ciclopoideos. En su borde frontal, el acron (considerado un segmento presomítico) forma en la parte ventral un **rostró** y en la parte dorsal en el margen anterior central lleva un **ojo** naupliar. Este único ojo es característico de los copépodos y ha dado nombre al grupo de los ciclopoideos y género *Cyclops* (en referencia al gigante mitológico de ojo singular). El ojo consiste en tres ocelos yuxtapuestos.

El **cefalotórax** está constituido por el acron, cinco somitos cefálicos y dos torácicos totalmente fusionados y solo distinguibles por el par de apéndices que llevan (en unas pocas especies el 2º segmento torácico puede estar solo parcialmente fusionado). Los cinco primeros somitos corresponden al cefaloso- ma con dos pares antenas, un par de mandíbulas, uno de maxilulas y uno de maxilas. Los dos somitos torácicos llevan, el primero los maxilípedos y el segundo el primer par de patas.

La abertura oral, situada ventralmente, está delimitada por un lóbulo musculoso superior quitinoso con dientes (en los Cyclopoidea) o **labrum** y un saliente inferior o labium, generalmente tapado por las mandíbulas y maxilas. La morfología de la abertura oral fue utilizada por Thorell, ya a finales del siglo XIX, para definir tres grupos de copépodos: separando Gnathostomata, con morfología normal, de Poecilostomata, caracterizados por modificaciones en los apéndices bucales con mandíbulas en forma de hoz o a veces de látigo y Siphonostomata, con un cono chupador.

Las **anténulas** (primeras antenas) son unirrámeas como en todos los copépodos. En los ciclopoideos son siempre más cortas que el prosoma. Las anténulas derivan de una antena ancestral de los copépodos compuesta de 28 segmentos, número al que no llega ninguno de los copépodos actuales, teniendo en los ciclopoideos desde 6 a 26 segmentos. Cada segmento lleva extensiones sensoriales: setas y espínulas de función mecanoreceptora o táctil y estetascos (estructura en forma de salchicha) de función quimiorreceptora. Las anténulas son de función locomotora y sensorial y varían mucho según el modo de vida de los ciclopoideos (planctónico, bentónico, intersticial, comensal, parásito, etc). En los ciclopoideos las anténulas son simétricas tanto en el macho como en la hembra, pero presentan un dimorfismo sexual acusado. Los machos tienen ambas antenas geniculadas, de manera que las pueden doblar para abrazar a la hembra en el momento de transferirles el espermátóforo (esto los diferencia de los Poecilostomatoida).

Las **antenas** (2º par) en los ciclopoideos son unirrámeas conformadas solo por el endópodo. Han perdido el exópodo, que se ha reducido a una o pocas setas, lo que los diferencia de otros grupos de copépodos (por ejemplo calanoides, harpacticoides). La ornamentación del segmento basal (base) se ha usado como carácter taxonómico en algunas especies. El número de segmentos de la antena (base + endópodo) es normalmente de tres ó cuatro. Su función es principalmente alimentaria.

Los apéndices bucales son modificaciones de un apéndice birrámeo básico.

Las **mandíbulas** están situadas a cada lado de la abertura oral y son de tipo masticador (tipo gnatostoma). Constan de la gnatobase y el palpo mandibular. La gnatobase está formada por la coxa muy ensanchada y en forma de pala dentada fuertemente quitinizada, que proyecta sus dientes, generalmente impregnados de sílice (ópalo) hacia la boca. El palpo mandibular está constituido de base, endópodo y exópodo, pero en algunas familias el palpo está muy simplificado (reducido a una protuberancia con setas). Las mandíbulas los diferencian claramente de los poecilostomatoides y de los sifonostomatoides.

Las **maxilulas** están adaptadas a agarrar y triturar el alimento. En los ciclopoideos están reducidas en un segmento basal (fusión de precoxa y coxa) bien armado de espinas cónicas muy quitinizadas y un palpo generalmente unisegmentado con lóbulos externos con grupos de setas.

Las **maxilas** y los **maxilípedos** son unirrámeos en todos los copépodos por la pérdida del exópodo; en el copépodo ancestral estarían constituidos por precoxa, coxa, base y un endopodito de cuatro y seis segmentos respectivamente. En los ciclopoideos este número es menor ya que los segmentos están fusionados o soldados parcialmente. Estos segmentos son portadores de setas plumosas para filtrar o retener el alimento. En los ciclopoideos las setas están más reducidas, porque son de hábitos más raptoriales.

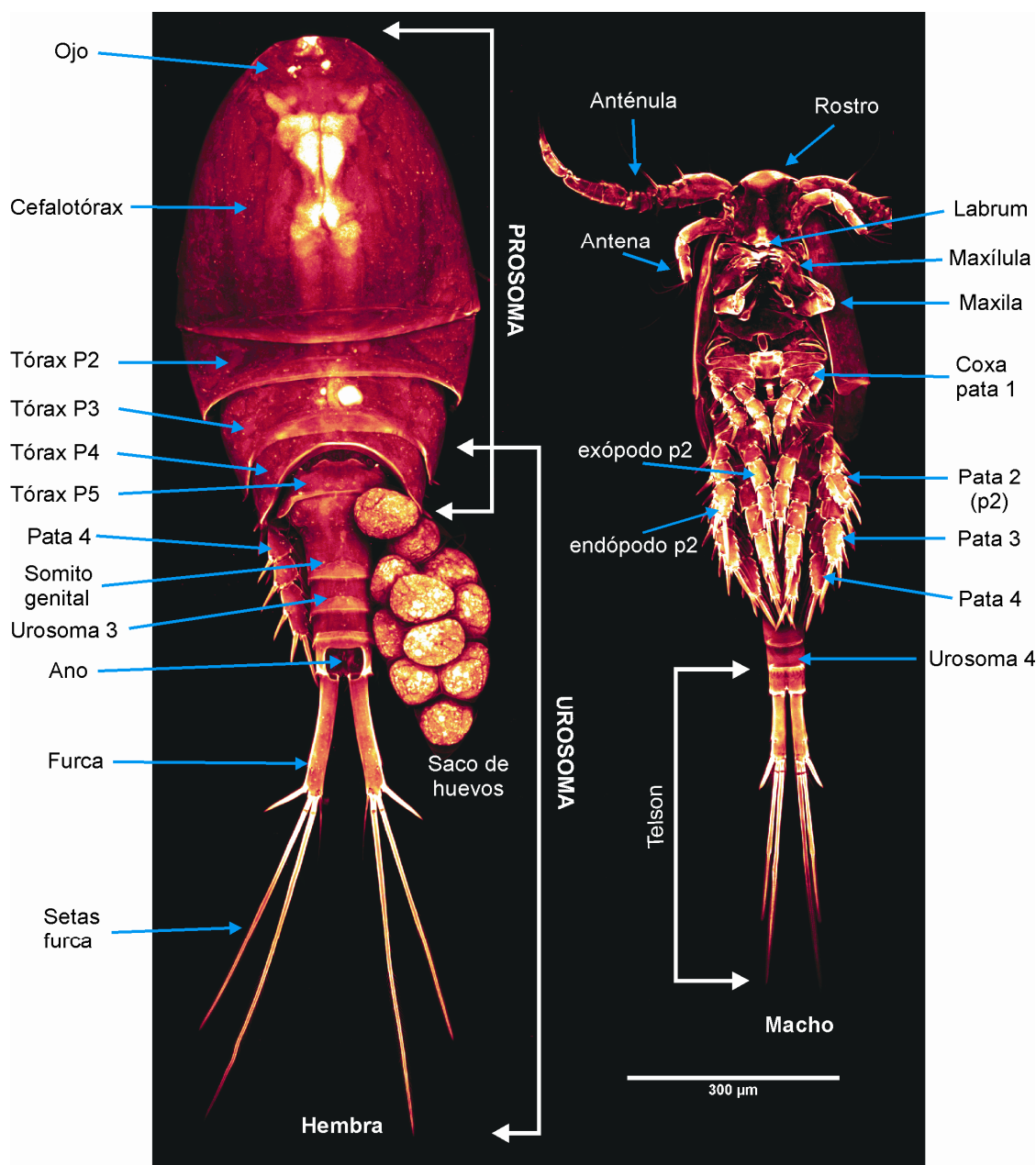


Fig. 1. *Eucyclops serrulatus*, dorsal y ventral, río Júcar (en Antella). Imagen de microscopía confocal realizada en la Sección de Microscopía del SCSIE de la Universitat de València E. Navarro, M.R. Miracle & V. Alekseev.

En la base de las maxilas están los orificios donde desembocan las glándulas maxilares de función excretora. En los ciclopoideos, los maxilípedos son iguales en los dos sexos y tienen función alimentaria, a diferencia de los poecilostomátidos (en los que presentan un acusado dimorfismo sexual y se usan en el apareamiento para abrazar a la hembra).

Somitos torácicos portadores de patas natatorias (Fig.1)

El que lleva el 1^{er} par de patas natatorias forma parte como hemos dicho del cefalotórax, a continuación del cual hay tres somitos bien separados, que llevan los pares 2^o al 4^o.

Los ciclopoideos tienen cuatro pares de **patas natatorias** birrámeas en forma de pala o remo, como prácticamente todos los copépodos (etimológicamente del griego “cope” remo y “podo” pata). Las **coxae** de cada par se hallan unidas entre sí por una placa intercoxal que asegura el movimiento sincrónico de cada par de patas. Las patas están formadas luego por la **base** en la que se implanta el **exópodo** y el **endópodo**; ambos son originariamente trisegmentados pero pueden estar reducidos (mayormente el endópodo), especialmente en las patas del primer par. Los segmentos de las patas tienen una armadura de setas y espinas, cuyo número y disposición en cada segmento se acostumbra a describir con fórmulas que se usan como carácter taxonómico.

Urosoma (Fig.3)

En los ciclopoideos el urosoma empieza con el 6^o somito torácico que lleva el 5^o par de patas, seguido del somito genital con el 6^o par de patas; ambos pares de patas son rudimentarias, especialmente el 6^o.

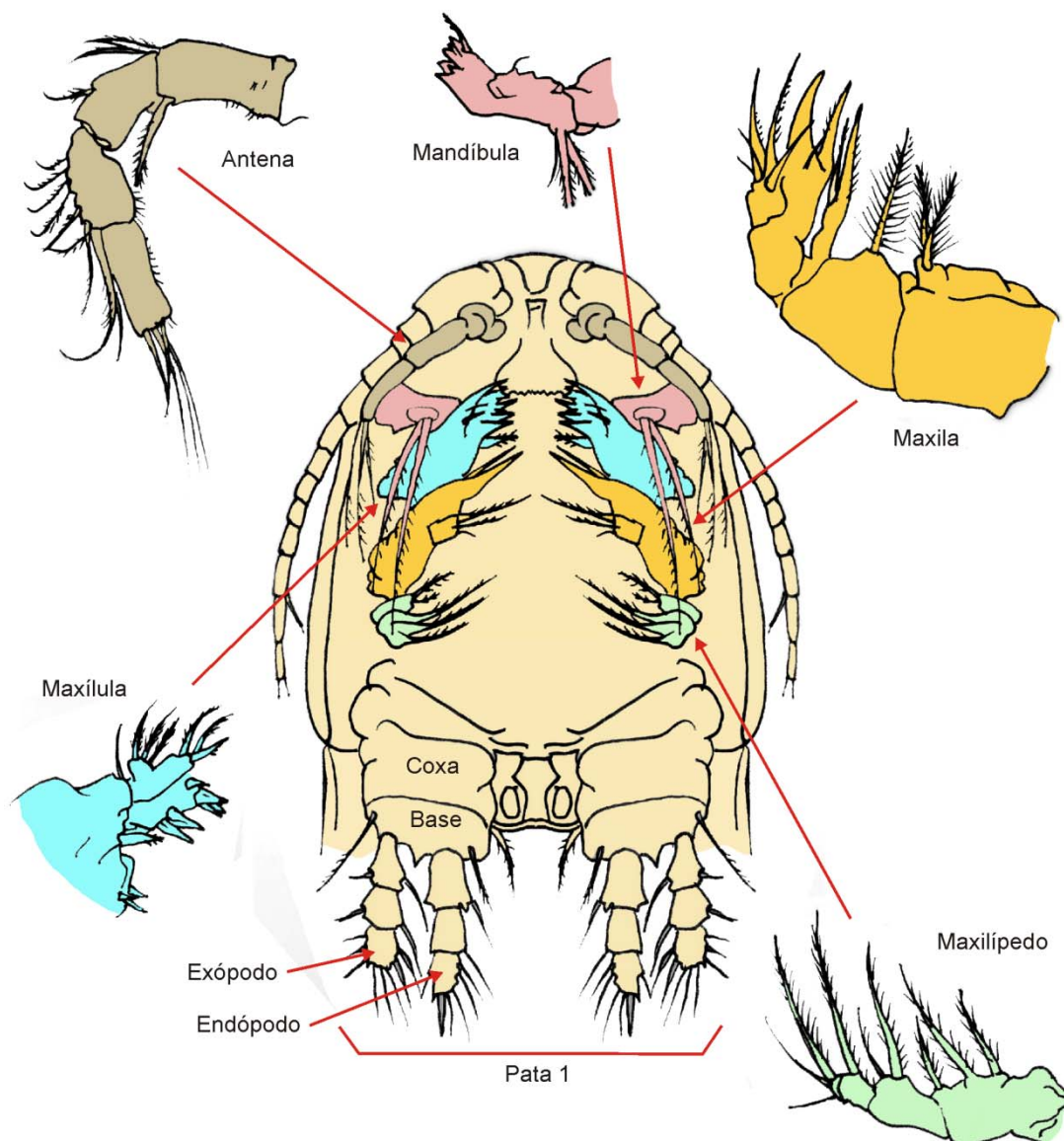


Fig. 2. Cefalotórax de un cyclopoide con detalle de sus apéndices (género *Cyclops*). Figura redibujada a partir de Einlei (1993).

