

Biodiversidad y especiación críptica en los caprélidos (Crustacea: Amphipoda): ¿cuánto falta por descubrir?

M. Pilar Cabezas Rodríguez¹, António M. Santos^{1,2}, Madalena Branco¹, José Manuel Guerra-García³

¹CIBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Campus Agrário de Vairão, 4485-661 Vairão, Portugal.

²Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, Rua do Campo Alegre s/n, 4169-007 Porto, Portugal.

³Laboratorio de Biología Marina, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Avda. Reina Mercedes 6, 41012, Sevilla, España.

pilarcabezas@cibio.up.pt, amsantos@fc.up.pt, msbranco@cibio.up.pt, jmguerra@us.es

RESUMEN

La biodiversidad en el medio marino está subestimada, particularmente en el caso de los invertebrados donde la presencia de especies crípticas es más frecuente de lo que se pensaba. Los anfípodos caprélidos, a pesar de su importancia en el medio marino, han sido muy poco estudiados, y esto se debe, en gran parte, a su complicada taxonomía. Así mismo, la tradicional identificación taxonómica basada en caracteres morfológicos sigue siendo la más empleada para identificar y describir las especies de caprélidos, y, dado que la especiación no siempre va acompañada de cambio morfológico (especies crípticas), el uso exclusivo de estos caracteres puede conllevar a una subestimación de su diversidad real. El empleo de metodologías complementarias es, por tanto, necesario. Y, en este sentido, las herramientas moleculares han resultado eficaces y útiles para identificar especies y resolver problemas taxonómicos en estos pequeños crustáceos marinos. En el presente trabajo se muestra una pequeña revisión de los resultados obtenidos para diferentes especies del género Caprella. Estos resultados, que muestran la existencia de nuevas especies, muchas de ellas crípticas, indican que la diversidad de los caprélidos está subestimada, y que la especiación críptica parece ser un fenómeno muy importante y frecuente en estos organismos.

Palabras clave: caprélidos, anfípodos, taxonomía morfológica y molecular, biodiversidad, especies crípticas.

DIVERSIDAD BIOLÓGICA

La característica más excepcional de la Tierra es la existencia de vida, y la característica más extraordinaria de la vida es su diversidad. Que la vida sea tan diversa siempre ha llamado la atención de los científicos, que, desde hace mucho tiempo, han tratado de describirla y se han esforzado por conocer y entender los procesos ecológicos y evolutivos responsables del origen, distribución y mantenimiento de la diversidad biológica (o biodiversidad).

En los últimos años, la enorme pérdida de diversidad a nivel mundial a la que estamos asistiendo (Pimm *et al.*, 2014), con la extinción de especies que ni siquiera se conocen, ha

Artículos

determinado que el estudio y conocimiento de la diversidad de especies que habitan en la Tierra sea una de las cuestiones de mayor interés y relevancia en el mundo científico. Sin embargo, esto no resulta tan sencillo, y las dificultades surgen, en parte, por el menor número de expertos taxonómicos que existen (“impedimento taxonómico”) (Wheeler *et al.*, 2004), y el gran número de especies que aún faltan por conocer y describir (Costello, 2015).

BIODIVERSIDAD MARINA: EL “PROBLEMA” DE LAS ESPECIES CRÍPTICAS

El medio marino alberga una gran biodiversidad. Sin embargo, a pesar de su importancia y de representar más del 70% de la superficie terrestre, ha sido muy poco estudiado. Actualmente, se conocen alrededor de unas 231000 especies (WoRMS; www.marinespecies.org), pero se estima que constituyen sólo una pequeña parte y que la gran mayoría (70-91%) de especies permanece aún por descubrir (Bucklin *et al.*, 2011; Mora *et al.*, 2011). Teniendo en cuenta que nuestros ecosistemas marinos están cada vez más afectados negativamente por la acción humana (sobreexplotación, contaminación, introducción de especies, etc.), resulta primordial conocer y entender la biodiversidad que nos rodea con el fin de poder conservarla.

