Clase: Maxillopoda: Copepoda

Orden MONSTRILLOIDA



CLASE MAXILLOPODA:

SUBCLASE COPEPODA:

Orden Monstrilloida

Eduardo Suárez-Morales

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal. Chetumal, Quintana Roo, México 77014

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los copépodos monstriloides son parásitos proteleanos que infectan a diferentes grupos de invertebrados bentónicos marinos; sólo su primera fase naupliar y la etapa adulta son de vida libre formando parte del plancton. Este orden comprende actualmente más de 125 especies nominales que se agrupan en cinco géneros de la familia Monstrillidae Dana, 1849. Su conocimiento taxonómico se ha visto obstaculizado por una serie de problemas nomenclaturiales y descriptivos derivados principalmente de su peculiar ontogenia y de la limitada definición de muchas de sus especies. Uno de los conflictos actuales más relevantes es la dificultad para vincular los sexos de una especie, lo que ha llevado en cierta medida a una taxonomía paralela de machos y hembras. Durante las últimas dos décadas se han hecho esfuerzos para aclarar el conocimiento sistemático del grupo, principalmente mediante el establecimiento de normas descriptivas actualizadas, la exploración de nuevos caracteres y la redescripción de los taxones con base en especímenes tipo. Su ciclo de vida se sigue explorando y revela cambios morfológicos considerables en el interior del hospedero. Sus patrones de distribución son poco definidos debido a las limitaciones en su conocimiento sistemático pero la información disponible indica que el Atlántico nororiental es la región más estudiada para este grupo (45% de todos los registros). Le sigue el Atlántico noroeste (17%); las áreas menos estudiadas incluyen todas las regiones del hemisferio sur (menos del 3%). Las aguas europeas del Atlántico norte son las más diversas (32 especies nominales), seguidas por el Mar Caribe y el Golfo de México (24), el Mediterráneo y el Mar Negro (20), Indonesia, Malasia y Filipinas (17), Japón (17), Brasil-Argentina (16) y Australia (8). En aguas de la Península Ibérica y áreas adyacentes se han registrado 21 especies. Algunos de estos registros corresponden a especies cuya presencia en la zona es improbable y otras consideradas cosmopolitas están siendo reveladas como complejos de especies, por lo que es posible que la diversidad del grupo en la península esté subestimada, lo que marca la necesidad de ampliar las investigaciones acerca del grupo.

1.1. Introducción y aspectos históricos de su conocimiento

El orden Monstrilloida Sars, 1901 representa uno de los grupos más interesantes entre los copépodos. Son endoparásitos de invertebrados marinos durante sus etapas postnaupliar y juvenil; también tienen dos fases planctónicas de vida libre, que incluyen una etapa naupliar infectiva y la fase adulta, que tiene una vida breve, carece de apéndices bucales y es exclusivamente reproductiva (Davis, 1984; Boxshall & Halsey, 2004). En general, son formas poco comunes, aparecen en números reducidos en muestras de plancton en ambientes someros costeros, especialmente en la noche (Suárez-Morales & Gasca, 1990) y ocasionalmente son hallados como parásitos en análisis de invertebrados bénticos (Suárez-Morales *et al.*,

Manual

2014). Hay, sin embargo, datos de altas concentraciones locales de monstriloides en el plancton de hábitats arrecifales, donde pueden ser diversos (Grygier & Ohtsuka, 2008; Sale *et al.*, 1976; Suárez-Morales, 2001a).

El primer copépodo monstriloide fue registrado por Krøyer (1842), que ilustra un espécimen de un fiordo noruego. Lo nombró Thaumatoessa typica y su descripción fue añadida años después, ahora como Thaumaleus typicus Krøyer, 1849 con un diagnóstico del género (Grygier, 1995). Grygier (1994a) determinó que este individuo es un subadulto del género Monstrilla, un nombre que, en consecuencia, se convirtió en un sinónimo subjetivo de Thaumatoessa, que a su vez fue considerado como no válido al igual que Thaumaleus (ver Grygier, 1994a; Grygier & Ohtsuka, 2008). Estos peculiares copépodos llamaron la atención de anatomistas y zoólogos a causa de sus características más llamativas: la ausencia de piezas bucales en los adultos y sus anténulas, que son rectas y dirigidas hacia delante tanto en machos como en hembras (Fig. 1A-F). Otros nombres de género, ahora considerados no válidos, incluyen también Haemocera Malaquin, 1896 y Thaumatoessia Giard, 1900 (véase Grygier & Ohtsuka, 2008). Según Suárez-Morales et al. (2006), H. filogranarum Malaguin 1901, una de las dos especies descritas bajo este género, es asignable a Monstrillopsis. Con la reciente exclusión de Strilloma Isaac, 1974 como un género válido (Suárez-Morales & Gasca, 2004) y la instauración de un nuevo género exclusivo de Australia (Suárez-Morales & McKinnon, 2014), el orden Monstrilloida incluye actualmente cinco géneros: Monstrilla Dana, 1849, Cymbasoma Thompson, 1888, Monstrillopsis Sars, 1921, Maemonstrilla Grygier & Ohtsuka, 2008 y el nuevo género Australomonstrillopsis Suárez-Morales & McKinnon, 2014.

Los primeros estudios de la biología de estos copépodos por investigadores franceses (Caullery & Mesnil, 1914; Giard, 1895, 1896; Malaquin, 1901; Pelseneer, 1914) revelaron la doble vida de estos microcrustáceos, como parásitos y como zoopláncteres. Algunas especies se observaron como nódulos en el manto de moluscos o protuberancias turgentes en el cuerpo de poliquetos; es por ello que se cuenta con descripciones generales de la fase endoparásita, su ubicación física en el huésped y la forma de salir del anfitrión. Pelseneer (1914) obtuvo adultos de *M. helgolandica* Claus con el cultivo de larvas obtenidas de *Odostomia scalaris*, un molusco gastrópodo.

Debido a la ausencia de partes bucales en los adultos y a un desarrollo larval críptico, las diagnosis de los géneros de este grupo son someras y se basan en un número limitado de caracteres, que incluye el número de urosomitas de la hembra, la posición relativa de la papila oral sobre el cefalotórax, el número de setas caudales y el desarrollo de los ojos (ver Isaac, 1975; Boxshall & Halsey, 2004; Suárez-Morales & Gasca, 2004; Suárez-Morales et al., 2006). Las espinas ovígeras proyectadas ventralmente distinguen al género Maemonstrilla (Grygier & Ohtsuka, 2008) y las ramas caudales bilobuladas al género Australomonstrillopsis (Suárez-Morales & McKinnon, 2014). Desde hace décadas se ha reconocido la necesidad de revisión en el grupo (Davis, 1949; Huys & Boxshall, 1991), y desde entonces, sólo se han revisado dos de los géneros conocidos, Monstrillopsis (Suárez-Morales & Ivanenko, 2004; Suárez-Morales et al., 2006) y Maemonstrilla (Grygier & Ohtsuka, 2008). La revisión de los más diversos, Monstrilla y Cymbasoma que contienen alrededor del 85% de las especies conocidas, se mantiene como una tarea pendiente. En general, el estudio sistemático de los monstriloides tenía conflictos de origen que se complicaron a lo largo de las décadas con descripciones someras de nuevas especies o registros de otras con base en comparaciones con especies pobremente definidas. Los registros de especies descritas originalmente en aguas europeas en zonas geográficas distantes deben ser revisados. La situación general del estado de conocimiento de los monstriloides a nivel mundial fue revisada por Suárez-Morales (2011) y es a partir de este trabajo que se extraen los puntos más relevantes para dar forma a esta contribución.

