

CLASE MAXILLIPODA:

SUBCLASE COPEPODA:

Orden Calanoida

M^a Luz Fernández de Puelles

Investigadora del Instituto Español de Oceanografía.
Centro de Baleares. Muelle de Poniente s/n
07015 Palma de Mallorca (España) mluz.fernandez@ba.ieo.es

1. Introducción y definición del grupo, principales caracteres

Los Copépodos son pequeños crustáceos que presentan un tamaño, normalmente entre 0,2 y 12 mm de longitud, aunque algunos, especialmente los libres, pueden llegar a los 28 mm: los parásitos pueden ser mayores (Walter & Boxshall, 2014). Se encuentran en todas las profundidades y ambientes acuáticos de diferente salinidad, tanto en agua dulce como marina, de vida planctónica o bentónica, o formas libres tanto como simbioses o parásitos. Se han descrito más de 11.500 especies (Humes, 1994; Vives & Shmeleva, 2007) aunque su número hasta el día de hoy es difícilmente calculable al ser los metazoos más numerosos de nuestro planeta (con excepción probablemente de los nematodos) y vivir en todos los ambientes, incluso en condiciones extremas. En las muestras de zooplancton pueden constituir entre el 90 y el 97 % de su biomasa. Este hecho, unido a su variedad, justifica el elevado número de estudios desde múltiples enfoques y disciplinas. Las expediciones oceanográficas globales realizadas en los últimos siglos, y sobre todo el avance en la tecnología en la recogida de datos con redes especiales hasta el fondo oceánico y lugares inhóspitos (además de cuevas submarinas), amplían constantemente el número de especies conocidas (Boxshall, 2014).

Debido a su extensión, variedad y los diferentes hábitats en que viven, aquí nos centraremos en los **copépodos planctónicos marinos**, presentes en la fauna ibérica y de la macaronesia, puntualizando que la información de que disponemos es más escasa en el océano profundo, así como en determinadas áreas más alejadas de la costa al no haber sido muestreadas todas las zonas y profundidades con igual intensidad y manera (zonas epipelágicas, batiales o abisales).

El carácter de flotabilidad y la vida en suspensión en la masa de agua confiere a los copépodos planctónicos unas características especiales, como es el de su total dependencia de la inestabilidad del medio por lo que su papel en el estudio del cambio climático es esencial. Presentando una composición específica y ciclos biológicos anuales o interanuales muy variables, que son factores determinantes en el estudio de los recursos y producción de las pesquerías. Además de indicadores ecológicos, al estar directamente relacionados con la dinámica de las masas de agua y dejarse llevar por las corrientes marinas, pueden ser importantes indicadores hidrológicos al amplificar su señal. A pesar de su poca movilidad, se ha encontrado que tienen preferencia por cierta batimetría (Raymont, 1983) realizando movimientos verticales, así como migraciones ontogénicas. La migración vertical que experimentan muchas especies les permite trasladarse a la zona fótica donde encuentran en abundancia alimento, especialmente fitoplancton pero también microzooplancton, para luego volver a sus profundidades óptimas, transportando activamente la materia y energía.

Además de lo expuesto, su importancia radica en su función ecológica, ya que juegan un papel imprescindible en la red alimentaria marina y son esenciales en el ecosistema pelágico y bentónico, al ser el principal eslabón entre los productores primarios y organismos superiores, siendo alimento de estadios larvarios tanto de invertebrados como de vertebrados, peces o ballenas.

1.1. Diagnósis para identificar el orden

Los copépodos se encuentran dentro de la subclase Copepoda (Milne-Edwards, 1840) que, junto con los Branchiura, Cirripeda y Mystacocarida, forman la clase de los Maxillopoda. En el plancton marino están

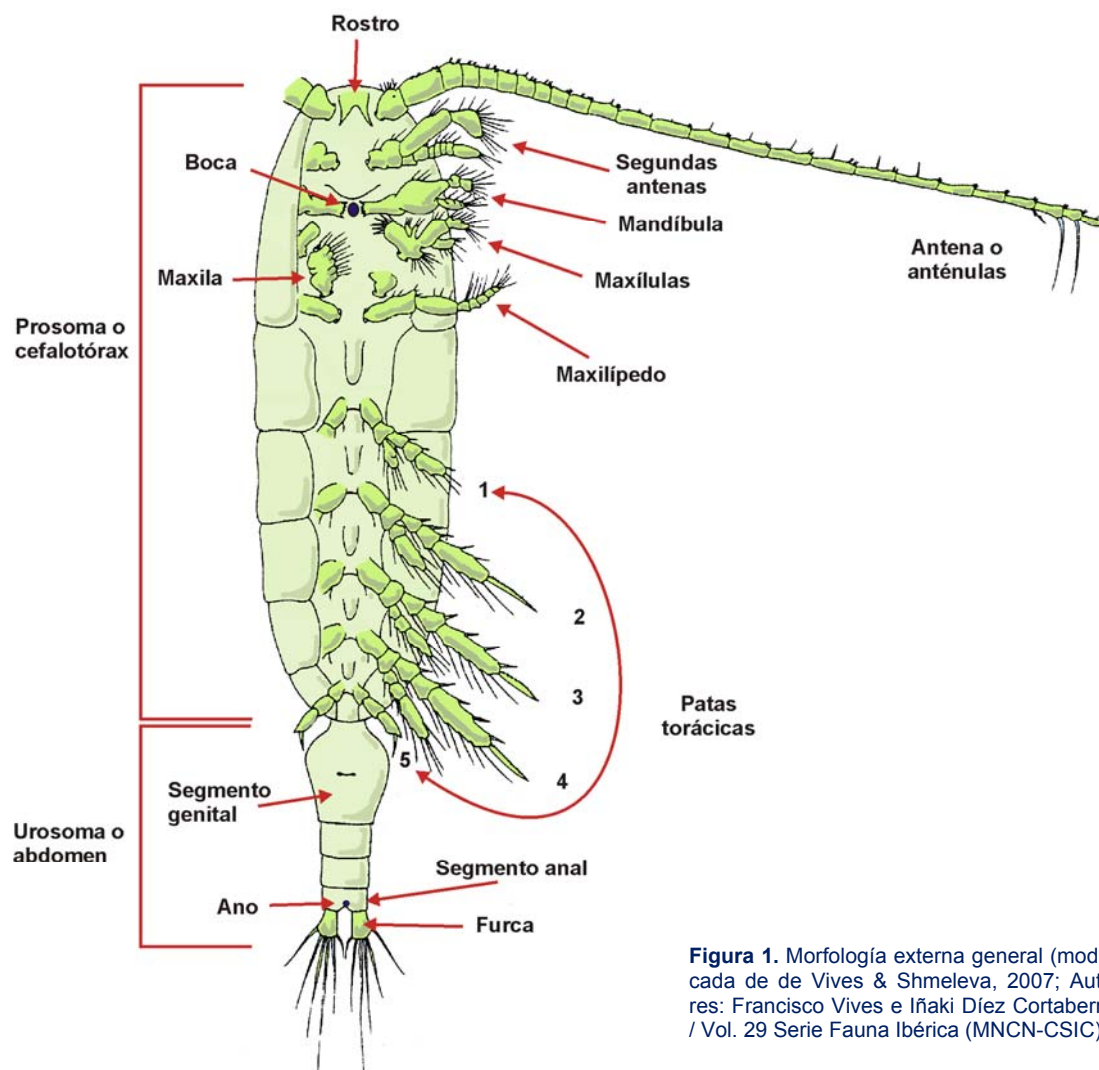


Figura 1. Morfología externa general (modificada de de Vives & Shmeleva, 2007; Autores: Francisco Vives e Iñaki Díez Cortaberría / Vol. 29 Serie Fauna Ibérica (MNCN-CSIC).

representados por formas libres perteneciendo a ocho de los nueve órdenes de estos crustáceos (Boxshall & Halsey, 2004): Platycopioidea, **Calanoida**, Mormonilloidea, Misophrioida, Hapacticoida, Cyclopoida, Siphonostomatoida, Monstrilloidea.

El orden de los **Calanoida**, también llamado **Gymnoplea** (Giesbrecht, 1893), lo constituyen aquellos copépodos que no presentan apéndices en la parte abdominal o urosoma, diferenciándose así de los Podoplea, cuyo primer segmento del cuerpo posterior está provisto de un par de patas. Este último grupo incluye géneros diferentes que por sus características no se sabe muy bien donde situar, formando un “cajón de sastre” de todos aquellos copépodos que no tenían cabida en los Gymnoplea. En el caso concreto de los Calanoida, las especies coinciden mayoritariamente, por lo que el término Gymnoplea se sigue utilizando hoy en día (resaltando que los Platycopioidea también lo son).

Los principales caracteres del orden Calanoida son: constitución tipo Gymnoplea con separación del prosoma entre el 5º segmento torácico y el segmento genital, correspondiente al 7º segmento; el prosoma está formado por el cefalosoma y 5º segmentos con patas; en las hembras está unido al primer segmento abdominal, constituyendo la región postgenital del cuerpo, con cuatro segmentos en el caso de las hembras y cinco en el caso de los machos; además las patas 2 y 3 presentan una espina externa (aunque a veces puede faltar) en el primer artejo del exopodito (estas diferencias se ven incluso en los jóvenes copepoditos); la anténula presenta un máximo de 27 artejos (estando algunos soldados de modo que se pueden reducir); antenas birrámeas con 10 artejos en el exopodito y cuatro en el endopodito (también puede haber reducción por soldaduras); pata quinta con dimorfismo sexual; el último segmento del urosoma constituye el segmento anal llevando las ramas caudales.

1.2. Morfología externa

Aunque no tanto como los “no calanoides”, los copépodos calanoides presentan una morfología externa muy diversa, según sea el grupo considerado. Se puede decir que todos los copépodos presentan en algún momento de su desarrollo al menos dos pares de patas natatorias con los miembros de cada par conectados entre sí por una placa rígida; un **cefalosoma** o parte anterior del cuerpo, que muestra integrado y totalmente incorporado el primer segmento del tronco, portador de los maxilípedos; anténulas unirrámeas multisegmentadas de hasta 27 segmentos y sacos ovígeros en las hembras.

Así, en el sentido más práctico, el cuerpo de los copépodos Calanoides puede dividirse en **cefalosoma, metasoma y urosoma**. El **cefalosoma** está constituido por la fusión de la cabeza (cefalon) y el segmento que incluye los maxilípedos. El **metasoma** está formado en cambio por los segmentos que llevan patas y el **urosoma** a partir de la mayor articulación comprende la parte posterior del cuerpo. El término prosoma se emplearía para el **cefalosoma** y el **metasoma**.

Los copépodos muestran una morfología externa variada, presentando dimorfismo sexual, machos y hembras. Así, dentro de los Calanoides se pueden distinguir tres tipos en función de la estructura de las antenas:

- *Amphascandria*: presentan las primeras antenas diferentes según el sexo pero sin geniculaciones.
- *Isokerandria*: tienen las primeras antenas iguales en los dos sexos.
- *Heterarthandria*: las antenas del macho forman un órgano prensil, provisto de una articulación geniculada.

Podemos observar los elementos morfológicos externos más importantes de un copépodo en la figura 1. Distinguiendo tres partes principales: cabeza o **cefalon**, tórax o **metasoma** y abdomen o **urosoma**. La cabeza de forma globosa generalmente se inicia con el rostro y lleva las diferentes antenas y los apéndices bucales. El metasoma formado por cinco segmentos, cada uno con un par de patas y el urosoma con cinco segmentos más, aunque algunos pueden ir soldados. En la parte posterior al último segmento se halla la furca, formada por dos ramas y seis sedas de tamaño variable.

1.3. Estructuras con valor taxonómico

El elevado número de especies que presentan los copépodos y la variada morfología que se observa no evita que muchas especies tengan formas parecidas. Por lo que en la sistemática se recurre a caracteres externos de la anatomía, siendo algunos especialmente importantes y que detallamos a continuación:

a) Forma del cuerpo.

Las dimensiones generales y parciales de las distintas partes del cuerpo así como su forma están sujetas a variaciones de interés taxonómico, observando que pueden ser muy variadas. Encontrando las tres partes del cuerpo a veces muy separadas y otras con más solución de continuidad.

b) Rostro.

Es importante su presencia o ausencia y su forma. Pueden ser acabados en punta sencilla o doble, con o sin filamentos, puede curvarse ventralmente dirigiéndose hacia atrás. Y aunque no es frecuente entre los calanoides llevar ojos diferenciados, algunos también lo pueden llevar y puede usarse como carácter taxonómico (Figura 2).

c) Anténulas.

Se trata de un segmento unirrámeo y multisegmentado, cuyo número de segmentos es fijo para cada especie, no hay variación intraespecífica. Llevan desde tres segmentos a 27.

La mayoría de los copépodos muestran dimorfismo sexual en las anténulas. Los machos la utilizan para abrazar a las hembras durante la transferencia del espermatóforo, de forma que las anténulas masculinas presentan una serie de modificaciones para tal fin, como presentar menos segmentos o geniculaciones (zonas de flexión) adicionales (Figura 3).

d) Antenas.

Las antenas son birrámeas y están constituidas por una rama externa o exopodito, y otra interna o endopodito. Ambas se fijan sobre el basipodito, que consta generalmente de dos artejos: el basipodito primero y el basipodito segundo, articulándose sobre este último el exopodito y el endopodito (Figura 4).

e) Mandíbula.

Presentan un palpo con dos ramas, exopodito y endopodito, y la mandíbula propiamente dicha, constituida por una fuerte apófisis transversal cuyo borde libre, muy dentado, funciona, junto con el otro par simétrico, como un verdadero órgano masticador (Figura 5).

f) Maxilulas.

O primer par de maxilas. Consta de dos ramas, exopodito y endopodito, que nacen de un basipodito constituido por dos artejos (Figura 6).

g) Maxilas.

En ellas sólo persiste el endopodito, formado por diversos lóbulos muy poblados de sedas (Figura 7).

h) Maxilípedos.

Este apéndice se halla constituido por una sola rama, formada por un basipodito de hasta tres artejos y un endopodito que presenta hasta seis artejos (Figura 8).

i) Pereiópodos o patas natatorias.

En estos apéndices son de aplicación taxonómica su presencia o ausencia, el número de artejos diferenciados en la rama exopodital, el número y morfología de las espinas externas de los exopoditos (en especial las de las P3 y P4), y la presencia o ausencia y forma de la P5. La morfología que muestra este último par de patas es uno de los caracteres más típicos para distinguir especies y principalmente los machos (Figura 9).

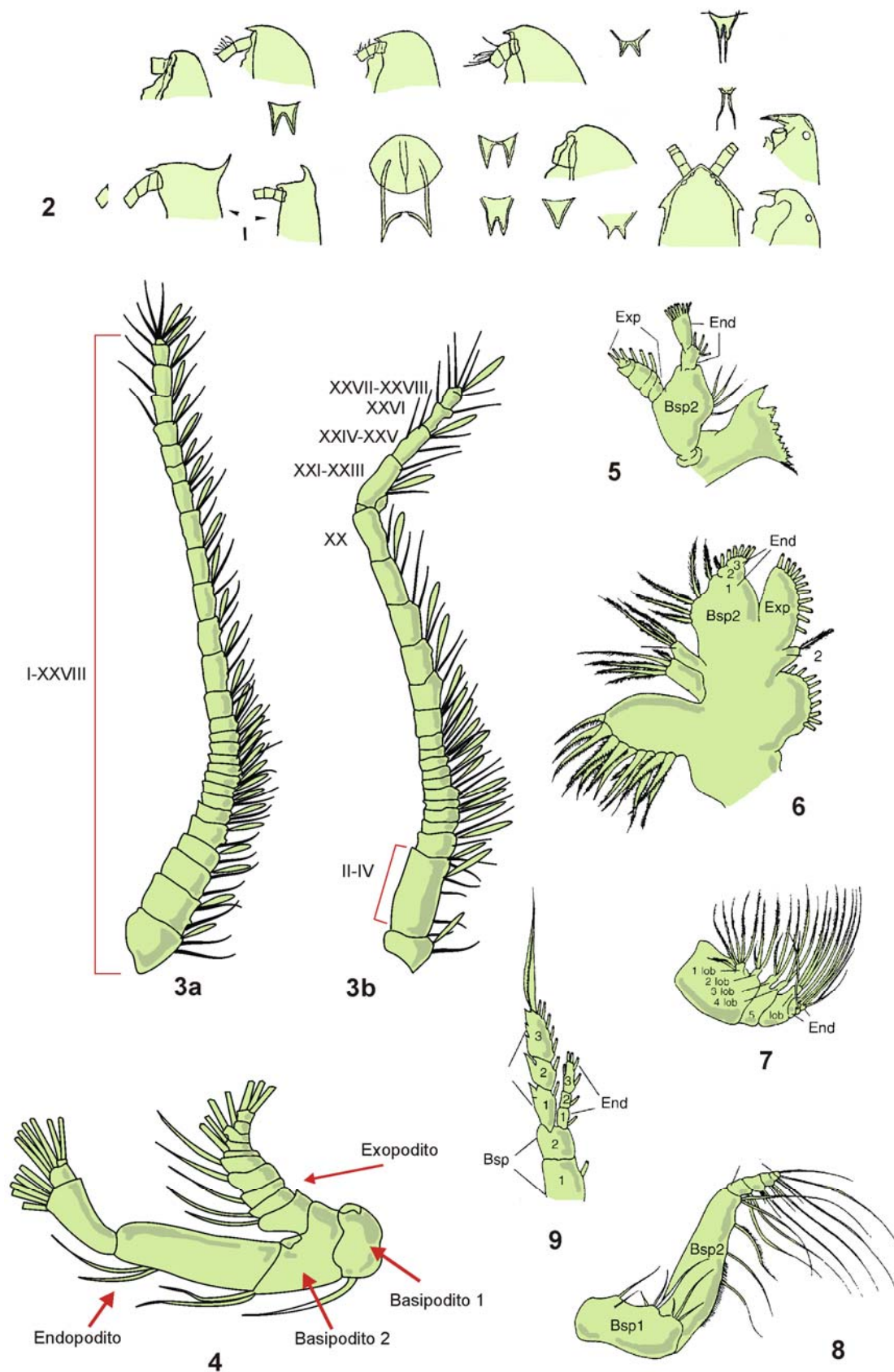


Figura 2. Diferentes rostros de Calanoides (según diferentes autores). **Figura 3.** Estructura básica de la 1ª antena o anténula. **a)** anténula de hembra adulta expresando el número máximo de segmentos; **b)** anténula geniculada del macho con algunas fusiones intersegmentales. La flecha indica la posición de la geniculación **Figura 4.** Estructura básica de la 2ª antena. **Figura 5.** Mandíbula con apéndice laminar dentado. **Figura 6.** Maxílula. **Figura 7.** Maxila. **Figura 8.** Maxilípido. **Figura 9.** Pata torácica. **Procedencia de las imágenes:** Figuras 2, 5-9: modificada de de Vives & Shmeleva, 2007; Autores: Francisco Vives e Iñaki Díez Cortaberría / Vol. 29 Serie Fauna Ibérica (MNCN-CSIC). Figuras 3-4: basadas en Jaume *et al.* (2004).