En el **somito genital**, el macho tiene un par de **vesículas seminales**, que se ven por transparencia donde el espermatóforo adquiere su forma definitiva y se guarda y la hembra tiene el **receptáculo seminal** (cavidad genital) bastante desarrollada y característica en los cyclopoide, que también se puede ver por transparencia y cuya forma se ha usado como carácter taxonómico en algunos géneros. En los cyclopoide esta cavidad se abre al exterior por un solo poro copulatorio que se sitúa en la línea media ventral. A continuación se suceden tres somitos abdominales sin apéndices y el telson. En las hembras el segmento genital está fusionado con el primer segmento abdominal.

5º par de patas (Fig. 3). Es muy diferente de las patas natatorias y varía mucho en los diferentes órdenes de copépodos; en los cyclopoide presenta una acusada reducción y en general es igual en ambos sexos, pero en algunas familias presenta ligeras diferencias. La 5ª pata de los cyclopoide es pues muy rudimentaria y unirrámea, formada en general por uno a tres segmentos, pero puede incluso estar reducida a una sola seda. La estructura y forma de esta 5ª pata, así como el número y disposición de las setas y espinas de los segmentos, constituyen un carácter clave para la diferenciación de familias/subfamilias y géneros en los cyclopoide.

6º par de patas. Extraordinariamente reducido en ambos sexos, pero mucho más en las hembras, a modo de opérculo, protege en ambos sexos los orificios genitales (gonoporos) situados a ambos lados del somito.

El **telson** lleva el **ano** generalmente en posición dorsal y acaba en dos lóbulos cilíndricos articulados o ramas caudales (**furca**), en general con seis setas o espinas. La forma de las ramas y longitud de las setas o espinas se utilizan como caracteres taxonómicos. Excepcionalmente algunas especies mantienen las siete sedas originarias de los copépodos.

Los cyclopoide no tiene corazón ni vasos sanguíneas y la circulación se efectúa por medio de los movimientos peristálticos de los músculos del intestino. La respiración es cutánea.

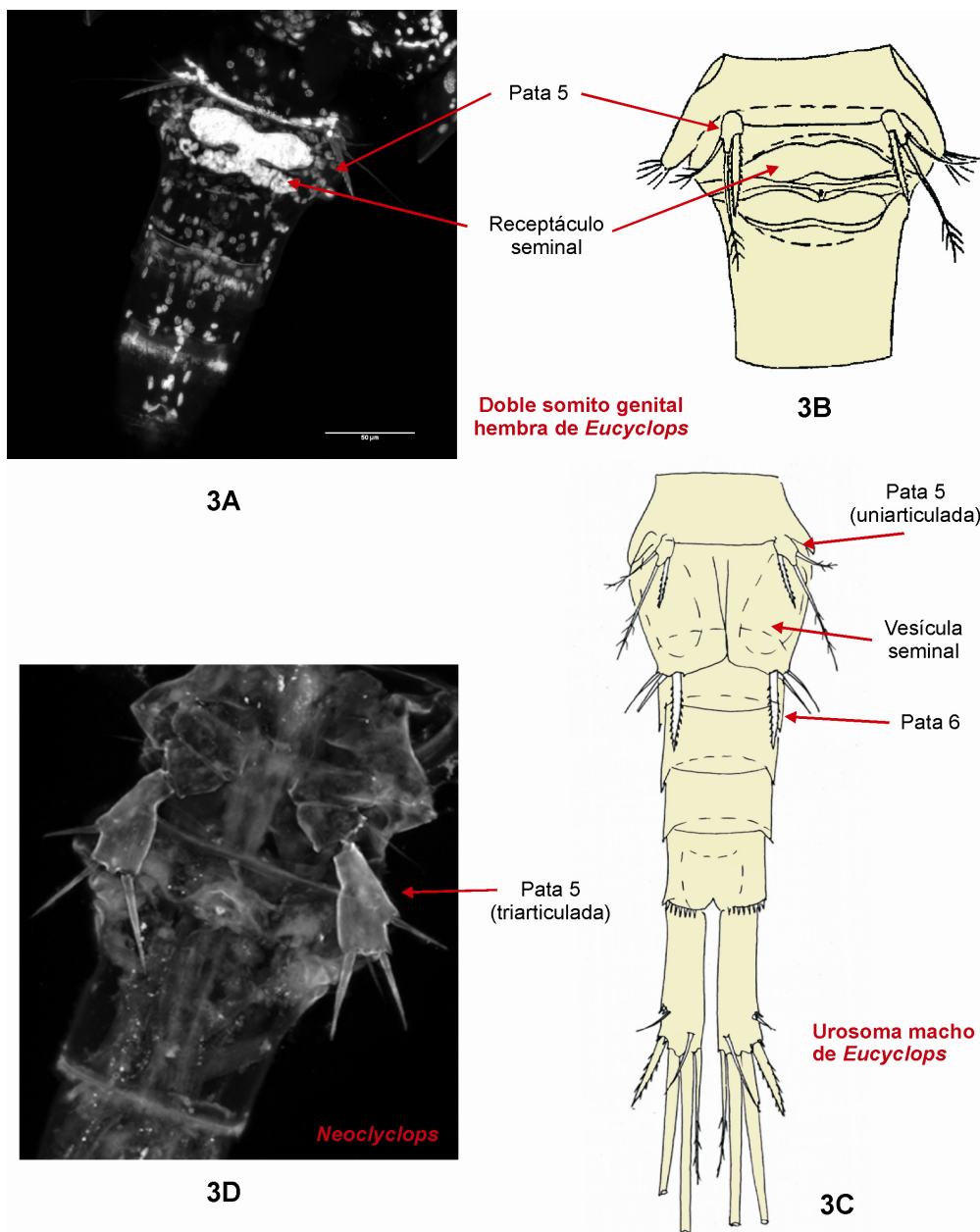


Fig. 3A y 3D. Imagen de microscopía confocal confocal realizada en la Sección de Microscopía del SCSIE de la Universitat de València, E. Navarro, M.R. Miracle, V. Alekseev. **Fig. 3B y 3C.** *Eucyclops* grupo *serrulatus*, somito genital de la hembra y urosoma del macho, malladas del Parque Natural de la Albufera de Valencia (dibujos V. Alekseev y M.R. Miracle).

1.2. Historia natural

Los ciclopoideos, como todos los copépodos, tienen reproducción sexual con los sexos separados, pero el comportamiento sexual es algo diferente de otros órdenes. En los ciclopoideos estudiados (Szlauer, 1959; Uchima & Murano, 1988) se ha observado que, en la cópula, el macho con sus antenas geniculadas agarra ventralmente a la hembra generalmente por el 4º par de patas o la base del abdomen. Nadando abrazados adhiere dos espermatóforos (de forma ovoide o reniforme) mediante una secreción pegajosa, en la parte ventral del segmento genital de la hembra, cerca del poro copulador. El tubo que conecta los dos espermatóforos se alarga y penetra en el poro copulador y los espermatozoides entran al receptáculo seminal, donde se almacenan; finalmente los espermatóforos vacíos se desprenden. Los espermatozoides pueden vivir varias semanas en el receptáculo y pueden fertilizar varias puestas de huevos. Los huevos, una vez fertilizados, se expulsan en dos sacos de huevos que la hembra llevará adosados lateralmente a su cuerpo hasta que finalicen su desarrollo embrionario. Una hembra puede poner de 7 a 15 pares de sacos o quizás más (con intervalos de puesta de dos a siete días). Del huevo nace la larva nauplio que, mudando sucesivamente, pasará por seis estadios de nauplio y cinco de copepodito (Fig. 4) antes de alcanzar el estado adulto, a partir del cual ya no mudará más. (Algunos autores [Dussart, 1969; Rylov, 1963], consideran cinco estadios de nauplios ya que entre el estadio 4 y 5, si bien hay un cambio de tamaño, no han observado muda). Excepcionalmente en algunas especies parásitas puede simplificarse el número de estadios.

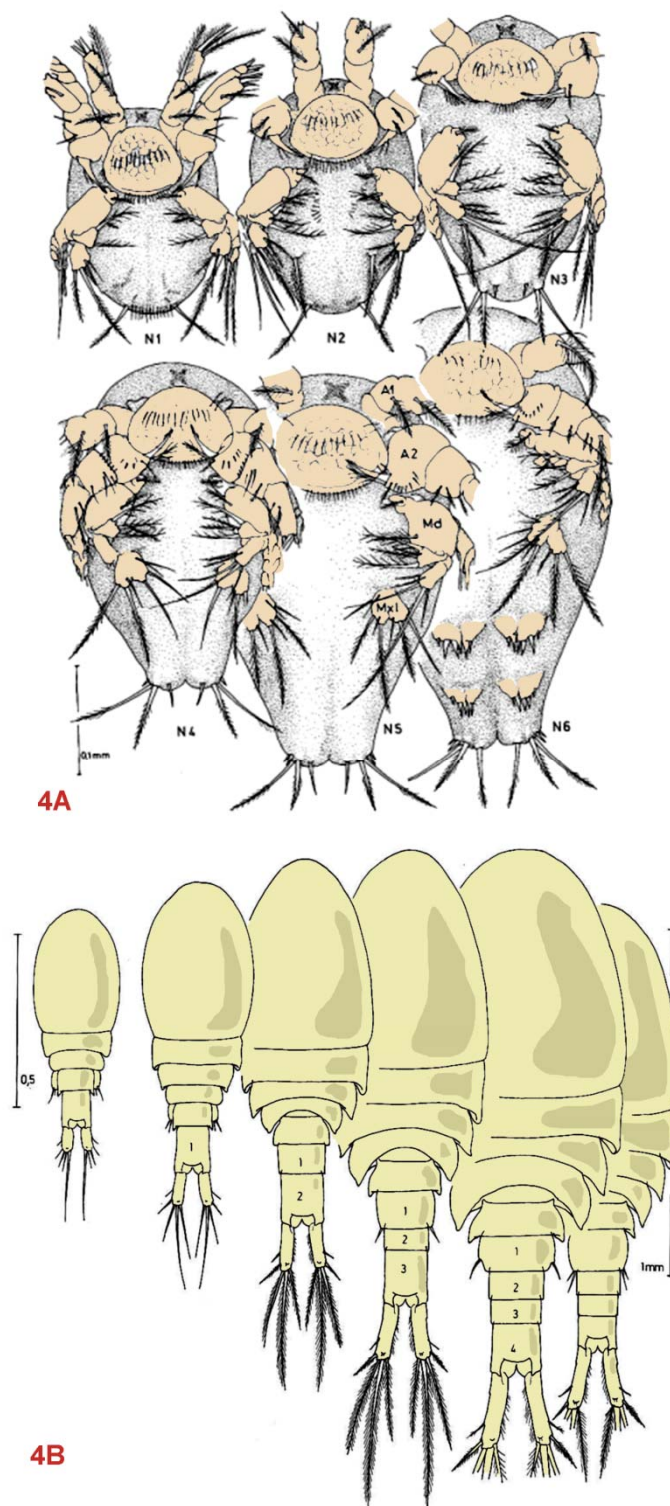


Fig. 4A y 4B. Desarrollo de los ciclopoideos. Estadios (A) de los nauplios (*Megacyclops*) y (B) de los copepoditos (*Cyclops*). Adaptadas de Einlei (1993).