1.2. Morfología

La morfología de los copépodos monstriloides ha sido estudiada por varios autores durante décadas, pero fueron Huys & Boxshall (1991) quienes proporcionaron una visión del grupo con un análisis comparativo de las homologías ancestrales de los apéndices. En dos contribuciones relevantes acerca de la morfología comparativa del grupo, Grygier & Ohtsuka (1995, 2008) proponen el primer modelo de descripción, incluyendo la exploración de nuevos caracteres con valor potencial para lograr el reconocimiento de especies. La talla de los monstriloides hembras oscila entre 2 y 2,7 mm y los machos suelen ser más pequeños (1,3-1,7 mm) (Razouls *et al.*, 2010). Los copépodos monstriloides de menor talla son los machos de *Monstrilla pygmaea* Suárez-Morales, 2000 (0,43 mm) y *M. minuta* Isaac, 1975 (0,49 mm) (Suárez-Morales, 2000d). La especie conocida de mayor talla es *Cymbasoma gigas* (A. Scott, 1909) (8,2 mm) (Suárez-Morales, 2001b).

En su fase endoparásita desarrollan tubos pareados que les permiten absorber los nutrientes de su huésped; las cicatrices de estos procesos permanecen en los adultos en forma de procesos cuticulares en forma de pezón, siempre presentes en el área perioral (Fig. 1D). Los adultos se reconocen por la falta de apéndices cefálicos distintos a las anténulas en ambos sexos. Las anténulas muestran una orientación característica, son rectas y se dirigen anteriormente. Tienen también una estructura peculiar, con patrones distintivos de segmentación y una setación reducida al compararla con otros copépodos (Huys & Boxshall, 1991). Este patrón es más o menos constante y cada uno de los elementos puede ser reconocido, principalmente en las hembras (Grygier & Ohtsuka, 1995, Fig. 1G). Los monstriloides llevan espinas ovígeras ventrales que parten del somita genital (Fig. 1D); a estas espinas se adhieren grupos de huevos por medio de una sustancia mucosa segregada por la parte terminal del oviducto. Una variación de este patrón es el reciente hallazgo de espinas ovígeras que inclinan de manera que quedan hacia el frente del cuerpo (Fig. 1E); ésta se considera una adaptación para incubar los huevos ventralmente y es un carácter único entre los Monstrilloida, exclusivo del género *Maemonstrilla* (Grygier & Ohtsuka, 2008).

Clase: Maxillopoda: Copepoda

Fig. 1A-G. Morfología de machos y hembras de distintos géneros de Monstrilloida. A. Macho de Monstrilla, vista lateral; B. macho de Monstrillopsis, vista dorsal; C. hembra de Cymbasoma, vista dorsal; D. hembra de Cymbasoma, vista lateral; E. hembra de Maemonstrilla, vista ventral; F. macho de Australomonstrillopsis, vista ventral; G. anténula típica de hembras de Monstrilloida mostrando los distintos elementos setales de acuerdo con la nomenclatura propuesta por Grygier & Ohtsuka (1995), los números romanos indican elementos setiformes, los números arábigos elementos espiniformes. A. modificado de Suárez-Morales et al. (2013), E, F modificado de Suárez-Morales & McKinnon (2014).

La segmentación corporal es similar a la mayoría de los copépodos, con un prosoma que incorpora el cefalosoma y el primer somita pedígero; el urosoma, que incluye el quinto somita pedígero (Fig. 1D), está compuesto por tres (Cymbasoma) o cuatro (Monstrilla, Monstrillopsis, Maemonstrilla) somitas en las hembras y cuatro en los machos de Cymbasoma o cinco en los de Monstrilla y Monstrillopsis. La posición

Manual

de la papila oral (Fig. 1D, E, F) se ha utilizado como un carácter accesorio para separar los géneros, en general, se encuentra la parte anterior (menos de 30% anterior de la superficie ventral del cefalotórax) en *Cymbasoma* y *Maemonstrilla*; está más cerca de la mitad de la cefalotórax en *Monstrilla* y *Monstrillopsis*.

Las anténulas de las hembras están formadas por cuatro segmentos bien definidos, pero en algunas especies como *M. elongata* Suárez-Morales, 1994 o *M. longiremis* Giesbrecht, 1893, la segmentación es débil; en otros casos puede haber fusión parcial entre los segmentos 3 y 4, entre los que puede haber una tenue sutura. El patrón de setación descrito por Grygier & Ohtsuka (1995) permite reconocer cada segmento (Fig. 1G). En otras especies, las anténulas tienen constricciones adicionales y protuberancias, como en *Monstrilla mariaeugeniae* (Suárez-Morales & Islas, 1993) o una reticulación profunda, como en varias especies de *Maemonstrilla*. Las fusiones en la segmentación antenular en los monstriloides han oscurecido la interpretación de homologías de estos elementos (Huys & Boxshall, 1991). Los machos tienen anténulas con cinco segmentos y muestran el mismo patrón de setación básico conocido de las hembras (Grygier & Ohtsuka, 1995) por lo menos en los primeros cuatro segmentos. La modificación más notable de la anténula masculina es la geniculación distal (Fig. 1A, B), que incluye un único segmento armado con hasta 12 elementos setales, incluyendo setas ramificadas y no modificadas (Huys *et al.*, 2007).

Según Huys & Boxshall (1991), hay diferentes tipos morfológicos de anténulas en los machos: (1) sin modificación del segmento distal, en *Monstrilla* o *Cymbasoma*; (2) con un proceso hialino en el margen medial del segmento y se estrecha distalmente para formar una punta curva en forma de sable, propia de *Monstrillopsis*; (3) con filas transversales distales de bordes aserrados, exclusivo de *Monstrilla* (Suárez-Morales *et al.*, 2006.) (McAlice, 1985; Suárez-Morales, 2000d) y (4) con filas vestigiales, como en el modelo anterior. Huys *et al.* (2007) describieron las homologías de los elementos setales del segmento antenular distal.

Además de la posición de la papila oral, el cefalotórax tiene una serie de caracteres cuya relevancia taxonómica aún no ha sido explorada. Las cicatrices en la superficie anteroventral del cefalotórax son variables en términos de posición, tamaño y ornamentación adyacente (estrías o surcos periorales) (Fig. 1D). En *Australomonstrillopsis* se presentan fuertes procesos en forma de saco adyacentes a la papila oral (Fig. 1F). La ornamentación cuticular del cefalotórax puede tener un carácter distintivo; puede presentarse una reticulación simple y somera como en *Cymbasoma reticulatum* (Giesbrecht, 1892) o un patrón más complejo y profundo como en algunas especies de *Maemonstrilla* (Grygier & Ohtsuka, 2008) (Fig. 1E). En *C. striatus* (Isaac, 1974) una amplia franja de estrías cuticulares recorre todo el cuerpo y cubre casi la mitad de la longitud del cefalotórax (Suárez-Morales, 2000c) y en *C. striifrons* Chang, 2012 esta franja es más reducida (Chang, 2012). El patrón de poros en las superficies dorsales y laterales del cefalotórax fue explorado en especies de *Maemonstrilla* por Grygier & Ohtsuka (2008); su valor taxonómico no puede establecerse aún.