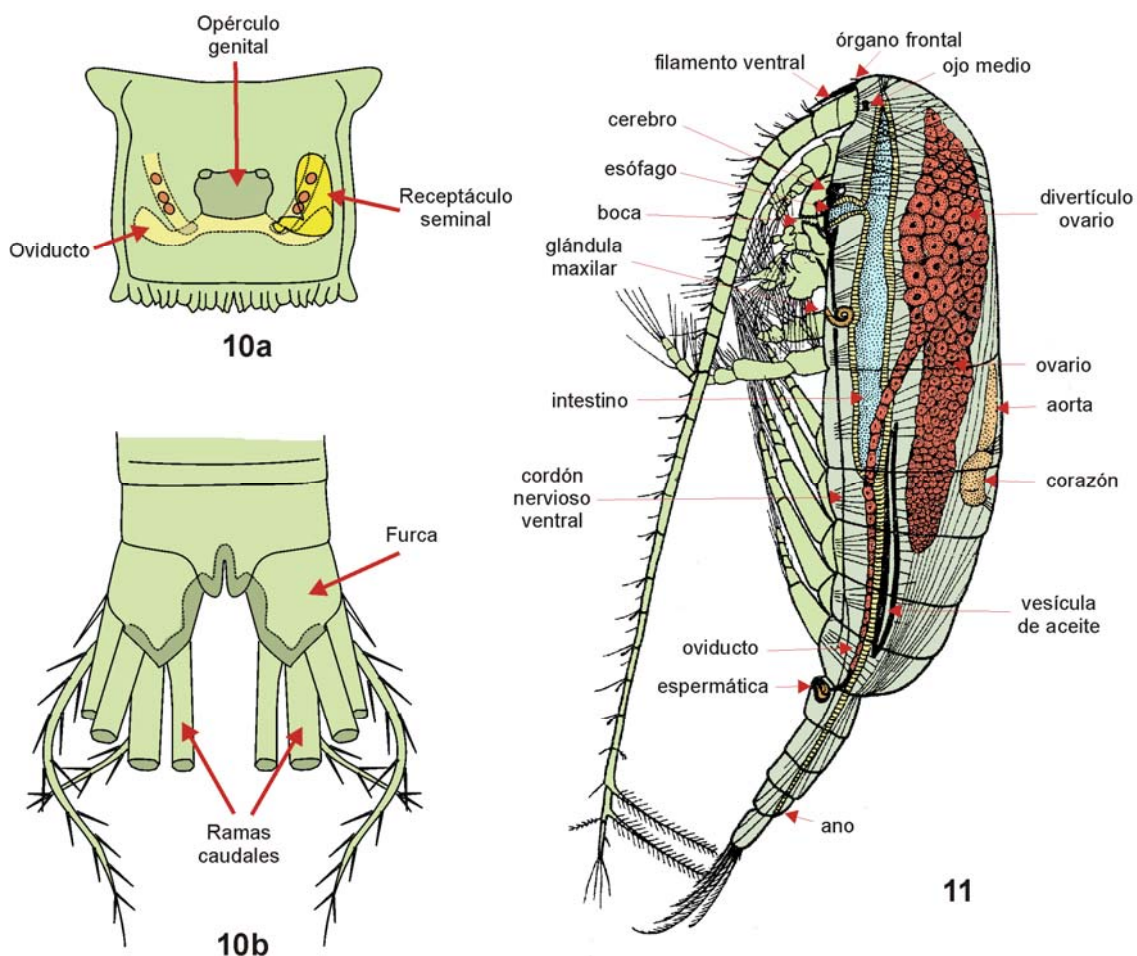


Figura 10. a) Segmento compuesto por el segmento genital y el primer segmento abdominal; b) Segmento anal y ramas caudales (basada en Jaume *et al.*, 2004). Figura 11. Anatomía interna de una hembra de *Calanus* (modificada de Marshall & Orr, 1955b).

j) Caracteres del pleon o abdomen.

Entre otros caracteres se pueden destacar: la forma y número de segmentos que lo integran, la forma y tamaño del segmento genital, la forma y tamaño relativo de la furca (Figura 10),

1.4. Anatomía interna.

Estos caracteres no se usan para identificar las especies pero no queremos dejar de hacer una descripción sobre los diferentes aparatos internos y su funcionamiento para entender mejor este grupo de crustáceos y aunque no abundan muchos trabajos sobre la anatomía interna de los copepodos los hemos resumido brevemente de acuerdo con Vives & Shmeleva (2007).

La anatomía interna de una hembra de *Calanus* se puede observar en la Figura 11 (según Marshall & Orr, 1955b)

El sistema esquelético-muscular: El esqueleto está constituido por formaciones de tipo granular (y a veces laminar) y de tipo tendinoso. La primera es a modo de pequeños salientes o apófisis diminutas que sobresalen y que sirven de inserción a los músculos y los endoesternitos tendinosos situados unos detrás de otros, en la línea media ventral por debajo del intestino medio y detrás del esófago, que sirven de inserción a los músculos transversales asociados a las antenas y partes bucales. Aparte de ellos existen músculos longitudinales que conectan la parte anterior y posterior del cuerpo: los músculos ventrales y los dorsales. Así como un par de pequeños músculos que van desde el borde dorsal del quinto segmento torácico al segmento abdominal. Los músculos recorren longitudinalmente el urosoma formando grupos en pares, dorsales, ventrales y laterales. La unión de los músculos al endoesqueleto se efectúa a través de estructuras semejantes a tendones.

Aparato digestivo: Comienza con la boca que se abre en su parte anterior, precedida por el labro. Este se halla formado por dos filas de dientes quitinosos que recibe la secreción de ocho glándulas, parecidas a las glándulas salivales de los insectos. Este mucus se mezcla con el alimento según pasa hacia el esófago, lo que supone una protección del intestino, con respecto a las enzimas digestivas. El esófago conecta la boca con el intestino medio recubierto de quitina, por lo que no presenta actividad secretora. El intestino constituye la parte más extensa del digestivo, dividido en tres zonas: anterior, media y posterior.

Siendo la extensión de estas partes variable según las especies. Las paredes del intestino poseen diferentes tipos de células (absorbentes, secretoras, o ambas a la vez) que toman el alimento del intestino, lo concentran en grandes vacuolas y con la parte no digerida la eliminan al propio digestivo para ser excretada en forma de "pellets" fecales. Este último es la parte más corta y une el intestino medio con el ano. El movimiento intestinal se realiza por una serie de músculos estriados circulares que se hallan distribuidos a lo largo del intestino junto con los músculos longitudinales que colaboran para proporcionar al intestino los movimientos necesarios para el transporte del alimento.

Sistema excretor: Está constituido por dos tipos de glándulas: antenulares (que solo funcionan en el nauplius) y maxilares, más compleja. Esta se puede dividir en tres partes: saco celómico, tubo excretor celómico y conducto excretor ectodérmico. Una válvula tricúspide impide el reflujo de fluidos, asegurando un único sentido de la circulación de los desechos. Parece que existe un ultrafiltrado de la hemolinfa, aunque no todos los productos de este filtrado sanguíneo pasan a la orina final sino que algunos son reabsorbidos por células del mismo saco y por otras situadas en el tubo excretor.

Sistema circulatorio: En la parte dorsal entre el segundo y tercer segmento torácico se halla el corazón. Está constituido por una formación oval muy pequeña con el eje mayor longitudinal respecto al cuerpo, presentando cuatro aperturas. Una comunicada con la aorta y las otras tres con el pericardio. Todas ellas están provistas de una complicada musculatura que al contraerse entra en sístole abriendo la válvula de la aorta y cerrando las otras tres. Cuando se distiende ocurre lo contrario. El pericardio forma la parte dorsal de la cavidad corporal, abarcando los cinco segmentos torácicos y terminando posteriormente con un pie que lo une a la pared del cuerpo. La circulación es abierta, de tipo lagunar. La hemolinfa después de recorrer las vísceras, fluye al pericardio y por los movimientos cardiacos va a la aorta, siendo trasladada primero a la parte anterior del cuerpo y luego a la parte posterior. Finalmente es devuelta al pericardio, desde las cavidades periviscerales, iniciándose otra vez el ciclo.

Sistema nervioso: Es como el de la mayoría de invertebrados con un collar periesofágico y una cadena ventral. El collar presenta en su parte superior los lóbulos cerebrales o cerebro que forma la parte más voluminosa, enviando ramas nerviosas a los órganos frontales, ojos y anténulas. De cada lado del collar salen los nervios de las antenas. Del cordón ventral salen las raíces dorsales (motoras) y las ventrales (sensoriales) del resto de las de los artejos bucales y patas torácicas. Posteriormente, la cadena ventral a la altura del último segmento torácico, se divide en dos ramas. Una dorsal que va al urosoma y las dos ramas caudales y una ventral que inerva los músculos del quinto par de patas nataatorias. La parte principal de este sistema está representado por un par de fibras que tiene su origen en el cerebro inervando todo los músculos que *Calanus* pone en juego en los movimientos de escape, impulsándose en un salto cuyo movimiento puede ser desviado por el urosoma que actúa de timón. Ello, junto con la vibración de las anténulas, explica la rapidez de fuga de estos animales. El sistema nervioso simpático además posee tres ganglios, el labro, el gástrico y el que va sobre el divertículo intestinal medio, que inerva la aorta.

Organos sensoriales: Entre los calanoides pocas familias (Pontellidae, Phaennidae,...) poseen órganos sensoriales aparentes. Muchas especies no presentan ojos en la parte anterior del cuerpo, dando la sensación de que son ciegos. Los Pontellidae por ejemplo muestran lentes oculares en la parte frontal de la cabeza que pueden considerarse como verdaderos órganos de la vista (ocelos). Así aparece un ojo naupliar en la parte frontal del Prosoma, que puede dar lugar a otro tipo de fotorreceptores que van complicándose según la especie, hasta constituir lentillas oculares o incluso formaciones celulares que actúan como espejos. Además otros órganos sensoriales permiten al copépodo relacionarse con el medio externo, estando constituidos por formaciones nerviosas adaptadas a una función foto o quimiorreceptora, o quimiosensorial: órgano de Gickhorn, el de Bellonci y el Pleural cefálico. La joroba dorsal cefálica de ciertas especies (muchos calanoides) constituye otro receptor quimiosensorial importante. Por último hay que mencionar los estetes (quimiorreceptores) y las sedas sensoriales (mecanorreceptores) que están presentes en casi todas las anténulas de la mayoría de los copépodos. Todas estas formaciones constituyen un complemento efectivo quimio y tacto sensorial al verdadero órgano visual constituido por los ocelos naupliales y las diferentes formaciones oculares.

El **ojo naupliar** situado en la parte anterior de la cabeza consta de un ocelo mediano ventral y dos ocelos dorsolaterales con diferente número de células retinianas. Siendo en ellas donde se sitúa el cuerpo interno considerado como el centro principal de actividad nerviosa que transmitirá la mayoría de las excitaciones. Debajo de ella se encuentra una capa laminar con estructura microcristalina, que actúa de espejo; cuanto más elevado sea el número de laminas mayor será la reflexión. Este dispositivo permite incrementar la luz que incide sobre los ocelos siendo de gran importancia para aquellos copépodos que viven en zonas profundas poco iluminadas. De la región anterior del cerebro sale el nervio óptico que dividiéndose en tres ramas penetra por la cara posterior del ojo. Estas fibras nerviosas alcanzan las células retinianas comunicándose con el cerebro, variando su ruta de unas especies a otras. Parece sin embargo que lo único que puede hacer, al no disponer de una óptica particular, es detectar intensidades de luz y estimular al animal frente a la misma, determinando que se acerque o aleje de ella. La migración vertical que experimentan muchas especies, debida en gran parte a la reducción de luz al atardecer hace posible que estos organismos puedan trasladarse a la capa fótica donde predomina el alimento. En estas zonas donde existe la iluminación, aquellos copépodos que tienen ocelos podrán ver mejor el alimento y capturarlo.

Esta estructura va modificándose desde las primeras fases del desarrollo del copepodito por adición de diversos sistemas ópticos encaminados a perfeccionar la fotorrecepción, ya sean lentes o espejos. Aunque estos ojos evolucionados son más característicos en los "no calanoides", entre los Calanoides serían ejemplos de ellos géneros como *Pontella*, *Labidocera* o *Cephalophanes*. En los primeros casos son

lentes esféricas que no son homogéneas en su estructura; tienen un mayor índice de refracción en su parte interna respecto a la periférica con lo que el haz de luz se desvía continuamente corrigiéndose la aberración esférica (Land, 1984). Los Pontellidos, al ser epiplantónicos, de color azul principalmente, presentan un fuerte dimorfismo sexual y puede ocurrir que el complicado ojo ventral en los machos esté adaptado para distinguir a las hembras, teniendo por tanto una función sexual. *Cephalophanes*, con ocelos de grandes dimensiones, ocupa toda la parte frontal de la cabeza, pero se diferencia poco de los Pontellidos.

Aparato reproductor. Tanto el macho como la hembra tienen una sola gónada situada en la parte central del cuerpo por debajo del pericardio. Mientras el macho tiene un solo conducto, la hembra tiene dos que corren paralelos hasta alcanzar la parte anterior del cuerpo y desembocar por separado en la única abertura genital situada en la parte ventral del primer segmento abdominal. El aparato genital del macho posee el conducto genital con diferentes partes: testículo, vaso deferente, vesícula seminal, saco espermático, espermatóforo y el conducto eyaculador.

Testículo: forma un cilindro irregular, más o menos alargado, situado en la parte dorsal del cuerpo, entre los tres o cuatro primeros segmentos torácicos.

Vaso deferente: Constituido por un grueso tubo de paredes glandulares que se inicia en el extremo posterior del testículo y tras dar varias vueltas, desemboca en la vesícula seminal.

Vesícula seminal: Está formada por un tubo de mayor calibre que el vaso deferente; muestra dos codos y paredes delgadas.

Saco espermático: Está constituido por un anillo alargado y comprimido de forma elíptica en cuyo centro se halla el espermatóforo.

Espermatóforo: Se encuentra situado en el saco espermático y constituye el receptáculo donde se acumulan los espermatozoides y, una vez maduro, es expulsado al exterior.

El conducto eyaculador: constituido por un corto tubo muscular que se extiende desde el saco espermático a la abertura genital.

El aparato genital de la hembra presenta un ovario en situación central por encima del tubo digestivo y por delante del primer segmento torácico. Cuando todavía no es adulto presenta un esbozo de gónada de forma triangular que a medida que va mudando se alarga y hace cilíndrica. Esta se extiende hacia delante formando dos divertículos que corren paralelos hasta alcanzar la región cefálica. Cada uno de ellos posee dos canales, uno superior y otro inferior, con una membrana de separación entre ellos, la cual viene a representar la pared divisoria de un único "tubo" doblado. Existen notables diferencias de un individuo a otro en relación al desarrollo gonadal, pudiendo estar muy desarrollado en un copepodito V o no estarlo hasta ser maduro. Estas diferencias parecen atribuirse a la disponibilidad de alimento. De la parte media nacen los oviductos que se extienden en sentido caudal, pasando de situación dorsal a ventral. Posteriormente ambos oviductos se acercan sin juntarse, para desembocar en el poro genital con una única abertura. A ambos lados se hallan las espermáticas que albergan los espermatozoides aportados por el espermatóforo, estando en comunicación con el poro genital mediante un tubo corto. Existen cuatro estadios desde el estado inmaduro hasta el de madurez total y en el que se observan óvulos de gran tamaño, con un estado quinto que se caracteriza porque el ovario entra en degeneración y donde el divertículo y oviducto apenas pueden distinguirse (Marshall & Orr, 1955b).

Bioluminescencia o la capacidad de producir luz a partir de una reacción química que requiere de la presencia de un sustrato que se oxide. En general estas moléculas se llaman luciferinas y presentan una estructura variable según la especie, no siendo esta propiedad exclusiva de los copépodos. En el caso de los copépodos planctónicos la luminiscencia está provocada por la descarga al exterior del material segregado por unas glándulas a través de unos poros, ubicadas en el tegumento del animal. La distribución de estos poros en el cuerpo es variable según las especies, pudiendo estar situados en la mandíbula, cefalosoma y patas natatorias. Es exactamente igual en ambos sexos de una misma especie, lo que indicaría que se usan para el encuentro en el momento de la cópula, pudiendo estar relacionado con cualquier mecanismo de comunicación intraespecífica.