El nauplio (Fig.4a) tiene un cuerpo no segmentado de forma ovalada aplanada con un ojo dorsal y en la zona ventral hay un labio en forma de disco que cubre la cavidad oral y tres pares de apéndices: las primeras y segundas antenas y las mandíbulas. En la parte posterior se disponen simétricamente las setas furcales. Se mueven a saltos usando las anténulas como remos. Los diferentes estadios se distinguen entre sí por el incremento de tamaño con alargamiento en forma de pera y por el grado de desarrollo de apéndices mencionados y el aumento del número de setas furcales, así como la aparición y desarrollo de las maxilulas. En el último estadio aparecen los rudimentos de los otros apéndices, incluyendo los dos primeros pares de patas natatorias. De la muda de este último estadio sale el copepodito, una forma completamente transformada que presenta segmentación y se parece ya al copépodo adulto. El primer estadio de copepodito tiene cinco segmentos y tres pares de patas (el tercer par rudimentario) adquiriendo en

los estadios sucesivos los diferentes somitos y pares de apéndices (Fig. 4b). El copepodito cambia por completo el uso de los apéndices y especialmente la forma de alimentación que es ya parecida a la del adulto. La duración del desarrollo depende muchísimo de las condiciones ambientales, principalmente de la temperatura y en menor grado de fotoperiodo y de la cantidad de alimento. Para dar unas cifras, a 20°C el tiempo de generación, en los ciclopoideos que se han estudiado, varía entre una y cinco semanas, siendo más rápido el desarrollo en las especies más pequeñas. Sin embargo, puede durar mucho más porque los ciclopoideos tienen la capacidad de soportar estados de diapausa o de vida latente (es difícil diferenciar estos dos tipos de estados). El estado de diapausa se produce principalmente en los últimos estadios de copepodito y es muy frecuente en los copépodos de las aguas continentales. En lugares fríos presentan diapausa invernal y pasan el invierno en forma de copepodito, de manera que en la primavera se inicia un nuevo ciclo reproductor. En otros casos, presentan diapausas estivales estimuladas por el fotoperiodo de principios de primavera, evitando la depredación por peces, las altas temperaturas o la falta de alimento. Evidentemente la capacidad de estados de diapausa es muy importante en las poblaciones de lagunas temporales; para poder sobrevivir el periodo de sequía, algunas especies forman incluso capullos hechos de mucus y partículas del suelo, para que así, enquistados, puedan perdurar. El paso por estados de vida latente o diapausa es facultativo; en una misma población y en una misma época del año una parte de los individuos pueden presentarla y otra no. Dependiendo de las especies y las condiciones los ciclopoideos pueden presentar una, dos o más generaciones anuales; en este último caso es en verano cuando pueden presentar sucesivas generaciones de desarrollo más rápido. En latitudes bajas el número de generaciones anuales y su superposición es mayor; por otro lado, en latitudes muy altas pueden presentar ciclos de dos y tres años.

Las especies comensales o parásitas presentan un ciclo de vida similar y las modificaciones morfológicas dependen del grado de parasitismo. Muchas veces apenas se diferencian de las formas de vida libre, pero en algunos casos las diferencias son notables. La hembra es la que presenta una diferenciación mayor y es el estadio parasitario por excelencia, mientras que los machos son de vida libre; asimismo los otros estadios son en muchos casos también formas de vida libre. En la adaptación de la vida parasitaria se producen principalmente las siguientes modificaciones: pérdida de segmentación del cuerpo, atrofia de los apéndices locomotores, desarrollo de estructuras cefálicas para facilitar la fijación e hipertrofia del sistema reproductivo. Un caso extremo es el de las hembras del género *Lernaea*, el llamado gusano ancla ectoparásito de peces de agua dulce, siendo *Lernaea cyprinacea* muy frecuente en la Península Ibérica (Moreno *et al.*, 1987; Gutiérrez-Galindo & Lacasa-Millán, 2005). En la figura 5 se representa su ciclo de vida. Las hembras una vez fecundadas en estadio de copepodito 5 nadan buscando un hospedador y pierden la forma de copépodo transformándose en una forma tubular y desarrollando unas prolongaciones cefálicas con las que se anclan introduciendo toda la cabeza en el cuerpo del pez y adheridas a él crecen hasta tamaños muy grandes para un copépodo (15 – 25 mm). De los huevos nacen nauplios libres y el 2º estadio de copepodito se fijará en las agallas hasta el 5º estadio que luego se desprenderá. Los copepoditos en cualquier estadio pueden también desprenderse y nadar hacia el mismo u otro hospedador.

Las formas de vida libre, siempre en movimiento, nadan a saltos cortos, batiendo las anténulas y seguidamente las patas a modo de golpe de remo (secuencialmente de la 1 a la 4), simultáneamente se doblan por el estrechamiento entre prosoma y urosoma. Todo ello dura unos pocos milisegundos. A continuación se paran y las antenas y patas vuelven a su posición inicial simultáneamente (Strickler, 1975). Algunas formas bentónicas, de aspecto más parecido a los haptacticoides, pueden como ellos arrastrarse sobre un sustrato. Los ciclopoideos se alimentan de microalgas, protozoos e invertebrados acuáticos del plancton y del bentos; algunos son de hábitos más carnívoros y atacan incluso a larvas de peces y anfibios. La alimentación de los ciclopoideos de vida libre está muy ligada a sus movimientos. En los nauplios la alimentación es ligeramente diferente que en los copepoditos y adultos. A un golpe de remo de las antenas recogen con las mandíbulas a modo de cuchara las partículas alimenticias, que con la ayuda de unas uñas en la base de las segundas antenas penetrarán en la cavidad oral rodeada de pelos a modo de cestillo. Estas uñas se pierden luego al transformarse en copepoditos. En los copepoditos y adultos maxilas, maxilulas y maxilípedos asumen entonces la función de captura de alimento y se desarrollan los dientes masticadores de los labios y mandíbulas. Las partículas alimenticias en ningún estadio son llevadas por corrientes generadas por los apéndices y filtradas, sino capturadas por las piezas bucales.

Las formas libres son muy frecuentes y muestran los modos de vida más variados y diversos, con hábitos planctónicos o bentónicos. Comúnmente presentan altas densidades de población, especialmente en el plancton, pero también en el bentos y en las aguas intersticiales. Han colonizado tanto el medio pelágico de agua libre como el medio litoral, viviendo entre y asociados a las plantas acuáticas o sobre el sustrato desnudo, con todas las transiciones a la vida endobentónica. Sin embargo, la mayoría de los ciclopoideos, aunque vivan en el sedimento y en el agua freática, en contraste con los harpacticoides, son de hábitos depredadores, alimentándose de organismos de la meiofauna de su mismo tamaño o incluso mayor.

La historia evolutiva de los ciclopoideos muestra que han desarrollado con éxito, toda clase de asociaciones con otros organismos. Algunos son comensales o simbiotes; por ejemplo algunas especies de *Halicyclops* habitan en los tubos del poliqueto *Hediste*, construidos en el sedimento de las lagunas costeras, por ser un ambiente con renovación de agua (más oxigenado y con más alimento), otras en esponjas de agua dulce y muchas en Ascidias. Del comensalismo se han diferenciado en parásitos especializados, con ciclos de vida con estadios libres y otros parásitos, especialmente las hembras. Ello ha conducido a una irradiación de familias diferentes que tienen como hospedadores a las Ascidias, tanto solitarias como coloniales (y minoritariamente a otros invertebrados marinos, Tabla I). Cualquier zona de los tunicados puede albergar ciclopoideos, pero el lugar preferencial para muchas especies es la faringe.

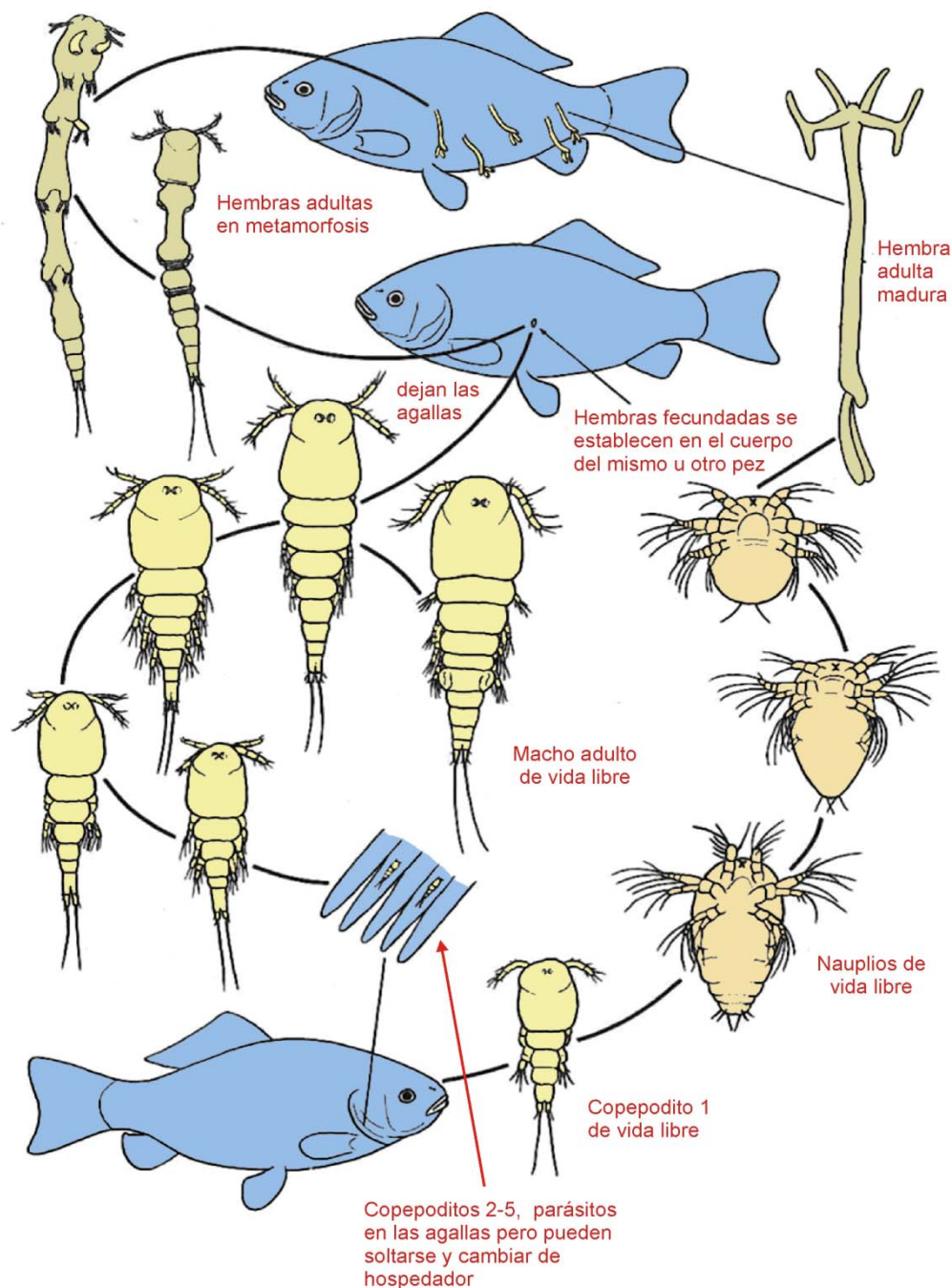


Fig. 5. Ciclo de vida de un ciclopoide parásito de peces de agua dulce, *Lernaea cyprinacea* según Fryer (1982), modificado. Dibujo original © Freshwater Biological Association (con autorización).

1.3. Distribución

Los ciclopoideos habitan en los medios acuáticos de todo el mundo, tanto marinos como continentales. En el mar se encuentran preferentemente en las zonas costeras pero también formando parte del bentos abisal. Aunque se asume que los ciclopoideos se originaron en el mar, han tenido un enorme éxito en la colonización de las aguas dulces, siendo los habitantes principales del plancton y bentos de todo tipo de hábitats continentales acuáticos, desde los lagos naturales o embalses de nueva construcción, más grandes y profundos, a toda clase de microhábitats acuáticos, por ejemplo en el agua de lluvia retenida en oquedades de las rocas, en las bromeliáceas o en contenedores artificiales como en los neumáticos de ruedas abandonados. Pueden habitar también en lagunas temporales y en el suelo húmedo, entre el musgo u hojas caídas. Asimismo se encuentran también en aguas intersticiales de los ríos, lagos y playas marinas, en las aguas subterráneas (tanto en pozos y manantiales como en los ríos subterráneos o balsas de las cuevas) y en las cuevas anquihalinas. Han colonizado aguas de prácticamente todas las salinidades y temperaturas. En la Península Ibérica se han encontrado tanto debajo del hielo en lagos de montaña de muy poca salinidad como en lagunas saladas interiores o costeras, de mayor salinidad que el mar y temperaturas superiores a los 30°C. Tanto las formas parasitarias de invertebrados marinos como de peces de agua dulce tienen también una distribución mundial.