Los monstriloides tienen cuatro pares de patas natatorias con una estructura bastante uniforme (Fig. 1A, D), ambas ramas son siempre trisegmentadas, con un armamento de setas y espinas muy estable en el grupo (Huys & Boxshall, 1991) y una reducción en el número de setas en el primer segmento exopodal. Se han observado algunas variaciones en este patrón (Suárez-Morales, 2010). Una de las características del desarrollo de los monstriloides es la pérdida de una seta exopodal durante la etapa de copepodito IV y la segmentación temprana de las patas 3 y 4 respecto al patrón conocido en otros grupos de Copepoda (Suárez-Morales et al., 2014). La superficie de las patas natatorias es lisa, pero en algunas especies de Maemonstrilla se presentan ornamentaciones tanto en la coxa como en el exopodito (Grygier & Ohtsuka, 2008). Un carácter presente sólo en Maemonstrilla es la notable anchura de las placas coxales de las patas 1-4; se trata de adaptaciones para la incubación subtorácica que distingue a las especies del género (Grygier & Ohtsuka, 2008). La quinta pata de la hembra es uno de los caracteres taxonómicos más relevantes entre los Monstrilloida; la pata ancestral es birrámea, cada rama formada por un segmento. El patrón de setación ancestral es de tres setas exopodales y dos endopodales, sólo está presente en especies de Monstrilla, como M. grandis, M. orcula y M. cymbula (Huys & Boxshall, 1991; Suárez-Morales, 2000d). En Monstrilla también aparece un patrón 3-1, como en M. brasiliensis, M. careli, M. humesi y M. inserta (Suárez-Morales & Díaz, 2000; Suárez-Morales, 2001c; Suárez-Morales & Escamilla, 2001). Un patrón 2-2 se ha descrito exclusivamente en M. grygieri (Suárez-Morales, 2000). En Cymbasoma, el patrón más frecuente incluye un lóbulo interior desnudo y un lóbulo exterior armado con tres setas, como en el grupo de especies C. longispinosum (Suárez-Morales & Palomares-García, 1999; Ustün et al., 2014) o en C. gigas (Suárez-Morales, 2001b); el lóbulo interior puede ser muy reducido o ausente, como en C. striatus y C. boxshalli (Suárez-Morales, 2000c, 2001c). En Monstrillopsis la quinta pata exhibe diferentes patrones, incluyendo (1) un lóbulo interior sin setas y un lóbulo exopodal exterior con tres setas, (2) lóbulo interno con una sola seta, (3) ausencia de lóbulo interior (Suárez-Morales et al., 2006b). En Maemonstrilla la armadura de la quinta pata es homogénea en la mayoría de las especies conocidas, con un lóbulo alargado que posee dos setas distales; la excepción es M. turgida Scott, con un lóbulo interno liso y uno externo armado con tres setas (Grygier & Ohtsuka, 2008). Los machos de Monstrilla, Cymbasoma y Monstrillopsis carecen de quinta pata; en algunas especies de Monstrilla la quinta pata está representada por un lóbulo armado con una seta distal.

Los monstriloides machos tienen un órgano copulador que es parte del complejo genital (Fig. 1A, B, F); este es uno de los más valiosos caracteres taxonómicos para reconocer especímenes machos (Suárez-Morales, 2000b). En general, el órgano masculino está formado por un eje basal con procesos distales divergentes (*lappets*). El eje puede ser corto y ancho o globoso. Los órganos cilíndricos, alargados, han sido descritos sólo en *Monstrilla*, como *M. reidae* Suárez-Morales, 1993, *M. bahiana* Suárez-Morales & Díaz, 2001, y *M. globosa* Suárez-Morales, 2003. Los lappets o partes distales son de distintas formas, subtriangulares, en forma de hoja o digitiformes. Pueden ser notablemente divergentes como en *Monstri*-

Ibero Diversidad Entomológica @ccesible

Clase: Maxillopoda: Copepoda

Orden MONSTRILLOIDA

Manual

llopsis dubia y *M. dubioides*. En *M. wandelli* están representados por un par de los procesos en forma de quela insertados en la superficie del eje (Park, 1967). En muchas especies los lappets surgen directamente de una base reducida común en el somita genital, con un eje muy corto o ausente. En *C. mcalicei* Suárez-Morales, 1996, el margen interior de los lappets es crenulado, mientras que ambos márgenes (internos, externo) están corrugados en *C. rugosa* Davis, 1947. En *C. quadridens* el margen interior tiene una fila de 4-6 dentículos; otras especies pueden presentar otro tipo de ornamentaciones dentiformes. En algunas otras especies los lappets tienen procesos espiniformes cerca de la inserción medial del órgano (*Cymbasoma tenue* Isaac, 1974, *C. rochai* Suárez-Morales & Díaz, 2001). El órgano genital está conectado a los conductos espermáticos internos que se abren en su extremo distal (Huys & Boxshall, 1991).

Las ramas caudales tienen un número de setas que es variable entre los géneros, algunas especies de *Monstrilla* tienen cino o seis setas, todas las hembras de *Monstrillopsis* poseen cuatro (a excepción de *M. zernowi* Dolgopolskaya, 1948) (Suárez-Morales *et al.*, 2006), y todas las especies de *Cymbasoma* muestran una reducción con sólo tres tres setas (Fig. 1C). En *Maemonstrilla* todas las especies conocidas tienen seis setas caudales. A interpretar las trayectorias ontogenéticas de las setas caudales, Huys *et al.* (2007) observaron que la seta dorsal VII (*sensu* Huys & Boxshall, 1991) está ausente en este grupo e infieren que el patrón de setación en las etapas copepodito permanece inalterado a la etapa adulta. Esto fue observado por Suárez-Morales *et al.* (2014), quienes establecieron que el número final de setas caudales aparece en el estadio copepodito III.

1.3. Ciclo de vida

El ciclo de vida de los copépodos monstriloides corresponde al modelo proteleano, en el que las formas adultas de vida libre emergen de juveniles endoparásitos. En las primeras etapas del desarrollo sólo hay un estadio naupliar de vida libre; esta larva lecitotrófica selecciona, localiza y se adhiere al hospedero potencial. Las primeras observaciones de la etapa naupliar de Monstrilloida fueron de Giesbrecht (1897) y Malaquin (1901). Después de casi un siglo de estos hallazgos pioneros, Grygier & Ohtsuka (1995) analizaron los nauplios de Monstrilla hamatapex; concluyeron que los apéndices en esta etapa tienen más segmentos y elementos setales que lo reportado previamente. Observaron similitudes con el patrón de los nauplios de ciclopoides, poecilostomatoides, y también con algunos harpacticoides, pero reconocieron diferencias en la ubicación del labrum y las anténulas. La anténula naupliar conserva muchos caracteres plesiomórficos, pero la precoxa antenal, presente en muchos nauplios de copépodo, está ausente en los monstriloides. El endopodito antenal bisegmentado y un basipodito reducido también difiere respecto a los patrones conocidos entre los principales órdenes de Copepoda. Entre las principales apomorfías naupliares de los monstriloides destacan: un dentículo y sensila en el margen medio del segundo segmento endopodal de la antena, que diverge de la condición plesiomórfica de una o dos setas en el mismo lugar y la presencia de una seta en forma de garra en el endopodito antenal vs. una o dos setas que es la condición plesiomórfica.

El proceso de infección no se ha descrito en los Monstrilloida, pero se presume que no difiere mucho de las estrategias usadas por otros copépodos parásitos. Las mandíbulas de la primera etapa naupliar tienen un par de garras terminales que, junto con las antenas, serían herramientas eficaces para adherirse al hospedero potencial y luego penetrar en su cuerpo. Después de la infección, ya en el interior del hospedero, las etapas naupliares endoparásitas se transforman en algo similar a una pupa, formando una vaina protectora alrededor del cuerpo. En etapas posteriores se desarrolla un par de procesos en forma de raíz que permiten al parásito absorber nutrientes del hospedero. Suárez-Morales *et al.* (2014) encontraron que estos tubos tienen procesos globulares que posiblemente están relacionados con fases del desarrollo endoparásito. En la última fase juvenil, denominada copepodito V o CV, el copépodo abandona al hospedero abriéndose paso a través de la pared del cuerpo, después de una muda final, se convierte en un adulto reproductivo que se integra a la columna de agua como parte del meroplancton.