La tradicional identificación taxonómica basada en caracteres morfológicos, ha sido, y sigue siendo, la más empleada por los taxónomos para describir e identificar especies. Sin embargo, y dado que la especiación no siempre va acompañada de cambio morfológico, el uso exclusivo de estos caracteres puede conllevar a una subestimación de la biodiversidad real (Bickford *et al.*, 2007). Un buen ejemplo de esto es el continuo incremento de estudios basados en el ADN que reportan la presencia de especies crípticas: especies genéticamente diferentes pero imposibles, o muy difíciles, de distinguir morfológicamente (Knowlton, 1993; Beheregaray y Caccone, 2007). Aunque la existencia de especies crípticas ha sido reconocida desde hace más de 300 años, la introducción de herramientas moleculares (técnicas basadas en el material genético o ADN) en los estudios taxonómicos ha incrementado exponencialmente su número (Hebert *et al.*, 2003; Bickford *et al.*, 2007). En este sentido, el empleo de un pequeño fragmento del genoma mitocondrial (aproximadamente unas 650 pares de bases del gen de la citocromo c oxidasa subunidad I (COI)), ha permitido la identificación de muchas especies marinas, algunas de ellas crípticas (Radulović *et al.*, 2010). Este método, conocido como “DNA barcoding” y propuesto por Hebert *et al.* (2003), es uno de los más empleados en los estudios taxonómicos debido a su rapidez, eficacia y fiabilidad en la identificación, caracterización y clasificación de la biodiversidad biológica del medio marino (Radulović *et al.*, 2010; Bucklin *et al.*, 2011). El ADN, como sabemos, está formado de cuatro componentes básicos llamados nucleótidos (adenina (A), guanina (G), timina (T) y citosina (C)), que se combinan en los organismos formando lo que llamamos el código genético. En los genes, que son segmentos de ADN con la información necesaria para formar las proteínas, el orden de los nucleótidos es variable y, aún más importante, único dentro de cada especie. Esta variación, responsable de la diversidad biológica, es la que permite identificar las diferentes especies. En este sentido, el “DNA barcoding” o “código de barras de ADN” funciona de la misma manera que un escáner de un supermercado que distingue los productos utilizando las rayas negras del “Código Universal del Producto (CUP)”, pero en lugar de eso, utiliza una secuencia muy corta, contenida en el ADN de todas las especies, que es lo suficientemente variable para permitir discernir entre dos especies cercanamente emparentadas e incluso entre grupos dentro de la misma especie. Las secuencias obtenidas se comparan con las que existen en las diferentes bases de datos (p.e. GenBank, BOLD, etc.), y, a través de distintas aproximaciones, tal como la localización de las secuencias en los árboles filogenéticos (diferenciación en grupos o clados) y el valor de la divergencia genética (porcentaje de sitios nucleotídicos que varían entre las diferentes secuencias), podemos saber de qué organismo se trata o de si se trata de una nueva especie.

Artículos

La presencia de especies crípticas en el medio marino es mucho más frecuente de lo que se pensaba, especialmente en el caso de los invertebrados (p.e. Chen y Hares, 2011; Leray y Knowlton, 2015). Aunque estas especies se han encontrado en todos los tipos de hábitats y grupos taxonómicos, estudios recientes muestran que ciertos grupos parecen ser más propensos a la especiación críptica que otros, y contrario a lo que podríamos esperar, la capacidad de dispersión no parece estar relacionada con ello (Santos *et al.*, sin publicar). En el grupo de los crustáceos, por ejemplo, los anfípodos gammáridos son uno de los grupos más importantes en relación al número de especies crípticas que se han identificado (p.e. Pilgrim y Darling, 2010; Baird *et al.*, 2011). Y parece ser también un fenómeno bastante frecuente en los anfípodos caprelidos (Cabezas *et al.*, 2013a; 2013b). Pero, ¿qué son los caprelidos? y ¿cuánto conocemos de ellos?

CRUSTÁCEOS CAPRELIDOS: UN GRUPO POR EXPLORAR

1. GENERALIDADES DE LOS CAPRELIDOS

Los caprelidos, también conocidos como *skeleton shrimps* o “gambas esqueleto” son crustáceos marinos de pequeño tamaño (desde 2 mm a 2-3 cm de longitud). Tienen una morfología muy peculiar, con cuerpos alargados y delgados, que recuerda a las mantis religiosas (Figura 1).