Si bien se han descrito como endémicos o de distribución restringida taxones de formas parásitas o de cuevas subterráneas o anquihalinas, a la mayoría de especies de los ciclopoideos se les atribuye una distribución cosmopolita, sin embargo el hallazgo reciente de especies restringidas, la separación de especies morfológicamente similares con patrones geográficos distintos y las comparaciones faunísticas entre regiones (Reid, 1998; Boxshall & Defaye, 2008), han cambiado este punto de vista. De manera que al lado de muchas especies ubicuas y cosmopolitas se encuentran muchas otras especies e incluso géneros restringidos a las grandes regiones zoogeográficas establecidas.

1.4. Interés científico y aplicado

Los ciclopoideos han sido objeto de estudios biológicos y ecológicos muy diversos. Se indicarán aquí solo aquellos aspectos de interés más aplicado. Los ciclopoideos constituyen una fracción muy importante de la biomasa del plancton y bentos de los sistemas acuáticos siendo de gran importancia energética en las redes tróficas de estos sistemas.

Las poblaciones de peces dependen de ellos. De hecho se están desarrollando estudios encaminados a obtener cultivos de ciclopoideos (*Oithona*, *Apocyclops*, *Paracyclops*) para uso en acuicultura como alimento vivo; los nauplios son especialmente indicados para la nutrición de los alevines.

Por otro lado, por su capacidad depredadora, los ciclopoideos de ciertos géneros dulceacuícolas (*Macrocyclus*, *Mesocyclops*, *Acanthocyclops*) se han utilizado desde hace tiempo como control biológico de las larvas de mosquitos (Marten & Reid, 2007). Este método ha sido especialmente útil en regiones donde hay enfermedades que se transmiten por la picadura de mosquito (por ejemplo en Vietnam se consiguió reducir el dengue con una campaña de inoculación de especies de ciclopoideos autóctonas en los depósitos de agua de las casas).

La composición específica de los ciclopoideos está determinada por las condiciones ambientales y la alteración de la estructura poblacional de la comunidad de ciclopoideos puede usarse como indicación de perturbaciones en los medios acuáticos. De hecho, los ciclopoideos se han usado como bioindicadores de la calidad de las aguas en el sistema de saprobios y del nivel trófico. Asimismo algunas especies se utilizan en pruebas toxicológicas.

Además de como alimento, los ciclopoideos son importantes en la acuicultura (Piasecki *et al.*, 2004) por ser parásitos de peces de agua dulce (familia Lernaeidae) y también por ser hospedadores intermedios, a la vez que otros grupos de crustáceos, de tenias (cestodos) y filarias (nematodos) parásitos peces. También pueden ser intermediarios de tenias y filarias conocidas por causar enfermedades a aves acuáticas salvajes y domésticas, a mamíferos y al hombre. Respecto de este último la más conocida es la dracunculiasis de regiones tropicales, que se adquiere al beber agua con ciclopoideos infectados de filarias (*Dracunculus medinensis*).

1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

Debido al pequeño tamaño de los ciclopoideos y la dificultad de su identificación hay solo 13 especies vulnerables o de bajo riesgo (con la excepción de una de Madagascar que se considera extinta) en la lista roja de la IUCN (2014) a nivel mundial y ninguna de la fauna Ibero-macaronésica. Se reducen a cuatro especies cavernícolas propuestas por varios autores y nueve especies raras recogidas de humedales de Brasil, Madagascar y Florida propuestas por una misma persona (Janet Reid). Todas ellas pertenecientes a la familia Cyclopidae (nueve géneros). La pérdida de muchos hábitats acuáticos continentales por desecación o de la contaminación de los que quedan es muy probable que contribuya a que haya muchas otras especies de esta familia en peligro de extinción. Por otro lado también la degradación de los ambientes de transición y del litoral marino cercano a las costas pone en peligro muchas especies de otras familias de la fauna intersticial y bentónica de esta zona. La situación generalizada de poco conocimiento de este grupo de organismos hace que la lista de especies vulnerables sea muy incompleta y parcial.

1.6. Especies exóticas invasoras

La introducción de especies de peces exóticas en los lagos y ríos para la pesca, las aguas de lastre de los barcos, la acuicultura, la acuariofilia y el cultivo del arroz han contribuido a la translocación de muchas especies de ciclopoideos. Es conocida la invasión de *Oithona davisae* (Fig. 6), originaria del Pacífico Occidental, en el Mediterráneo ibérico (Almeda *et al.*, 2010) que se atribuye a su transporte en las aguas de lastre de los barcos.

Sin embargo, como ya se ha dicho en epígrafes anteriores, el conocimiento taxonómico de este grupo de microcrustáceos es todavía muy deficiente y es muy difícil determinar la presencia de especies exóticas, pues muchas especies congenéricas tienen morfologías muy similares. Especies consideradas cosmopolitas luego, con estudios taxonómicos más finos, se han desmembrado en un conjunto de especies diferentes en distintas regiones geográficas. Por otro lado invasiones antiguas se han naturalizado y no se sabe cómo considerar estas especies, ya que apenas hay datos históricos. Sin embargo en la actualidad, utilizando secuencias de ADN, se pueden identificar más precisamente si las especies son diferentes y de donde provienen. Con este método se ha visto por ejemplo que una de las especies más frecuentes en los humedales litorales del Levante español y también frecuente en algunos embalses es probablemente una especie originariamente americana (*Achantocyclops americanus*; Miracle *et al.*, 2013) o la introducción reciente en los arrozales valencianos de una especie de Asia oriental (Montoliu *et al.*, en prensa).

Por otro lado en el litoral marino español se ha detectado recientemente el desarrollo de varias especies exóticas de ascidias (Clase Ascidiacea), las cuales suelen presentar asociaciones con copépodos, y por tanto es posible también la expansión de algunas de las especies de cyclopoides ascidícolas.

Sin embargo, el conocimiento actual de las posibles especies invasoras de cyclopoides en el área Ibero-macaronésica es prácticamente nulo, así como su efecto en el medio ambiente.

1.7. Principales caracteres diagnósticos para la separación de familias

Un primer carácter importante es su forma de vida, si son de vida libre o son comensales o parásitos. En este segundo caso, las familias se diferencian por el tipo de hospedador. En el mar, la mayor parte de estas familias son comensales o parásitas de ascidias y un pequeño número de equinodermos y moluscos; en las aguas dulces hay una familia mayoritaria parásita de peces de agua dulce y una familia minoritaria parásita de gasterópodos dulceacuícolas. En la Tabla I se indica para cada familia su forma de vida y el grupo hospedador.

Los caracteres principales en la separación de familias son;

- Número de segmentos de las anténulas.
- Número de segmentos de la antena.
- Desarrollo del palpo mandibular.
- Número de segmentos del maxilípodo.
- Número de segmentos y ornamentación de las patas 1 a 4.
- Estructura y ornamentación de la pata 5ª.

Además en las especies parásitas además son caracteres importantes:

- Presencia o no de cámara incubadora.
- Presencia o no de una garra terminal en la antena.
- Presencia o no de garfio en el maxilípodo.
- Presencia o no de elementos prensiles en las ramas caudales.
- Presencia o no de proyecciones pediformes en la 5ª pata.

2. Sistemática interna

El orden Cyclopoida se compone de 28 familias, según el árbol actualizado en Walter & Boxshall (WoRMS, 2011), que se registran en la Tabla I (A y B). Este número de familias ha variado mucho en los últimos años, desde la categorización en 15 familias de Martin & Davis en 2001. Este aumento procede principalmente de la subdivisión reciente de las familias Cyclopinidae y Notodelphyidae en nuevas familias y la inclusión de cuatro familias, de posición incierta, antes ubicadas, una dentro del orden Siphonostomatoida y tres dentro de Poecilostomatoida.

Se cree que el orden hermano de los cyclopoides es el de los Misophrioida, ahora reducido a pocas especies ampliamente distribuidas en el bentos marino y cuevas anquihalinas (Boxshall & Jaume, 2000). Los cyclopoides con caracteres más primitivos son habitantes del hiperbentos marino (Martínez-Arbizu, 1997, 2000a); se da el nombre de hiperbentos a la capa de agua justo encima del sedimento que alberga organismos bentónicos pero nadadores, que en algunos casos pueden incluso realizar migraciones diurnas a capas de menor profundidad en la columna de agua. Por ello se asume que los cyclopoides se derivaron de formas hiperbentónicas en aguas someras del litoral marino. Las familias más primitivas son las que hemos situado en primer lugar en la Tabla IA y que antes formaban parte de la familia Cyclopinidae y ahora junto con ella forman un grupo de nueve familias, más o menos emparentadas, cuyos miembros son en general de vida libre en el bentos marino, tanto de aguas litorales someras como abisales y algunas de las especies son componentes de la fauna intersticial o de las cuevas anquihalinas en las costas. Solo una de estas familias, Cyclopettidae, tiene géneros que viven en las aguas dulces o salobres.

Tres más son las familias en las que sus miembros son mayoritariamente de vida libre (Tabla IA), una (Speleoithonidae) se compone solo de un género encontrado en cuevas anquihalinas y las otras dos son las familias principales del orden: Cyclopidae ocupando principalmente las aguas continentales y Oithonidae el plancton marino.

Cyclopidae es la familia más diversificada dentro del orden con más de 1.000 especies y se subdivide en cuatro subfamilias. La mayoría de especies son dulceacuícolas y pertenecen a las subfamilias Cyclopininae y Eucylopininae. Por su distribución biogeográfica se considera que estas subfamilias dulceacuícolas de cyclopidae provienen de una única colonización desde el agua marina muy antigua, antes de la fragmentación de Pangea. Las otras dos subfamilias tienen un número de géneros muy reducido. Halicyclopinina (seis géneros) comprende especies que habitan las aguas salobres continentales costeras de todo el mundo. Dentro de esta familia se han descrito algunas especies también de cuevas anquihalinas y de la fauna intersticial de las playas. La cuarta subfamilia, Euryteinae, comprende un solo género con especies estuarinas y marinas.

La familia Oithonidae contiene principalmente formas planctónicas marinas, pero algunas especies ocupan hábitats de aguas salobres. Sin embargo hay también un pequeño grupo de especies del género *Oithona* (Ferrari & Bowman, 1980) en la costa este de Sudamérica que se considera una colonización del agua dulce por este linaje.

Las demás familias (Tabla IB) comprenden exclusivamente especies parásitas, simbiotes o comensales, la gran mayoría de invertebrados marinos, principalmente ascidias y solo dos familias comprenden parásitos de organismos de agua dulce.

Basándose en un análisis cladístico, Ho (1994) dedujo que la evolución al parasitismo ha ocurrido por lo menos en dos grandes pasos evolutivos. La primera evolución se derivó de la búsqueda de refugio y alimento en las ascidias, por los ciclopoideos epibentónicos del medio marino; esto produjo dos familias Archinotodelphyidae y Notodelphyidae y descendientes de este linaje invadieron luego bivalvos marinos y constituyeron la familia Mantridae. El otro paso fue derivado de antecesores de la familia de Cyclopidae de agua dulce, que habitaban en las zonas costeras de transición tierra-mar y se dividieron en dos grupos, uno colonizó de nuevo las ascidias, evolucionando a varias familias (seis reconocidas actualmente) que anteriormente se agrupaban como subfamilias en la familia Ascidicolidae. El otro grupo evolucionó para parasitar los peces de agua dulce constituyendo la familia Lernaeidae y de esta se derivó una pequeña familia, Ozmanidae, descrita para agrupar dos especies de parásitos de gasterópodos de agua dulce del Amazonas. La familia Lernaeidae es la segunda familia más importante en el agua dulce con 130 especies descritas todas ellas parásitas de peces.

Las cuatro familias restantes son familias minoritarias parásitas de organismos marinos, tres de equinodermos y una de gasterópodos planctónicos, que en el árbol de Walter & Boxshall (WoRMS, 2011) se consideran dentro del orden de los ciclopoideos, pero cuya filogenia está aún en estudio.

Tabla I. Familias válidas de Cyclopoidea según Water & Boxhal (2011) con el número de géneros y especies conocidas. Las familias se ordenan según sus afinidades filogenéticas y presunta antigüedad (a groso modo).

A: Para las familias de vida libre se indica su hábitat: mar, agua dulce o aguas transicionales (aguas salobres en las zonas costeras continentales). El tipo de aguas va entre paréntesis si sólo un número minoritario de especies de la familia las ha colonizado. **Gé(Sp):** Número de géneros (y especies). **IbM:** Diversidad Ibero-macaronésica: nº especies (nº géneros). Tipos de aguas: **Dul:** Dulces; **Mar:** Marinas; **Tran:** Transición.