Otros grupos de invertebrados como los platelmintos, nematodos y crustáceos tienen especies con ciclos de vida proteleano pero entre los copépodos, sólo los monstriloides y los Thaumatopsyllidae tienen este tipo de ciclo de vida. Huys et al. (2007) sugieren que hay un ancestro común de ectoparásitos los monstriloides y grupos de copépodos caligiformes (Siphonostomatoida) y que estos linajes divergieron al cambiar de hospedero. En este proceso los monstriloides se convirtieron en parásitos de invertebrados (en contraste a los calígidos, parásitos de peces), adquirieron nauplios transformados, perdieron sus apéndices bucales, sus estadios larvarios se volvieron endoparásitos, y sus adultos se hicieron de vida libre. Hay algunas características en el desarrollo de los monstriloides que no apoyan la idea de su derivación a partir de ancestros caligiformes (Grygier & Ohtsuka, 1995; Suárez-Morales et al., 2014).

1.4. Distribución

Con base en el análisis de bases de datos a nivel global (Razouls, 1996; Grygier, 1995; Razouls *et al*, 2010; Walter & Boxshall, 2010; Suárez-Morales, datos no publ.), se describe la distribución general de los registros de las especies de los monstriloides como un indicador de las regiones en las que el grupo ha sido estudiado. No se consideraron registros sin localidad o los repetidos por el mismo autor en referencia al mismo sitio, o los que tienen una referencia marginal al grupo. Se obtuvieron aproximadamente 500 registros históricos de especies de Monstrilloida. Alrededor del 45% provienen del Atlántico nordeste, incluyendo aguas europeas; casi el 17% están en el Atlántico noroccidental, incluyendo latitudes templadas y tropicales, 11% son del Mediterráneo, 8% del Indo-Pacífico y también 8% de las aguas de Asia del Pacífico; este último dato ha ido creciendo debido a esfuerzos recientes por estudiar la fauna de las aguas

Ibero Diversidad Entomológica @ccesible Clase: Maxillopoda: Copepoda

Orden MONSTRILLOIDA

de Corea (Chang, 2012, 2014). Las regiones menos estudiadas, con menos del 3% cada uno incluyen el Atlántico sudoriental y sudoccidental y las aguas australianas, en las que parece existir una alta diversidad de Monstrilloida (Suárez-Morales & McKinnon, 2014). En general, el Océano Austral, incluyendo la Convergencia Antártica, se encuentra entre estas grandes áreas geográficas en las que la fauna de estos copépodos aún es poco conocida. En América hay sólo unos pocos registros en latitudes altas del hemisferio sur (Ramírez, 1971; Marín & Antezana, 1985; Dias, 2005; Suárez-Morales et al., 2006; Dias & Bonecker, 2007a, b; Biancalana et al., 2007), y sólo se han reportado dos especies en aguas subantárticas (Razouls, 1994, 1996).

Hay pocos intentos por explorar la biogeografía de este grupo y estos se limitan a ciertas regiones, como en el caso del trabajo de Dias & Bonecker (2007) en el Atlántico sudoccidental. Este tipo de análisis debe basarse en un conjunto de datos de distribución completo y fiable pero esta condición no se cumple cabalmente entre los Monstrilloida. Los problemas taxonómicos relacionados con este grupo han producido muchos registros dudosos y también distribuciones cosmopolitas poco probables. Por ejemplo, Monstrilla anglica, originalmente descrito y referido en Europa fue posteriormente registrada en Java, Vietnam y Florida; M. danae se ha reportado en Helgoland y zonas adyacentes de latitudes templado-frías y también en Vietnam. En un esfuerzo por explorar la existencia de patrones en Monstrilloida, se intentó esta tarea en un género más pequeño. Suárez-Morales et al. (2006) reconocieron que las especies conocidas de Monstrillopsis se distribuyen principalmente en las latitudes templadas y frías de ambos hemisferios. Sólo dos especies de este género se han registrado en zonas subtropicales (Dias & Bonecker 2007). Incluso en este pequeño género existen problemas por resolver antes de completar los patrones de distribución de algunas especies; Suárez-Morales & Ivanenko (2004) reconocieron que todos los registros de Norteamérica y Europa de M. dubia deberían revisarse ya que algunos pueden pertenecer a especies similares como M. ferrarii o M. dubioides. Los registros de M. dubia en el Hemisferio sur podrían referirse a M. chilensis o M. igniterra (Suárez-Morales et al., 2006), o a taxa indescritos. El nuevo género Maemonstrilla tiene una distribución restringida, la mayoría de las especies se encuentran en zonas de arrecifes japoneses o en aguas australianas (Grygier & Ohtsuka, 2008; Suárez-Morales & McKinnon, 2014), pero M. turgida se ha encontrado en Indonesia, la India y el sur de China.

De acuerdo con los datos analizados por Suárez-Morales (2011), las regiones con mayor riqueza de especies son: 1) las aguas europeas del Atlántico del norte (32 especies), 2) el Mar Caribe y el Golfo de México (24), 3) el Mediterráneo y el Mar Negro (19), 4) Indonesia, Malasia y Filipinas (17), 5) aguas del Japón (17), y 6) Brasil-Argentina (16). El género Monstrilla parece ser muy diverso en el área del Mar Caribe y Golfo de México (15 especies), seguido por aguas europeas (14) y el área de Indonesia (10). El género Cymbasoma tiende a ser más diverso en Europa que en el Caribe-Golfo de México (14 especies vs. 7). Monstrilla y Cymbasoma tienen una diversidad similar en el norte de Europa (14-14), en el Mediterráneo (9-8) y también en el Océano Índico (7-7).

1.5. Importancia del grupo

Se sabe desde hace más de 200 años que los Monstrilloida infectan varias especies de poliquetos, pero también a moluscos pyramidélidos (Pelseneer, 1914) y vermétidos (Huys et al., 2007). Recientemente, Suárez-Morales et al. (2010) registraron Monstrilla sp. infectando el manto del mejillón Perna perna, una especie con alto valor comercial en Brasil. Se encontró con una alta prevalencia en esta población cultivada; un episodio reciente de la mortalidad de este molusco (casi 20%) se atribuyó parcialmente a la presencia de Monstrilla. En una población natural del gasterópodo Odostomia scalaris, Pelseneer (1914) encontró una prevalencia relativamente baja (2%, cuatro de cada 200 individuos examinados) de estos parásitos. El autor obtuvo adultos a partir de los juveniles endoparásitos y los identificó como M. helgolandica. En la costa de California, Hartman (1964) informó de una prevalencia del 1% de M. capitellicola Hartman, 1964 del poliqueto oculata Capitella capitata. Esta especie de copépodo fue descrita a partir de hembras inmaduras todavía envueltas en la vaina de protección capsular propia de la etapa copepodita y aún estaban unidos al anfitrión. Debido a esto, la especie no está actualmente reconocida como válida y su estatus taxonómico es incierto. La alta prevalencia (25%) de Monstrilla en los campos de cultivo de P. perna en Brasil probablemente resulta de la concentración artificial de posibles hospederos, cuya disponibilidad es un factor clave en la expansión de las poblaciones adultas de los monstriloides en la columna de agua (Suárez-Morales, 2001b). El trabajo de Suárez-Morales et al. (2009) es el primer registro documentado de los monstriloides como parásitos de moluscos bivalvos; por otra parte, no existían datos previos respecto a que estos copépodos tengan un efecto negativo sobre las poblaciones de invertebrados con valor comercial. El análisis histológico mostró que la presencia de las larvas de copépodos causa daños severos en el tejido del manto del mejillón. Causan hiperplasia y una fuerte respuesta inflamatoria en el huésped, incluyendo migración de hemocitos a la zona del manto afectada por la infección de cope-

Los monstriloides tienden a ser más diversos y abundantes en ambientes arrecifales (Sale et al., 1976) pero no habían sido reconocidos como formadores de enjambres, un comportamiento que se conoce en otros copépodos del plancton. Suárez-Morales (2001b) registró una agregación natural de monstriloides en un ambiente de arrecife del Caribe Occidental. Esta agregación alcanza la concentración más alta registrada hasta ahora, incluso teniendo en cuenta trabajos con trampas de luz.