1.5. Historia natural de los calanoides marinos

• REPRODUCCIÓN

Cópula y freza: El hecho que el macho no posea un órgano copulador y que los espermatozoides tampoco presenten elementos móviles (no tienen flagelos), hace que la cópula se haya resuelto con una notable evolución del aparato genital masculino, el cual produce un saco-deposito de espermatozoides (el espermatóforo) que, cuando aquella tiene lugar, el macho adhiere a la hembra, a la cual sujeta generalmente con las antenas y/o patas torácicas. A continuación utiliza la pata quinta para, con una rama sujeta a la hembra y con la otra depositar el espermatóforo sobre el cuerpo de esta. Éste se adhiere gracias a una sustancia pegajosa que se halla en el extremo abierto del espermatóforo.

Posteriormente, los espermatozoides pasan al cuerpo de la hembra, a un depósito, la ooteca, que ésta posee cerca del poro genital. Cuando llega el momento del desove tiene lugar la fecundación de los óvulos a su paso por dicho poro genital.

El periodo de puesta puede ser muy variable; hay especies tropicales que presentan una reproducción continua todo el año, mientras que otros solo lo hacen anualmente una sola vez.

Eclosión del huevo: Los óvulos, al descender por el oviducto y justo en el momento de ser evacuados son fertilizados por el semen depositado en las gonotecas. A veces, una vez puestos toman un color amarillo y a las pocas horas degeneran, siendo huevos no fecundados. Sin embargo otros, transcurrido un

cierto tiempo en función de la temperatura, eclosionan. Cuando se da la eclosión, que se produce sincrónicamente, los huevos pasan de un color azul claro a volverse transparentes; entonces los movimientos del nauplius, cada vez más activos, rompen el huevo.

Cuando las condiciones ambientales no son favorables determinadas especies tienen la capacidad de endurecer las cubiertas ováricas y los huevos permanecen en estado de vida latente hasta que las condiciones cambian y son favorables (huevos perdurables). Normalmente estos huevos se depositan a unos 10 cm de sedimento donde pueden durar de tres a cuatro meses. Este tipo de huevo es el resultado de un engrosamiento de sus cubiertas y tienen una gran resistencia que les permite soportar condiciones desfavorables del medio, como la temperatura o la luz (Uye *et al.*, 1979). El oxígeno, la salinidad o la profundidad que ocupa el huevo en el sedimento, pueden tener una gran influencia en el momento de su eclosión.

Efecto de la alimentación sobre la puesta: Según diferentes autores, en el medio marino, durante la primavera, transcurre aproximadamente un mes entre la muda a hembra adulta y el inicio de la puesta. Aunque este periodo puede ser más o menos largo dependiendo de la abundancia del alimento. Y así individuos de *Calanus* bien alimentados pueden ser capaces una vez fecundados de madurar en 8-15 días. Los individuos en ayuno retienen la grasa durante mucho tiempo y el componente lipídico va desapareciendo lentamente mientras maduran los huevos. Una vez alcanzada la madurez y en condiciones de inanición, la cantidad de grasa permanece constante, al quedar retenida por el animal. Alcanzada la madurez puede ocurrir que la puesta no se produzca de forma inmediata sino que las hembras la mantengan hasta que aparezcan las condiciones favorables. Todo lo cual podría explicar la coincidencia con la presencia del "bloom" de diatomeas en primavera. El efecto del tipo de alimento sobre la producción de los huevos se ha observado claramente. Los resultados parecen indicar que el metabolismo es muy rápido y aunque algunos factores del medio varíen, el alimento ingerido se usa rápidamente. Parece que la hora de la freza tiene lugar durante la noche. Siendo de sobra conocida la relación entre la migración vertical y la alimentación de la mayoría de los copépodos en superficie, dado que la zona fótica es la zona de producción primaria. Los copépodos no solo se alimentan en superficie durante la noche sino que al depositar los huevos, eclosionar y liberarse los nauplius, se hallarían en un medio más rico de alimento.

Generaciones al año: La longevidad de los copépodos, desde el huevo al adulto más el periodo de freza, varía dentro de cada especie con la latitud y la época del año. Parece ser que las especies de aguas frías tienen una mayor duración y un menor número de generaciones, comparadas con las de las zonas más templadas y cálidas. Así se ha señalado que muchas hembras de especies polares tiene un periodo de vida de algo más de un año, mientras que los machos apenas alcanzan ese tiempo. Este periodo, sin embargo, en copépodos de aguas cálidas puede quedar reducido a un mes, dos como máximo, encontrando la mayor longevidad en la generación de invierno. Los nauplius parecen tardar entre 12-13 días para pasar de huevo al estado 1 de copepodito (Marshall & Orr, 1952). En cuanto al seguimiento de las poblaciones se han contabilizado en el Mediterráneo para la mayoría de los pequeños calanoides, unas 5-6 generaciones al año (Champalbert, 1968, 1969; Gaudí, 1970) aunque en el Adriático se han encontrado 3-4 (Vucetic, 1957). Existe una notable variación entre especies ya que en *Calanus helgolandicus*, por ejemplo, solo se han citado tres generaciones en la zona nerítica y dos más en la oceánica.

Se ha estimado la duración de cada generación entre uno y dos meses y medio. En general las mayores tallas se observan al final del invierno o principios de primavera, con generaciones sucesivas a lo largo del año, con excepción de las especies de zonas polares donde se registran una o dos generaciones al año.

• CRECIMIENTO

Nauplius. No existen muchos datos sobre el crecimiento de los diferentes estados naupliales, pero en general puede decirse que sólo en muy raras ocasiones los nauplius VI (*Eucalanus*, *Rhincalanus*) alcanzan tamaños algo superiores a un milímetro. Habitualmente sus tallas están por debajo del medio milímetro (Sazhina, 1985).

Copepoditos y copépodos. Los estudios de las tallas de estas fases han mostrado diferencias entre zonas y entre épocas dentro de una misma especie. Por lo general, los copépodos de aguas frías son más grandes que los de aguas templadas y los de primavera muestran tallas mayores a los de otoño o invierno. Esto ocurre generalmente en poblaciones neríticas o bien en las poblaciones de los estratos superiores, pero a cierta profundidad se encuentran variaciones mínimas de talla que responden a unas temperaturas prácticamente homogéneas.

El hecho de que la temperatura tenga un efecto directo sobre la talla y en cambio, la falta de alimento solo retrase el desarrollo, lleva a pensar que el mismo estado tendrá diferentes tamaños según la profundidad de captura.

• MORTALIDAD

Al final de los periodos citados y después de realizar la reproducción, el copépodo ya no es capaz de soportar otra muda. Sus cadáveres pasan a engrosar el detritus orgánico y tras sufrir la correspondiente acción bacteriana, los productos resultantes incrementan el contenido de nutrientes del medio marino. En otros muchos casos, en todos los estadios, tanto naupliares como copepoditos y copépodos, no alcanzan en absoluto a completar este ciclo natural, sino que en su gran mayoría son depredados, como ya hemos comentado, por un gran número de animales planctónicos, nectónicos o bentónicos, tanto invertebrados como vertebrados.

• COMPORTAMIENTO

Movimientos de los copépodos. Pese a ser organismos de pequeño tamaño y pertenecientes al plancton o sea sin movimiento aparente, son capaces de realizar movimientos, especialmente en vertical, desplazándose en pocas horas centenares de metros por medios propios. Parece incluso que son capaces de desplazarse ligeramente en horizontal y pasar de aguas escasas en nutrientes a zonas más ricas.

Todo esto permite afirmar que estos animales son capaces de realizar diversos movimientos entre los que se pueden distinguir:

Movimientos de nutrición: se dan por medio de los artejos bucales, ayudados por las antenas. El animal puede desplazarse de forma continua o bien a saltos, según las antenas batan alternativamente o juntas. Pero, además de los artejos bucales, las patas con sus movimientos de delante a atrás logran hacer que el animal se desplace a impulsos.

Movimientos debidos a la **migración vertical:** aquí el movimiento del animal puede ser importante y aunque no todas las especies lo realizan, este es el movimiento más extendido y reconocido unánimemente por los investigadores. Las migraciones pueden ser diarias, estacionales u ontogénicas.

Las migraciones **nictamerales** nos muestran que una multitud de especies se desplazan al atardecer, desde profundidades incluso superiores al centenar de metros hasta pocos metros por debajo de la superficie; otros enjambres lo hacen entre media agua (de 300 m hasta los 150 m o más), con lo que la población de una determinada especie realiza activos desplazamientos verticales a diario, o con cambios de niveles a lo largo del año, según su propio ciclo biológico. Así existen pequeños o grandes migradores en función de su desplazamiento, incluso los que no migran o los que realizan una migración inversa, al situarse en la noche más profundamente que durante el día.

La migración **vertical** del zooplancton y, por lo tanto de los copépodos, es un fenómeno que se pone de manifiesto por el hecho de que las pescas nocturnas horizontales efectuadas en los estratos superficiales, generalmente son más ricas que las diurnas. Es probable que la luz sea el factor más influyente aunque no el único; otro es la búsqueda de alimento (Rose, 1925d; Huntley & Brooks, 1982), pareciendo que es al atardecer cuando aumenta el movimiento hacia las capas superiores, variando según las especies y el lugar. Uno de los estudios más completos del comportamiento de los copépodos entre superficie y 900 m fue el realizado en la isla de Fuerteventura por Roe (1972a, b y c), comprobando que hay especies que realizan importantes migraciones mientras otras apenas cambian de nivel.

Los factores exteriores que actúan sobre la migración vertical pueden por tanto agruparse en dos tipos, unos básicos, determinantes de la migración vertical como la luz, el alimento y el geotropismo; y otros secundarios, que modifican la migración como por ejemplo la temperatura, el pH, la densidad del agua, el oxígeno, etc. (Fernández de Puelles *et al.*, 1996, 2014),

La migración **ontogénica** tiene lugar de forma más o menos estacional a lo largo del año y está en relación con las diferentes fases del desarrollo que se suceden durante la vida del individuo y de acuerdo también con sus necesidades fisiológicas: alimentación, reproducción, período de reposo o hibernación, etc., las cuales hacen que modifiquen notablemente su migración vertical nocturna.

• ENEMIGOS NATURALES

Los copépodos constituyen la base alimentaria de la mayoría de **especies planctófagas**, entre las que se encuentran especies muy diversas pertenecientes a casi todos los grupos zoológicos como las medusas, ctenóforos, quetognatos, misidáceos, anfípodos, eufausiáceos, larvas y formas juveniles de decápodos, así como micetofidos y peces nectónicos (Bernal *et al.*, 2012), como la sardina, la anchoa o el jurel o incluso de peces bentónicos (Macpherson, 1977). Resulta casi imposible enunciar la enorme lista de enemigos, que de forma natural se alimentan de copépodos. Es, pues, destacable la importancia de este hecho en el seno de la red trófica donde los copépodos herbívoros, tanto neríticos como oceánicos (u omnívoros temporales), asumen el papel de transformadores de las proteínas vegetales en proteínas animales.

Como mecanismo de defensa muchas especies de copépodos presentan adaptaciones muy eficaces: la transparencia, el pequeño tamaño, el color (azul-verdoso de los pontellidos en superficie o rojo de las *Euchirella* de profundidad) o hasta la emigración a grandes profundidades, lo cual es posible gracias a ciertas formaciones del cuerpo, como la presencia de vesículas de aceite que, aparte de servirles de despensa, les permite llevar una vida latente a partir de los 500 m de profundidad (*Calanus helgolandicus* o *C. fimmarchicus*). La suspensión se puede ver incrementada por la forma aplastada, como la de las *Sapphirinas* o la presencia de las sedas plumosas y formaciones filamentosas como las que se observan en *Augaptilus* o *Haloptilus*, etc.

• HÁBITAT

Copépodos pelágicos: Los copépodos libres pueden vivir en las capas de agua más o menos superficiales, sean dulces, salobres o saladas, o bien habitar cerca del fondo o, incluso en el mismo fondo. Tal variedad de hábitats ha determinado una muy diversa adaptación de estos organismos a las condiciones físico-químicas del medio. Pudiendo haber incluso parásitos que lo son solo durante una parte de un período de su existencia.

Los copépodos pueden ser indicadores hidrográficos de las masas de agua que habitan (Banse, 1964) de forma que según las características de la masa de agua será la población. Sin embargo al tener en cuenta la migración vertical de estos organismos, se ha de actuar con mucha precaución antes de realizar afirmaciones categóricas en este sentido. Hoy día se acepta mucho más el concepto de provincias oceánicas (como se distingue para el Atlántico en latitudes más o menos tropicales, centrales y ecuatoriales, Beklemishev [1969], Bjornberg [1981]), pero solo cuando las características de la misma son

claramente diferentes se observa una población bien diferenciada como ocurre con la zona Antártica, en la que los grandes y pequeños carnívoros son típicos y no se hallan en otras zonas oceánicas.

Según la profundidad donde se encuentran los copépodos serán epipelágicos, si están en el estrato superficial (entre 0-200), especies interzonales (intermedia entre 200-500 m) y de profundidad (entre 500 y 6000 m) (Vinogradov, 1968). Para zonas no oceánicas, como puede ser el Mediterráneo, se propone otro modelo caracterizado por la ausencia de especies profundas y por especies intermedias adaptadas a vivir de forma anómala a grandes profundidades. Scotto di Carlo *et al.* (1984) observaron algo similar en el Tirreno con la diferencia de que las zonas superficiales estaban habitadas tanto por especies oceánicas como costeras en la zona de Alborán (Vives *et al.*, 1975; 1978a y b). La zona intermedia es algo más profunda y las especies que se observan tampoco experimentan fuertes migraciones verticales como en el océano. La zona profunda en cambio no presenta una población propia sino que está habitada por especies intermedias que viven en las grandes profundidades. El estrecho de Gibraltar puede explicar que especies profundas que se hallan en la parte atlántica prácticamente no aparezcan en el Mediterráneo (Vives *et al.*, 1975; Vives, 1982).

También se puede encontrar una cierta distribución horizontal en función de las zonas más o menos próximas a la costa, encontrando una comunidad de especies características de la zona nerítica y otra de la zona más oceánicas, aunque en función de las áreas esto sea en la mayoría de los casos difícil de distinguir (Vives *et al.*, 1966, 1970).

Copépodos bentónicos: Presentan su hábitat en el mismo fondo marino, bien sobre el sedimento o en los primeros milímetros del mismo. Cambiando según el tipo de sedimento y profundidad. Su mayor abundancia se halla en las áreas menos profundas, disminuyendo a medida que ésta aumenta. Entre los copépodos bentónicos prácticamente no hay calanoides, abundando los harpacticoides y algunos ciclopoideos. Forman todos ellos del llamado plancton demersal, que emerge durante la noche y realiza pequeñas migraciones verticales en la columna de agua. En estos desplazamientos no sobrepasan el metro de altura desde el fondo, ocurriendo especialmente durante la luna llena, ya que una noche normal solo emergen de 30 a 40 cm.

• ALIMENTACIÓN

Como ya se ha comentado, los copépodos desempeñan un papel ecológico importante debido a su función básica, que es la de servir de intermediarios entre los productores primarios y los organismos superiores que se alimentan de ellos. Por lo que gracias a estos organismos se asegura la transformación de la materia orgánica vegetal planctónica en proteína animal en el medio acuático.

Aunque existen distintos tipos de alimentación (herbívora, omnívora, detritívora, carnívora, etc.) la mayor parte de ellos son herbívoros y filtradores, captando las partículas del medio y modificando sus apéndices bucales en función del alimento.

Una de las premisas más importantes para poder obtener el alimento es que el animal se mueva, pues sin capacidad de movimiento no tardaría mucho en agotar la provisión de las pequeñas algas y partículas orgánicas del agua circundante. Este movimiento se consigue por el batido de las patas torácicas ayudadas por los apéndices bucales, anténulas y antenas. Son especialmente las segundas antenas las principales responsables de diversos movimientos, ya sean continuos o a saltos, en función de que los tamaños de los exopoditos o endopoditos sean iguales o no.

Existen dos tipos fundamentales de alimentación: por filtración o por captación de partículas. En el primer caso ocurre gracias a la adaptación de diversos artejos bucales que permiten al animal filtrar las partículas que el agua lleva en suspensión y en el segundo a la captación de dichas partículas, ya sean algas o depredando pequeños organismos. Estos dos tipos de alimentación obedecen a los tipos de movimiento antes mencionados, de manera que los filtradores muestran un movimiento continuo y los depredadores se desplazan a saltos.

El tamaño de las partículas que retienen los filtradores depende de la separación de las pequeñas sétulas en las sedas plumosas de las maxilas. Se observa que ciertas especies herbívoras las tienen muy juntas, variando su distancia en función de las especies (Heinrich, 1963). En los carnívoros en cambio las sétulas están transformadas en ganchos que agarran las presas, aunque algunas sedas sean normales, como ocurre con *C. typicus* o *A. clausii*, entre otras especies, dando lugar a una alimentación mixta de los omnívoros.

Respecto a la captura de partículas existen dos teorías, si el organismo presenta algún mecanismo de detección de partículas (sedas en las anténulas) sería un alimentación por **choque o encuentro**, teoría de los "encounter feeding" (Cushing, 1955). En caso de que el copépodo detecte la partícula a cierta distancia, la persigue intentando **capturarla**, constituyendo la teoría del "active hunting" (Becklemishev, 1962) y sería la de los carnívoros. Hay muchos autores que consideran que en un mismo animal se darían varios tipos de alimentación en función de las circunstancias o del alimento del medio. Anraku & Omori (1963) estudiaron la alimentación en diferentes especies analizando la morfología de los apéndices bucales, llegando a la conclusión de que *Calanus* es un buen filtrador y *Tortanus* un depredador puro, mientras que *Acartia* presenta un alimentación omnívora (Mullin, 1963).

Conocer la cantidad de alimento que constituye la alimentación de un copépodo es un tema de gran interés, lo que en un principio se llamó **tasa de filtración** y que hoy día se denomina **tasa de alimentación**, que sería la cantidad de materia orgánica consumida por el animal, expresándose en forma de peso seco, carbono orgánico, nitrógeno, proteína o incluso en tanto por ciento. Parte del alimento ingerido se pierde con las heces por lo que hoy día se usa más el término de tasa de asimilación o el alimento ingerido que pasa realmente a formar parte del cuerpo del animal. Si además se quiere saber la composición

de la dieta se recurre al análisis del **contenido estomacal**, lo que resulta más complicado cuando el animal no presenta esqueleto, en cuyo caso es imposible de identificar.