Se encuentran ampliamente distribuidos por todo el mundo, y constituyen uno de los taxones dominantes en la zona intermareal. La mayoría viven como epibiontes de una gran variedad de sustratos, tanto naturales (algas e invertebrados marinos, principalmente) (Guerra-García, 2001) como artificiales (cuerdas, boyas, cascos de barcos, etc.) (Thiel *et al.*, 2003) (Figura 2).

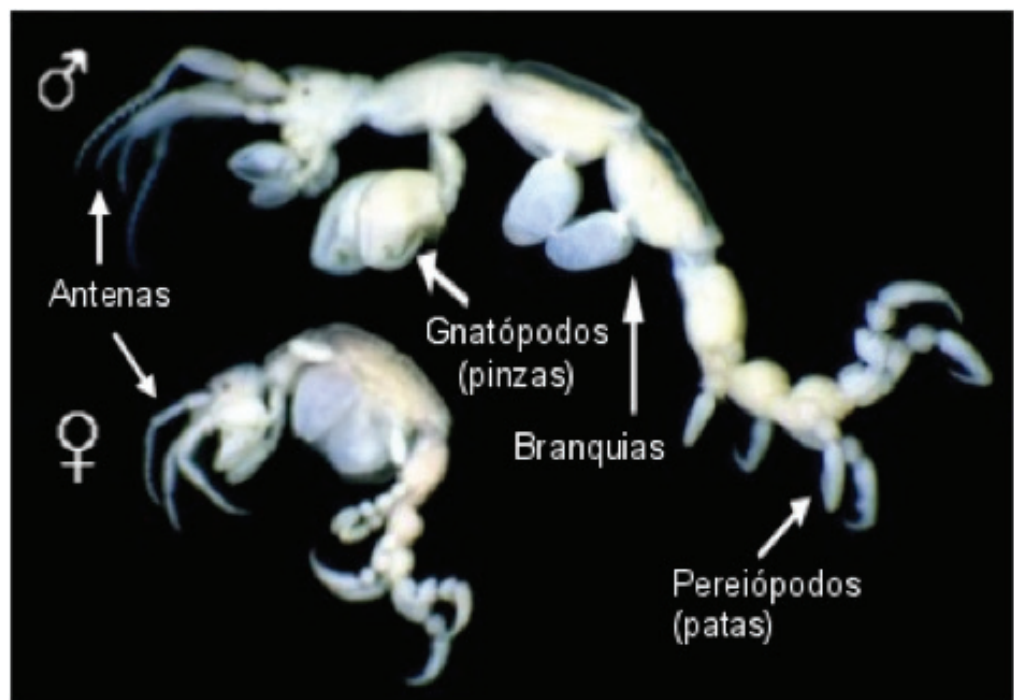


Figura 1. Forma y detalle morfológico de un caprelido, concretamente de un macho y hembra de la especie *Caprella penantis*, una de las más abundantes en la costa de la Península Ibérica.

Artículos

Al igual que todos los anfípodos, presentan desarrollo directo: de los huevos, nacen juveniles completamente formados, con la misma morfología del adulto pero de menor tamaño. Su capacidad de natación y/o dispersión es prácticamente nula (Thiel *et al.*, 2003). Sin embargo, pueden asociarse a las comunidades *fouling* en objetos flotantes (p.e. algas,