Familias vida libre	Gé(Sp)	Tipo de aguas	Hábitat	IbM
Cyclopinidae Sars G.O., 1913	13(63)	Tran (Mar)	Bentos litoral y profundo	2(2)
Hemicyclopinidae Martínez Arbizu, 2001	8(21)	Tran	Bentos litoral y profundo	2(2)
Schminkepinellidae Martínez Arbizu, 2006	5(9)	Tran (Mar)	Bentos litoral, cuevas anquihalinas	1
Smirnovipinidae Martínez Arbizu, 1997	4(12)	Tran (Mar, Dul)	Bentos litoral, cuevas anquihalinas	2 (2)
Psammocyclopinidae Martínez Arbizu, 2001	2(6)	Mar, Tran	Bentos litoral	?*
Pterinopsyllidae Sars G.O., 1913	2(9)	Mar	Bentos litoral	?**
Giselinidae Martínez Arbizu, 2000	2(4)	Mar	Bentos profundo	1
Cyclopicinidae Sars G.O., 1913	1(7)	Mar	Bentos profundo	n
Cyclopettidae Martínez Arbizu, 2000	5(13)	Tran (Dul, Mar)	Plancton	n
Cyclopidae Rafinesque, 1815	74(1096)	Dul (Tran, Mar)	Plancton Bentos	>55 (19)
Oithonidae Dana, 1853	2(57)	Mar (Dul)	Plancton	23 (2)
Speleoithonidae Rocha & Illife, 1991	1(3)	Tran	Cuevas anquihalinas	n

* Francia, Atlántico norte. ** Nápoles, Europa.

B: Para las comensales o parásitas se indica su hospedador. Finalmente se señala si están presentes en la región Ibero-macaronésica con indicación del número géneros y especies encontradas en esta región (n = no presente). En el caso de que su presencia sea muy probable se marca con ? y se nombra el área contigua donde se ha encontrado. En el caso de las especies parásitas se especifican los lugares donde se han citado. **Gé(Sp):** Número de Géneros (y especies). **IbM:** Diversidad Ibero-Macaronésica: nº especies (nº géneros). Tipos de aguas: **Dul:** Dulces; **Mar:** Marinas.

Familias: comensales o parásitas	Gé(Sp)	Tipo de aguas	Hospedadores	IbM	Área
Archinotodelphyidae (Lang, 1949)	2(5)	Mar	Ascidias	n	
Notodelphyidae (Dana, 1853)	52(212)	Mar	Ascidias	6(6)	Gibraltar
Mantridae (Leigh-Sharpe, 1934)	3(3)	Mar	Bivalvos	n	
Ascidicolidae (Thorell, 1859)	10(39)	Mar	Ascidias	2(2)	Cantábrico, Gibraltar
Botryllophilidae (Sars G.O., 1921)	7(83)	Mar	Ascidias	1	Cantábrico, Gibraltar
Buproridae (Thorell, 1859)	1(3)	Mar	Ascidias	?	Atlántico N
Enteropsidae (Thorell, 1859)	4(21)	Mar	Ascidias	6(2)	Cantabrico, Gibraltar
Fraitiidae (Ho, Conradi & López-González, 1998)	1(1)	Mar	Ascidias	1	Cádiz
Enterognathidae (Illg & Dudley, 1980)	4(7)	Mar	Crinoideos Holoturias Hemicordados	?	Mediterráneo
Lernaeidae (Cobbold, 1879)	17(130)	Dul	Peces	1	Toda la región
Ozmanidae (Ho & Thatcher, 1989)	1(2)	Dul	Gasterópodos	n	
Chitonophilidae (Avdeev & Sirenko, 1991)*	9(12)	Mar	Quitones y lapas	1	Cantábrico, Cádiz
Micrallectidae (Huys, 2001)*	1(2)	Mar	Pteropodos planctónicos (Gymnostomata)	n	
Cucumaricolidae (Bouligand & Delamare-Deboutteville, 1959)*	1(2)	Mar	Holoturias	n	
Chordeumiidae (Boxshall, 1988)**	6(13)	Mar	Ofiuros	n	
Thaumatopsyllidae (Sars G.O., 1913)	4(5)	Mar	Ofiuros	n	

* antes Poecilostomatoida. **antes Siphonostomatoida.

3. Diversidad de ciclopoideos ibéricos

3.1. Ciclopoideos de vida libre planctónico marinos

Son los ciclopoideos de la familia Oithonidae que incluye dos géneros; ambos géneros se encuentran en aguas Ibero-macaronésicas. En el volumen de Fauna Ibérica que incluye este orden, Vives & Shmeleva (2010) describen como habitantes de dichas aguas 22 especies de *Oithona* y una especie de *Dioithona*, entre las 49 y 8 especies respectivas de estos géneros descritas a nivel mundial. De estas especies hay tres muy comunes en toda el área (*Oithona nana*, *O. plumifera* [Fig.6] y *O. similis*) y una *Oithona davisae* (Fig. 6), que originaria del Pacífico se está extendiendo con el agua de lastre por todo el mundo y se está encontrado en puertos y bahías de las costas de la Península. De fácil cultivo, esta última especie se empleó para evaluar el efecto de los contaminantes de los vertidos de fueloil en los copepodos en el desastre del petrolero *Prestige* en Galicia el año 2002 (Barata *et al.*, 2005). Muchas de las especies, incluidas en este volumen de la Fauna Ibérica, aunque distribuidas ampliamente por otras regiones geográficas, en la región Ibero-macaronésica se citan solo del Mar de Alborán (Greze *et al.*, 1985). Esto es debido a la notable biodiversidad y abundancia de organismos de todo tipo en este mar y también a que, como consecuencia de ello, hay más estudios centrados en él. Por otra parte, en dicho volumen de Fauna Ibérica se registran también unas pocas especies de distribución en mares cálidos de latitudes tropicales y subtropicales que solo se han encontrado en la zona de las Canarias (Corral, 1970).

3.2. Ciclopoideos de vida libre de la fauna bentónica e intersticial marina y salobre

Son los ciclopoideos del grupo de familias afines a Cyclopinidae y de las subfamilias Halicyclopina y Euryteinae de Cyclopidae. Se conoce muy poco de los ciclopoideos de estos ambientes en la región Ibero-macaronésica. Sólo las cuevas anquihalinas se han considerado de interés para los copepodólogos, en busca de endemismos y especies de interés para estudios filogenéticos o biogeográficos. Igual ha sucedido en otras regiones. Se tiene pues mucha información de las cuevas anquihalinas de Baleares y Canarias (Gràcia & Jaume, 2011; Vives & Shmeleva, 2010). De ellas se han descrito cuatro géneros nuevos de las familias Smirnovipinidae, Schmirnikipinellidae y Cyclopinidae (Jaume & Boxshall, 1996a, 1997). En las cuevas anquihalinas de Mallorca (Jaume & Boxshall, 1996b) también se han encontrado miembros de las mencionadas subfamilias de Cyclopidae (géneros *Euryte* y *Neocyclops*) de aguas marinas o de transición tierra-mar, que no son estrictamente troglobias y deben poblar el bentos de las zonas costeras marinas de la Península Ibérica (pero como hemos indicado apenas hay estudios publicados de estos ambientes). Sobre los ciclopoideos intersticiales de las playas de la Península, existen solo dos publicaciones, una con datos de las playas del Levante español (El Saler, Martínez-Arbizu, 2001) y otra con datos de las playas de Portugal (Lindberg, 1962a). Cada una de estas publicaciones contiene una especie diferente, descrita de aquellos lugares, de la familia Hemicyclopinidae (*Hemicyclopina begonia* y *Parapseudocyclopinodes dacunha*, respectivamente).

Del bentos de las zonas profundas marinas hay todavía menos estudios, pero en cada exploración realizada, se han encontrado interesantes taxones. En la región Macaronésica se ha encontrado un nuevo género de la familia Cyclopinidae (Ivanenko & Defaye, 2004) cerca de Azores, en la dorsal Atlántica (*Triple Junction*) y especies de la nueva familia Giselinidae en la llanura abisal al sudoeste de Canarias (Martínez-Arbizu, 2000b).

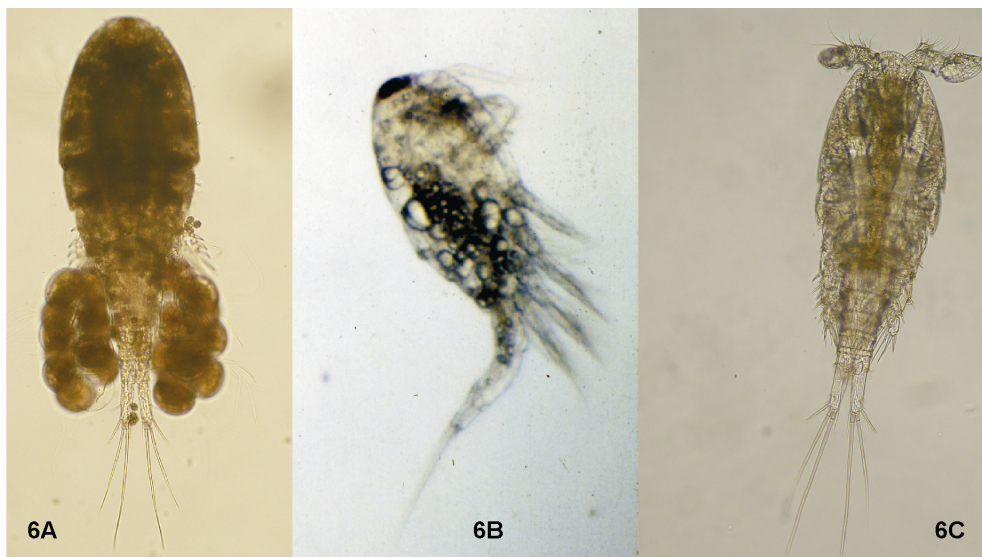
Un poco más de información se tiene de los ambientes salobres de transición marina-continental, es decir de los humedales continentales costeros, los deltas y estuarios, los ambientes lagunares y las salinas, donde son muy abundantes las especies eurihalinas de la subfamilia Halicyclopina (dentro de Cyclopidae). *Halicyclops* puede ser el componente dominante en los estuarios y ambientes salobres y especialmente *Neocyclops salinarum* es predominante en las salinas.

3.3. Ciclopoideos de vida libre dulceacuícolas y lagunas saladas interiores

Son los copepodos de la familia Cyclopidae. De ellos tenemos mucha información, especialmente de los planctónicos de aguas estancadas, que se encuentra dispersa en artículos especializados. En la Península Ibérica se encuentran 19 géneros de los 74 descritos de la familia, dos de estos géneros se han encontrado recientemente y se consideran de colonización reciente (*Apocyclops* y *Mesocyclops*, Parque Natural de la Albufera de Valencia). Son prácticamente todos los géneros que se encuentran en Europa (solo falta uno, pero es un género del que solo se ha encontrado un individuo). De los 74 géneros descritos de esta familia hay solo 21 que tengan nueve o más especies; los demás son géneros minoritarios, de los cuales 26 solo tienen una especie, habiéndose encontrado en la mayoría de los casos solo una vez. Los géneros encontrados en la Península son todos los mayoritarios, excepto tres que son de distribución tropical (un escaso número de especies de uno ellos, *Bryocyclops*, se ha encontrado en la zona paleártica, pero sus especies habitan en suelos húmedos o musgos, ambiente que no ha sido estudiado en nuestra región).

Las especies de estos géneros que se encuentran en la región Ibero-macaronésica son todas de distribución paleártica u holártica, con la excepción de la del género *Apocyclops* de distribución tropical. Todas son de distribución muy amplia excepto las de aguas subterráneas en cuevas, algunas de las cuales se consideran endémicas (*Diacyclops balearicus* y tres especies de *Speocyclops*: *S. cantabricus*, *S. sebastianus* y *S. spelaeus*).