Ibero Diversidad Entomológica @ccesible

Orden MONSTRILLOIDA

Manual

2. Sistemática del grupo

Clase: Maxillopoda: Copepoda

En el primer trabajo acerca de estos peculiares copépodos, Dana (1849) los incluyó como parte del Orden Entomostraca dentro del Suborden Cormostomata, que contenía cuatro tribus (equivalente a nivel de familia), uno de los cuales fue nombrado Monstrillacea, con un solo género y especie, Monstrilla viridis. Más adelante, los monstriloides fueron reclasificados como un suborden de los copépodos y se agruparon con los Thespesiopsyllidae, un grupo pequeño que contiene pocas especies que comparten con los monstriloides la ausencia de apéndices bucales y un ciclo de vida proteleano. Sars (1921) dividió este suborden en dos secciones, la Monstrilloida Cyclopimorpha que contenía a la familia Thespesiopsyllidae y la Monstrilloida Genuina, que comprende a la familia Monstrillidae. Los thespesiopsílidos se separaron de los Monstrilloida basándose en sus claras afinidades con los Cyclopoida (Huys & Boxshall, 1991). Este reducido grupo fue propuesto por Ho et al. (2003) como representante de un nuevo orden de Copepoda, el Thaumatopsylloida, con un género y cinco especies. La posición filogenética de Monstrilloida entre los copépodos fue analizada por Huys & Boxshall (1991); señalaron la ausencia de apéndices bucales como un obstáculo importante en la exploración de sus afinidades. Ubicaron a los Monstrilloida cerca de los Siphonostomatoida, como un taxón hermano. Según Huys et al. (2007) el problema de la falta de información comparativa relacionada con los apéndices bucales es más profundo porque la monofilia de Siphonostomatoida se define por caracteres de dichos apéndices y el plan corporal de los monstriloides ofrece pocas pistas morfológicas que puedan interpretarse en un plano filogenético. Los monstriloides son un grupo compacto y bien definido, pero encierra aún muchas interrogantes.

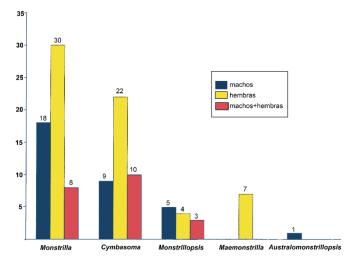
3. Diversidad de los Monstrilloida

Se reconocen alrededor de 125 especies nominales en la familia Monstrillidae (Grygier & Ohtsuka, 2008), pero algunos han sido relegadas como sinónimos o se consideran inválidas, por lo que el número de especies pudiera ser algo menor (Razouls *et al.*, 2010). La aportación de trabajos recientes están incrementando el número rápidamente (Suárez-Morales & McKinnon 2014; Chang, 2012, 2014). Con base en una revisión de las listas y los datos disponibles (Razouls, 1996; Grygier, 1995a; Razouls *et al.*, 2010; Suárez-Morales & McKinnon, 2014), se reconoce aquí que hay 125 especies de las cuales 56 pertenecen al género *Monstrilla*, 41 a *Cymbasoma*, 15 a *Monstrillopsis*, 11 a *Maemonstrilla* y una al género monotípico *Australomonstrillopsis*. Hay alrededor de 10 especies nominales cuyo estado es incierto y no se incluyen en estas cifras.

El conocimiento de la verdadera diversidad de este peculiar grupo ha avanzado lentamente debido a diferentes factores, como:

1) Su biología y la ontogenia. La taxonomía del grupo se basa en la morfología de los adultos de vida libre, que ofrece un conjunto limitado de caracteres respecto a otros grupos de copépodos. Uno de los principales problemas para determinar la diversidad del grupo ha sido y sigue siendo la dificultad de vincular los machos y las hembras de una especie, ya que se mezclan con individuos de otras especies en la columna de agua y por lo tanto en las muestras de plancton. Esta circunstancia ha dado lugar a una taxonomía paralela distinta para machos y hembras (Suárez-Morales, 2000b). En la mayor parte de los primeros trabajos en los que se describen ambos sexos de una especie, hay poca o ninguna información respecto a cómo se vincularon estos especímenes como pertenecientes a una misma especie. Por ello, incluso en estos casos no existe la certeza de que realmente pertenezcan a la misma especie. Según Grygier & Ohtsuka (2008), el criterio fiable de co-ocurrencia, es decir, su presencia en la misma muestra de plancton, ha sido el más utilizado en la literatura para asociar machos y hembras de una especie, criterio que se debilita en zonas o ambientes donde se captura más de una especie. Hay algunas especies en las que ciertos caracteres morfológicos únicos se comparten entre los sexos y permiten vincularlos (Suárez-Morales & Escamilla, 1997), pero en general esto no es posible sin un análisis descriptivo encaminado a ello; es decir, al describir el macho como especie nueva es necesario al menos destacar algunos caracteres no sexuales que pudieran encontrarse en la hembra. Actualmente, la única manera para asegurar que ambos sexos son de una misma especie es encontrarlos emergiendo del mismo hospedero. Sin embargo, incluso esta evidencia directa puede no ser concluvente si hay más de una especie parasitando al hospedero. Otra opción, disponible recientemente, es el uso de marcadores moleculares y genéticos; estas técnicas han demostrado ser útiles para distinguir especies de copépodos. Sin embargo, la obtención de un perfil genético requiere especímenes frescos fijados y preservados en etanol. Esto podría ser útil para especies recientemente descritas, pero no lo es para el análisis de especímenes de museo fijados y conservados en formol, de los que se pueden examinar sólo caracteres morfológicos. El proceso de examinar especímenes tipo ha ayudado a desentrañar algunos de los problemas taxonómicos relacionados con el grupo en los niveles de género y especie (Grygier, 1994a, b; Suárez-Morales, 2000c, 2001b; Suárez-Morales & Gasca, 2004). Por lo tanto, una opción es intentar la recolección de nuevos especímenes en localidades tipo, en especial para especies presuntamente cosmopolitas o especies nominales que contienen formas crípticas como Cymbasoma rigidum, C. longispinosum o Monstrilla helgolandica, entre otras. En esta situación ideal, tendríamos una visión más precisa de la diversidad genética del grupo y de la correspondencia y reagrupación entre machos y hembras. Actualmente se reconocen aproximadamente 65 especies nominales de las que sólo se conocen las hembras, 32 sólo de machos, y ambos sexos se conocen sólo para 21 especies, con las salvedades antes mencionadas. La Figura 2 muestra la distribución por género conocido entre los cinco géneros válidos; Maemonstrilla se conocen exclusivamente a partir de hembras y Australomonstrillopsis sólo a partir de un macho.