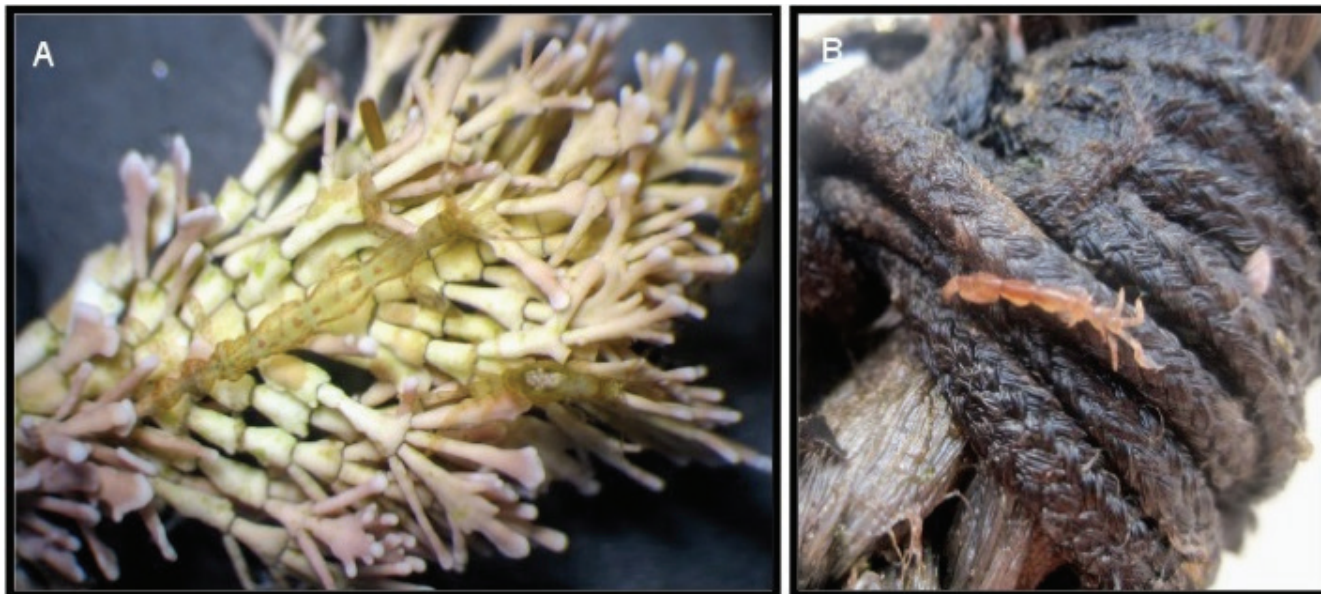


Figura 2. A) Macho de *Caprella penantis* y hembra de *C. acanthifera* sobre el alga *Corallina elongata* (sustrato natural); B) Macho de *Caprella andreae* sobre un trozo de cuerda encontrada a la deriva en la costa de Málaga (sustrato artificial).

briozoos, cuerdas, etc.) y ser dispersados grandes distancias arrastrados por las corrientes marinas. Es el llamado *rafting* o *drifting* de los caprélidos, y parece ser uno de los principales mecanismos de dispersión de estos pequeños crustáceos (Thiel *et al.*, 2003). Por otro lado, los barcos junto con las actividades de acuicultura son actualmente vectores de dispersión muy importantes para estos organismos, siendo los principales responsables de las introducciones e invasiones de especies marinas (Ros *et al.*, 2013; Cabezas *et al.*, 2014).

Los caprélidos son muy importantes en los ecosistemas marinos. Por un lado, desempeñan un papel fundamental en las redes tróficas de dichos ecosistemas, no sólo como consumidores sino también como fuente de alimento para otras especies (Caine, 1989; Baeza-Rojano *et al.*, 2010). Por otro lado, son una herramienta biológica útil y alternativa para el monitoreo de la calidad del medio marino (bioindicadores ambientales) (Guerra-García *et al.*, 2010). Sin embargo, a pesar de su importancia, los caprélidos han sido muy poco estudiados, y esto se debe, en gran parte, a su complicada taxonomía.

2. TAXONOMÍA: EL “TALÓN DE AQUILES” DE LOS CAPRÉLIDOS

La correcta identificación y clasificación de las especies de caprélidos requiere la observación de numerosos caracteres, muchos de los cuales no pueden apreciarse sin diseccionar al animal, y, por tanto, restringiendo su estudio a taxónomos especializados (Martin y Davis, 2001). Así mismo, existen diferencias a lo largo del desarrollo y también entre sexos, las cuales no siempre están consideradas en las claves de identificación, basadas principalmente en machos adultos. Pero lo que más dificulta su taxonomía y correcta identificación, es, sin duda, la gran variabilidad morfológica a nivel intraespecífico (dentro de una misma especie) que estos organismos presentan, que hace pensar si dicha variación es realmente intraespecífica, o si se trata, en realidad, de complejos que aglutinan especies distintas. Por otro lado, aunque los estudios moleculares en caprélidos son escasos, estudios

