

NOTA CIENTÍFICA

Copépodos parásitos (Siphonostomatoidea: Pandaridae) de *Prionace glauca* e *Isurus oxyrinchus*, capturados en la costa central de Chile

Parasitic copepods (Siphonostomatoidea: Pandaridae) of *Prionace glauca* and *Isurus oxyrinchus*, captured in the central coast of Chile

Christian Véliz¹, Zambra López^{2,3}, M. Teresa González² y Enzo Acuña^{1,4*}

¹Departamento de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Casilla 117, Coquimbo, Chile. *eacuna@ucn.cl

²Instituto de Ciencias Naturales 'Alexander von Humboldt', Facultad de Ciencias del Mar, Universidad de Antofagasta, Casilla 170, Antofagasta, Chile

³Programa Doctorado en Ciencias, mención en Ecología y Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras N°3425, Ñuñoa, Santiago de Chile

⁴Millenium Nucleus for Ecology and Sustainable Management of Oceanic Islands (ESMOI), Departamento de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile

Abstract. In the Chilean coast, sharks and rays are one of the least studied fish groups, therefore quantitative data about their parasites are scarce or almost non existing. Copepod parasites were collected from different sites along corporal body of *Prionace glauca* (n= 12) and of *Isurus oxyrinchus* (n= 1) captured onboard cruise OCEARCH during March and April 2014. Three species belonging to the Pandaridae family were identified: *Echthrogaleus coleoptratus*, *Dinemoura producta* and *Nessipus orientalis*. The latter species is here recorded for the first time in Chilean waters. These copepods did not show infection site preferences along host body. Considering the wide range of hosts described for these parasite species, it is concluded they are generalist parasites of wide geographic distribution.

Key words: Parasites, *Echthrogaleus*, *Dinemoura*, *Nessipus*, *Prionace*, *Isurus*

INTRODUCCIÓN

Los copépodos son un grupo de crustáceos acuáticos tanto de vida libre como parásitos, que pueden habitar en agua dulce y en condiciones hipersalinas, distribuyéndose desde aguas someras a grandes profundidades marinas (Huys & Boxshall 1991, Boxshall & Defaye 2008, Morales & Pérez 2012). Se han reconocido cerca de 16.000 especies de copépodos alrededor del mundo, de las cuales aproximadamente un tercio son parásitos (Walter & Boxshall 2008, Boxshall, 2009, Morales & Pérez 2012, González-Armas & Hernández-Trujillo 2012). Los copépodos parásitos presentan una capacidad de vivir prácticamente en cualquier animal acuático (vertebrado e invertebrado) y algunos tienen el potencial de afectar el crecimiento, la fecundidad y la supervivencia de los hospedadores (Stuardo & Fagetti 1961, Hewitt 1971, Neilson *et al.* 1987, Johnson *et al.* 1996, 2004, Vinobaba 2007). Además, los copépodos parásitos poseen estructuras específicas para adherirse a sus huéspedes (Ingram & Parker 2006), reportándose diversos sitios de anclaje para ellas, que incluyen: la cavidad bucal, branquias, aletas pectorales, aletas dorsales y aletas caudales, entre otras (Rokicki & Morozinska 1995, Newbound & Knott 1999, González-Armas & Hernández-Trujillo 2012).

En Chile se registran aproximadamente 131 especies de copépodos parásitos (Muñoz & Olmos 2007), infestando principalmente peces teleósteos de importancia tanto comercial como deportiva (Jensen 1986, Muñoz & Olmos 2007, Morales & Pérez 2012), demostrando así el mayor esfuerzo en la taxonomía de copépodos de este grupo de hospedadores. Sin embargo, los tiburones y las rayas llegan a ser uno de los grupos menos conocidos y los estudios se basan principalmente en individuos capturados incidentalmente. Por lo tanto, estudios cuantitativos de parásitos en tiburones en las costas de Chile son escasos.