Respecto a los **carnívoros** lo más importante es el tamaño de la presa, encontrándose una notable variedad en la dieta alimentaria.

En general el plancton mismo es el alimento básico, ya sea fitoplancton o zooplancton, según se trate de herbívoros o carnívoros o ambos a la vez, aunque otras podrían consistir en bacterias en agregados, detritus, etc.

Mientras la materia orgánica disuelta no parece ser una importante fuente de alimento sí lo es la materia orgánica particulada, siendo mayor en la plataforma costera que en la zona oceánica y en superficie más que en profundidad y variando en función del ciclo estacional.

Existen varios factores que influyen en la dieta alimentaria en el medio marino: factores biológicos o físicos-químicos.

Entre los **factores biológicos** nos encontramos con variaciones en el tipo de alimento, fenómenos de toxicidad o de inhibición o incluso de interferencia. Las diferentes características del alga, como la edad, el tamaño y la forma de las partículas en general, pueden determinar fenómenos de selección, así como la riqueza del fitoplancton, de manera que cuando ocurre el "bloom" pueden ingerir más alimento y o bien no digerirlo o incluso almacenarlo como reserva lipídica como es el caso de *Calanus helgolandicus*. El copépodo puede cambiar de alimento según el estado de desarrollo, el sexo o el estado de madurez (Marshall & Orr, 1955b). A pesar de todo lo expuesto, existe una variación muy grande en la cuantificación de las cantidades ingeridas, sin que sea posible explicar la variabilidad de la tasa de alimentación.

Entre los **factores físico-químicos** que pueden modificar la alimentación de los copépodos está la temperatura (aumentando la tasa de alimentación con su incremento), la luz (intensidad óptima a la que el animal ingiere mayor cantidad de alimento), así como la estación del año (más cantidad de carnívoros en invierno que herbívoros, al haber menos fitoplancton).

Además por los ensayos en laboratorio o cultivos se ha observado que el volumen del recipiente o el número de organismos introducidos, o la manipulación de ejemplares pueden afectar también al resultado de las tasas metabólicas (Sazhina, 1968).

1.6. Distribución

Haciendo referencia a la distribución general de los calanoides en el medio marino, podemos decir que se encuentran en todos los mares y océanos, así como en lagunas y charcas del litoral y desde la superficie hasta el fondo oceánico. Y si nos referimos a la **fauna ibérica** y de la **macaronesia** deberían incluirse aquellas especies que habitan las aguas atlánticas y mediterráneas situadas frente a nuestras costas. Pero si tenemos en cuenta la condición planctónica de los organismos a detallar en este monográfico y estudiamos la procedencia de las masas de agua que las corrientes marinas arrastran frente a la costa caeremos en la cuenta de que las especies que viven frente a España y Portugal, así como en el Mediterráneo oriental pueden hallarse en el Mediterráneo occidental (transportadas por las masas de agua de origen oriental) o en las aguas del archipiélago canario. Este área atlántica del oeste de la Península Ibérica abarca desde el oeste del canal de la Mancha hasta el sur de Mauritania por donde fluyen las aguas derivadas de la Corriente del Golfo y las del anticiclón del Atlántico norte. La Corriente del Golfo se bifurca a la altura de Finisterre, invadiendo su rama septentrional el Golfo de Vizcaya y la meridional, por las costas gallegas. Esta última unida a la rama nororiental del anticiclón antes mencionado, con dirección sur a lo largo de las costas portuguesas y a la altura del Cabo San Vicente hacia el suroeste forma la corriente de Canarias, cuyos representantes más importantes también quedan incluidos en estas aguas (Corral, 1970; Fernández de Puelles, 1986).

La distribución de las especies tanto en sentido **vertical** como **horizontal** puede variar notablemente de unas zonas a otras. Sin embargo podemos observar que las especies de copépodos de zonas portuarias o zonas más o menos confinadas son similares en todas las localidades a nivel mundial, al ser especies muy resistentes que se adaptan a fuertes gradientes físicos y por tanto cosmopolitas. Al comparar las especies más neríticas o oceánicas vemos que no ocurre lo mismo dentro de las especies comunes de amplia difusión mundial (sobre todo en sentido longitudinal) siendo el listado de especies muy diferente dependiendo de los océanos.

La distribución de las especies está muy ligada a las masas de agua, de forma que según las características de esa masa de agua será la población que la habitan (Banse, 1964), dando lugar al concepto de **indicadores hidrográficos**. Así Beklemishev (1969) analizó una extensa bibliografía sobre la distribución mundial de las especies de copépodos en un intento por obtener su distribución zoogeográfica. Sin embargo al analizar las migraciones verticales este concepto ha perdido fiabilidad, al considerar la mezcla de poblaciones en una misma masa de agua. Aceptando mejor la existencia de una determinada población en **provincias oceánicas** para el Atlántico (Beklemishev, 1969) o comunidades tropicales de carácter herbívoro o carnívoro (Bjornberg, 1981). Observando una gran similitud con lo que encontramos en el Mediterráneo occidental (Vives, 1978). En cambio cuando las provincias son claramente diferentes sí se puede hablar de una población propia bien determinada. Dando como válidas las conclusiones de Fleminger & Hulseman (1973) al estudiar la **distribución global** de los copépodos ecuatoriales al comparar las listas de especies de los grandes océanos. Se establecieron así **dos importantes leyes biogeográficas**: las especies de aguas cálidas que se reproducen regularmente hasta las latitudes medias tienden a ser circunglobales en su distribución y las especies de aguas cálidas que se reproducen regularmente solo en latitudes bajas son propias de ciertas provincias y tendrán una o más especies vicariantes en los otros océanos.



Lámina I: 1. Copépodo *Diaptomus castaneti* Lago Sanabria, España. © Proyecto Agua, en Flickr <https://www.flickr.com/> con licencia Creative Commons 2.0. 2. Copépodos calanoides vivos en la zona Balear (tomada por M.L. Fernández de Puelles).

La **distribución vertical** que presentan está ligada a la profundidad: superficial (entre 0-200) poblada por especies epipelágicas. Intermedia (200-500 m), por especies interzonales y profundas (500 y 6000 m), donde se incluyen las especies de profundidad. Para zonas no oceánicas, por ejemplo el Mediterráneo esta distribución varía por la ausencia de especies profundas y por especies intermedias adaptadas a vivir de forma anómala a grandes profundidades. Pudiéndose definir como especies claramente epipláncticas, aquellas que viven en los primeros 50 m, subsuperficiales las que viven entre 50 y 200, mesope-lágicas entre 200 y 500, batipelágicas por debajo de las 500 m y batiales más allá de los 1200 m.

Respecto a la **distribución horizontal**, vendría definida por su distancia a la costa ya que también encontraríamos una composición diferente. Zona costera, nerítica y oceánica. Así en las zonas neríticas encontramos más cantidad de copépodos planctónicos, con una cierta zonación aunque dependiendo de las áreas y de las corrientes esto sea también difícil de definir. Esta distribución puede variar geográficamente, en especial por la latitud, que no es simétrica al norte y sur del ecuador, pudiendo encontrar especies cosmopolitas que son más típicas de aguas profundas mientras que las epipelágicas estarían más influenciadas por el clima y la hidrografía. El concepto de la bipolaridad que muestran ciertos copépodos en su distribución latitudinal es importante ya que especies que en zonas tropicales se hallan a cientos de metros de profundidad, en latitudes más altas pueden encontrarse en superficie, lo que indica que la temperatura juega un papel primordial en la distribución de las especies.

Por otro lado, los copépodos nunca presentan una distribución regular en el medio, ni tampoco al azar, no estando uniformemente distribuidos sino que parecen en enjambres o "manchas" de diferente extensión y formas (Ueda *et al.*, 1983), donde se pueden entremezclar diferentes especies (Cushing, 1962). Lo que podría ser debido a la propia descendencia a partir de pocos progenitores o a un tipo de protección frente a los depredadores.

Mención especial son los copépodos bentónicos o de las cuevas submarinas ya que muestran una distribución especial en función del mismo fondo oceánico o del sedimento o incluso de la profundidad.

1.7. Interés científico y aplicado de los copépodos

Anteriormente hemos señalado que el interés de los copépodos radica en su función básica como intermediarios entre los productores primarios y los organismos superiores. Dado que un gran porcentaje es de herbívoros, son generalmente organismos capaces de transformar la materia vegetal en proteína animal de todos los mares y océanos, no solo del fitoplancton sino del detritus enriquecido con bacterias. Sus pequeños estadios larvarios, nauplius y copepoditos son la base y alimento imprescindible para las larvas de peces (Bernal *et al.*, 2012). Sin embargo, su interés económico directo es mínimo o prácticamente nulo, aunque su valor indirecto sea enorme. Además de ser los consumidores primarios de la cadena trófica también contribuyen a la limpieza de los mares, siendo muy importantes en situaciones de "mareas negras", al figurar como uno de los principales consumidores del petróleo o de hidrocarburos, ingeridos en forma de diminutas heces que se depositan rápidamente en el fondo marino (Conover, 1971).

Algunos se alimentan de larvas de mosquito y es sobre todo en zonas ecuatoriales y subtropicales donde pueden actuar como mecanismos de control en enfermedades como la malaria.

Ha sido usado como alimento por el hombre aunque todavía en pequeñas cantidades. Así en el sudeste asiático se pescan más de 5000 tm para preparar el "kapi", especie de conserva que se usa a lo largo del año aunque su explotación es aún de escaso rendimiento económico (Hardy, 1941).

En un aspecto secundario, ya dentro del campo científico, los Copépodos constituyen verdaderos indicadores ecológicos de zonas eutróficas, como por ejemplo diferentes *Acartias* o *Paracartias* que se encuentran en aguas interiores donde hay poco oxígeno y altos valores de nutrientes. Asimismo, también se han usado extensamente como indicadores hidrográficos o de afloramiento, como ocurre con *Calanus carinatus* -al encontrarse en superficie en zonas del noroeste africano cuando su hábitat normal es de estratos subsuperficiales- o *Calanus helgolandicus* que en aguas de Mauritania indicaría la presencia de aguas mediterráneas.

1.8. Principales caracteres diagnósticos

1.8.1. Para la clasificación de superfamilias

El orden Calanoidea (Sars, 1900) presenta gran cantidad de caracteres taxonómicos y ecológicos de las especies que lo forman así que por razones de una mejor comprensión, y aun teniendo en cuenta que la categoría de Superfamilia no satisface a todos los investigadores, seguiremos este agrupamiento del orden de los calanoides, ya que sintetiza y reúne a grupos de familias que presentan exigencias ecológicas muy afines con morfología externa y características comunes, aunque haya excepciones y especies que no lo cumplen (Boxshall, 2001, 2014; Boxshall & Halsey, 2004; Vives & Shmeleva, 2007). Así nos encontramos con nueve Superfamilias de Calanoides que habitan las aguas ibéricas y de la macaronesia:

- **Arietelloidea** Sars, 1902: Formas típicas de aguas profundas y de caracteres muy primitivos (anténula de 25 artejos). El macho además presenta la anténula izquierda geniculada y los artejos del exopodito de la antena, del primero al séptimo, separados; endopodito de la maxila alargado y pata quinta asimétrica mientras que en la hembra es típicamente birrámea y natatoria. Incluye las familias: Arietellidae, Augaptilidae, Discoidea, Heterorhabdidae, Lucicutiidae, Metridinidae y Nullosetigeridae.

- **Bathypontioidea** Brodsky, 1950: También incluye formas de aguas profundas, con apéndices bucales muy modificados. Los machos presentan la anténula derecha geniculada y el quinto par de patas con la rama derecha más ancha que la izquierda. La pata quinta de las hembras puede ser birrámea o unirrámea. Solo comprende una familia Bathypontiidae.

- **Diaptomoidea** Baird, 1850: La anténula derecha de los machos es geniculada y quinto par de patas muy asimétrico; la pata quinta de las hembras generalmente es birrámea, aunque a veces es unirrámea. Muestran una amplia distribución en medios neríticos e incluyen 11 familias, de las cuales sólo seis habitan las aguas marinas ibéricas: *Acartiidae*, *Candaciidae*, *Centropagidae*, *Parapontellidae* y *Temo-ridae*.

• **Clausocalanoidea** Giesbrecht, 1893: Los machos tienen la anténula no geniculada y la pata quinta de las hembras está ausente o unirrámea. Incluye las familias Aetideidae, Clausocalanidae, Diaixidae, Euchaetidae, Mesaiokeratidae, Phaennidae, Pseudocyclopiidae, Scolecitrichidae, Spinocalanidae¹, Step-hidae y Tharybidae.

• **Eucalanoidea** Giesbrecht, 1893: Los machos tienen la anténula no geniculada, endopoditos de las patas primera y segunda con dos y tres artejos, respectivamente, y rama caudal unida al segmento anal; la pata quinta de la hembra es birrámea, sin endopodito, o está ausente. Incluye dos familias Eucalanidae y Rhincalanidae.

• **Calanoidea** Dana, 1846: Los machos presentan la anténula derecha geniculada y rama izquierda de la pata quinta más ancha que la derecha; en las hembras la pata quinta es natatoria y típicamente birrámea. Incluye las familias Calanidae, Megacalanidae y Paracalanidae².

• **Pseudocyclopoidea** Giesbrecht, 1893: Los machos presentan la anténula derecha geniculada y las hembras la pata quinta birrámea. Incluye la familia Pseudocyclopiidae³.

• **Epacteriscoidea** Fosshagen, 1973: Los machos presentan la anténula derecha geniculada y las hembras la pata quinta birrámea y el tercer artejo de dicha pata provisto, como máximo, de tres espinas externas. El macho solo con dos artejos en el exopodito. Comprende la familia Epacteriscidae.

• **Ryocalanoidea** Andronov, 1974: Machos con la anténula derecha geniculada y hembras sin pata quinta. Está muy poco representada en nuestras aguas, con solo una familia Ryocalanidae.

¹ Hemos preferido mantener la Familia Spinocalanidae dentro de la superfamilia Clausocalanoidea según Vives & Shmeleva (2007) a pesar de que recientemente otros autores lo consideran como superfamilia aparte (Razouls et al., 2005-2014) al ir colonizando aguas profundas y cuevas submarinas con algunas diferencias morfológicas, como la presencia de 4-5 sedas en los exopoditos de las patas 1 y 2.

² La Familia Mecynoceridae (Andronov, 1973), ha dejado de existir como tal ya que actualmente se ha incluido el género *Mecynocera* en la Familia Paracalanidae (Giesbrecht, 1893) según la última revisión de Bradford-Grieve (2008).

³ La Familia Ridgewayiidae (Wilson, 1958), ha dejado de existir como tal incluyéndose sus dos géneros en la familia Pseudocyclopiidae (Giesbrecht, 1893) de acuerdo con la revisión de Boxshall (2014). Esta superfamilia es de difícil ubicación quedando redefinida al no comprender la familia Platicopidae (con caracteres de Harpacticoides).

1.8.2. Para la separación en familias (Claves)

Se presenta a continuación la clave de las familias de los Calanoidea según Vives & Shmeleva (2007), aunque actualizada para las familias Pseudocyclopiidae y Paracalanidae según Boxshall (2014) y Bradford-Grieve (2008). En las Figuras 12, 13 y 14 figuran los diferentes caracteres de las familias.