Artículos

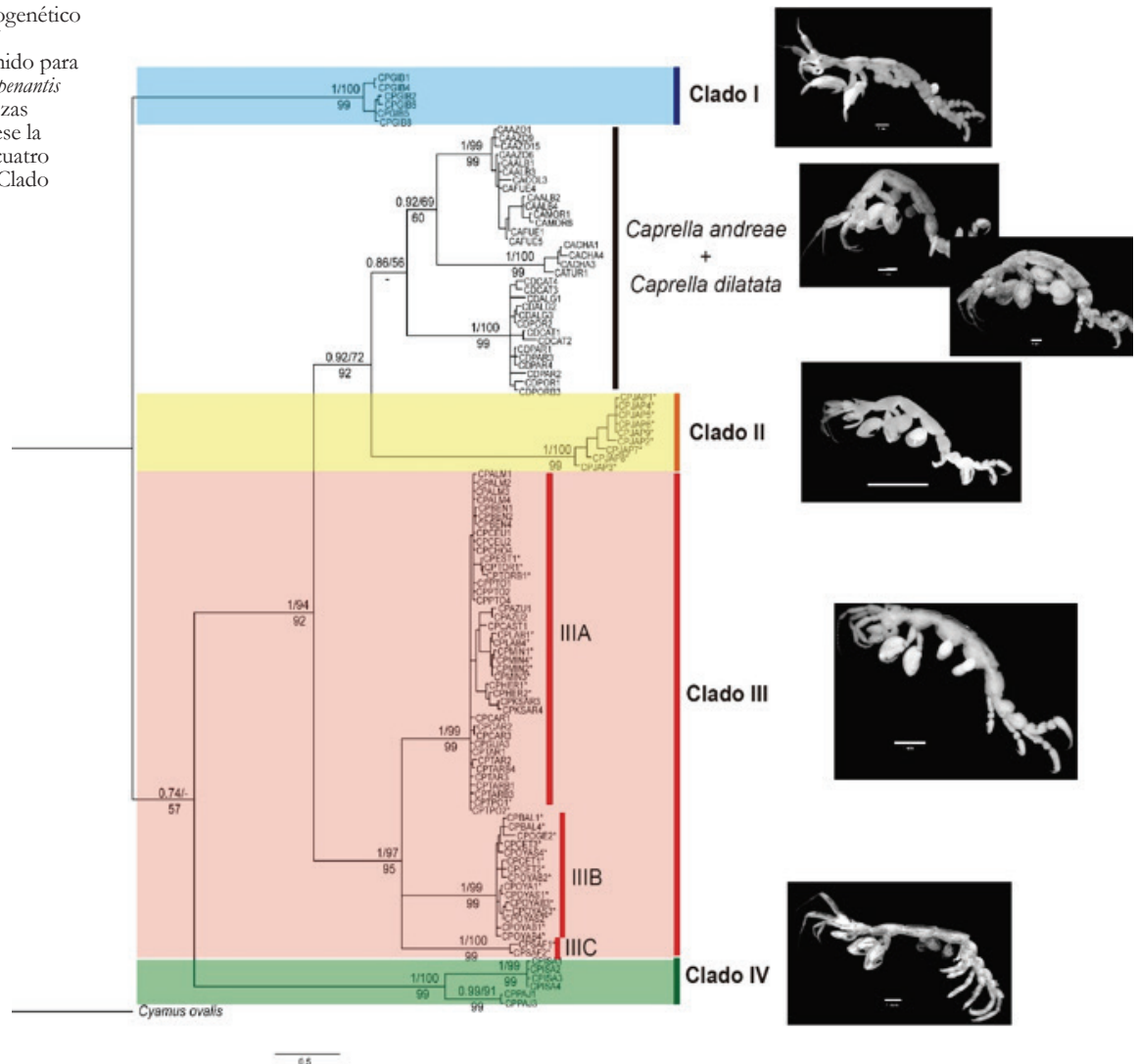
recientes basados en el ADN mitocondrial y nuclear han revelado la existencia de especies crípticas en este grupo de crustáceos marinos (Cabezas *et al.*, 2013a, 2013b, 2014), indicando que la presencia de estas especies en los caprélidos es más común de lo que se pensaba, y, por tanto, complicando aún más su taxonomía, y, por ende, la correcta estimación de su diversidad.