La familia Pandaridae se compone aproximadamente de 39 géneros y 220 especies (Walter & Boxshall 2016), que se caracterizan por ser exclusivamente parásitos de condricios (Cressey 1967, 1968; Alvarez & Winfield 2001, González-Armas & Hernández-Trujillo 2012). Los primeros registros de copépodos pandáridos en organismos distribuidos en la costa chilena fueron realizados por Wilson (1905, 1907, 1915, 1921, 1935); posteriormente, Stuardo & Fagetti (1961) reportaron la presencia de hembras de *Echthrogaleus coleoptratus* (Guerin, 1837) infestando un tiburón azul o azulejo *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) en las costas de

Valparaíso. A la fecha, se han registrado en las costas chilenas, 5 géneros de esta familia que incluyen 8 especies: *Dinemoura latifolia* (Steenstrup & Lutken, 1861), *Dinemoura producta* (Müller, 1785), *Echthrogaleus coleoptratus* (Guerin, 1837), *Echthrogaleus denticulatus* Smith, 1873, *Echthrogaleus indistinctus* (Krøyer, 1863), *Gangliopus pyriformis* Gerstaecker, 1854, *Pandarus satyrus* Dana, 1852 y *Phyllothereus cornutus* (Milne-Edwards, 1840) (Muñoz & Olmos 2007).

En este estudio se describe la prevalencia y sitio de infección de especies de copépodos Pandaridae en los tiburones *Prionace glauca* e *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, provenientes de la costa central de Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el crucero OCEARCH 'Islas Oceánicas, Chile' (33°75'S 72°26,9'W), efectuado entre el 18 de marzo y 11 de abril 2014, se capturaron 13 tiburones mediante sedal y anzuelos, 12 de ellos fueron azuleros (*Prionace glauca*) y un ejemplar de mako (*Isurus oxyrinchus*). Los copépodos parásitos fueron separados mediante el uso de pinzas e introducidos en frascos con alcohol al 95% y rotulados según el sitio del cuerpo del tiburón donde se encontraban adheridos (mandíbula, branquias, aleta dorsal, entre otras).

La identificación taxonómica se basó en las descripciones morfológicas más distintivas (antenas, apéndice bucales, pereiópodos, entre otras estructuras) siguiendo la literatura especializada (Cressey 1967, Hewitt 1967, Alvarez & Winfield 2001, Ho *et al.* 2003, Izawa 2010, Ho & Lin 2011, Dippenaar & Jordaan 2012).

Para corroborar la identidad taxonómica de los parásitos se realizaron análisis moleculares, con extracciones de ADN de cada morfotipo de los copépodos obtenidos mediante la metodología del Chelex al 5% (Leung *et al.* 2009). Se amplificaron, mediante PCR (reacción en cadena de la polimerasa), 2 genes: la región D1-D2 del gen nuclear 28S (28S) y el gen 18S (18S) usando los partidores descritos por Song *et al.* (2008) para 28S y 18S. Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 1,5% y se enviaron a secuenciar a la compañía MacroGen Inc., Corea del Sur¹ a través del secuenciador automático ABI Prism 3730xl. Las secuencias se ensamblaron y editaron usando el programa ProSeq v2.9 (Filatov 2002). Adicionalmente, se obtuvieron secuencias de la base de datos GenBank.

Los análisis filogenéticos se realizaron usando los algoritmos de Maximum Likelihood (ML), Neighbor-Joining (NJ) y

Maximum Parsimony (MP). Los análisis de ML y NJ se realizaron en el programa Mega v6 (Tamura *et al.* 2013), y MP fue realizado usando el programa PAUP* (Swofford 2002). El soporte nodal se determinó con 1000 permutaciones bootstrap. Para el análisis de ML, se usaron los modelos GTR+G+I para el gen 18S, y el modelo GTR+G para el gen 28S. Para el análisis de NJ, se usaron los modelos TN93+G para el gen 28S, y el modelo de K2P para el gen 18S. Los modelos fueron escogidos de acuerdo al criterio de información de Akaike (AIC) implementado en Mega v6. Para el análisis del algoritmo de MP se utilizó una estrategia de búsqueda heurística con adición aleatoria de las secuencias, y bisección del árbol y reconexión (TBR) con intercambio de ramas. Todos los caracteres se llevaron a cabo sin orden y se ponderaron de igual forma y los gaps fueron tratados como datos faltantes. Se utilizaron individuos de la familia Bomolochidae como outgroup para el gen 28S, y un individuo de la familia Dichelethiidae para el gen 18S. Los individuos fueron clasificados en grupos específicos, cuando correspondía. La distancia fue obtenida con el promedio del número de mutaciones (sustituciones). La divergencia entre grupos fue determinada aplicando el modelo K2P en el algoritmo NJ.