Fig. 2. Distribución, por género, del número de especies de Monstrilloida que se conocen a partir de machos, hembras o de ambos sexos.



2) Primeras descripciones incompletas. Entre los Monstrilloida, la mayoría de las primeras descripciones eran someras y las ilustraciones eran, en general, deficientes. Hubo, sin embargo, descripciones muy detalladas en las obras de W. Giesbrecht y G.O. Sars. Los problemas derivados de trabajos descriptivos incompletos se agravaron en las últimas décadas, en que se registraron especies en diferentes regiones geográficas sobre la base de una semejanza general a estos dibujos poco informativos o a descripciones imprecisas. Uno de estos casos es el de Cymbasoma rigidum Thompson, 1888, registrado por décadas en muchas áreas diferentes en toda Europa y América; esta especie ha sido conocida por contener especies crípticas y la mayoría de los registros deben ser revisados (Suárez-Morales, 2006). Otro ejemplo en el mismo género es el grupo de especies C. longispinosum, actualmente con al menos siete especies muy similares morfológicamente (Suárez-Morales & Palomares-García, 1999; Ustün et al., 2014). Dentro del género Monstrillopsis, se reconoce que la especie M. dubia (T. Scott, 1904), antes considerada cosmopolita, contiene al menos tres especies diferentes (Suárez-Morales & Ivanenko, 2004). Para resolver estos problemas, es urgente incrementar los esfuerzos de revisión y estandarizar el conocimiento morfológico de las especies nominales mediante la recuperación de ejemplares tipo y reexaminarlas a la luz de estándares actualizados (Grygier & Ohtsuka, 1995, 2008). De las especies nominales reconocidas como válidas, sólo el 21% han sido redescritas o revisadas con base en especímenes tipo o de museo.

4. Diversidad en la Península Ibérica

En la Península Ibérica y áreas adyacentes (que incluyen las islas macaronésicas) se reconocen 21 especies, 9 de Cymbasoma, 10 de Monstrilla y dos de Monstrillopsis (ver Vives & Schmeleva, 2010). El grupo de especies nominales reconocidas en esta región incluye varias que son consideradas como complejos de especies; destacan en este caso Cymbasoma rigidum, C. longispinosum, Monstrilla grandis y Monstrillopsis dubia (ver Suárez-Morales, 2006, Suárez-Morales et al., 2013, Ustün et al., 2014). Adicionalmente, la situación taxonómica de C. claparedii, descrita en aguas del Mediterráneo (Giesbrecht, 1893) es aún incierta. En general, la diversidad de Monstrilloida en la península permanece aún sin conocerse plenamente debido a 1) el hecho de que varias de las especies mencionadas fueron descritas originalmente en aguas adyacentes del Mediterráneo y en muchos casos no existen los especímenes tipo para efectuar un análisis taxonómico comparativo; 2) que ciertas especies nominales pueden contener especies no descritas que deben ser reveladas mediante el análisis directo de especímenes para así generar descripciones o redescripciones completas y datos morfológicos comparativos con especímenes recolectados en las inmediaciones de la Península Ibérica. Este esfuerzo permitirá conocer las verdaderas dimensiones de la diversidad del grupo en la península y áreas adyacentes.

5. Claves y catálogos para la Península Ibérica

La literatura taxonómica relacionada con este grupo fue revisada por Grygier (1995a); es este un documento de referencia que incluye una revisión y relatoría cronológica sobre las publicaciones relativas a Monstrilloida entre 1840 y 1995. Otras fuentes de información disponibles incluyen Razouls et al. (2010) y Walter & Boxshall (2014), que presentan listados de especies nominales conocidas hasta la fecha y su validez actual, además de las ilustraciones asociadas a estas especies.

Existen catálogos, aunque no claves, para países europeos como el trabajo de Sars (1921) en referencia a la fauna de monstriloides de Noruega y áreas advacentes y el de Scott (1909) para las islas británicas, el reporte de Sewell (1949) con los registros de monstriloides recolectados durante la expedición John Murray o el de Wilson (1950) para el área de las Filipinas. Los trabajos monográficos de Suárez-Morales & McKinnon (2014, en prep.) tratan separadamente cada uno de los géneros presentes en Australia. Se ha publicado una clave para la identificación de los machos de Cymbasoma (Suárez-Morales, 2000b) y recientemente apareció una clave para las especies del grupo Cymbasoma longispinosum (Ustün et al., 2014).

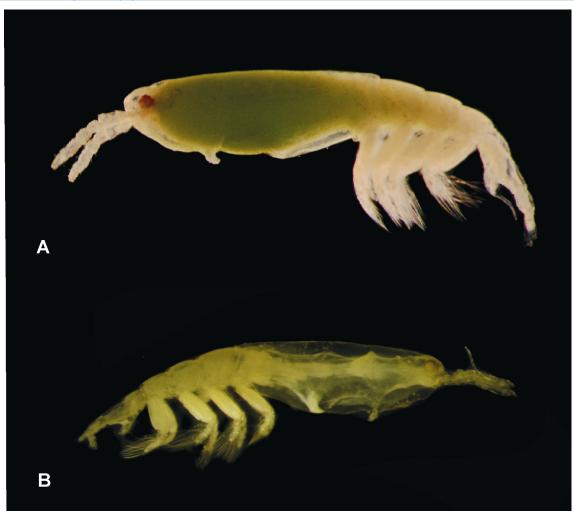


Lámina I. A. Monstrililla mariaeugeniae; B. Monstrilla sp. Fotografías: © Ivan Castellanos.

Particularmente para el área del Mediterráneo existen las claves de Isaac (1975), limitadas a especies nominales encontradas en esta región. Este trabajo incluye varias especies cuyo estatus taxonómico es incierto y también especies que son ahora consideradas complejos de especies. El trabajo de Rose (1933) incluye especies de aguas del Mediterráneo. Para la Península Ibérica (PI) y áreas adyacentes, incluyendo islas macaronésicas, se tiene el trabajo reciente de Vives y Shmeleva (2010), que incluye 21 especies, con diagnosis cortas e ilustraciones generales de las especies; es necesario apuntar aquí que varias de las especies nominales señaladas en este trabajo pudieran representar especies no descritas, como en el caso de C. rigidum, que representa un complejo de especies (Suárez-Morales, 2006) pero esto no se puede determinar para esta fauna ya que no existen ilustraciones originales que aporten datos comparativos, la especie se ilustra con dibujos de Sars (1921), a partir de especímenes noruegos. Algo similar ocurre en el caso de *C. longispinosum*; las ilustraciones presentadas en la obra, originales de Rose (1933), sugieren que podría tratarse de una especie no descrita. Este grupo de especies muestra variaciones sutiles que han permitido diferenciar como especies nuevas a registros en la India, Brasil, el Mar Rojo y Turquía (Üstün et al., 2014). Es posible que C. tumorifrons del Mediterráneo sea distinta a la forma del Atlántico norte; Vives & Shmeleva (2010) apuntan que la hembra de esta especies fue redescrita por Suárez-Morales & Álvarez-Silva (2001); sin embargo, esta hembra fue recientemente asignada a una especie nueva, C. querrerense (Suárez-Morales & Morales-Ramírez, 2009), por lo que es necesario obtener y analizar los especímenes de la Península Ibérica y áreas adyacentes con mayor detalle. Dentro del género Monstrilla, deben revisarse los registros de M. grandis en la Península Ibérica (y en el resto de Europa); esta especie fue descrita a partir de especímenes recolectados en el Atlántico sudoccidental (Ramírez, 1971; Suárez-Morales et al., 2013) y ha sido registrada en distintas regiones del planeta con ciertas variaciones. Los demás registros deben ser comparados con especímenes de esta región para determinar su situación taxonómica. La misma situación es aplicable en el caso de M. helgolandica, un taxón nominal que contiene especies crípticas (Grygier & Ohtsuka, 1995). En general y considerando que no existen descripciones originales de especímenes de la Península Ibérica y áreas adyacentes y que la taxonomía del grupo tiene nuevos estándares de descripción, el conocimiento real de la fauna de Monstrilloida de esta área es muy limitado. La mayor parte de los datos e ilustraciones disponibles para esta área tienen varios inconvenientes: 1) son originalmente de áreas geográficas distintas; 2) carecen del detalle suficiente para determinar su situación taxonómica o hacer análisis comparativos. Se reconoce la necesidad urgente de revisar especímenes ya recolectados o recolectar nuevo material en las aguas adyacentes a la Península Ibérica y describir y analizar los especímenes de acuerdo con los estándares actuales para poder establecer el estatus taxonómico de estas especies. Sólo mediante este proceso se podrá revelar la verdadera diversidad del grupo en la Península Ibérica.