AGUA DULCE



PLANCTON MARINO



PARÁSITOS

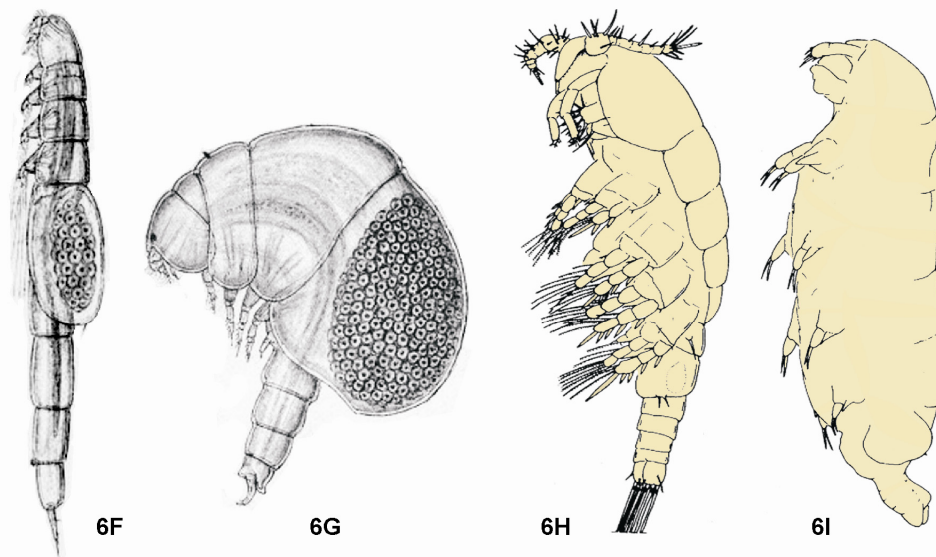


Fig. 6. Fotografías de copépodos de varias familias. **Agua dulce:** Cyclopidae: **6A:** *Metacyclops minutus*, común en charcas temporales; **6B:** *Cyclops divulsus* del Lago de Banyoles; **6C:** *Paracyclops fimbriatus* común en los bentos de ríos. Fotos de Sahuquillo y Miracle. **Plancton Marino:** **6D:** *Oithona davisiae*, especie invasora. **6E:** *O. plumifera*, abundante en plancton del Mediterráneo. Fotografías de Albert Calbet, Inst. Ciencias del Mar, Barcelona. **Parásitos:** **6F:** *Ascidicola rosea*, en posición lateral, de Sars (1918). **6G:** *Pachypygus gibber*, lateral, de Sars (1918). **6H-I:** *Enterocola gottoi*, macho (6H) y hembra (6I), especie descrita de la Península Ibérica; modificado de Conradi Barrena *et al.* (1992).

De la Península Ibérica y Baleares tenemos datos de la mayoría de lagos y embalses (Miracle, 1978; Armengol, 1978; Pretus, 1991) y de las lagunas, charcas y marjales de los principales humedales (Sahuquillo & Miracle, 2013; Fahd *et al.*, 2009) y también de las aguas subterráneas dulces en cuevas (Lescher-Moutoué, 1976, 1982). Sin embargo, de la Macaronesia apenas hay información, siendo las Azores las más estudiadas (Lindberg, 1962b; Defaye & Dussart, 1991). En el plancton de los lagos y embalses domina el género *Cyclops*, acompañado de *Tropocyclops*. En algunos casos puede también encontrarse *Thermocyclops* y *Acanthocyclops*. En las lagunas litorales es más frecuente *Acanthocyclops* y en las charcas temporales *Metacyclops*. El litoral de los lagos es más rico en especies y se pueden encontrar varios géneros que son frecuentes: *Eucyclops*, *Macrocylops* y *Paracyclops*.

3.4. Ciclopoides comensales y parásitos

El conocimiento de las especies comensales y parásitas de invertebrados marinos en la región Ibero-macaronésica era muy pobre hasta los estudios realizados en la últimas décadas especialmente en el estrecho de Gibraltar, en donde se descubrió una especie nueva, con la que se describió la nueva familia Fratiidae (Ho *et al.*, 1998). De esta área tenemos un buen conocimiento de los cyclopoides asociados a ascidias, gracias a los trabajos del equipo de investigación de la Universidad de Sevilla, por ejemplo López-González & Conradi (1996) y López-González *et al.* (1997 y 1999). En estos trabajos se registran en la zona del estrecho seis especies de la familia Enteropsidae (dos géneros), seis especies de Noto-delphyidae (de seis géneros diferentes), una especie de Ascidiocolidae y tres de Botriophylidae (dos géneros). También en esta área se han encontrado cyclopoides de un grupo de gran singularidad, la familia Chitonophylidae, cuyos componentes viven asociados a moluscos (lapas y quitones), reconociéndose la especie *Lepetellicola brescinii* en la cavidad paleal de lapas de profundidad del Golfo de Cádiz (Huys *et al.*, 2002). Fuera de esta área, solo se conocen algunos datos de las costa Cantábrica, basados en estudios ecológicos detallados de los copépodos asociados a ascidias, *Ascidicola rosea* y *Enteropsis roscoffensis* (Buencuerpo, 1990) y también de los asociados a lapas, siendo el Golfo de Vizcaya la localidad tipo de la especie *Lepetellicola brescinii* (Chitonophylidae, Huys *et al.*, 2002).

Con respecto a los parásitos de peces de aguas dulce (familia Lernaecidae) en la región Ibero-macaronésica solo se ha encontrado la especie ubicua *Lernaea cyprinacea* (*Lernaea esocina* es un sinónimo de ésta), de las 130 que componen la familia (la mitad pertenecientes a este género). Esta especie, conocida como “gusano ancla”, característicamente ectoparásita de peces ciprínidos es muy común en toda la mencionada región. Según García-Berthou *et al.* (2007) es una especie originaria de Asia, naturalizada en la Península, en donde fue introducida con la carpa común. Son cada vez más numerosos los artículos que registran infecciones en diferentes especies de ciprínidos de diversas cuencas de los principales ríos (por ejemplo, Moreno *et al.*, 1986; Gutiérrez-Galindo & Lacasa-Millán, 2005) y otros que aportan datos de infección sobre especies de otras familias de peces (cupleidos, Pérez-Bote, 2005 o salmónidos Sánchez-Hernández, 2011).

4. Estado actual de conocimiento del grupo

Falta todavía mucho por conocer sobre este grupo de microcrustáceos, especialmente sobre su biología, ciclos de vida y ecología. Nos centraremos aquí en el estado del conocimiento de su taxonomía y distribución. El nivel de conocimientos depende mucho de las formas de vida y ambientes que ocupan. A nivel de biodiversidad la fauna planctónica o ticoplanctónica del litoral marino y de aguas dulces superficiales está bastante bien conocida, con excepción de los países tropicales. Con respecto a los cyclopoides de la región Ibero-macaronésica tenemos un buen conocimiento de la familia Oithonidae, que habitan en el plancton marino, y sobre todo un buen conocimiento de los de agua dulce de la familia Cyclopidae. Numerosos son los artículos, tesis doctorales sobre el zooplancton marino y de todo tipo de ambientes de aguas continentales en los que se incluyen listas de las especies de los cyclopoides encontrados (algunas referencias se han indicado en el apartado anterior).

Menos estudiada está la fauna propiamente bentónica, pero principalmente nos falta mucho por conocer sobre la fauna de las aguas intersticiales (aguas freáticas de ríos y playas) y de la zona bentónica abisal marina, donde los cyclopoides constituyen uno de los grupos mayoritarios, después de los harpacticoides. En años recientes, gracias a grandes proyectos de muestreo de los fondos abisales marinos (Martínez-Arbizu, 2001) y de las cuevas anquihalinas, se han descrito muchas especies nuevas, que han contribuido a la creación de nuevas familias y al desdoblamiento de la familia Cyclopinidae (Martínez-Arbizu, 2006). De las ocho familias afines a Cyclopinidae separadas por dicho autor, cuatro están presentes en la fauna ibérica. El estudio de las cuevas anquihalinas de las Baleares y Canarias (Jaume & Boxshall, 1996a, 1996b, 1997) ha contribuido mucho a la identificación y conocimiento de las familias más primitivas del orden (originariamente en el hiperbentos de las zonas marinas litorales), que han aportado muchos datos sobre la filogenia y evolución de los cyclopoides. También se ha ampliado recientemente, el número de nuevas especies descritas de la fauna intersticial (Stoch, 2010; Kanavovic, 2008), sin embargo en el caso de la fauna intersticial la región Ibero-macaronésica la fauna es prácticamente desconocida.

Asimismo el conocimiento de las especies comensales o parásitas es todavía muy incompleto, desconociéndose en algunos casos su ciclo de vida e incluso sus posibles hospedadores y el tipo de asociación con ellos. Como pasa en todos los grupos, las primeras descripciones de estas especies, principalmente asociadas a ascidias son de finales del siglo XIX y desde entonces hasta hoy día se tienen bastantes datos de su distribución en las costas del Atlántico norte y Mediterráneo. Sin embargo el conocimiento en la Península Ibérica era muy limitado hasta tiempos muy recientes; actualmente existen estudios muy

completos de las especies parásitas y comensales de ascidias en el área del Estrecho de Gibraltar (López-González *et al.*, 1997, 1999). En años recientes se ha avanzado en el conocimiento de su ecología, principalmente de las interacciones hospedador-huésped y se han descrito nuevas especies, que han contribuido al desdoblamiento de la familia Ascidiocolidae en cinco familias válidas (Tabla I) y la inclusión de una nueva familia afín a éstas (Walter & Boxshall, 2011). Esta nueva familia (Fратиidae) ha sido descrita con la nueva especie encontrada en las costas de Cádiz (Ho *et al.*, 1998), como se ha mencionado en el apartado anterior. También se han encontrado en la Península parásitos de lapas de profundidad que han servido para mejorar el conocimiento de las relaciones filogenéticas de la familia Chitonophyllidae, que antes se consideraba dentro de los poecilostomatoides (Huys *et al.*, 2002).

Por el contrario, el conocimiento de los cyclopoideos que parasitan peces de agua dulces (familia Lernaevidae) está muy desarrollado, como consecuencia del avance de los estudios sobre peces. Recientemente, el conocimiento sobre esta familia de cyclopoideos está aumentando en todo el mundo debido a su interés aplicado por su impacto en la pesca y por los problemas adicionales que han surgido en la piscicultura y acuariofilia. La filogenia de esta familia mayoritaria de cyclopoideos es bien conocida por los estudios de Ho (1998), así como la radiación de las especies de los dos géneros mayoritarios, *Lernaea* y *Lamproglena*, representantes respectivamente de las dos subfamilias Lernaevinae y Lamprogleinae. La distribución geográfica de esta última subfamilia está restringida a África y Asia, estando la primera más ampliamente distribuida, principalmente por la región neotropical, pero también con una mayor proporción de especies en África y Asia. Según Ho (1998) el que el 80% de las especies estén confinadas al África y Asia, es el resultado de una cladogénesis explosiva durante el desplazamiento de la India (*Indian Raft*) al principio de terciario, después de que los Lernaevidae ancestrales colonizaran los ciprínidos como hospedadores. Por ello, en la Península Ibérica solo se ha encontrado la especie más ubicua de esta familia *Lernaea cyprinacea*.

La taxonomía de los cyclopoideos presenta muchos problemas no resueltos. Para empezar los órdenes en que se divide el superorden Podoplea aún no están bien definidos y el descubrimiento de nuevos taxones con caracteres mixtos llevó a la reunión de cyclopoideos y poecilostomatoides en la revisión de Boxshall & Hasley (2004), que luego se han vuelto a separar con incesantes cambios de asignación de géneros o familias a uno u otro orden. Esto es más frecuente en los copépodos parásitos y hay incertidumbres también en algunas familias del orden de los siphonotomatoideos.

Por otro lado, si bien los géneros están bien definidos, a nivel de especies existe mucha confusión, dada la variabilidad intraespecífica y la similitud de unas especies con otras. Muy recientemente se ha iniciado una vía de estudio, denominada taxonomía integrativa, que pretende confrontar la información morfológica y la de genética molecular, principalmente basados en el análisis de pequeños segmentos de secuencias de ADN de un determinado gen que pueda usarse a modo de código de barras. Esto se ha empezado a usar en los cyclopoideos y ha resultado de gran ayuda para clarificar la taxonomía en los grupos de especies crípticas y para la detección y determinación del origen de las especies exóticas, que han colonizado las aguas y se han naturalizado desde hace tiempo (Miracle *et al.*, 2012) o en tiempos recientes (Montoliu *et al.* en prensa). Así se puede comprobar por ejemplo la existencia de estas especies o confirmar las sinonimias de las especies de muchos géneros excesivamente fragmentados. Por otro lado se podrá también poner de manifiesto la actual aceleración de la globalización de las especies. Con las modificaciones hidrológicas y la contaminación de los sistemas acuáticos naturales, la desecación y drenaje de muchos de ellos y la creación de otros nuevos (embalses y charcas de regadío o ganaderas) se ha favoreciendo la extensión de especies cosmopolitas y ubicuas, con la consiguiente pérdida de las especies especializadas.

5. Principales fuentes de información disponibles

La información disponible sobre cyclopoideos ibéricos se encuentra fragmentada en artículos especializados, tesis doctorales o informes técnicos. Solo los cyclopoideos planctónicos marinos de vida libre están tratados en un volumen de la fauna Ibérica. En general, la información sobre los cyclopoideos se encuentra en libros o artículos que incluyen todos los copépodos que están separados por ambientes (marino vs continental) y modo de vida (vida libre vs comensales o parásitos).