Se calculó prevalencia y abundancia media de los copépodos según Bush *et al.* (1997). Para evaluar la posible preferencia de los parásitos a un sitio específico del tiburón se utilizó una matriz de correlaciones de Spearman (Zar 1999). Además, para evaluar posibles agrupaciones en las ocurrencias de infecciones entre sitios corporales se realizó un análisis de cluster, utilizando distancia euclidiana y el algoritmo de unión simple entre grupos, con la función SIMPROF para objetivar los grupos (PRIMER 6.0).

Tabla 1. Número total de copépodos *E. coleoptratus* registrados en los diferentes sitios corporales de *P. glauca* / Total number of *E. coleoptratus* copepods recorded in the different body sites of *P. glauca*

| Ubicación | Total copépodos parásitos | Porcentaje copépodos (%) |
|----------------|---------------------------|--------------------------|
| Branquia | 15 | 18,99 |
| Aleta pectoral | 10 | 12,66 |
| 1° Dorsal | 8 | 10,13 |
| 2° Dorsal | 7 | 8,86 |
| Aleta pélvica | 5 | 6,33 |
| Aleta anal | 3 | 3,80 |
| Aleta caudal | 21 | 26,58 |
| Clasper | 8 | 10,13 |
| Flanco A | 2 | 2,53 |

¹<www.macrogen.com>

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se identificaron 3 especies de copépodos en los diferentes sitios anatómicos de las especies de tiburones (Tabla 1). Hubo abundancias de copépodos que se correlacionaron positivamente entre el flanco con aleta dorsal ($r=0,68$, $P < 0,05$) y la aleta pélvica ($r=0,904$; $P < 0,05$), y entre aleta anal con clasper ($r=0,887$; $P < 0,05$). El análisis de cluster, sin embargo, no fue apoyado estadísticamente y no se evidenciaron agrupaciones de preferencias en las abundancias de copépodos por sitios corporales.

ECHTHROGALEUS COLEOPTRATUS (GUERIN-MENEVILLE, 1837)

Se obtuvieron 79 ejemplares correspondientes a hembras y algunos estados juveniles de *E. coleoptratus* ubicados en diversas partes del cuerpo de los tiburones. Estos copépodos

sólo se registraron sobre *P. glauca*, con un 100% de prevalencia (Tabla 1). La identificación de esta especie fue apoyada por los análisis moleculares (Fig. 1A; Tabla 2).

NESSIPUS ORIENTALIS HELLER, 1865

Se identificó una hembra de esta especie que solo se encontró en *I. oxyrinchus* por lo cual se considera una prevalencia del 100%. No se encontró diferencias con las descripciones taxonómicas y los especímenes examinados.

DINEMOURA PRODUCTA (MÜLLER, 1785)

Se identificaron 5 ejemplares hembra de esta especie en el tiburón *I. oxyrinchus* con una prevalencia del 100%. Los análisis moleculares mostraron una distancia genética de 0,15 entre los ejemplares capturados en este estudio y las secuencias del GenBank (Fig. 1B; Tabla 3).