1. Cabeza (Fig. 12A) y cuerpo, en vista lateral, con 5 pares de patas casi iguales: el 1º y el 5º pueden ser más pequeños que los demás (fig. 12B). Prosoma con 6 segmentos libres o incompletamente separados (Fig. 12C, 12D); maxilípedos de las hembras (sedas incluidas) unas dos veces mayores que las maxilas **2**
 - Prosoma con 4 o 5 segmentos libres (Fig. 12E) **9**
2. Maxilas con sedas plumosas cortas (solo alcanzan la boca del animal) (fig. 9F). 3º artejo del exopodito de las patas 1ª a 4ª con dos espinas laterales externas (fig. 9G). Machos con dos anténulas iguales no geniculadas (Fig. 12H) y que sobrepasan la longitud total del cuerpo. Pata 5ª normal. Talla inferior a 8mm **Calanidae**
 - Sin estos caracteres reunidos **3**
3. 3º artejo del exopodito de la 2ª pata con dos espinas externas; el de la pata 3º y 4º con 3. Machos con una anténula geniculada. Pata 5ª de las hembras con dos ramas a cada lado pero con el exopodito geniculado: el 3º artejo empieza en la mitad del 2º (Fig. 12I) Pata 5º de los machos complicada. Talla pequeña, comprendida entre 0,4 y 1,1mm **Pseudocyclopiidae**
 - Sin estos caracteres reunidos **4**
4. 3º artejo del exopodito de la pata 2º a 4 con dos espinas externas. Machos con la anténula derecha geniculada y la pata 5º asimétrica. Pata 5º de las hembras con aspecto normal (Fig. 12 LL) **Epacteriscidae**
 - Sin estos caracteres reunidos **5**
5. 3º artejo del exopodito de la 2ª pata con dos espinas externas y el de la pata 3ª y 4ª con tres. 1º basipodito de la pata 5ª no dentado ni plumoso en su borde interno (Fig. 12J). Machos con anténulas iguales, no geniculadas. Talla superior a 9 mm **Megacalanidae**
 - Sin estos caracteres reunidos **6**
6. Machos con la anténula derecha geniculada mediante un mecanismo muy complicado (Fig. 12Ñ). Pata 5º ausente en las hembras y muy asimétrica en los machos (Fig. 12Ñ). Maxilípedos mayores que las maxilas **Ryocalanidae**
 - Hembras con maxilípedos más cortos que las maxilas **7**
7. Anténulas que alcanzan la furca. Maxilas con sedas filiformes o espinosas que sobrepasan la boca del animal (Fig. 12 A). 3º artejo del exopodito de las patas 2ª a 4ª con tres espinas externas (Fig. 12K). Machos con una anténula geniculada y pata 5ª con una pinza en una de sus ramas **Centropagidae**
 - Sin estas características reunidas **8**

8. Con las características de *Centropagidae* pero con la pata 5ª sin pinza en ninguna rama (Fig. 12L) **Bathypontiidae**
- Anténulas cortas que no alcanzan el borde posterior de la cabeza (15 artejos). Talla pequeña (inferior a 1,2mm) Pata 5ª de las hembras con 2 ramas a cada lado (fig. 12M). Pata 5ª de los machos muy irregular (Fig. 12N)..... **Pseudocyclopiidae**
9. 3^{er} artejo del exopodito de las patas 2ª a 4ª con 3 espinas laterales externas (Fig. 12K) **11**
- 3^{er} artejo del exopodito de las patas 2ª a 4ª con 2 espinas laterales externas (Fig. 12Q)..... **10**
10. Ramas caudales estrechas y de longitud igual a la de los 3 últimos segmentos abdominales juntos. La pata 5ª de las hembras se diferencia de las patas restantes por el 2º artejo del exopodito, provisto de una gran espina interna (Fig. 12R). Rama derecha de la pata 5ª de los machos con 2 artejos en el exopodito y el 1-3 en el endopodito (fig. 12 Q). Anténula geniculada a un lado..... **Lucicutiidae**
- Ramas caudales cortas, casi iguales al segmento anal. Los cinco pares de patas en las hembras son muy parecidos (Fig. 12 B); 2º artejo del exopodito de la pata 5ª con una seda interna fina (fig.12 R). Pata 5ª con 3 artejos en los exopoditos y endopoditos de las 2 ramas, aunque sean diferentes entre sí (Fig.12S) Anténula no geniculada en los machos (N. *minor*) **Calanidae**
11. Ramas caudales asimétricas, una de ellas con una seda mucho mayor que las demás. Pata 5ª de las hembras con el 2º artejo del exopodito provisto de una gran espina interna (Fig.12T). Pata 5ª de los machos con el último artejo del exopodito muy grande y terminado en punta (Fig.12U)..... **Heterorhabdidae**
- Sin estos caracteres reunidos **12**
12. Ramas caudales algo asimétricas, con 5 sedas. Pata 5ª de las hembras con el artejo terminal provisto de una larga espina interna subterminal (fig. 12Ñ). Pata 5ª de los machos muy asimétrica: rama derecha diminuta y rama izquierda muy alargada, formada por 3 artejos, el 2º generalmente con espinas externas (Fig.12LL) **Mesaiokeratidae**
- Sin estos caracteres reunidos **13**
13. Ramas caudales simétricas, con sedas semejantes. Maxilípodo con sedas terminales por lo general en un botón o escudo (fig. 9V). 2º artejo del exopodito de la pata 5ª con una espina interna. Pata 5ª de los machos con los artejos distales del exopodito casi redondeados (Fig. 12 X)..... **Augaptilidae**
- Sin estos caracteres reunidos **14**
14. Ramas caudales simétricas y con 5 sedas; en la rama izquierda una de las 2 sedas terminales es más alargada. Pata 5ª de las hembras unirrámea y simétrica; birrámea a la izquierda y unirrámea a la derecha en los machos (Fig. 12 Y) **Rhincalanidae**
- Sin estos caracteres reunidos **15**
15. Ramas caudales simétricas con 4 sedas. Maxilípedos con sedas terminales sin botón. Pata 3ª con seda interna más larga que el endopodito. Pata 5ª de las hembras unirrámeas y reducida, con 2 basipoditos y un exopodito con un artejo (Fig. 12Z). Pata 5ª de los machos asimétrica **Pseudocyclopiidae**
- Sin estos caracteres reunidos **16**
16. Talla inferior a 1,5 mm. Prosoma con 6 segmentos. Anténula de 2 veces la longitud del prosoma en las hembras y que sobrepasa en algo la furca en los machos (Fig. 13 D *Mecynocera*) .. **Paracalanidae**
- Talla superior a 1,2 mm..... **17**
17. Hembras sin pata 5ª. 3^{er} artejo del exopodito de las patas 2ª a 4ª con 3 espinas externas (Fig. 13 E). Pata 5ª de los machos de dos formas diferentes (Fig. 13F y 13G) **Eucalanidae**
- Sin estos caracteres reunidos **18**
18. Maxilípodo con sedas finas y plumosas y con cerdas en peine o en guadaña (fig. 13I). Anténulas y antenas con sedas finas, sin ganchos y frecuentemente con estetes (fig. 13J). Pata 5ª de los machos bien desarrollada, asimétrica y con espinas y protuberancias puntiagudas (Fig. 13K)..... **19**
- Sin estos caracteres reunidos **21**
19. Prosoma corto, en forma de escudo (fig. 13L). Ramas caudales alargadas, de longitud igual al resto del urosoma. Machos con una anténula geniculada **Temoridae**
- Longitud del prosoma mayor a su anchura. Rostro con 1 o 2 puntas. En los machos la pata 5ª es más larga que el urosoma. Ramas caudales cortas. Hembras con protuberancias genitales muy salientes (Fig. 13M y 13 N) **20**
20. Rostro formado por una punta prolongada hacia delante con una prominencia aguda encima (Fig. 13H y 13M). Machos sin lentes oculares, con maxilípedos grande provisto de sedas muy desarrolladas y con anténulas grandes y no geniculadas. Ausencia de pata 5ª en las hembras **Euchaetidae**
- Rostro redondeado, visto dorsalmente, y terminado en 2 puntas- Maxilípedos grandes con sedas plumosas y finas. Pata 5ª presente en las hembras, corta y birrámea, y con pinza modificada en los machos (Fig. 13O y 13P); endopodito reducido (*Temoropia*)..... **Temoridae**
21. Prosoma de 2 a 3 veces mayor que el urosoma. Anchura máxima en la región media del cuerpo anterior (excepto *Stephos* y *Tharybis*) ubicada en la parte posterior del prosoma..... **22**
- Prosoma 3 veces mayor que el urosoma. Anchura máxima en la parte posterior del prosoma..... **32**
22. Último artejo del exopodito de la pata 4ª en forma rectangular (Fig. 13Q y 13R) con una fila de púas parecida a un peine; 2 espinas laterales **Paracalanidae**
- Último artejo del exopodito de la pata 4ª normal, no rectangular **23**
23. Último artejo del exopodito de las patas 2ª a 4ª con espínulas en vez de sedas (Fig. 13S) **26**
- Último artejo del exopodito de las patas 2ª a 4ª sin espínulas **24**

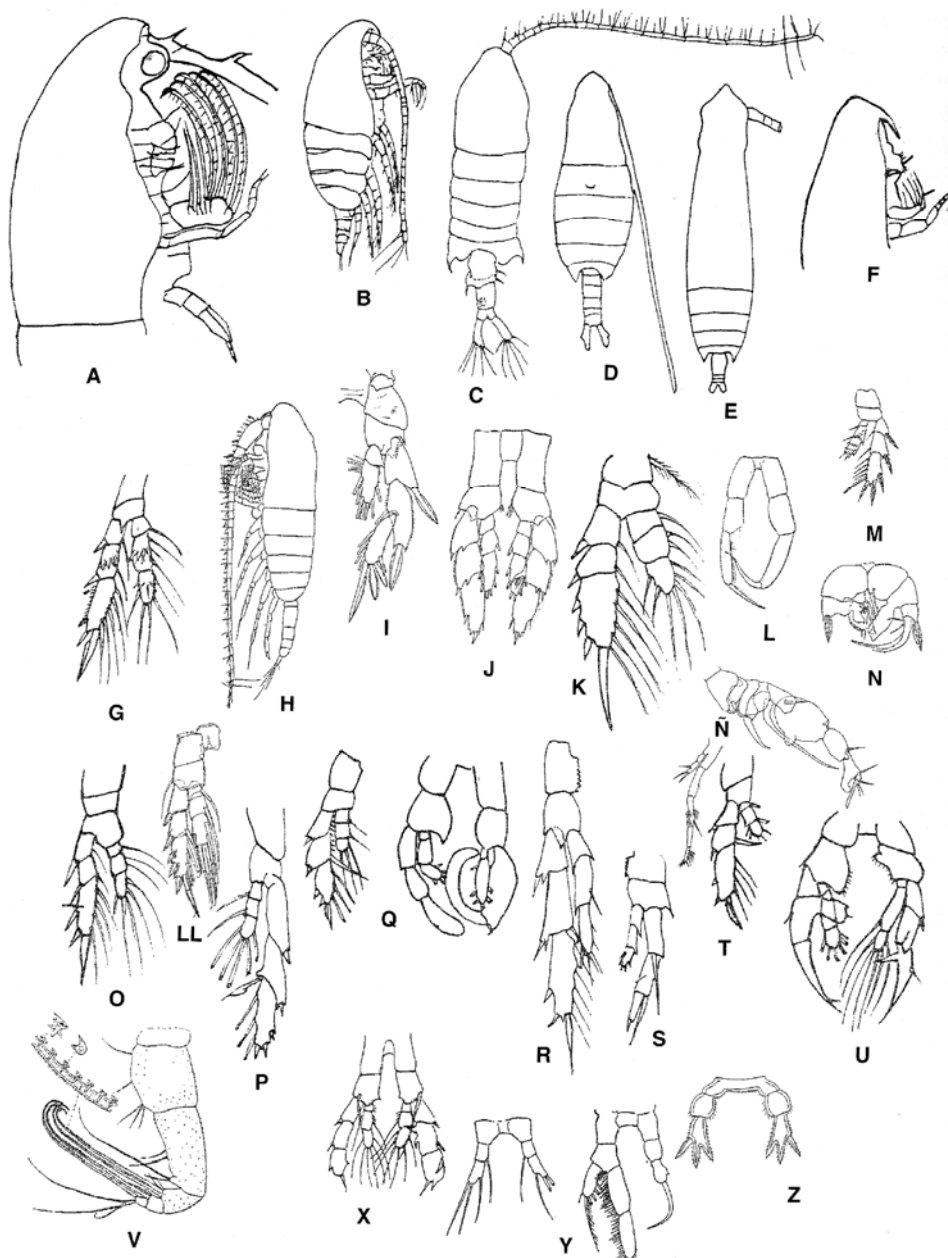


Figura 12. Principales caracteres taxonómicos de las diferentes familias de Copépodos Calanoides 1 (modificada de de Vives & Shmeleva, 2007; Autores: Francisco Vives e Iñaki Díez Cortaberría / Vol. 29 Serie Fauna Ibérica (MNCN-CSIC).

24. Rostro ausente o muy pequeño 25
 - Rostro presente con dos filamentos delgados (fig. 13T). Maxilípido con órganos sensoriales. Pata 5ª de las hembras con 2 artejos; 2º artejo terminado en dos puntas y un diente externo (Fig. 13U). Pata 5ª de los machos muy grande e irregular (Fig. 13V) Talla superior a 1 mm..... **Tharybidae**
25. Maxilípido sin órganos sensoriales. Pata 5ª de las hembras con 2 artejos en cada rama, el 2º terminado en una punta alargada (Fig. 13X). Pata 5ª de los machos muy grande e irregular (Fig. 13Y). Talla superior a 0,8 mm **Stephidae**
 - Pata 5ª de las hembras con un solo artejo en forma de verruga. Pata 5ª de los machos normal, con una o dos ramas a cada lado (fig. 14A). Talla muy pequeña, generalmente inferior a 0,8 mm..... **Discoidae**
26. Exopoditos de las patas 2ª a 4ª terminados en espinas fuertemente aserradas, en peine (Fig. 14 B) 28
 - Exopoditos de las patas 2ª a 4ª terminados en una espina larga de borde aserrado 27
27. Maxilas con grandes sedas. Maxilípedos con sedas proximales grandes y sedosas y con espículas distales cortas (Fig. 14C). Ojos sin lentillas, pequeños. Espina terminal de los exopoditos de las patas 2ª a 4ª con el borde finalmente dentado **Acartiidae**

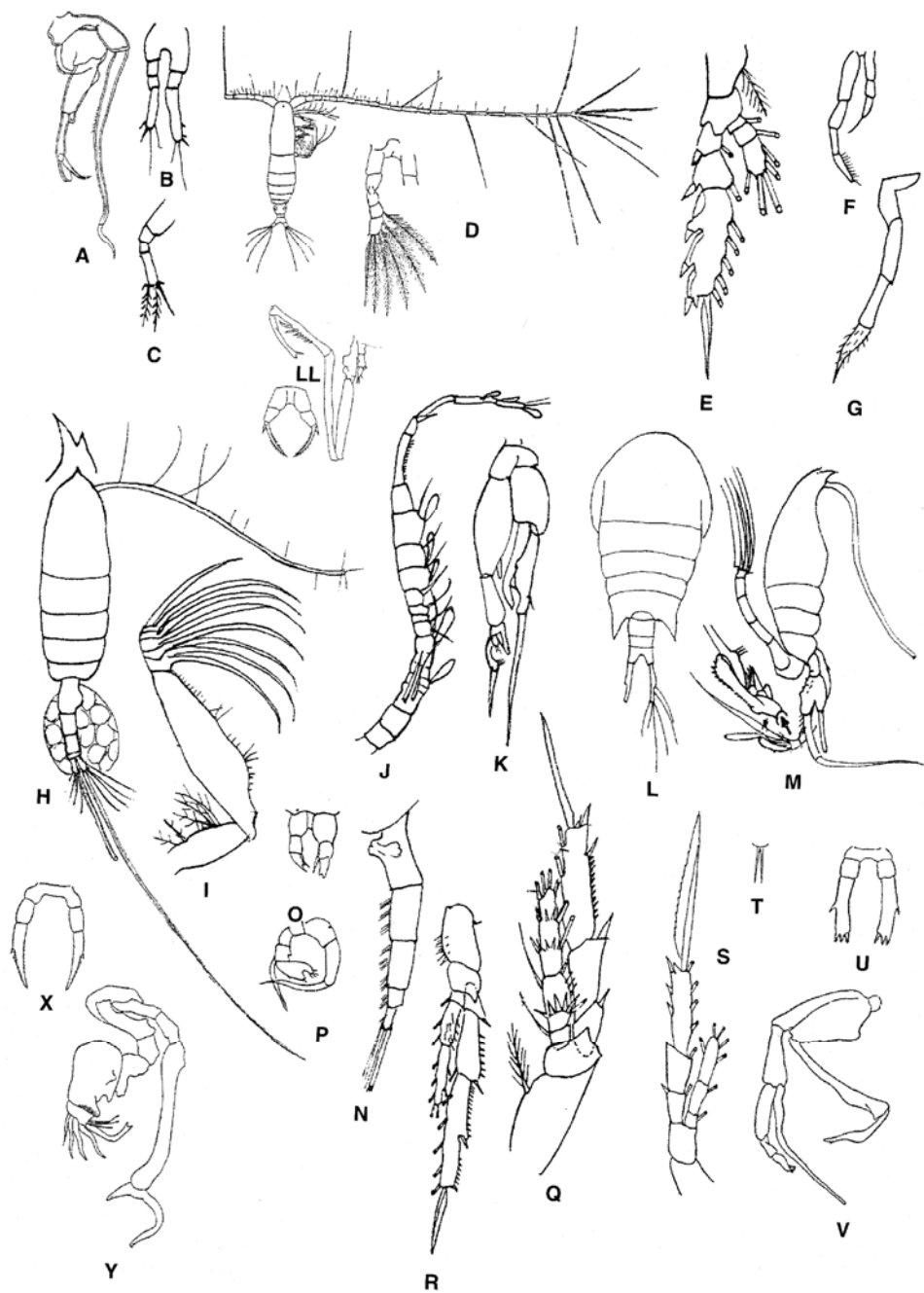


Figura 13. Principales caracteres taxonómicos de las diferentes familias de Copépodos Calanoides 2 (modificada de de Vives & Shmeleva, 2007; Autores: Francisco Vives e Iñaki Díez Cortaberría / Vol. 29 Serie Fauna Ibérica (MNCN-CSIC).