5.1. Recursos generales relacionados con la taxonomía e identificación de los cyclopoideos

La ordenación sistemática mundial de los cyclopoideos y su diversidad y evolución dentro de los copépodos, está detallada por Boxshall & Halsey (2004) y Huys & Boxshall (1991) en los prestigiosos volúmenes de la Ray Society dedicados a los copépodos. En ellos se pueden aclarar aspectos como la fundamentación de la difícil diferenciación de los órdenes muy próximos a los cyclopoideos y en particular cuáles son los caracteres determinantes de la controvertida fusión de los Cyclopoidea con los Poecilostomatoida que se propone en Boxshall & Halsey (2004). Actualmente (Walter & Boxshall, 2011) consideran los cyclopoideos como un orden separado pero con la inclusión de tres familias (Tabla IB) antes consideradas dentro de los poecilostomatoides y una familia antes situada dentro de los siphonotomatoideos.

5.2. Claves de familias de Cyclopoidea

Como claves en español que incluya las familias de los cyclopoideos de la fauna Ibero-macaronésica solo se encuentra el capítulo sobre copépodos del *Curso práctico de Entomología* (Jaume *et al.*, 2004).

Como se ha comentado, las claves no son generales sino que tratan solo de los cyclopoides de un tipo de medio y forma de vida, por lo que las agruparemos de esta forma. Hay muchas claves, específicas de géneros o familias que se incluirán en los manuales sobre familias; citaremos aquí solo las más generales y pertinentes para los cyclopoides de la región Ibero-macaronésica.

5.2.1. Ciclopoides marinos de vida libre

Para los cyclopoides planctónicos marinos de vida libre disponemos de un volumen de la Fauna Ibérica (Vives & Shmeleva, 2010) que incluye todos los órdenes de copépodos de tagmosis podoplea (Suborden Podoplea). Se incluye una clave muy completa para las especies ibero-macaronésicas de la familia Oithonidae y una clave reducida para la familia Cyclopinidae y sus afines (no desdobladas en este clave), limitada a las especies halladas en las cuevas anquihalinas. Para determinar las diferentes familias antes agrupadas en Cyclopinidae o las nuevas familias afines descritas en el bentos marino hay que ir a artículos especializados como los de Jaume & Boxshall (1997) y Martínez-Arbizu (1997b, 2000a, 2000b, 2001, 2006).

5.2.1 Ciclopoides parásitos y comensales de invertebrados marinos.

La clave más adecuada para la fauna Ibero-macaronésica es la de Gotto (2004) que es un volumen de la serie *Synopsis of British Fauna*, que incluye las especies del Atlántico norte e indica también su distribución en otros mares como el Mediterráneo. Esta clave incluye también los otros órdenes de copépodos asociados a invertebrados marinos. Es una segunda edición actualizada del volumen publicado en 1993, uno de los más utilizados en la identificación de las especies de estos organismos. Solo para las familias asociadas a Ascidiolidae existe la clave de Illg & Dudley (1980) que son tratadas como subfamilias pero de manera muy rigurosa e incluyendo descripciones de nuevas especies.

Para la fauna Ibérica no existen claves generales, solo los artículos especializados antes mencionados sobre la distribución y notas taxonómicas sobre algunos géneros con descripciones de nuevas especies (López-González *et al.*, 1997, 1999), la descripción de la nueva familia Fratiidae (Ho *et al.*, 199) asociada a ascidias y el estudio de la familia Chitonophylidae asociada a lapas de profundidad (Huys *et al.*, 2002).

5.2.3. Ciclopoides de las aguas continentales

Como clave general de familias y subfamilias podemos citar la de Dussart & Dafaye (2001) que es el volumen preliminar sobre copépodos de vida libre de aguas continentales de la serie de guías de identificación de microinvertebrados de las aguas continentales mundiales; en dicha serie se van publicando claves específicas de grupos de géneros, que en el caso de los cyclopoides se reducen a unos pocos géneros de la familia Cyclopidae, cuyas referencias se incluirán en el manual sobre dicha familia.

En el caso de fauna ibérica, existe la clave de Margalef (1953) de crustáceos ibéricos que reúne los conocimientos de las especies de cyclopoides ibéricos encontrados hasta aquella fecha.

Para muchos países europeos existen claves de copépodos de las aguas continentales, que incluyen los cyclopoides. Estos se reducen a la familia Cyclopidae, ya que es prácticamente la única representante de las aguas dulces, con excepción de unas pocas y restringidas especies de otras familias (Tabla I). Esta familia, que es mayoritaria en número de especies, se ha desdoblado en cuatro subfamilias. La clave más apropiada para las especies de la región Ibero-macaronésica es la de Dussart (1969) que compendia las especies de Europa Occidental. Una relación más completa de claves de esta familia se facilitará en el correspondiente manual de la familia.

Los copépodos parásitos de peces de aguas continentales pertenecen todos a la familia Lernaeidae, que es de distribución tropical; en la región Ibero-macaronésica solo ha sido citada la especie ubicua *Lernaea cyprinacea*. Como referencia de interés sobre la filogenia de los caracteres de la familia podría mencionarse Ho (1998).

5.3. Catálogos

A nivel mundial y para todo el orden de los cyclopoides el catálogo de WoRMS (Walter & Boxshall, 2011) es el más completo y actualizado pudiéndose consultar libremente en internet. El catálogo comprende todas las especies de cyclopoides descritas, tanto marinas como de aguas continentales y de transición, tanto de vida libre como parásitas, aunque forme parte del catálogo general de especies marinas. La compilación de especies marinas y transicionales se basa en parte en el catálogo anterior de especies europeas de Boxshall (2001).

Para los cyclopoides planctónicos marinos existen algunos otros catálogos también en internet. Especialmente interesante es el elaborado por el Observatorio de Oceanología de Banyuls sur Mer, Francia, CNRS (Razouls *et al.*, 2005-2015) que se complementa con detalladas fichas sobre la taxonomía de las especies de todos los mares y océanos, con fotos y dibujos de su morfología, incluyendo también su distribución geográfica. Es un catálogo que comprende todas las especies de copépodos pero solo del plancton marino.

Para los cyclopoides de aguas continentales, se dispone en internet del portal de los copépodos (Pesce, 1999-2015) muy bien diseñado y con información de todo tipo detallada y actualizada sobre las familias de copépodos y los géneros y especies descritos. Las familias de cyclopoides parásitos y la mayoría de marinas están siendo elaboradas y solo están disponibles algunas familias de cyclopoides.

Para los cyclopoides de las aguas continentales de vida libre se encuentra un catálogo mundial muy completo, específico de cyclopoides, publicado como libro. Sus autores Dussart & Defaye (2006), han

realizado una exhaustiva compilación de los datos existentes, la gran mayoría de trabajos de la taxonomía y distribución de las especies de las aguas continentales desde los primeros estudios, hasta la fecha de la publicación.

No existen catálogos de cyclopoides para la Península Ibérica; la presencia de especies se indica en numerosos artículos especializados, tesis o informes, pero está más o menos recogida en los catálogos mencionados a nivel mundial. Para la Macaronesia se pueden encontrar las especies de cyclopoides en los capítulos que incluyen los copepodos de las listas de fauna y flora de estas islas. De Canarias existen listas bastantes completas de los copepodos pelágicos marinos en Hernández (2003) y de los continentales Jaume & Oromi (2010). Para las Azores hay un listado de la fauna de aguas continentales de Razeiro (2012), que incluye los cyclopoides. Este catálogo es análogo al de Borges *et al.* (2005, 2010), sin ninguna adición. En realidad se basan en el trabajo de Defaye & Dussart (1991). De los cyclopoides marinos o salobres no hay datos. El catálogo de invertebrados de Maderia solo incluye una especie ubicua de cyclopoide de agua dulce.

6. Referencias

- ALMEDA R., C. B. AUGUSTIN, M. ALCARAZ, A. CALBET & E. SAIZ 2010. Feeding rates and gross growth efficiencies of larval developmental stages of *Oithona davisae* (Copepoda, Cyclopoida). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **387**: 24-35.
- ARMENGOL, J. 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia aquatica*, **3**: 3-96.
- BARATA C., A. CALBET, E. SAIZ, L. ORTIZ & J.M. BAYONA 2005. Predicting single and mixture toxicity of petrogenic polycyclic aromatic hydrocarbons to the copepod *Oithona davisae*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **24**(11): 2992-2999.
- BORGES, P.A.V. 2005. Branchiopoda, Ostracoda, Malacostraca, Maxillopoda. In *Listagem da Fauna e Flora (Mollusca e Arthropoda) (Bryophyta, Pteridophyta e Spermammatophyta) Terrestre dos Açores*. Borges, P. A. V., R. Cunha, R. Gabriel, A. M. Frias Martins, L. Silva & V. Vieira (eds.): 180-183. Direcção Regional do Ambiente and Universidade dos Açores. Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada. Accesible (2014) en: http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes_Check_List_Azores.pdf
- BORGES, P. A. V. 2010. Branchiopoda, Ostracoda, Malacostraca, Maxillopoda. En *A list of the terrestrial and marine biota from the Azores*. Borges, P. A. V., A. Costa, R. Cunha, R. Gabriel, V. Gonçalves, A. M. Frias Martins, I. Melo, M. Parente, P. Raposeiro, P. Rodrigues, R. S. Santos, L. Silva & V. Vieira (eds.): 205-208. Princípiá, Cascais. Accesible (2014) en: http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes_Listagem_ml.pdf
- BOXSHALL, G. A. 2001. Copepoda (excl. Harpacticoida), En Costello, M.J. *et al.* (Ed.) (2001). *European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification*. *Collection Patrimoines Naturels*, 50: pp. 252-268.
- Boxshall, G. A. & D. Defaye 2008. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in Freshwater Animal Diversity Assessment. *Hydrobiologia*, **595**: 195-207.
- BOXSHALL, G.A. & S. A. HALSEY 2004. *An Introduction to Copepod Diversity*. Vol. 2. The Ray Society, London.
- BOXSHALL, G.A. & D. JÀUME 2000. Making waves: The repeated colonization of fresh water by copepod crustaceans. *Advances in ecological research*, **31**: 61-79.
- BUENCUERPO, V. 1990. Microhábitat del copepodo *Enteropsis roscoffensis* en la ascidia *Dendrodoa grossularia*. *Misc. Zool.*, **14**: 41-46.
- CONRADI-BARRENA, M., P. J. LÓPEZ-GONZÁLEZ & J. C. GARCÍA GÓMEZ 1992. A new species of *Enterocola* Van Beneden, 1860 (Copepoda, Ascidicolidae) associated with *Sidnyum elegans* (Giard, 1872) from the Iberian Peninsula. *Crustaceana*, **63**: 247-256
- CORRAL, J. 1970. *Contribución al plancton de Canarias. Estudio cuantitativo, sistematico y ecológico de los copépodos pelágicos en aguas de Tenerife durante un ciclo anual*. Tesis Doctoral, Universidad de Madrid, SER. A, 129: 280 pp.
- DEFAYE, D. & B. DUSSART 1991. Sur les Crustacés Copépodes des Açores. *Annales de Limnologie. International Journal of Limnology*, **27**: 119-132.
- DUSSART, B. H. 1969. *Les Copépodes des eaux continentales d' Europe occidentale. II. Cyclopoïdes et biologie quantitative*. Boubée, Paris, 292 pp.
- DUSSART, B. H. & D. DEFAYE 2001. *Introduction to the Copepoda*. (2nd edition) H.J.F. Dumont (ed) Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World 16. SPB Academic Publishing: 344.
- DUSSART, B. & D. DEFAYE 2006. *World Directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters II - Cyclopiformes*. Backhuys Publishers Leiden.
- FAHD, K., A. ARECHEDERRA, M. FLORENCIO, D. LEÓN & L. SERRANO 2009. Copepods and Branchiopods of temporary ponds in the Doñana Natural Area (SW Spain): a four-decade record (1964-2007). *Hydrobiologia*, **634**: 219-230.
- FRYER, G. 1982. *The parasitic Copepoda and Branchiura of British freshwater fishes*. Freshwater Biological Association: Scientific Publication No. 46. 87 pp.
- GARCÍA-BERTHOU, E., D. BOIX & M. CLAVERO 2007. Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters. In *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats*, F. Gherardi (Ed.), p. 123-138. Springer Netherlands.