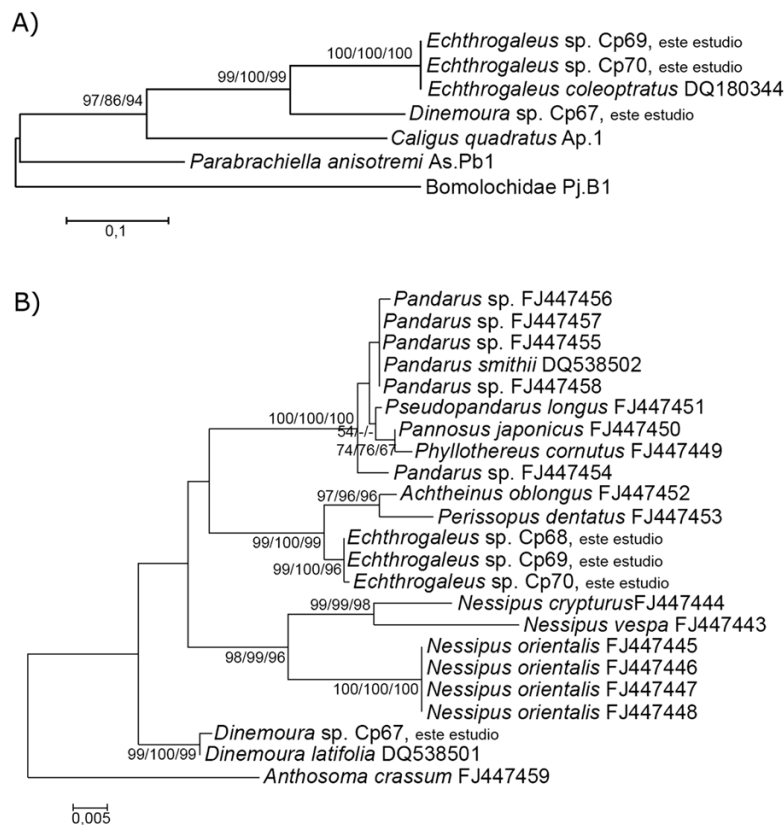


Figura 1. Árboles filogenéticos de diferentes especies de pandaridos encontrados en tiburón contrastados con secuencias obtenidas de la base de datos GenBank. Los árboles se basaron en el análisis de Maximum Likelihood (ML) para los genes 28S (A) y 18S (B). Los números indican el porcentaje de soporte bootstrap realizados para cada análisis ML/NJ/MP. Los valores menores al 50% no se indican / Phylogenetic trees of different species of pandarids found on shark contrasted with sequences obtained from the GenBank database. The trees were based on the Maximum Likelihood (ML) analysis for the 28S (A) and 18S (B) genes. The numbers indicate the percentage of bootstrap support performed for each ML/NJ/MP analysis. Less than 50% values are not included

Tabla 2. Distancia genética entre las secuencias genéticas de los distintos individuos estudiados con el gen 28S. La mitad superior muestra el número de mutaciones entre las comparaciones pareadas y la mitad inferior muestra la diferencia porcentual entre las comparaciones pareadas / Genetic distance between the genetic sequences of the different individuals studied with the 28S gene. The upper half shows the number of mutations between paired comparisons and the lower half shows the percentage difference between paired comparisons

| K2P/N bp | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|
| 1 <i>E. cf. coleopratus</i> Cp69 | | 0 | 103 | 1 | 163 | 167 | 174 |
| 2 <i>E. cf. coleopratus</i> Cp70 | 0 | | 103 | 1 | 163 | 167 | 174 |
| 3 <i>Dinemoura latifolia</i> Cp67 | 20,04 | 20,04 | | 104 | 158 | 157 | 178 |
| 4 <i>Echthrogaleus coleopratus</i> DQ180344.1 | 0,165 | 0,165 | 20,26 | | 163 | 168 | 174 |
| 5 <i>Caligus quadratus</i> Ap.1 | 35,7 | 35,7 | 34,57 | 35,67 | | 157 | 174 |
| 6 <i>Parabrachiella anisotremi</i> As.Pb1 | 37,32 | 37,32 | 34,42 | 37,59 | 35,17 | | 158 |
| 7 Bomolochidae Pj.B1 | 40,6 | 40,6 | 41,97 | 40,57 | 41,54 | 36,05 | |

Tabla 3. Distancia genética entre las secuencias genéticas de interés con los individuos de sus clados, con el gen 18S. La mitad superior muestra el número de mutaciones entre las comparaciones pareadas y la mitad inferior muestra la diferencia porcentual entre las comparaciones pareadas / Genetic distance between the genetic sequences of interest with the individuals of their clades, with the 18S gene. The upper half shows the number of mutations between paired comparisons and the lower half shows the percentage difference between paired comparisons

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|------|------|------|------|------|------|----|
| 1 Cp68 | | 0 | 1 | 15 | 21 | 33 | 32 |
| 2 Cp69 | 0,00 | | 1 | 15 | 21 | 33 | 32 |
| 3 Cp70 | 0,07 | 0,07 | | 16 | 22 | 34 | 33 |
| 4 <i>Achtheinus oblongus</i> FJ447452.1 | 1,13 | 1,13 | 1,21 | | 12 | 40 | 40 |
| 5 <i>Perissopus dentatus</i> FJ447453.1 | 1,59 | 1,59 | 1,67 | 0,90 | | 43 | 43 |
| 6 Cp67 | 2,52 | 2,52 | 2,60 | 3,07 | 3,30 | | 2 |
| 7 <i>Dinemoura latifolia</i> DQ538501.1 | 2,44 | 2,44 | 2,52 | 3,07 | 3,31 | 0,15 | |