- Maxilas con sedas cortas, plumosas o en gancho. Maxilípodo con sedas plumosas o filiformes. Ojos no siempre visibles dorsalmente. Margen de la espina terminal de las patas 2ª a 4ª muy desarrollado en algunos géneros (Fig. 14S) y delicado y muy aserrado en otros. Pata 5ª de machos y hembras muy reducida..... **Clausocalanidae**
- 28. Último segmento del Prosoma terminado en 2 puntas posteriores o sin ellas, en este caso el basipodito de la pata 4ª tiene uno o muchos dientes. Prosoma 3 veces más largo que el urosoma. Frente, generalmente con cresta, y rostro muy quitinizado. Hembras sin pata 5ª. Pata 5ª de los machos con 2 ramas simples o muy complicadas (Fig. 14D y 14E) **Aetideidae**
- Prosoma prolongado a ambos lados del urosoma o sin dichas prolongaciones. Segmento final del prosoma con protuberancias. Urosoma corto. Frente quitinizada y generalmente con cresta. Hembras con pata 5ª de 1 o 3 artejos, o ausente; en los machos la pata 5ª es asimétrica, con tendencia a formar una espina en una de las patas. Maxila muy corta con sedas terminadas en ramillete (Fig. 14F y 14G) o filiformes. Artejos terminales en los maxilípedos con sedas comunes (Fig. 14H) o en forma de gancho **29**

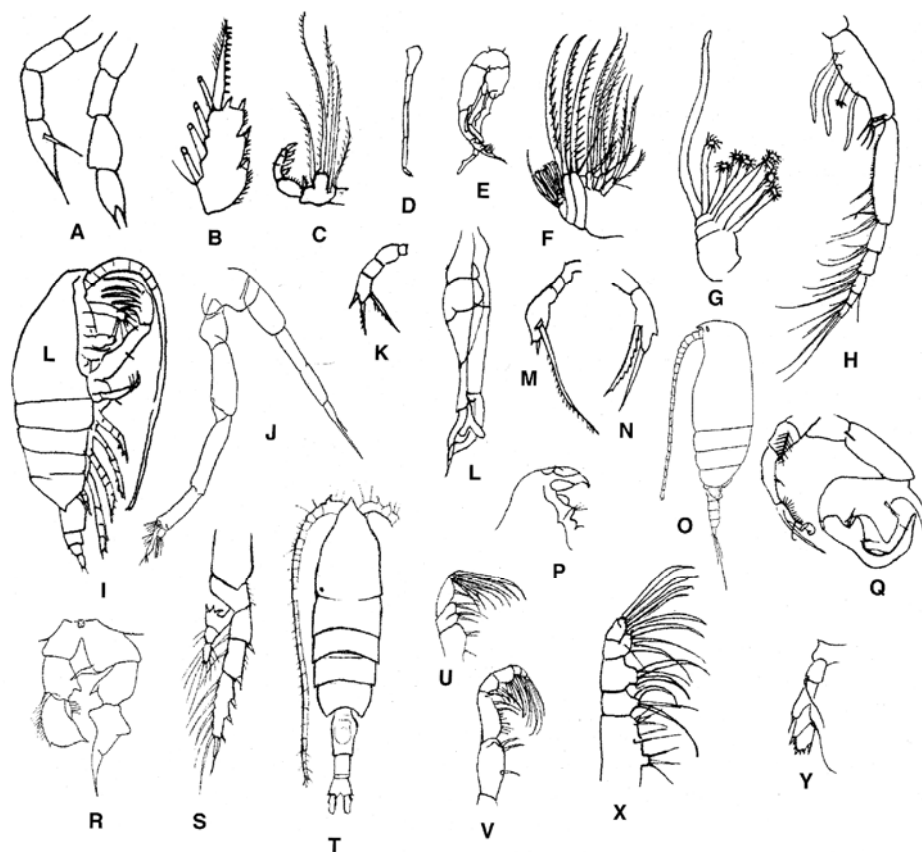


Figura 14. Principales caracteres taxonómicos de las diferentes familias de Copépodos Calanoides 3 (modificada de de Vives & Shmeleva, 2007; Autores: Francisco Vives e Iñaki Díez Cortaberría / Vol. 29 Serie Fauna Ibérica (MNCN-CSIC).

29. Maxilípodo con una seda en ramillete que sale del basipodito (fig. 14L). Cuerpo con 5 o 6 segmentos libres en el prosoma. Pata 5ª de los machos formada por ramas simples (fig. 14J)..... **Phaennidae**
 - Maxilípodo con una seda en ramillete en el basipodito (excepto en *Scottocalanus*). Cuerpo con 4-5 segmentos libres en el prosoma **30**
30. Cabeza y tórax unidos **31**
 - Cabeza y tórax parcialmente separados. Hembras sin rostro ni pata 5ª. Exopodito de la antena mayor que el endopodito..... **Spinocalanidae**
31. Exopodito de la antena menor que el endopodito. Pata 5ª de los machos unirrámea en un lado y birrámea en el otro, o con 2 ramas simétricas a ambos lados (fig. 14K y 14L). Pata 5ª de las hembras reducida (Fig. 14M y 14N) (ausente en *Scolecithrix*) **Scolecithridae**
 - Exopodito de la antena mayor que el endopodito. Anténula igual en machos y hembras. 5º segmento torácico prolongado en punta, formando una terminación especial (Fig. 14O)..... **Diaixidae**
32. Con lentes oculares dorsales y/o ventrales..... **33**
 - Sin lentes oculares..... **34**
33. Talla superior a 1 mm. 5º segmento torácico prolongado a ambos lados del urosoma. Ojo ventral muy desarrollado en la base del rostro (Fig. 14P) y dos lentes dorsales. Urosoma simétrico y pata 5ª del macho con pinza (Fig. 14Q)..... **Pontellidae**
 - Los mismo caracteres pero con ojos poco evidentes. Furca simétrica. Urosoma con 3 segmentos en las hembras y 5 en los machos. Pata 5ª unirrámea en los machos y sin pinza en su rama derecha (Fig. 14R)..... **Parapontellidae**
34. Cabeza más o menos cuadrada. Maxila muy grande y robusta, con grandes ganchos. Maxilípodo muy reducido (Fig. 14L)..... **Candaciidae**
 - Cabeza en punta o redondeada. A veces un botón oscuro en la parte lateral..... **35**
35. Maxila sólo algo menor que el maxilípodo **36**
 - Maxilípodo de 1 a 25 veces mayor que la maxila. 1º artejo del endopodito de la pata 2ª con una fuerte concavidad basal provista de grandes ganchos o espinas (Fig. 14S). En el género *Pleuromamma* hay un botón castaño oscuro a un lado del prosoma (Fig. 14T) **Metridinidae**
36. Cabeza en punta y con 2 filamentos rostrales. Maxila y maxilípodo con grandes pero cortas sedas, filamentosas, plumosas o con escamas o puntas (Fig. 14U y 14V). Sedas caudales grandes y plumosas. Tórax con protuberancias laterales en punta o romas..... **Arietellidae**

- Cabeza sin punta anterior. Labro protuberante. Maxilas mucho más gruesas que los maxilípedos, con grandes sedas en guadaña (fig. 14X). Pata 5ª de los machos con pinza dilatada a un lado y pata 5ª de las hembras con 4 artejos y 2 sedas grandes (Fig.14 Y) **Nullosetigeridae**

Por orden alfabético las familias de los Calanoida que se han encontrado en la fauna marina ibérica quedarían de la manera siguiente (Sars, 1903; modificado según Brusca & Brusca, 1990)

- Familia Acartiidae Sars G.O., 1903
- Familia Aetideidae Giesbrecht, 1892
- Familia Arietellidae Sars G.O., 1902
- Familia Augaptilidae Sars G.O., 1905
- Familia Bathypontiidae Brodsky, 1950
- Familia Calanidae Dana, 1849
- Familia Candaciidae Giesbrecht, 1893
- Familia Centropagidae Giesbrecht, 1893
- Familia Clausocalanidae Giesbrecht, 1893
- Familia Diaixidae Sars G.O., 1902
- Familia Discoidae Gordejeva, 1975
- Familia Epacteriscidae Fosshagen, 1973
- Familia Eucalanidae Giesbrecht, 1893
- Familia Euchaetidae Giesbrecht, 1893
- Familia Heterorhabdidae Sars G.O., 1902
- Familia Lucicutiidae Sars G.O., 1902
- Familia Megacalanidae Sewell, 1947
- Familia Mesaiokeratidae Matthews, 1961
- Familia Metridinidae Sars G.O., 1902
- Familia Nullosetigeridae Soh, Ohtsuka, Imabayashi & Suh, 1999
- Familia Paracalanidae Giesbrecht, 1893
- Familia Parapontellidae Giesbrecht, 1893
- Familia Phaennidae Sars G.O., 1902
- Familia Pontellidae Dana, 1853
- Familia Pseudocyclopidae Giesbrecht, 1893
- Familia Pseudocyclopiidae Sars G.O., 1902
- Familia Rhincalanidae Geletin, 1976
- Familia Ryocalanidae Andronov, 1974
- Familia Scolecitrichidae Giesbrecht, 1893
- Familia Spinocalanidae Vervoort, 1951
- Familia Stephidae Sars G.O., 1902
- Familia Temoridae Giesbrecht, 1893
- Familia Tharybidae Sars G.O., 1902

1.8.3. La pata 5ª como carácter taxonómico importante

Como se ha comentado anteriormente la presencia / ausencia y forma del 5º par de patas es un carácter taxonómico muy importante a la hora de diferenciar no solo a nivel de familia o género sino que también es útil y a veces imprescindible, para poder diferenciar las especies. Por lo que a continuación se presenta la pata 5ª más característica de los géneros de Calanoides más importantes en la zona (Figura 15).

2. Sistemática interna

La sistemática de Calanoidae ha seguido un proceso irregular a lo largo de los siglos XVIII, XIX y XX durante los cuales se han llevado a cabo multitud de descripciones. Trabajos clásicos de Gunnerus (1765), Dana (1946, 1847-49, 1953), Claus (1857), Brady (1883) o Giesbrecht (1893) sentaron las bases sistemáticas del grupo al llevar a cabo la descripción de las especies más comunes. Dentro de esta irregularidad se pueden observar periodos donde el esfuerzo y los avances de la investigación han sido más acentuados con la creación de nuevos centros o laboratorios costeros a finales del siglo XIX. O bien entre las dos guerras mundiales y después de la segunda guerra mundial hasta la década de los 80 cuando se realizaron diversas expediciones que dieron lugar al descubrimiento de nuevas especies.

La verdadera paternidad del orden se atribuye sin lugar a dudas a G.O. Sars quien entre 1900 y 1925 logró proponer una clasificación más natural, fundamentalmente basada en la división del cuerpo según sus zonas funcionales y segmentación (Huys & Boxshall, 1991) al diferenciar formas conocidas y fijarse en diferentes caracteres (límite entre el tórax y el urosoma, los tipos de anténulas, el quinto par de patas, morfología de artejos bucales, etc...).

Se han descrito 42 familias, 285 géneros y 2.266 especies (Boxshall & Halsey, 2004) de copépodos calanoides fundamentalmente pelágicos (el 75% son marinos y el 25 % restante de agua dulce), añadiéndose en los últimos años 5 familias y 426 especies, pertenecientes a todos los órdenes y con especial interés en aquellos procedentes de cuevas marinas e hiperbentónicos. A pesar del extenso número de especies que se van encontrando en los diferentes mares y océanos, los copépodos pelágicos marinos de vida libre no parecen ser más de 2.600 especies (identificados hasta la fecha con un 80,2% de calanoides), siendo los otros, formas simbióticas, parásitas o bentónicas (Razouls *et al.*, 2005-2014).

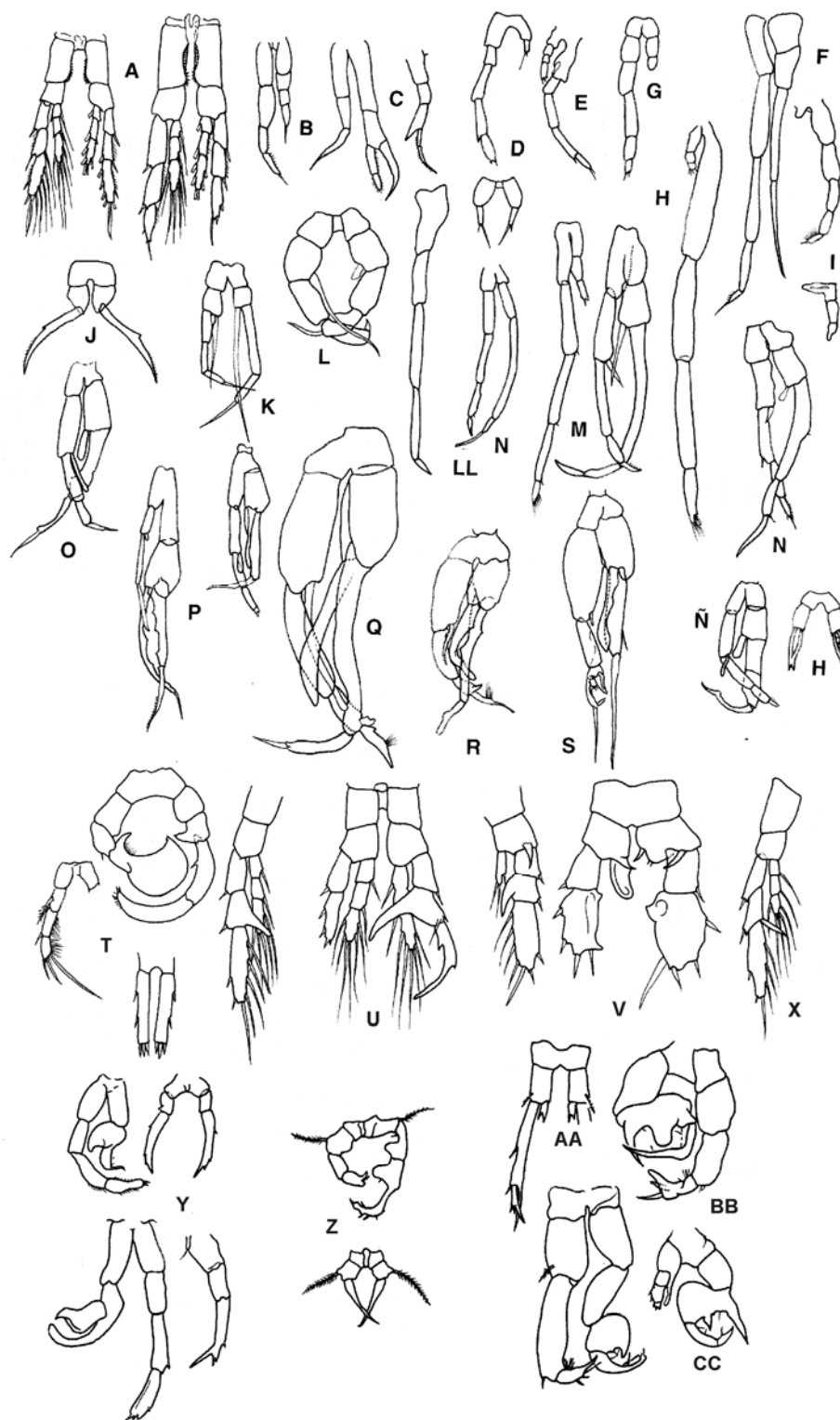


Figura 15. Pata 5ª de diferentes géneros de Calanoides, según diferentes autores (modificada de Vives & Shmeleva, 2007); autores Francisco Vives e Iñaki Díez Cortaberría / Vol. 29 Serie Fauna Ibérica (MNCN-CSIC).
A: *Calanus*; **B:** *Eucalanus*; **C:** *Rhincalanus*; **D:** *Paracalanus*; **E:** *Calocalanus*; **F:** *Pseudocalanus*; **G:** *Mimocalanus*; **H:** *Clausocalanus*; **I:** *Ctenocalanus*; **J:** *Drepanopus*; **K:** *Spinocalanus*; **L:** *Monacilla*; **LL:** *Aetideus*; **M:** *Bradleydus*; **N:** *Chiridius*; **N̄:** *Gaetanus*; **O:** *Gaetanus*; **P:** *Paraeuchaeta*; **Q:** *Chirundina*; **R:** *Undeuchaeta*; **S:** *Euchaeta*; **T:** *Pleuromamma*; **U:** *Centropages*; **V:** *Isias*; **X:** *Lucicutia*; **Y:** *Candacia*; **Z:** *Acartia*; **AA:** *Anomalocera*; **BB:** *Pontella*; **CC:** *Labidocera*.

La sistemática del grupo ha sufrido continuos cambios a lo largo del tiempo y lo cierto es que las pequeñas diferencias morfológicas que en ocasiones separan a las especies contribuyen a que muchos estudios incluyan errores en las determinaciones. La gran diversidad de especies y la variedad de formas por las que atraviesa una misma especie antes de alcanzar la fase adulta (seis nauplius, cuatro o cinco fases de copepodito y el copépodo adulto), dificulta mucho su taxonomía. Su identificación, sin embargo, no es muy complicada a primera vista, al menos en las formas de vida libre. La sistemática de las fases juveniles ya se inició a finales del siglo XVIII pero tuvo que transcurrir más de un siglo para que comenzaran las descripciones de los estadios más jóvenes. Las formas adultas sin embargo tienen sus trabajos más antiguos en la segunda mitad del siglo XIX (Claus, 1857; Boeck, 1864; Brady, 1872; Poppe, 1880 y Giesbrecht, 1893, con su gran obra "*Systematik und Faunistik der pelagischen copepoden des Golfes von Neapel, un der Aangrenzen den Meeres Abschnitte*"). A partir de esas fechas muchos autores han sido los que han trabajado en el esclarecimiento de la sistemática actual, así como en la biología de estos animales (Marshall & Orr, 1955b), existiendo una exhaustiva recopilación bibliográfica sobre los copépodos en Vervoort (1986a, 1986b, 1988) o en las paginas web, *World of copepods* del museo de Historia Natural de Washington (<http://nmnh.si.edu/izcopepod/>) o la web de *Diversite et repartition géographique chez les copepodes planctoniques marins* del Observatorio Oceanológico de Banyuls bajo la dirección de C. Razouls (<http://copepodes.obs-banyuls.fr/>). En nuestras aguas ibéricas y de la macaronesia no podemos dejar de resaltar el extenso trabajo de síntesis sobre los copépodos calanoides realizado por Vives & Shmeleva (2007) así como el de los no calanoides (Vives & Shmeleva, 2010), siguiendo la filogenia y morfología de Huy & Boxshall (1991), la anatomía de Boxshall (1992), y para bibliografía sobre literatura de copépodos, las publicaciones de Vervoort (1986a, 1986b, 1988). La clasificación de familias ha sido la establecida por Bjornberg (1981), precedida por la de órdenes inspiradas en Huys & Boxshall (1991). Sin embargo, al considerar la distribución geográfica, así como las sinonimias, se prefiere seguir la clasificación de Rose (1933), Vervoort (1946, 1952, 1963, 1965), Rose & Vaissiere (1952), Sewell (1947, 1948) Tanaka & Omori (1974) y Razouls *et al.* (2005-2014).

Es importante mencionar que en las últimas décadas el interés por la sistemática ha disminuido drásticamente y que se está intentando basar la sistemática en las raíces filogenéticas del grupo.

3. Diversidad del grupo

Como ya hemos indicado los copépodos se encuentran en casi todas las aguas del planeta y en todas las profundidades, por lo que su diversidad puede ser enorme. Se ha comentado también a lo largo del capítulo las dificultades por las que se atraviesa para conocer su número exacto, considerando la gran cantidad de hábitats en que se mueven y en muchos casos su falta de delimitación. Según Vives & Shmeleva (2007), en nuestras aguas los copépodos calanoides se han cuantificado unas 2.020 especies entre planctónicos, bentónicos y de ámbitos anquihalinos (cuevas submarinas).