- GRÀCIA, F. & D. JÀUME 2011. La fauna aquàtica dels habitats anquihalins dolçaquícules de les cavitats Balears. *Endins*, **35** / *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, **17**: 257-268.
- GOTTO, V. 2004. *Commensal and parasitic copepods associated with marine invertebrates*. Synopsis of the British Fauna (New Series) No 46 (second edition). J. H. Crothers and P. J. Hayward (eds.) Field Studies Council: Shrewsbury, UK. 352 pp.
- GREZE, V.N., A. V. KOVALEV, E. P. BALDINA, O. K. BILEVA & A. A. SHMELEVA 1985. Zooplankton transfer through the Gibraltar Strait and peculiarities of its taxonomic composition and distribution in adjacent areas. *Inv. Pesq.*, **49**: 3-13.
- GUTIÉRREZ-GALINDO, J. F. & M. I. LACASA-MILLÁN 2005. Population dynamics of *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) on four cyprinid species. *Diseases of Aquatic Organisms*, **67**: 111-114.
- HERNÁNDEZ, F. 2003. Copépodos (Pelágicos). En L. Moro, J. L. Martín, M. L. Garrido, & I. Izquierdo (Eds.), *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales)*. Santa Cruz de Tenerife: Consejería de Política territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. pp. 59-67. Accesible (2014) en: <http://www.interreg-bionatura.com/pdfs/listaespeciesmarinascanarias.pdf>
- HO, J.S. 1998. Cladistics of the Lernaeidae (Cyclopoida), a major family of freshwater fish parasites. *J. Mar. Syst.*, **15**: 177-183.
- HO, J.S. 1994. Origin and evolution of the parasitic cyclopoid copepods. *Int. J. Parasitol.*, **24**(8): 1293-300.
- HO, J. S., M. CONRADI BARRENA & J. P. LÓPEZ GONZÁLEZ 1998. A New Family of Cyclopoid Copepods (Fratilidae) Symbiotic in the Ascidian (*Clavelina dellavallei*) from Cadiz, Spain. *Journal of Zoology*, **246**: 39-48.
- HUYS, R. & G. A. BOXSHALL 1991. *Copepod Evolution*. The Ray Society, London.
- HUYS, R., P.J. LÓPEZ-GONZÁLEZ, E. ROLDÁN & Á A. LUQUE 2002. Brooding in cocculiniform limpets (Gastropoda) and familial distinctiveness of the Nucellicolidae (Copepoda): misconceptions reviewed from a chitonophilid perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**: 187-217.
- ILLG, P.L. & P.L. DUDLEY 1980. The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris* (N.S.) (A) (Zoologie), **117**: 1-192.
- IUCN 2014. IUCN red list of threatened species. Accesible (2014) en: <http://www.iucnredlist.org/>
- IVANENKO V. N. & D. DEFAYE 2004. A new genus and species of deep-sea cyclopoid (Crustacea, Copepoda, Cyclopinidae) from the Mid-Atlantic Ridge (Azores Triple Junction, Lucky Strike). *Zoosystema*, **26**: 49-64.
- JÀUME, D. & G.A. BOXSHALL 1996a. Two new genera of cyclopinid copepods (Crustacea) from anchihaline caves on western Mediterranean Islands. *Zool. J. Linn. Soc.*, **117**: 283-304.
- JÀUME, D. & G.A. BOXSHALL 1996b. Rare cyclopoid copepods (Crustacea) from Mediterranean littoral caves. *Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.)*, **62**: 83-99.
- JÀUME, D. & G.A. BOXSHALL 1997. Two new genera of cyclopinid copepods (Cyclopoida: Cyclopinidae) from anchihaline caves of the Canary and Balearic islands, with a key to genera of the family. *Zool. J. Linn. Soc.*, **120**: 79-101.
- JÀUME, D., M. CONRADI & P.J. LÓPEZ-GONZÁLEZ 2004. Copépodos. En Barrientos, J.A. (ed.) *Curso Práctico de Entomología*. Asociación Española de Entomología, CIBIO & Universitat Autònoma de Barcelona: 303-331.
- JÀUME, D. & P. OROMÍ 2010. Branchiopoda, Ostracoda, Copepoda, En Arechavaleta M., S. Rodríguez, N. Zurita, A. García (Eds.). *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres)*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias: 173-175. Accesible (2014) en: <http://www.gobcan.es/cmayer/interreg/atlantico/documentos/LESDCanarias.pdf>
- JURINE, L. 1820. *Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève*. J.J. Passshoud Genève. 260 pp.
- KARANOVIC, T. 2008. *Marine Interstitial: Poecilostomatoida and Cyclopoida (copepoda) of Australia*. Brill. Leiden, The Netherlands 331 pp.
- LESCHER-MOUTOUÉ, F. 1976. *Speocyclops cantabricus* n. sp., Crustacé Copépode Cycloptide des eaux souterraines du nord de l'Espagne; actuelle répartition du genre dans ce pays. *Annales de Spéléologie*, **31**: 85-89.
- LESCHER MOUTOUÉ, F. 1981. Cyclopidae from subterranean waters of Portugal and the island of Mallorca (Crustacea Copepoda). *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit Van Amsterdam*, **8**(8): 65-67.
- LINDBERG, K. 1962a. Cyclopidés (Crustacés Copépodes) du Portugal. Voyage au Portugal du Dr. K. Lindberg. Résultats zoologiques 2. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **9**: 23-48.
- LINDBERG, K. 1962b. Cyclopidés (Crustacés Copépodes) des Açores. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **15**(51): 5-19.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J. & M. CONRADI 1996. *Mychophilus palmatus*, a new species (Copepoda: Cyclopoida: Ascidicolidae) associated with the compound ascidian *Botryllus leachi* Savigny, with remarks on congeneric species and related genera. *Hydrobiologia*, **330**: 67-72.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J., M. CONRADI-BARRENA & J.C. GARCÍA-GÓMEZ 1997. New records of copepods associated with marine invertebrates from the Strait of Gibraltar and nearby areas. En: *Miscel-lània Zoològica*, **20**: 101-110.
- LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.J., M. CONRADI-BARRENA & J. C. GARCÍA-GÓMEZ 1999. El género *Enterocola* Van Beneden, 1860 (Copepoda: Ascidicolidae) en el Estrecho de Gibraltar. *Anales de Biología*, **22**: 9-20.
- MARGALEF, R. 1953. *Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas*. *Biología de las aguas continentales* X. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid. 243 pp.
- MARTEN G. G. & J. W. REID 2007. Cyclopoid copepods. En T.G. Floore (ed.), *Biorational Control of Mosquitoes*, *American Mosquito Control Association Bulletin*, **7**: 65-92.

- MARTIN J. W. & G. E. DAVIS 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Science Series*, **39**. *Natural History Museum of Los Angeles County. Los Angeles, (USA)*: 101 pp.
- MARTÍNEZ-ARBIZU, P. 1997a. A new genus of cyclopinid copepods (Crustacea), with a redescription of *Smirnovipina barentsiana* comb. nov. (Smirnov, 1931). *Sarsia*, **82**: 313-323.
- MARTÍNEZ-ARBIZU, P. 1997b. *Cyclopicina sirenkoi* n. sp. from deep water in the Laptev Sea (Arctic Ocean), with comments on the phylogenetic relationships of copepod orders. *Senckenbergiana Biologica*. Frankfurt, **77**: 89-99.
- MARTÍNEZ-ARBIZU P. 2000a. A new species of *Cyclopetta* from the Arctic Laptev Sea (Arctic Ocean), with recognition of Cyclopettidae fam. nov. a new monophylum of free-living Cyclopoidea (Copepoda). *Bulletin of the Royal Belgian Institute of Natural Sciences - Biologie*, **70**: 91-101.
- MARTÍNEZ-ARBIZU, P. 2000b. Giselinidae fam. nov., a new monophyletic group of cyclopid copepods (Copepoda, Crustacea) from the Atlantic deep sea. *Helgol Mar. Res.*, **54**: 190-212.
- MARTÍNEZ-ARBIZU, P. 2001. Hemicyclopinidae n. fam., a new monophyletic group of marine cyclopinid Cyclopoidea, with description of one new genus and two new species (Crustacea, Copepoda, Cyclopoidea). *Senckenbergiana Biologica*, **81**(1-2): 37-54.
- MARTÍNEZ-ARBIZU, P. 2006. Phylogenetic relationships within Schminkepinellidae fam. n., a new monophyletic group of marine cyclopinids (Cyclopoidea: Copepoda), description of two new genera and four new species. *Zoologiya Bespozvonochnykh*, **3**(2): 185-207.
- MIRACLE, M. R. 1978. Composición específica de las comunidades zooplanctónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecologia aquatica*, **3**: 167-191.
- MIRACLE, M. R., V. ALEKSEEV, V. MONCHENKO, V. SENTANDREU & V. VICENTE 2013. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group. *Journal of Natural History*, **47**: 863-888.
- MORENO, O., C. GRANADO & F. GARCÍA-NOVO 1986. Variabilidad morfológica de *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) en el embalse de Arrocampo (cuenca del Tajo: Cáceres). *Limnetica*, **2**: 261-270.
- MONTOLIU, L., M. ELIAS & M. R. MIRACLE (en prensa). Using the DNA barcodes to detect invasives: the case of the Asiatic copepod *Mesocyclops pehpeiensis* Hu, 1943 (Cyclopidae) in two regions of the world. *Aquatic Invasions*
- PALMER, A. R. 1960. Miocene copepods from the Mojave Desert, California. *Journal of Paleontology*, **34** (3): 447-452.
- PÉREZ-BOTE, J. L. 2005. First record of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Cyclopoidea) on the Allis Shad. Short Note. *Folia biologica* (Kraków), **53**: 197-198.
- PESCE, G.L. 1999-2015. Copepod web portal. Accesible (2014) en: <http://www.lucioPesce.net/copepods/>
- PIASECKI, W., A. E. GOODWIN, J. C. EIRAS, & B. F. NOWAK 2004. Importance of Copepoda in Freshwater Aquaculture. *Zoological Studies*, **43**: 193-205.
- PRETUS, J. L. 1991. *Estudio taxonómico biogeográfico y ecológico de los crustáceos epigeos e hipogeos de las Baleares (Branchiopoda, Copepoda, Mystacocarida y Malacostraca)*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.
- RAPOSEIRO, P. M., A. M. CRUZ, S. J. HUGHES & A. C. COSTA 2012. Azorean Freshwater invertebrates: Status, threats and biogeographic notes. *Limnetica*, **31**(1): 13-22. Anexos
- RAZOULS, C., F. DE BOVÉE, J. KOUWENBERG & N. DESREUMAUX 2005-2015. *Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods*. Accesible (2015) en: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>
- REID, J. W. 1998. How "cosmopolitan" are the continental cyclopid copepods? Comparison of the North American and Eurasian faunas, with description of *Acanthocyclops parasensitivus* sp.n. (Copepoda: Cyclopoidea) from the U.S.A. *Zoologischer Anzeiger*, **236**(2) (1997): 109-118.
- RYLOV, V. 1963. *Freshwater Cyclopoidea*, Fauna of U.S.S.R. Volume 3, 314 pp. [English translation by Israel Program for Scientific Translations Ltd. In Russian 1948.]
- SAHUQUILLO, M. & M. R. MIRACLE 2013. The role of historic and climatic factors in the distribution of crustacean communities in Iberian Mediterranean ponds. *Freshwater Biology*, **58**: 1251-1266.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J. 2011. Infestation of *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) on wild brown trout (*Salmo trutta*) in Spain. *Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol.*, **31**: 119-123.
- SARS, G. O. 1918. *An account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species: VI. Copepoda Cyclopoidea*. Compilation edition. Bergens Museum: Bergen. XIII, 225, Plates I-CXVIII pp.
- SELDEN, P. A., R. HUYS, M. H. STEPHENSON, A. P. HEWARD & P. N. TAYLO 2010. Crustaceans from bitumen clast in Carboniferous glacial diamictite extend fossil record of copepods. *Nature Commun.* **1**, 50.
- STOCH, F. 2010. Cyclopoidea bentonici: cyclopinidae, smirnovipinidae, schminkepinellidae, cyclopidae. *Biol. Mar. Mediterr.*, **17** (suppl. 1): 435-437
- STRICKLER J. R. 1975. Swimming of planktonic Cyclops species (Cop. Crus.): pattern, movements and their control. En Wu, Y.T., C.J. Brokaw & C. Brennen. (eds) *Swimming and flying in nature*. Plenum Press London: 599-613.
- SZLAUE L. 1959. Investigations on the reproduction of *Cyclops kolensis* Lilljeborg. *Polsk. Rch. Hydrobiol.*, **5**: 111-120.
- UCHIMA, M. & M. MURANO 1988. Mating behavior of the marine copepod *Oithona davisae*. *Marine Biology*, **99**: 39-45.
- VIVES GALMES, F. & A. A. SHMELEVA 2010. *Crustacea, Copépodos marinos II. Non Calanoida*. Fauna Iberica, M. Ramos et al. (eds.), vol. 33. CSIC. Madrid, 486 pp.
- WALTER, T.C. & G. BOXSHALL 2011. WoRMS. World Register of Marine Species. Accesible (2014) en: <http://www.marinespecies.org/index.php>