Corral-Estrada (1970) recoge en su tesis (no publicada) algunos datos sobre Monstrilloida de las Islas Canarias.

6. Referencias

- BOXSHALL, G. A. & S.H. HALSEY 2004. An introduction to copepod diversity. The Ray Society, London, 914
- CAULLERY, M. & F. MESNIL 1914. Sur deux Monstrillides parasites d'Annélides (Polydora giardi Mesn. et Syllis gracilis Gr.). Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, 48: 15-29.
- CHANG, C.Y. 2012. First Record of Monstrilloid Copepods in Korea: description of a new species of the genus Cymbasoma (Monstrilloida, Monstrillidae). Animal Systematics, Evolution and Diversity, 28: 126-132
- CHANG, C.Y. 2014. Two new records of monstrilloid copepods (Crustacea) from Korea. Animal Systematics, Evolution and Diversity, 30:206-214.
- CORRAL-ESTRADA, J. 1970. Contribución al conocimiento del Placton de Canarias: Estudio cuantitativo, sistemático y observaciones ecológicas de los copepódos epipelágicos en la zona de Santa Cruz de Tenerife en el curso de un ciclo anual. Tesis doctoral (no publicada). Universidad de Madrid. Facultad de Ciencias, Sección de Biológicas.
- DANA, J.D. 1849. Conspectus crustaceorum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae Foederate Duce, lexit et descripsit Jacobus D. Dana. November, 1849. American Journal of Sciences and Arts, 8: 276-285.
- DAVIS, C.C. 1949. A preliminary revision of the Monstrilloida with description of two new species. Transactions of the American Microscopical Society, 68: 245-255.
- Davis, C.C. 1984. Planktonic Copepoda (including Monstrilloida). Pp. 67-91, en Steidinger, K.A. & Walter, L. (eds), Marine plankton life cycle strategies. CRC Press, Boca Raton.
- DIAS, C. & S.L. BONECKER 2007. Study of Monstrilloida distribution (Crustacea, Copepoda) in the Southwest Atlantic. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 2: 270-278.
- GIARD, A. 1895. Sur l'ethologie du genre Thaumaleus Krøyer (famille des Monstrillidae). Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sciences, 120: 937-940.
- GIARD, A. 1896. Sur le parasitisme des Monstrillidae. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, 123: 836-838.
- GIESBRECHT, W. 1893. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes Neapel. Monographie, 19: 1-831, Atlas von 54 Tafeln nebst den Tafelerklärungen.
- GIESBRECHT, W. 1902. Zoologie Copepoden. Expédition Antarctique Belge. Résultats du Voyage du S.Y. Belgica en 1897-1898-1899 sous le commandement de A. Gerlache de Gomery. Rapports Scientifiques publiés aux frais du Government Belge, sous la direction de la Commission de la Belgica, 10:
- GRYGIER, M.J. 1994a (dated 1993). Identity of Thaumatoessa (Thaumaleus) typica Krøyer, the first described monstrilloid copepod. Sarsia, 78: 235-242.
- GRYGIER, M.J. 1994b. Nomenclature, redescription and new record of Cymbasoma morii Sekiguchi, 1982 (Monstrilloida). Hydrobiologia, 292/293: 23-29.
- Grygier, M.J. 1995. Annotated chronological bibliography of Monstrilloida (Crustacea: Copepoda). Galaxea **12**: 1-82.
- GRYGIER, M.J. & S. OHTSUKA 1995. SEM observation of the nauplius of *Monstrilla hamatapex*, new species, from Japan and an example of upgraded descriptive standards for monstrilloid copepods. Journal of Crustacean Biology, 15: 703-719.
- GRYGIER, M.J. & S. OHTSUKA 2008. A new genus of monstrilloid copepods (Crustacea) with anteriorly pointing ovigerous spines and related adaptations for subthoracic brooding. Zoological Journal of the Linnean Society, 152: 459-506.
- Huys, R. & G. A. Boxshall 1991. Copepod Evolution. The Ray Society, London.
- Huys, R., J. Llewellyn-Hughes, S. Conroy-Dalton, P. D. Olson, J. N. Spinks & D. A. Johnston 2007. Extraordinary host switching in siphonostomatoid copepods and the demise of the Monstrilloida: Integrating molecular data, ontogeny and antennulary morphology. Molecular Phylogenetics and Evolution, 43: 368-378.
- ISAAC, M.J. 1974. Studies on planktonic arthropods. Ph.D. thesis, University College of Swansea, Wales, UK, 146 pp.
- ISAAC, M.J. 1975. Copepoda, Sub-order: Monstrilloida. Fiches d'Identification du Zooplancton, 144/145: 1-
- MALAQUIN, A. 1901. Le parasitisme évolutiv des Monstrillides (Crustacés Copépodes). Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 9: 81-232.
- McALICE, B.J. 1985. On the male of Monstrilla helgolandica Claus (Copepoda, Monstrilloida). Journal of Crustacean Biology, 5: 627-634.
- PELSENEER, P. 1914. Ethologie de quelques Odostomia et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux. Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, 48: 1-14.