3. BIODIVERSIDAD Y ESPECIACIÓN CRÍPTICA EN LOS CAPRÉLIDOS

Actualmente se conocen unas 400 especies de caprélidos en todo el mundo. Sin embargo, el hecho de que en los últimos años se estén describiendo y rehaciendo descripciones de numerosas especies de caprélidos (p.e. Sturaro y Guerra-García, 2012), pone de manifiesto la falta de conocimiento que se tiene aún de ellos e indica, así mismo, que aún estamos lejos de conocer y comprender su diversidad real. Así pues, ¿Cuánto nos falta por conocer? ¿Cuánta diversidad está “escondida”? ¿Cómo de importante es la especiación críptica en este grupo?.

El género *Caprella* Lamarck, 1801 es el género dominante en la costa de la Península Ibérica, pero también el que presenta un mayor número de especies con problemas

Figura 3. Árbol filogenético basado en el ADN mitocondrial obtenido para la especie *Caprella penantis* (adaptado de Cabezas et al., 2013a). Nótese la diferenciación en cuatro clados diferentes (Clado I-IV).



Artículos

taxonómicos. La mayoría de estudios centrados en los caprelidos utilizan exclusivamente caracteres morfológicos para identificarlos y clasificarlos, y esto, como ya hemos explicado anteriormente, puede subestimar la diversidad debido a la complicada taxonomía de los mismos y la posible existencia de especies crípticas. Es por ello que numerosos estudios han puntualizado la importancia de realizar análisis moleculares. Es el caso, por ejemplo, de *Caprella penantis* Leach, 1814, una especie considerada cosmopolita y una de las más problemáticas desde el punto de vista taxonómico debido a la gran variabilidad morfológica intra-específica que presenta. El estudio molecular que realizamos en esta especie, que incluyó poblaciones de diferentes zonas del mundo, así como poblaciones de las especies *Caprella dilatata* y *C. andreae*, con las que está estrechamente relacionadas, mostró que, se trata en realidad de un complejo de al menos cuatro especies, una de ellas, la de Japón (Clado II), críptica (Figura 3), haciendo dudar, por tanto, de su naturaleza cosmopolita (Cabezas *et al.*, 2013a). Otra especie que presenta una alta variabilidad morfológica es *Caprella acanthifera* Leach, 1814. El estudio morfológico llevado a cabo por Krapp-Schickel y Vader (1998) determinó que se trata en realidad de dos complejos (*acanthifera* y *armata*) que incluyen diferentes especies. Dentro del grupo *acanthifera* identificaron tres especies, entre ellas definieron los caracteres diagnósticos de *C. acanthifera sensu stricto (s.s.)*, y recientemente se han descrito dos nuevas especies más: *C. monai* Guerra-García, Sánchez-Moyano y García-Gómez, 2001 y *C. takeuchii* Guerra-García, Sánchez-Moyano y García-Gómez, 2001 (Guerra-García *et al.*, 2001). *Caprella takeuchii* es muy parecida morfológicamente a *C. acanthifera s.s.*, aunque la primera presenta muchas sedas (pelos) a lo largo del cuerpo y gnatópodos (pinzas) (Figura 4).

Figura 4. Macho de *Caprella acanthifera s.s.* (A) y *Caprella takeuchii* (B), donde se aprecia la presencia de sedas (pelos) en el cuerpo y gnatópodo de esta última.



Estos pelos, sin embargo, parece que sólo están presentes en los machos adultos pero no en los juveniles, lo que hace dudar de si en realidad *C. takeuchii* es una especie diferente a *C. acanthifera s.s.* o si se trata solamente de variabilidad intraespecífica. Los análisis moleculares que estamos llevando a cabo muestran una gran diferenciación genética entre estas dos especies y confirmarían, por tanto, desde el punto de vista molecular, que *C. takeuchii* es una especie válida. Pero, además, nuestros resultados muestran algo muy interesante: *C. acanthifera s.s.* parece ser un complejo de varias especies, muchas de ellas crípticas (Cabezas *et al.*, sin publicar). Por otro lado, también realizamos un estudio molecular en la especie cosmopolita *Caprella andreae* Mayer, 1890, que vive sobre las tortugas marinas. Esta especie nunca ha presentado ningún problema taxonómico, y es por ello que el objetivo principal de nuestro estudio era cuantificar la eficacia del rafting y capacidad de dispersión en esta especie. Sin embargo, los análisis genéticos llevados a cabo sugieren que los especímenes identificados como *C. andreae* representan al menos dos especies crípticas diferentes (Cabezas *et al.*, 2013b). Finalmente, el estudio que estamos llevando a cabo en la especie *Caprella danilevskii Czerniavskii*, 1868, muestra una gran divergencia genética pero no morfológica entre poblaciones de la costa Atlántica Ibérica y el mar de Alborán frente a la costa Atlántica de Marruecos, indicando que podría tratarse también de un complejo de especies crípticas.