Echthrogaleus coleopratus fue registrado para *P. glauca* originalmente por Fagetti & Stuardo (1961) en las costas de Valparaíso, además ha sido reportada en otros sitios del mundo parasitando a *Carcharhinus brachyurus*, *Carcharodon carcharias*, *Centrophorus uyato*, *I. oxyrinchus*, *Lamna ditropis*, *L. nasus*, *P. glauca*, *Rhizoprionodon acutus* y *Squalus acanthias* (Pollerspöck & Straube 2015). *Dinemoura producta* fue reportada en Chile sobre *I. oxyrinchus* por Cressey (1968), y también ha sido encontrada en otras partes del mundo parasitando a *Alopias vulpinus*, *C. carcharias*, *Cetorhinus maximus*, *I. oxyrinchus*, *L. nasus* y *Sphyrna zygaena*, (Pollerspöck & Straube 2015). *Nessipus orientalis* no ha sido reportada con anterioridad para aguas chilenas, y por lo tanto, corresponde al primer registro para nuestra costa. Esta especie puede ser fácilmente distinguible de las otras especies debido a las placas dorsales (Cressey 1967). Esta especie ha sido reportada parasitando a *A. vulpinus*, *C. acronotus*, *C. brevipinna*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. plumbeus*, *C. carcharias*, *Galeocerdo cuvier*,

Ginglymostoma cirratum, *I. oxyrinchus*, *Mustelus antarcticus*, *M. mustelus*, *M. punctulatus*, *M. schmitti*, *Negaprion brevirostris*, *Notorynchus cepedianus*, *R. acutus*, *Scoliodon laticaudus*, *Sphyrna mokarran* y *S. zygaena* (Pollerspöck & Straube 2015). Por lo tanto, debido al amplio rango de hospedadores se podría concluir que *Echthrogaleus coleopratus*, *Dinemoura producta* y *Nessipus orientalis* son parásitos generalistas. Tanto las condiciones ambientales, los patrones de distribución geográfica de los parásitos y del hospedador, las estrategias de colonización o transmisión al azar de algunos parásitos, y la movilidad entre hábitat de otros hospedadores podrían explicar el amplio rango de hospedador como también el extenso rango geográfico de estos copépodos (Bush *et al.* 1997, Benz *et al.* 2003, Timi & Poulin 2003).

Fagetti & Stuardo (1961) indican que en tiburones de las costas de Chile no existen especies endémicas de copépodos y todas ellas son cosmopolitas. Esto podría ser apoyado por nuestros resultados para las 3 especies de copépodos encontradas. Sin embargo, se utilizaron los genes 18S y 28S

para corroborar identidades específicas, y estos genes no han resultado ser buenos marcadores para identificar especies de copépodos (González *et al.* 2016). Por lo tanto, se recomienda utilizar el gen citocromo oxidasa I (COI) para dilucidar la posible presencia de especies crípticas en estos géneros como ha sido reportado en otros grupos de parásitos (Sepúlveda *et al.* 2014).

Se han reportado diversos sitios de anclaje para los copépodos parásitos (Rokicki & Morozinska 1995, Newbound & Knott 1999, González-Armas *et al.* 2012), lo que no fue detectado en este estudio, sugiriendo una baja selectividad de sitio de infección. El grado de selectividad para un sitio de anclaje puede estar relacionado con el grado de especialización de las especies de copépodos (Newbound & Knott 1999) y sólo en casos excepcionales, cuando varias especies diferentes de copépodos ectoparásitos co-ocurren en el mismo hospedador, la competencia por el espacio puede obligar a una especie a fijarse en un sitio corporal menos favorable (Hewitt 1979).

El bajo número de copépodos registrados en los tiburones examinados podría deberse a la manipulación de los tiburones, debido a que el objetivo del muestreo era el marcaje y luego la liberación de éstos. Además, hay autores que indican que el número de parásitos aumenta con la edad y tamaño del hospedador (Hayward *et al.* 1998, Poulin 2000, Timi & Poulin 2003), y la mayoría de los tiburones capturados durante el cruce correspondieron a tiburones juveniles y posiblemente no sea un período suficiente para una infestación mayor.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente la invitación de OCEANA y al Jefe de Expedición 'OCEARCH' Chris Fishers y toda la tripulación del Barco 'M/V OCEARCH', por su colaboración y apoyo durante la expedición, captura y marcaje de los tiburones, y en especial a FINNING CATERPILLAR por el financiamiento de la Expedición.