- RAMÍREZ, F.C. 1971. Nuevas localidades para Monstrilla grandis Giesbrecht 1892 y Monstrilla helgolandica Claus 1863 (Copepoda, Monstrilloida) hallados en aguas de la plataforma Argentina. Physis, Buenos Aires, 30: 377-383.
- RAZOULS, C. 1994. Manuel d'identification des principales espèces de copépodes pélagiques antarctiques et subantarctiques. Annales de l'Institut Océanographique, Paris, Nouvelle Série, 70: 3-204.
- RAZOULS, C. 1996. Diversité et répartition géographique chez les copépodes pélagiques 2. Platycopioida, Misophrioida, Mormonilloida, Cyclopoida, Poecilostomatoida, Siphonostomatoida, Harpacticoida, Monstrilloida. Annales de l'Institut Océanographique, Paris, Nouvelle Série, 72: 1-149.
- RAZOULS, C., F. DE BOYÉE, J. KOUWENBERG & N. DESREUMAUX 2010. Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins. Accesible (2014) en: http://copepodes.obs-banyuls.fr
- Rose, M. 1933. Copépodes Pélagiques. Faune de France, 26: 1-374.
- SALE, P. F., P. S. McWilliams & D. T. Anderson 1976. Composition of the near-reef zooplankton at Heron Reef, Great Barrier Reef. Marine Biology, 49: 133-145.
- SARS, G. O. 1921. An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. VIII. Copepoda Monstrilloida & Notodelphyoida. The Bergen Museum, Bergen. 91 pp+37 pls.
- SCOTT, T. 1900. Notes on some gatherings of Crustacea collected for most part on board the fishery steamer "Garland" and examined during the past year (1899). 18th Annual Report of the Fishery Board for Scotland, being for the Year 1899. Part III. Scientific Investigations, 9: 382-407.
- Scott, T. 1904. Notes on some rare and interesting marine Crustacea. 22nd Annual Report of the Fishery Board for Scotland, being for the Year 1903. Part III. Scientific Investigations, 12: 242-260.
- SEWELL, R. B. S. 1949. The littoral and semi-parasitic Cyclopoida, the Monstrilloida and Notodelphyoida. The John Murray Expedition 1933–34 Scientific Reports, 9: 17-199.
- Suárez-Morales, E. 1994. Monstrilla elongata, a new monstrilloid copepod (Crustacea: Copepoda: Monstrilloida) from a reef lagoon of the Caribbean coast of Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 107: 262-267.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2000a. A new species and new geographic records of Monstrilla (Copepoda: Monstrilloida) from the Philippines. Journal of Crustacean Biology, 20: 680-686.
- Suárez-Morales, E. 2000b. The male of Cymbasoma quintanarooense (Suárez-Morales) (Copepoda, Monstrilloida) from the Caribbean with an identification key for the known males of Cymbasoma. Sarsia, 85: 203-210.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2000c. Redescription of two species of Cymbasoma from Southwest Britain and from Indonesia (Copepoda: Monstrilloida) with notes on taxonomy. Beaufortia/Bulletin of the Zoological Museum, Amsterdam, 50: 139-149.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2000d. Taxonomic report on some los monstriloides (Copepoda, Monstrilloida) from Toulon Bay, France. Bulletin de l' Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 70: 107-118.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2001a. An aggregation of monstrilloid copepods in a western Caribbean reef area: ecological and conceptual implications. Crustaceana, 74: 689-696.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2001b. Redescription of two Cymbasoma (Copepoda: Monstrilloida) collected during the Siboga Expedition (1899-1900). Bulletin de l' Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 71: 53-64.
- Suárez-Morales, E. 2001c. Redescription and first record of Cymbasoma boxshalli and Monstrilla inserta (Copepoda: Monstrilloida) from Curaçao, eastern Caribbean Sea. Cahiers de Biologie Marine, 42: 243-254.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2006. Validation and redescription of Cymbasoma germanicum (Timm) (Crustacea: Copepoda: Monstrilloida) from Helgoland with comments on C. rigidum Thompson. Helgoland Marine Research, 60: 171-179.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2007. Historical record and supplementary description of Cymbasoma bullatum (A. Scott) (Copepoda: Monstrilloida) from the "Albatross" cruise in the Philippines. Zootaxa, 1662: 1-16.
- SUÁREZ-MORALES, E. 2010. On the taxonomic status of Monstrilla leucopis Sars (Crustacea: Copepoda: Monstrilloida) from Norway, with comments on the male of M. longiremis Giesbrecht. Zootaxa, 2510:
- SUÁREZ-MORALES, E. 2011. Diversity of the Monstrilloida (Crustacea: Copepoda). PLoS ONE, 6(8): e22915. DOI:10.1371/ journal. pone. 0022915
- SUÁREZ-MORALES, E. & J. B. ESCAMILLA 1997. An undescribed monstrilloid copepod (Copepoda: Monstrilloida) from the northern Yucatan Peninsula, Mexico. Bulletin of Marine Science, 61: 539-547.
- SUÁREZ-MORALES, E. & J. B. ESCAMILLA 2001. Taxonomic report on some los monstriloides (Copepoda, Monstrilloida) from southeast Mexico with the description of a new species of Monstrilla. Journal of Natural History, 35: 1433-1445.
- SUÁREZ-MORALES, E. & R. GASCA 1990. Variación dial del zooplancton asociado a las praderas de Thalassia testudinum en una laguna arrecifal del Caribe Mexicano. Universidad y Ciencia, 7(13): 57-64.
- Suárez-Morales, E. & R. Gasca 2004. On the invalidity of Strilloma Isaac (Copepoda: Monstrilloida): observations from the type species. Zoological Studies, 43: 292-299.
- SUÁREZ-MORALES, E. & V. N. IVANENKO 2004. Two new species of Monstrillopsis Sars (Copepoda: Monstrilloida) from the White Sea and Norway, with comments on M. dubia Scott. Arctic, 57: 37-46.
- SUÁREZ-MORALES, E. & A. MORALES-RAMÍREZ 2009. New species of Monstrilloida (Crustacea: Copepoda) from the Eastern Tropical Pacific. Journal of Natural History, 43(21-22): 1257-1271.

- Suárez-Morales, E. & A. D. McKinnon 2014. The Australian Monstrilloida (Crustacea: Copepoda) I. Monstrillopsis Sars, Maemonstrilla Grygier & Ohtsuka, and Australomonstrillopsis gen. nov. Zootaxa, 3779(3): 301-340.
- SUÁREZ-MORALES, E. & J.R. PALOMARES-GARCÍA 1999. Cymbasoma californiense, a new monstrilloid (Crustacea: Copepoda: Monstrilloida) from Baja California, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 112: 189-198.
- Suárez-Morales, E., A. Bello-Smith & S. Palma 2006. A revision of the genus Monstrillopsis Sars (Crustacea: Copepoda: Monstrilloida) with description of a new species from Chile. Zoologischer Anzeiger, 245: 95-107.
- SUÁREZ-MORALES, E., A. CARRILLO & A. MORALES-RAMÍREZ 2013. Report on some monstrilloids (Crustacea: Copepoda) from a reef area off the Caribbean coast of Costa Rica, Central America with description of two new species. Journal of Natural History, 47(5-12): 619-638.
- SUÁREZ-MORALES, E., M. PAIVA SCARDUA & P.M. DA SILVA 2010. Occurrence and histopathological effects of Monstrilla sp. (Copepoda: Monstrilloida) and other parasites in the brown mussel Perna perna from Brazil. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 90: 953-958.
- SUÁREZ-MORALES, E., L. HARRIS, F. FERRARI & R. GASCA 2014. Late postnaupliar development of Monstrilla sp. (Copepoda: Monstrilloida), a protelean endoparasite of benthic polychaetes. Invertebrate Reproduction & Development, 58: 60-73.
- ÜSTÜN, F., T. TERBIYIK KURT & E. SUÁREZ-MORALES 2014. A new species of Cymbasoma (Copepoda, Monstrilloida) from the northern coast of Turkey (Black Sea) with comments on the C. longispinosum species-group. Crustaceana, 87: 1393-1410.
- VIVES, F. & A. A. SHMELEVA 2010. Crustacea, Copépodos marinos II. Non Calanoida. M. Ramos et al. Fauna Ibérica. Vol. 33 CSIC. Madrid. 486 pp.
- WALTER, T. C. & G. A. BOXSHALL 2010. World Copepoda database. Accesible (2014) en: Register of Marine Species (WoRMS): http://www.marinespecies.org/aphia.php
- WILSON, C.B. 1950. Contributions to the biology of the Philippine Archipelago and adjacent regions. Copepods gathered by the United States Fisheries Steamer "Albatross" from 1887 to 1909, chiefly in the Pacific Ocean. United States National Museum Bulletin, 100 (14, 4), ix + 141-441, pls. 2-36.