Artículos

Los resultados obtenidos en nuestros estudios, indican, por tanto, que la diversidad de los caprellidos está subestimada y que la especiación críptica parece ser un fenómeno muy importante y frecuente en este grupo de crustáceos marinos. Así mismo, muestran la utilidad y eficacia de los marcadores moleculares para delimitar especies y resolver problemas taxonómicos en estos pequeños anfípodos. Aunque los estudios moleculares centrados en caprellidos aún son escasos, nuestros resultados y el hecho de que la especiación críptica sea un fenómeno muy frecuente y cada vez más documentado en los anfípodos gammáridos (p.e. Costa *et al.*, 2009; Pilgrim y Darling, 2010; Baird *et al.*, 2011), indican que aún nos falta mucho por conocer y descubrir de los caprellidos. Todo ello unido a la complicada taxonomía de los mismos, el escaso conocimiento que se tiene de ellos y el gran número de especies cosmopolitas que lo componen, sugieren que en futuros estudios taxonómicos la existencia de especies crípticas en este grupo de crustáceos marinos es muy probable que ocurra. El empleo de herramientas moleculares (taxonomía molecular) en combinación con los caracteres morfológicos (taxonomía morfológica) es necesario para una mejor comprensión y conocimiento de la diversidad real y distribución de estos pequeños crustáceos marinos.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte de los proyectos POCTI/BSE/42300/2001 y FCOMP-01-0124-FEDER-PTDC/MAR/118205/2010, financiados con fondos FEDER a través del Programa Operacional Factores de Competitividad – COMPETE y por fondos nacionales a través de FCT - Fundação para a Ciência e a Tecnologia.

BIBLIOGRAFÍA

- BAEZA-ROJANO, E., GARCÍA, S., GARRIDO, D., GUERRA-GARCÍA, J.M., DOMINGUES, P., 2010. Use of Amphipods as alternative prey to culture cuttlefish (*Sepia officinalis*) hatchlings. *Aquaculture*, 300: 243-246.
- BAIRD, H.P., MILLER, K.J., STARK, J., 2011. Evidence of hidden biodiversity, ongoing speciation and diverse patterns of genetic structure in giant Antarctic amphipods. *Molecular Ecology*, 20: 3439-3454.
- BEHEREGARAY, L.B., CACCONE, A., 2007. Cryptic biodiversity in a changing world. *Journal of Biology*, 6: 1-5.
- BICKFORD, D., LOHMAN, D.J., SODHI, N.S., NG, P.K., MEIER, R., WINKER, K., INGRAM, K.K., DAS, I., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 148-155.
- BUCKLIN, A., STEINKE, D., BLANCO-BERCIAL, L., 2011. DNA barcoding of Marine Metazoa. *Annual Review of Marine Science*, 3: 471-508.
- CABEZAS, M.P., CABEZAS, P., MACHORDOM, A., GUERRA-GARCÍA, J.M., 2013a. Hidden diversity and cryptic speciation refute cosmopolitan distribution in *Caprella penantis* (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 51: 85-99.
- CABEZAS, M.P., NAVARRO-BARRANCO, C., ROS, M., GUERRA-GARCÍA, J.M., 2013b. Long-distance dispersal, low connectivity and molecular evidence of a new cryptic species in the obligate rafter *Caprella andreae* Mayer, 1890 (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae). *Helgoland Marine Research*, 67: 483-497.