LITERATURA CITADA

- Alvarez F & I Winfield. 2001. New records of *Dinemoura latifolia* and *Pandarus smithii* (Copepoda, Siphonostomatoida, Pandaridae) parasitizing the shark *Isurus oxyrinchus* in the Gulf of Mexico. *Crustaceana* 74: 501-503.
- Benz G, H Mollet, D Ebert, C Davis & S Van Sommeran. 2003. Five species of parasitic copepods (Siphonostomatoida: Pandaridae) from the body surface of a White Shark captured in Morro Bay, California. *Pacific Science* 57(1): 39-43.
- Boxshall G. 2009. Pandaridae Milne Edwards, 1840. In: Walter TC & G Boxshall (eds). *World of Copepods database*. <<http://www.marinespecies.org/copepoda/aphia.php?%20p=taxdetails&id=135531>>
- Boxshall G & D Defaye. 2008. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 195-207.
- Bush A, K Lafferty, J Lotz & A Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83(4): 575-583.
- Cressey RF. 1967. Revision of the family Pandaridae (Copepoda: Caligoida). *Proceedings of the United States National Museum* 121: 1-133.
- Cressey RF. 1968. Caligoid copepods parasitic on *Isurus oxyrinchus* with an example of habitat shift. *Proceedings of the United States National Museum* 125(3653): 1-26.
- Dippenaar S & B Jordaan. 2012. *Nesippus orientalis* Heller, 1868 (Pandaridae: Siphonostomatoida): descriptions of the adult, young and immature females, a first description of the male and aspects of their functional morphology. *Systematic Parasitology* 65: 27-41.
- Fagetti E & J Stuardo. 1961. Copépodos parásitos chilenos III. Redescrpción de *Caligus teres* Wilson y nueva localidad para la especie japonesa *Trebius akajei* Shiino. *Gayana Zoológica* 3: 5-12.
- Filatov D. 2002. Proseq: a software for preparation and evolutionary analysis of DNA sequence data sets. *Molecular Ecology Notes* 2: 621-624.
- González-Armas RHJ & S Hernández-Trujillo. 2012. A new regional record for the Pandarid, *Dinemoura producta* (Müller, 1785), parasitic on the shortfin mako shark captured off Cabo San Lucas, México. *Crustaceana* 85(8): 1019-1023.
- González MT, R Castro, G Muñoz & Z Lopez. 2016. Sea lice (Siphonostomatoida: Caligidae) diversity on littoral fishes from the south-eastern Pacific coast determined from morphology and molecular analysis, with description of a new species (*Lepeophtheirus confusum*). *Parasitology International* 65: 685-695.
- Hayward CJ, KML Perera & K Rohde. 1998. Assemblages of ectoparasites of a pelagic fish, slimy mackerel (*Scomber australasicus*), from south-eastern Australia. *International Journal for Parasitology* 28: 263-273.
- Hewitt GC. 1967. Some New Zealand parasitic Copepoda of the family Pandaridae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 1(2): 180-264.
- Hewitt GC. 1971. Two species of *Caligus* (Copepoda: Caligidae) from Australian waters, with a description of some developmental stages. *Pacific Science* 25: 145-164.
- Hewitt GC. 1979. Eight species of parasitic Copepoda on a white shark. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13(1): 171.
- Ho J & CL Lin. 2011. Redescription of *Dinemoura discrepans* Cressey, 1967 (Copepoda: Pandaridae) parasitic on four species of sharks off southeast coast of Taiwan. *Folia Parasitologica* 58(4): 311-317.