Si consideramos solo el zooplancton marino, constituyen el grupo más rico, siendo generalmente las especies comunes y abundantes. Sin embargo llama la atención que una sola muestra de aguas oceánicas puede contener cientos de especies, aproximadamente un 10% de la totalidad (Bucklin *et al.*, 2010). Esta relación es casi única entre los distintos hábitats y grupos de animales, siendo interesante observar la magnitud de la diversidad local en relación con la baja diversidad global (Angel *et al.*, 1997) ya que están citados alrededor de 2.600 especies de copépodos pelágicos (Razouls *et al.*, 2005-2014). Esta baja diversidad global sin embargo ha sido atribuida a la homogeneidad y falta de estructura del medio pelágico comparado con el hábitat terrestre, zonas de marea o bentónicos. Sin embargo la alta diversidad local es atribuida a la coexistencia tanto en la vertical como horizontal de las especies y repartición del mismo nicho, aunque los mecanismos de coexistencia todavía no se comprenden bien (Lindsay & Hunt, 2005; Kuriyama & Nishida, 2006).

La distribución de las especies puede variar notablemente de unas zonas a otras y tanto en sentido vertical como horizontal. Si comparamos el conjunto de especies de zonas portuarias de cualquier área, estas parecen muy similares al ser especies muy resistentes que se adaptan a fuertes gradientes físicos por lo que son prácticamente cosmopolitas como pudieran ser las especies del género *Acartia*, *Paracalanus* o *Clausocalanus*.

En general, en las aguas interiores o casi cerradas al mar, la diversidad específica es baja, aumentando en la plataforma costera y siendo máxima en aguas oceánicas. En zonas portuarias pueden encontrarse 10-15 especies, según sean las características del puerto, sometidas a grandes fluctuaciones de temperatura, salinidad, nutrientes, etc. En zonas costeras se hallan menos especies durante el verano (30-40) aumentando durante el invierno (en homotermia hasta un centenar). Sin embargo en aguas oceánicas si son del mediterráneo hasta 250 y si son atlánticas pueden sobrepasar las 350 especies. Si se comparan las especies neríticas y sobre todo oceánicas, no ocurre lo mismo con las especies comunes de amplia difusión mundial (sobre todo en sentido longitudinal) que dependen de los distintos mares u océanos. El medio oceánico es el que posee la mayor diversidad siendo conveniente separar la columna de agua por estratos epipelágicas, mesopelágicas, batipelágicas y abisopelágicas donde las familias más representativas son fundamentalmente oceánicas en su distribución pero pueden solaparse según las zonas con las comunidades neríticas o costeras.

Un resumen de los datos globales disponibles puede verse en las Tablas I y II.

Tabla I. Diversidad del orden Calanoida (especies marinas)

Calanoida marinos	Mundial ¹	Vives & Shmeleva ²	Iberica ³	Canarias ⁴	Azores ⁵	Madeira ⁵
Acartiidae Sars, 1903	98	17	13	5	1	–
Aetideidae Giesbrecht, 1892	227	52	39	41	15	3
Arietellidae Sars, 1902	57	13	11	9	6	–
Augaptilidae Sars, 1905	131	69	37	64	43	8
Bathypontiidae Brodsky, 1950	20	5	2	5	2	–
Calanidae Dana, 1849	75	8	8	6	1	–
Candaciidae Giesbrecht, 1892	36	15	12	17	6	5
Centropagidae Giesbrecht, 1892	153	11	9	7	2	–
Clausocalanidae Giesbrecht, 1892	41	15	11	7	–	–
Diaixidae Sars, 1902	18	3	2	1	–	–
Discoidea Gordejewa, 1975	31	15	12	3	–	–
Epacteriscidae Fosshagen, 1973	31	1	–	–	–	–
Eucalanidae Giesbrecht, 1892	16	10	5	9	3	–
Euchaetidae Giesbrecht, 1892	121	18	16	15	14	6
Heterorhabdidae Sars, 1902	68	18	14	20	12	5
Lucicutiidae Sars, 1902	45	20	16	18	7	3
Megacalanidae Sewell, 1947	18	2	2	2	1	–
Mesaiokeratidae Matthews, 1961	9	2	–	–	–	–
Metridinidae Sars, 1902	63	16	13	13	6	4
Nullosetigeridae Soh et al., 1999	10	5	3	6	2	1
Paracalanidae Giesbrecht, 1892 *	97	45	42	22	1	3
Parapontellidae Giesbrecht, 1892	2	1	1	–	–	–
Phaennidae Sars, 1902	99	22	16	14	14	2
Pontellidae Dana, 1853	196	21	13	6	3	2
Pseudocyclopiidae Giesbrecht, 1893 **	82	8	5	–	–	–
Pseudocyclopiidae Sars, 1902	13	4	2	2	–	–
Rhincalanidae Geletin, 1976	6	2	2	–	1	–
Scolecitrichidae Giesbrecht, 1892	246	66	41	58	12	7
Spinocalanidae Vervoort, 1951	51	17	9	12	3	3
Stephidae Sars, 1902	35	6	3	1	–	–
Temoridae Giesbrecht, 1892	56	6	3	3	1	–
Tharybidae Sars, 1902	45	6	4	1	1	–
32 FAMILIAS	2.196	519	366	367	157	52

* (inc. Mecynoceridae) (=Calocalanidae)

** (inc. Rydgewayiidae)

FUENTE DE LOS DATOS: ¹ Mundial: WoRMS - World Register of Marine Species (2014). ² Área iberoibérica y macaronésica. Datos extraídos de Vives & Shmeleva (2007): incluye las especies cuya presencia está confirmada en las costas ibéricas y macaronésicas, así como las de especies citadas de aguas próximas (Atlántico central y Mediterráneo, etc.). ³ Ibérica: incluye las especies expresamente citadas de las costas iberoibéricas, así como las especies citadas del Atlántico y Mediterráneo occidental conjuntamente, aunque no hayan sido registradas específicamente de nuestras costas, por entender que su presencia es muy probable. ⁴ Datos procedentes de: Moro *et al.* (eds.) 2003. ⁵ Datos extraídos de Vives & Shmeleva (2007).

Tabla II. Diversidad del orden Calanoida (especies de agua dulce)

Calanoida aguadulce	Mundial ¹	Ibérica ²	Canarias ²	Azores ²	Madeira ²
Acartiidae Sars, 1903	3	1	1	1	–
Centropagidae Giesbrecht, 1892	79	1	1	–	–
Diaptomidae Baird, 1850	441	22	1	1	–
Pseudodiaptomidae Sars, 1902	1	1	–	–	–
Temoridae Giesbrecht, 1892	30	1	–	1	–

FUENTE DE LOS DATOS: ¹ Mundial: Boxshall & Defaye (2008). ² Boxshall (2013).

4. Estado actual de conocimiento del grupo

La edad del grupo es presumiblemente del Post-Precámbrico (Boxshall, 1983; Huys & Boxshall, 1991) y nuestra ignorancia sobre la evolución de los copépodos y de la cronología de la presencia del género (por falta de fósiles) nos impide una única clasificación. La ausencia de literatura a nivel global, que debería

considerar la dispersión natural de las especies pelágicas, aumenta las dificultades de su identificación. Problema que ha sido atendido con ciertas publicaciones como Bradford-Grieve (1994, 1999, 2008) y Boxshall & Halsey (2004) o Walter & Boxshall (2014) entre las más importantes.

Ya en nuestras aguas, durante más de 40 años se ha usado la magnífica obra de Rose (1933) para la identificación especialmente de los copépodos mediterráneos, presentando una notable dificultad para llegar a género (con más de 200 pasos, a veces ambiguos). Actualmente la clave de órdenes recomendada es la de Huys & Boxshall (1991), para luego seguir la de superfamilias, familias, géneros y especies (Vives & Shmeleva, 2007), con actualizaciones realizadas por muchos investigadores (Boxshall & Halsey, 2004; Fosshagen & Liffé, 2004; Bradford-Grieve, 2008; Boxshall, 2014).

A pesar de todo lo dicho y de su aparente movilidad, los copépodos planctónicos tienen preferencias por ciertos estratos (Raymont, 1983), realizando importantes migraciones verticales, así como migraciones ontogenéticas que dificultan la localización y el conocimiento de su distribución (Razouls *et al.*, 2005-2014).

Si bien para las formas libres y planctónicas existe una clasificación más unificada, a medida que nos introducimos en el hábitat bentónico (o hiperbentónico) o en cuevas submarinas, ésta se complica ya que en estos ambientes donde se está haciendo últimamente un gran esfuerzo de muestreo e identificación, se han descubierto muchas especies que han dado lugar a nuevas familias correspondientes a los diferentes órdenes (Boxshall & Jaume, 2000; Walter & Boxshall, 2014).

La práctica ausencia de formas fósiles (muy pocas especies) ha llevado a los sistemáticos a buscar antecesores o formas primitivas dentro de los copépodos actuales. Así se han citado posibles antecesores de gran similitud con los calanoides *Gymnoplea* como es el caso de *Euthycarcinus kesslesi* Handlirsch 1914 recurriendo a la neotenia de un crustáceo (*Lepidocaris* Scourfield, 1926) como probable origen de los Copépodos y Maxilópodos, lo que hasta el momento no ha dejado de ser una mera suposición.

Cronológicamente podemos ver que en 1931 Gurney indicó que era posible la agrupación en superfamilias, actualizados por Bodin (1979), al cambiar el término "idimorpha" por "oidea". Kabata (1979) estableció los 8 órdenes que fueron actualizados por Huys & Boxshall (1991) con cambios en los "no Calanoida". Los cambios más recientes son debidos a Bowman & Abele (1982). En el año 1984 en la *Second International Conference on Copepoda* (Ottawa, Canadá) se establecieron los actuales basados en los caracteres taxonómicos pero también en los hábitats en que viven, a los que se han adaptado con el tiempo, después de sufrir cambios importantes en su morfología, lo que sugiere un orden cronológico en su aparición. Así Park (1986) y Andronov (1974b, 1991) dividieron el orden de los Calanoida en las 9 superfamilias actuales. Epactericiscidae queda como superfamilia al separarse de los Arietelloidea, quedando Riggewayioidae dentro de los Pseudocyclopoidea, como grupos aparte al separarse de los copépodos pelágicos por vivir asociados a los fondos marinos y formar parte de las especies epibentónicas, considerándose como más primitivos. Arietelloidea y Bathypontioidea se caracterizan por ser de aguas profundas con apéndices muy modificados. Los Diaptomoidea presentan muchas formas de agua dulce (a excepción de los Calanidae). En los Clausocalanoida se ha incluido la familia Spinocalanidae en lugar de considerarse superfamilia (Boxshall & Halsey, 2004) y de acuerdo con Vives & Shmeleva (2007).

Con todo, en muchos casos y a pesar de los esfuerzos realizados en la filogenia no se ha llegado todavía a conclusiones definitivas existiendo controversias entre los autores especializados. Aunque sí es verdad que se observa un determinado orden en el tiempo por sus hábitos, siendo unos más primitivos que otros, pero solo cabe hacer suposiciones todavía inciertas. Es importante mencionar que si bien en las formas planctónicas es más fácil caracterizar las características que definen a las especies y suele haber mayor unanimidad entre los investigadores sin embargo cuando estos organismos cambian a condiciones de vida bentónica ciertos caracteres y formas pueden ser interpretados tanto en sentido filogenético como en términos de convergencia adaptativa a las nuevas condiciones generándose nuevas fuentes de controversia.

En los últimos tiempos, la escuela anglosajona tiende a analizar y establecer mediante métodos cladísticos (matrices de caracteres y cladogramas) el estado plesiomórfico o apomorfo de las especies descritas. Se admite para la clasificación de los copépodos de la fauna ibérica la propuesta de Bowman & Abele (1982) basada en ideas de Kabata (1979) y múltiples aspectos de Bradford-Grieve, 2002; Razouls *et al.* (2004-2014) y Vives & Shmeleva (2010).

5. Principales fuentes de información disponible

La bibliografía que se ha utilizado para sintetizar esta información es extensa, y se encuentra prácticamente recogida en Vives & Shmeleva (2007) y actualizada en los artículos: Boxshall (2014): [Copepoda] [Gymnoplea] [Calanidae Dana, 1849] [*Mecynocera* Thompson, 1888] [*Mecynocera clausi* Thompson, 1888] y Walter & Boxshall (2014): [Pseudocyclopidae Giesbrecht, 1893] [Paracalanidae Giesbrecht, 1893] [Pseudocyclopidae Giesbrecht, 1893] [Spinocalanidae Vervoort, 1951], todos ellos en: Walter & Boxshall (2014). *World of Copepods database*. Además puede verse Bradford-Grieve (2008) y Bradford-Grieve *et al.* (2014) (Revisión de las familias basales de copépodos calanoides).

Otras fuentes importantes de información son Lowry (1999) (altas taxa en Crustacea), Razouls *et al.* (2005-2014), en su página dedicada a copépodos marinos planctónicos, los documentos de ICES (varios años) y el volumen de Faune de France (Rose, 1933).

6. Agradecimiento

Agradezco a M^a del Mar Santandreu, estudiante que, bajo mi dirección, acaba de finalizar el máster de Biología, su valiosa ayuda en la preparación del presente trabajo. Agradezco igualmente al Instituto Español de Oceanografía y el centro de Baleares el haberme facilitado toda la información y sacar tiempo para dedicarme a este capítulo de los Calanoides. Pero quiero dedicar una especial mención a mi director y mentor en los primeros momentos de mi carrera profesional, Dr. Jerónimo Corral, quien me transmitió el interés y cariño hacia el estudio de los copépodos, a los que he dedicado más de 30 años. Por último, mi reconocimiento total al Dr. Francisco Vives (recientemente fallecido), con el que conviví en el mismo centro durante más de 10 años, por habernos dejado el legado de este maravilloso volumen (Vives & Shmeleva, 2007) sobre los calanoides, soporte fundamental en el que me he basado para realizar este trabajo y sin el cual, indudablemente, jamás me hubiera animado a ello.

7. Referencias

- ANDRONOV, V. N. 1973. Taxonomic status of *Mecynocera clausi* (Copepoda, Calanoida). *Zoologicheskii Journal*, **52**(11): 1719-1721.
- ANDRONOV, V. N. 1974b. Phylogenetic relations of large taxa with the suborder Calanoida (Crustacea, Copepoda). *Zoologicheskij Journal*, **53**(7): 1002-1212.
- ANDRONOV, V.N. 1991. On renaming of some taxa in Calanoida (Crustacea). *Zoologiskij Journal*, **70**(6): 1333-1334.
- ANGEL, M.V., R.F.G. ORMOND & J. D. GAGE 1997. Pelagic biodiversity. En: *Marine Biodiversity: patterns and processes*. New York, Cambridge University Press: 35-68.
- ANRAKU, M & M. OMORI 1963. Preliminary surveys of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth parts of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **8**: 116-126.
- BANSE, E. K. 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progr. In Oceanogr.*, **2**: 53-125.
- BEKLEMISHEV, C.W. 1962. Superfluous feeding in marine herbivorous zooplankton. Int. Council for Expl. Sea. *Symposium on "Zooplankton production"*, **8**.
- BEKLEMISHEV, K.V. 1969. *Ecologiya i biogeografiya pelagiyali*. Nauka Moskva: 1-291.
- BERNAL, A., M. P. OLIVAR, & M. L. FERNÁNDEZ DE PUELLES 2012. Feeding patterns of "*Lampanyctus pusillus*" (*Pisces: Myctophidae*) through its ontogenetic development. *Mar. Biol.* DOI 10.1007/S00227.012-2064-9
- BJÖRNBERG, T.K.S. 1981. Copepoda. En: *Atlas del zooplancton Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Boltovskoy, D. (Ed.) Instituto nacional de Investigación y desarrollo Pesquero. Mar del Plata: 587-679.
- BODIN, P. 1979. *Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoides marins* (Nouvelle édition). Université de Bretagne Occidentale, Lab. d'Océanographie Biologique, Brest: 228 pp.
- BOECK, A. 1864. Oversigt over de ved Norges kyster jattagne Copepoder, henhørende til Calanidernes, Cyclopodermes of Harpacticidernes Familier, Forhandlinger I *Videnskapselkapet I Kriteriona*, **1864**: 226-282.
- BOWMAN, T.E. & L.G. ABELE 1982. Classification of the Recent Crustacea. En: *The Biology of Crustacea*, I Abele, L.G. (Ed.), Academic Press, New York & London: 1-27.
- BOXSHALL, G. 1992. Copepoda, En: *Microscopic Anatomy of invertebrates* 9, Crustacea. Harrison, F.W. & A.G. Humes (Eds.) Wiley-Liss. New York & Chichester: 347-384.
- BOXSHALL, G. 2001. Copépoda (excl. Harpacticoida), in: 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. 2013. *Fauna Europaea* version 2.6. Accesible (2014) en: <http://www.faunaeur.org>
- BOXSHALL, G. A. & D. DEFAYE 2008. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**: 195-207. DOI 10.1007/s10750-007-9014-4
- BOXSHALL G. A. & S. H. HALSEY 2004. *An introduction to copepod diversity*. Ed. By Owen R.W & J.R. Stickle, Ray Society of London Ser. 166, London: 421 pp.
- BOXSHALL G. A. & D. JAUME 2000. Making Waves: The Repeated Colonization of Fresh Water by Copepod Crustaceans. Adv. En: *Ecological Research*, **31**: 61-79.
- BRADY, G. S. 1872. Contributions to the Study of the Entomostracan. No VII. A List of the non-parasitic marine Copepoda of the north-east coast of England. *Ann. Magaz. Nat. Hist.*, (4), **10**: 1-16.
- BRADY, G. S. 1883. Report of the copepoda obtained by H.M.S. Challenger during the year 1873-1876. *Rep. Sci. Results "Challenger"*, **8**: 1-142.
- BRADFORD-GRIEVE, J. 1994. *The marine fauna of New Zealand: Pelagic Calanoid Copepoda: Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Mecynoceridae, Eucalanidae, Spinocalanidae and Clausocalanidae*. NIWA ISBN 0-478-08333-5 Wellington: 160 pp.
- BRADFORD-GRIEVE, J., E. L. MARKASHEVA, C.E.F. ROCHA & B. ABIAHY 1999. Copepoda. En: *South Atlantic Zooplankton*. D. Boltovskoy (Ed.). Backhuys Publisher. Vol. 2: 869-1098.
- BRADFORD-GRIEVE J. M. 2002. *Key to calanoid copepod families*. Version 1: Accesible (2014) en: <http://www.crustacea.net/crustace/calanoida/index.htm>
- BRADFORD-GRIEVE, J. M., 2008. *Mecynocera clausi* I.C. Thompson, 1888 (Copepoda: Calanoida) is a paracalanid. *Zootaxa*, **1852**: 59-64.
- BRADFORD-GRIEVE, J. M., G. A. BOXSHALL & L. G. BLANCO-BERCIAL 2014. Revision of basal calanoid copepod families, with a description of a new species and genus of Pseudocyclopidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **171**(3): 507-533.