Artículos

- CABEZAS, M.P., XAVIER, R., BRANCO, M., SANTOS, A.M., GUERRA-GARCÍA, J.M., 2014. Invasion history of *Caprella scaura* Templeton, 1836 (Amphipoda: Caprellidae) in the Iberian Peninsula: multiple introductions revealed by mitochondrial sequence data. *Biological Invasions*, 16: 2221-2245.
- CAINE, E.A., 1989. Caprellid amphipod behavior and predatory strikes by fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 126: 173-180.
- CHEN, G., HARES, M.P., 2011. Cryptic diversity and comparative phylogeography of the estuarine copepod *Acartia tonsa* on the US Atlantic coast. *Molecular Ecology*, 20: 2425-2441.
- COSTA, F.O. HENZLER, C.M., LUNT, D.H., WHITELEY, N.M., ROCK, J., 2009. Probing marine *Gammarus* (Amphipoda) taxonomy with DNA barcodes. *Systematics and Biodiversity*, 7: 365-379.
- COSTELLO, M.J., 2015. Biodiversity: The Known, Unknown, and Rates of Extinction. *Current Biology*, 25: R368-R371.
- GUERRA-GARCÍA, J.M., 2001. Habitat use of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa. *Ophelia*, 55: 27-38.
- GUERRA-GARCÍA, J.M., SÁNCHEZ-MOYANO, J.E., GARCÍA-GÓMEZ, J.C., 2001. Two new hairy species of *Caprella* (Crustacea: Amphipoda) from the Strait of Gibraltar, with the redescription of *Caprella grandimana*. *Journal of Crustacean Biology*, 21: 1014-1030.
- GUERRA-GARCÍA, J.M., RUIZ-TABARES, A., BAEZA-ROJANO, E., CABEZAS, M.P., DÍAZ-PAVÓN, J.J., PACIOS, I., MAESTRE, M., GONZÁLEZ, A.R., ESPINOSA, F., GARCÍA-GÓMEZ, J.C., 2010. Trace metals in *Caprella* (Crustacea: Amphipoda). A new tool for monitoring pollution in coastal areas? *Ecological indicators*, 10: 734-743.
- HEBERT, P.D.N., CYWINSKA, A., BALL, S.L., DEWAARD, J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society of London B: *Biological Sciences*, 270: 313-321.
- KNOWLTON, N., 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 189-216.
- KRAPP-SCHICKEL, T., VADER, W., 1998. What is and what is not *Caprella acanthifera*? Part 1: the *acanthifera*-group. *Journal of Natural History*, 32: 949-967.
- LERAY, M., KNOWLTON, N., 2015. DNA barcoding and metabarcoding of standardized samples reveal patterns of marine benthic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 2076-2081.
- MARTIN, J.W., DAVIS, G.E., 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Science Series*, 39: 1-124.
- MORA, C., TITTENSOR, D.P., ADL, S., SIMPSON, A.G.B., WORM, B., 2011. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9: e1001127.
- PILGRIM, E.M., DARLING, J.A., 2010. Genetic diversity in two introduced biofouling amphipods (*Ampithoe valida* & *Jassa marmorata*) along the Pacific North American coast: investigation into molecular identification and cryptic diversity. *Diversity and Distributions*, 16: 827-839.

Artículos

- PIMM, S.L., JENKINS, C.N., ABELL, R., BROOKS, T.M., GITTLEMAN, J.L., JOPPA, L.N., RAVEN, P.H., ROBERTS, C.M., SEXTON J.O., 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344: 1246752-1-1246752-10.
- RADULOVICI, A.E., ARCHAMBAULT, P., DUFRESNE, F., 2010. DNA barcodes for Marine Biodiversity: Moving fast forward?. *Diversity*, 2: 450-472.
- ROS, M., VÁZQUEZ-LUIS, M., GUERRA-GARCÍA, J.M., 2013. The role of marinas and recreational boating in the occurrence and distribution of exotic caprellids (Crustacea: Amphipoda) in the Western Mediterranean: Mallorca Island as a case study. *Journal of Sea Research*, 83: 94-103.
- STURARO, N., GUERRA-GARCÍA, J.M., 2012. A new species of *Caprella* (Crustacea: Amphipoda) from the Mediterranean Sea. *Helgoland Marine Research*, 66: 33-42.
- THIEL, M., GUERRA-GARCÍA, J.M., LANCELLOTTI, D.A., VÁSQUEZ, N., 2003. The distribution of littoral caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) along the Pacific coast of continental Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 297-312.
- WHEELER, Q.D., RAVEN, P.H., WILSON, E.O., 2004. Taxonomy: impediment or expedient? *Science*, 303: 285.
- WORMS EDITORIAL BOARD, 2015. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. *Accessed* 2015-10-30.