- Ho J, W Chang, S Yang & JY Wang. 2003.** New Records for *Dinemoura ferox* (Copepoda: Siphonostomatoida: Pandaridae) from Pacific Sleeper Sharks Captured in Waters off Eastern Taiwan. *Journal of Parasitology* 89(5): 1071-1073.
- Huys R & GA Boxshall. 1991.** Copepod evolution, 468 pp. The Ray Society, London.
- Ingram AL & AR Parker. 2006.** The functional morphology and attachment mechanism of pandarid adhesion pads (Crustacea: Copepoda: Pandaridae). *Zoologischer Anzeiger* 244: 209-221.
- Izawa K. 2010.** Redescription of eight species of parasitic copepods (Siphonostomatoida, Pandaridae) infecting Japanese elasmobranchs. *Crustaceana* 83(3): 313-341.
- Jensen L. 1986.** Crustaceans parasitic on fishes. *The American Biology Teacher* 48(7): 438-439.
- Johnson SC, RB Blaylock & K Hyatt. 1996.** Disease caused by the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) in wild sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* stocks of Alberni Inlet, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2888-2897.
- Johnson SC, JW Treasurer, S Bravo, K Nagasawa & Z Kabata. 2004.** A review of the impact of parasitic copepods on marine aquaculture. *Zoological Studies* 43: 229-243.
- Leung T, DK Keeney, D Koehler, A Peoples & R Poulin. 2009.** Trematode parasites of Otago Harbour (New Zealand) soft-sediment intertidal ecosystems: life cycles, ecological roles and DNA barcodes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 857-865.
- Morales F & G Pérez. 2012.** Los copépodos parásitos: componentes importantes de la biodiversidad. *CONABIO. Biodiversitas* 104: 1-5.
- Muñoz G & V Olmos. 2007.** Revisión bibliográfica de especies ectoparásitas y hospedadoras de sistemas acuáticos de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 42(2): 89-148.
- Neilson JD, RI Perry, JS Scott & P Valerio. 1987.** Interactions of caligid ectoparasites and juvenile gadids on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* 39: 221-232.
- Newbound DR & B Knott. 1999.** Parasitic copepods from pelagic shark in Western Australia. *Bulletin of Marine Science* 65: 715-724.
- Pollerspöck J & N Straube. 2015.** Bibliography database of living/fossil sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali) -Host-Parasites List/Parasite-Hosts List-, <doi: 10.13140/RG.2.1.3636.6887>, <www.shark-references.com>
- Poulin R. 2000.** Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes. *Journal of Fish Biology* 56: 123-137.
- Rokicki J & J Morozinska. 1995.** Parasitic copepods from *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810, from the Central Atlantic Ocean. *Crustaceana* 68(1): 21-26.
- Song Y, GT Wang, WJ Yao, Q Gao & P Nie. 2008.** Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology Research* 102: 299-306.
- Stuardo J & E Fagetti. 1961.** Notas carcinógenas. Copépodos parásitos chilenos. I. Una lista de las especies conocidas y descripción de 3 especies nuevas. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 55-83.
- Swofford DL. 2002.** PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods) Version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland. [CD ROM]
- Tamura K, G Stecher, D Peterson, A Filipksi & S Kumar. 2013.** MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.
- Timi J & R Poulin. 2003.** Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish: how repeatable is it? *International Journal for Parasitology* 33: 1353-1362.
- Vinobaba V. 2007.** Histopathological changes induced by ergasilid copepod infections on the gills of food fish from Batticaloa lagoon, Sri Lanka. *Sri Lanka Journal of Aquatic Sciences* 12(2007): 77-87.
- Wilson CB. 1905.** North American parasitic copepods belonging to the family Caligidae. Part 1. The Caliginae. *Proceedings of the United States National Museum* 28: 479-672.
- Wilson CB. 1907.** North American parasitic copepods belonging to the family Caligidae. Part. 2. The Trebinae and Euryphorinae. *Proceedings of the United States National Museum* 31: 669-720.
- Wilson CB. 1915.** North American parasitic copepods belonging to the family to the Lernaecidae with a revision of the entire family. *Proceedings of the United States National Museum* 47(2063): 565-729.
- Wilson CB. 1921.** Report on the parasitic Copepoda collected during the survey of the Juan Fernández Island. In: Skottsberg C (ed). *The Natural History of the Juan Fernández and Eastern Island*, pp. 71-74. Almqvist & Wiksells Boktryckeri, Uppsala.
- Wilson CB. 1935.** Parasitic copepods from the Pacific Coast. *The American Midland Naturalist Journal* 16(5): 776-797.

Recibido el 21 de diciembre de 2016 y aceptado el 13 de septiembre de 2017

Editor: Claudia Bustos D.