- BRODSKY, K. A. 1950. Calanoida of the Far Eastern seas and Polar Basin of the URRS. *Opred. Faune SSSR*, **35**: 3-441.
- BRUSCA, R. C. & G. J. BRUSCA 1990. En: *Invertebrates*. Sinauer Associates: Sunderland, MA (USA). ISBN 0-87893-098-1: 922 pp.
- BUCKLIN, A., N. SHUSHEI, S. SCHNACK-SCHIEL, P.H. WIEBE, D. LINDSAY, R.J. MACHIDA & N.J. COPLEY 2010. A census of zooplankton of the global ocean En: *Life in the world ocean*, A. Macintyre (Ed.) Blackwell Pub. LTd, 247-263.
- CHAMPALBERT, G. 1968. *L'hyponeuston dans le Golfe de Marseille*. Thesis 3er cycle. Aix-Marseille:1-230.
- CHAMPALBERT, G. 1969. Microdistribution d'un Pontellidae dans le Golf de Marseille: *Anomalocera patersoni*. *Mar. Biol.*, **2**(4): 346-349.
- CLAUS, C. 1857. Die einheimischer Copepoden. Eine kurze Notiz zur Localfauna Giessens. *Bericht oberhess Ges. Nat. und Heilk.*, **6**: 117-120.
- CONOVER, R. J. 1971. Some relations between zooplankton and bunker C oil in chedabucto Bay following the wreck of the tanker Arrow. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**: 1327-1330.
- CORRAL, J. 1970. *Contribución al conocimiento del plancton de Canarias. Estudio cuantitativo, sistemático y observaciones ecológicas de los Copépodos epiplanctónicos de la zona de Santa Cruz de Tenerife en el curso de un ciclo anual*. Tesis doctoral Univ. Complutense de Madrid, 129: 1-280.
- CUSHING, D.H. 1955. Production and pelagic fishery. *Fishery Invest. London*, Ser. II (**18**): 1-104.
- CUSHING, D.H. 1962. Patchiness. Rapport et P.V. Com. *Int. Explor. Mer*, **153**: 152-164.
- DANA, J.D. 1846. *Corycaeus*, nov. Gen. Entromostracorum. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, **2**: 285-286.
- DANA, J. D. 1847-1849. *Conspectus Crustaceorum quae in orbis terrarium circumnavigations, Carole Wilkes e classes Repunlicae Foederatae duce,lexit et descripsit jacobus D.Dana ex Academiae Artium Scientiarumque Americanae Nuntiis*. Melcat et Soc. Univ. Typograph. Cantabrigiae.
- DANA, J.D. 1853. Crustacea, Narrative of the United States Exploring Expedition by Charles Wilkes, **13** (2); 1618 pp. *Atlas 1853*; Plates 1-96
- FERNÁNDEZ DE PUELLES, M.L. 1986. *Ciclo anual de la comunidad de meso y microzooplancton: Biomasa, estructura, relaciones tróficas y producción en aguas de las islas Canarias*. Tesis Doctoral Un. Autónoma de Madrid: 1- 275.
- FERNÁNDEZ DE PUELLES, M. L., L. VALDES, M. VARELA, M. ALVAREZ-OSSORIO & N. HALLIDAY 1996. Diel variations in the vertical distribution of copepods off the north coast of Spain. *ICES J. Mar Science*, **53**: 97-106.
- FERNÁNDEZ DE PUELLES, M.L., V. MACIAS, L. VICENTE & J. C. MOLINERO 2014. Seasonal spatial pattern and community structure of zooplankton in waters off the Balears archipelago (Central Western Mediterranean). *J. Mar. Syst.*, **138**: 83-94.
- FLEMINGER, A. & K. HÜLSEMAM 1973. Relationship of the Indian Ocean epiplanktonic calanoids to the World Ocean. En: *The biology of the Indian Ocean*. B. Zeitschel & S. Gerlach (eds.). Chapman Hall. London: 339-347.
- FOSSHAGEN, A. 1973. A new genus and species of bottom leaving calanoid (Copepoda) from Florida and Colombia. *Sarsia* (Bergen, Trykt utg.), **52**: 145-154.
- FOSSHAGEN, A. & T.M. ILLIFFE 2004. New Epacteriscids (Copepods, Calanoida) from anchialine caves in the Bahamas. *Sarsia* (Bergen, Trykt utg.), **89**(2): 117-136.
- GIESBRECHT, W. 1893 ["1892"]. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres- Abschnitte. *Fauna u. Flora Golf. Neapel*, **19**: 1-831, pls. 1-54. (After Böttger-Schnack (pers. comm., 2009), publication year of Giesbrecht's monography on the pelagic copepods of the Gulf of Naples should be cited as Giesbrecht 1893 ["1892"].
- GAUDY, R. 1970. *Contribution à la connaissance du cycle biologique et de la physiologie des copepodes du Golfe de Marseille*. Tesis Doctoral: 1-294.
- GELETIN, Yu. V. 1976. The ontogenetic abdomen formation in copepods of genera Eucalanus y Rhincalanus (Calanoida, Eucalanidae) and new system of these copepods. En: *Functional morphology, growth and development of invertebrates of sea plankton. Issledovania Fauny Morej*, **18**(26): 75-93.
- GORDEJEVA, K. T. 1975. A new family new genera and species of Copepoda (Calanoida) from the Atlantic and the South seas. *Zoologiceskij Journal*, **54**(2): 188-194.
- GUNNERUS, J. E. 1765. Nogle Smaa rare of Meestendeelen Nye Norske Sædyr. *Skrifter Kjöbenhavnse Selsk.*, **10**: 166-1756.
- GURNEY, R. 1931. *British Fresh-water Copepods*. The Ray Society of London, 1(I-II): 1-238.
- HARDY, A.C. 1941 Plankton as a source of food. *Nature London*, **147** (3736): 695-696.
- HEINRICH, A. K. 1963. On the filtering ability of copepods in the boreal and the tropical regions of the Pacific. *Trudy Instituta Okeanologii. Akademick Nauk SSSR*, **71**: 60-71.
- HUMES, A. G. 1994. How many copepods? *Hydrobiologia*, **292/293**: 1-7.
- HUNTLEY, M. E. & E. R. BROOKS 1982. Effects of the age and food availability on diel vertical migration of Calanus Pacificus. *Mar. Biol.* (Berlin), **71**: 23-31.
- HUYS, R. & G. A. BOXSHALL 1991. *Copepod Evolution*. Ray Soc. London: 1-468.
- ICES [Varias fechas]. *Identification Leaflets for Plankton*. Numerical Order Index. Nº : 11-17, 32-50, 63, 133, 138, 144-145, 169-171, 181-82.: Accesible (2014) en: <http://www.ices.dk/products/fiche/Plankton/INDEX.PDF>
- JAUME, D., M. CONRADI & P.J. LOPEZ-GONZALEZ 2004. Copépodos. En: *Curso práctico de Entomología*, J.A. Barrientos (ed.), 303-331. CIBIO, Asociación Española de Entomología y Universitat de Barcelona. Barcelona.
- KABATA, Z. 1979. *Parasitic copepoda of British Fishes*. The Ray Society of London, 152(1-12): 1-468.

- KURIYAMA, M. & S. NISHIDA 2006. Species diversity and niche partitioning in the pelagic copepods of the family Scolecitrichidae (Calanoida). *Crustaceana*, **79**: 293-317.
- LAND, M. R. 1984. Crustacea. En: M. A. Ali (Ed.). *Photoreception and Vision in Invertebrates*. New York, London: Plenum Press, pp. 401-438.
- LINDSAY, D. J. & J. C. HUNT 2005. Biodiversity in midwater cnidarians and ctenophores: submersible-based results from deep water bays in the Japan Sea and northwestern Pacific. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **85**: 503-517.
- LOWRY, J. K. 1999. 'Crustacea, the Higher Taxa: Description, Identification, and Information Retrieval.' Version: 2 October 1999. Accesible (2014) en: <http://crustacea.net/>
- MACPHERSON, E. 1977. *Estudio sobre relaciones tróficas en peces bentónicos de la costa catalana*. Tesis Doctoral, Univ. Barcelona 1-220.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus* VII: Factors affecting egg production. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **30**: 527-547.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR 1955b. *On the Biology of a Marine Copepod Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver and Boyd. (Ed.) Edinburgh: 1-188.
- MATTHEWS, J. B. L. 1964. On the biology of some bottom-living copepods (Aetideidae, Phaennidae) from Western Norway. *Sarsia* (Bergen. Trykt utg.), **16**: 1-46.
- MILNE-EDWARDS, H. 1840. *Histoire naturelle des Crustacées comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*. Roret. Paris Vol 3.
- MORO, L., J. L. MARTÍN, M.J. GARRIDO & I. IZQUIERDO (eds.) 2003. *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 248 pp.
- MULLIN, M. M. 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limn. Océang.*, **8**: 230-250.
- PARK, T.S. 1986. Phylogeny of calanoid copepods. En: *Proceeding of the Second International Conference on Copepoda Ottawa Canada August 1984*. Schriever, G., Schminke, H.K., y Shih, C. (ed.) *Sylogues*, **58**: 186-190.
- POPPE, S.A. 1880. Ueber eine neue Art. der Calanidengattung Temora Baird. *Abhandl. Nat. Var. Bremen*, **7**: 55-60.
- RAYMONT, J. E.G. 1983. *Plankton and productivity in the Oceans*. 2 nd Edition. Vol 2 –Zooplankton Pergamon Press, Oxford (England): 820 pp.
- RAZOULS, C., F. DE BOVÉE, J. KOUWEMBERG & N. DESREUMAUX 2005-2014. *Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods*. Accesible (2014) en: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>
- ROE, H. S. J. 1972a. The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the Sond Cruise, 1965.II. Systematic Account: Families Calanidae up to including the Aetideidae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **52**: 315-343.
- ROE, H.S.J. 1972b. The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the Sond Cruise, 1965.III. Systematic Account: Families Euchaetidae up to including the Metridiidae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **52**: 525-552.
- ROE, H.S.J. 1972c. The vertical distribution and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the Sond Cruise, 1965 IV. Systematic Account of Families: Lucicutiidae to Candaciidae. The relative abundance of the numerically most important Genera. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **52**: 1021-1044.
- ROSE, M. 1925d. Contribution à l'étude de la biologie du plancton; le probleme des migrations verticales journalières. *Arch. Zool. exp. gén.*, **64**: 387-549.
- ROSE, M. 1933. *Copépodes pélagiques*. Fauna de France, 26: 1-374. Accesible (2014) en: <http://www.reptilis.org/pdf/Crustaces/26.pdf>
- ROSE, M. & R. VASSIERE 1952. Catalogue preliminares des Copépodes de l'Afrique du Nord. *Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, **43**: 113-136.
- SARS, G.O. 1900. Crustacea from the Artic region. En: *Scientific results Norwegian Nort Pole Expedition 1893-1896*, **1** (5) Nansen, F. (Ed.), Bergen: 1-141.
- SARS, G.O. 1902-1903. *Crustacea of Norway*, 4: 1-171.
- SARS, G.O. 1903. *An Account of the Crustacea of Norway. Copepoda Calanoida*. Vol., 4.
- SAZHINA, L.I. 1968. Methods of laboratory for living pelagic copepoda. *Zool. Jour.*: 1713-1716.
- SAZHINA, L.I. 1985. *Nauplius of the pelagic copepods of the World Ocean*. Naukova Dumka (Ed.) Kiev: 1-238.
- SCOTTO DI CARLO, B., A. IANORA, E. FRESI & J. HURRE 1984. Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3000 m depth at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *Journal of Plankton Research*, **6**(6): 1031-1056.
- SEWELL, R.B.S. 1947. The free-swimming planktonic Copepoda. *Systematic account. Scientific Report of the John Murray Expedition*, **8**(1): 1-303.
- SEWELL, R.B.S. 1948. The free-swimming planktonic Copepoda. Geographical distribution. *Scientific Report of the John Murray Expedition*, **8**(3): 317-592.
- TANAKA, O. & M. OMORI 1974. Additional report on calanoid copepods from the Izu region. Part 5 Euaugaptilus, *Publications of the Seto Mar. Biol. Lab*, **21**(3-4): 193-267.
- UEDA, H., A. KUWAHARA, M. TANAKA & M. AZETA 1983. Underwater observation on copepods swarms in temperate and subtropical waters. *Marine Ecol., Progr. Ser.*, **11**: 165-171.
- UYE, S., A. KASAHARA & T. ONBE 1979. Calanoid Copepods eggs in sea-bottom muds. IV. Effects of some environmental factors on the hatching resting eggs. *Mar. Biol.*, **51**: 151-156.

- VERVOORT, W. 1946. Biological results of the Snellius expedition XV. The bathypelagic Copepoda Calanoida of the Snellius Expedition families Calanidae, Eucalanidae, Paracalanidae and Pseudocalanidae. *Temminckia*, **8**: 1-181.
- VERVOORT, W. 1952. Plankton copepods from the Atlantic sector of the Antarctic. *Verhandelingen van het Koninklijk. Nederland Akad. Wesens*, (2) **47**(4): 1-156.
- VERVOORT, W. 1963. Pelagic Copepoda. Part II Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae. *Atlantide Report*, **8**: 9-126.
- VERVOORT, W. 1965. Pelagic Copepoda. Part II. Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae. *Atlantide Report*, **8**: 9-216.
- VERVOORT, W. 1986a. Bibliography of Copepoda, up to and including 1980. Part 1 (A-G). *Crustaceana* supplement, **10**: 1- 369.
- VERVOORT, W. 1986b. Bibliography of Copepoda, up to and including 1980. Part 3 (H-R). *Crustaceana* supplement, **10**: 370-845.
- VERVOORT, W. 1988. Bibliography of Copepoda, up to and including 1980. Part 3 (S-Z), Addenda et Corrigenda Supplement 1981-1985. *Crustaceana* Supplement, **12**: v-vi, 857-1316.
- VINOGRADOV, M.E. 1968. *Vertikal' noe raspredelenie okeanischeskongo zooplanktona*. Institut Okeanologii. Akademya Nauk SSSR
- VIVES, F. 1966. Zooplankton nerítico de las aguas de Castellón (Mediterráneo occidental). *Inv. Pesq.*, **30**: 49-166.
- VIVES F. 1970. Distribucion y migración de los Copépodos planctónicos (Calanoida) del S.O. de Portugal. *Inv. Pesq.*, **34**(2): 529-564.
- VIVES, F., G. SANTAMARÍA & I. TREPAT 1975. El zooplankton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en junio - julio 1972. In: *Resultados expediciones científicas del buque oceanográfico Reports "Cornide de Saavedra"*, **Suppl. 4**: 7-100.
- VIVES, F. 1978a. Distribución de la población de Copépodos en el Mediterráneo occidental. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, **7**: 263-302.
- VIVES, F. 1978b. Sobre la distribución de *Calanus helgolandicus* Claus (Copepoda, Calanoida) en el Mediterráneo occidental. In: *Resultados expediciones científicas del buque oceanográfico "Cornide de Saavedra"*, **7. Invest. Pesq. suppl.**, **7**: 83-92.
- VIVES, F. 1982. Sur les Copépodes de la région CINECA (parties Nord et Centrale). In: G. Hempel (Ed.), *The Canary Current: studies of an upwelling system*. Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer, **180**: 289-296.
- VIVES F. & A. SHMELEVA 2007. *Crustacea, Copépodos marinos I. Calanoida*. In: Fauna Ibérica, vol. 29. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid: 1.152 pp.
- VIVES, F. & A. SHMELEVA 2010. *Crustacea, copépodos marinos II. Non Calanoida*. En: Fauna Ibérica, vol. 33, Ramos M.A. et al. (Eds.) Museo Natural de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid: 486 pp.
- VUCETIC, T. 1957. Zooplankton investigations in the sea waters lakes "Malo Jerezo" and "Veliko Jerezo" on the island of Mljet (1952-1953). *Acta Adriatica*, **6**(4): 1-51.
- WALTER, T. C. & G. BOXSHALL 2014. *World of Copepods database*. Accesible (2014) en: <http://www.marinespecies.org/copepoda>
- WILSON, M.S. 1958. A review of copepods genus *Ridgewayia* (Calanoida) with descriptions of new species from the Dry Tortugas, Florida. *Proceedings of the United States National Museum*, **108**(3398): 137-139.
- WoRMS 2014. World Register of Marine Species (2014). Accesible (2014) en: <http://www.marinespecies.org>

Nota: La imagen de la página 1 corresponde a la especie atlántica *Calocalanus pavo* (Dana, 1849). Imagen de: Haeckel, E: *Kunstformen der Natur*. Leipzig and Vienna: Verlag des Bibliographischen Instituts; 1899.