



NOTA / NOTE

## Primer registro del orden Tantulocarida Boxshall y Lincoln, 1983 (Crustacea) en aguas profundas del Caribe colombiano

### First register of the Tantulocarida order Boxshall and Lincoln, 1983 (Crustacea) in deep waters of the Colombian Caribbean

Juan Sebastián Cortés<sup>1\*</sup>, Néstor Hernando Campos<sup>2</sup> y Maryela Bolaño-Lara<sup>1</sup>

0000-0002-7428-796X

0000-0003-2510-3009

0000-0002-0189-8137

1. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andreis - Invemar, Santa Marta, D.T.C.H, Colombia. [jscortesm@unal.edu.co](mailto:jscortesm@unal.edu.co)\*,  
[maryela.bolano@invemar.org.co](mailto:maryela.bolano@invemar.org.co)

2. Instituto de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe, Colombia. [nhcampos@unal.edu.co](mailto:nhcampos@unal.edu.co)

\* Autor de correspondencia

#### RESUMEN

Se registra por primera vez la presencia de crustáceos del orden Tantulocarida en el mar Caribe. Los organismos recolectados se encontraron parasitando a un cumáceo del género *Eudorella* y a dos tanaidáceos del género *Tanaella*, profundidades entre 2 420 y 2 786 m de profundidad. Los organismos provienen de muestreos de la comunidad bentónica realizados en la ecorregión Caribe Oceánico (COC), en un área de interés para exploración de hidrocarburos. Los organismos se analizaron en laboratorio con microscopio óptico y estereoscopio; se tomaron fotografías y se realizaron diagramas para describir los principales caracteres morfológicos y morfométricos. En total se encontraron cuatro tantulocáridos, de los cuales uno era macho y las demás hembras sexuales. Debido a la especificidad parásito-hospedero y a que no hay reportes del orden en la región del Mar Caribe, es muy probable que los especímenes colectados sean nuevas especies para la ciencia.

**PALABRAS CLAVE:** Parasitismo, Crustáceos ectoparásitos, Cumacea, Tanaidacea, Bentos de profundidad.

#### ABSTRACT

The presence of parasitic crustaceans of the order Tantulocarida in the Caribbean Sea is reported for the first time. The organisms were found parasitizing a Cumacea of the genus *Eudorella* and two Tanaidaceans of the genus *Tanaella*, between 2,420 and 2,786 m deep. The organisms came from the benthic community samplings made in Ocean Caribbean ecoregion (COC), in a hydrocarbon exploration area. The organisms were analyzed in the laboratory with an optical microscope and stereoscope; photographs were taken, and diagrams were made to describe the main morphological and morphometric characters. Four tantulocaridans were found, of which one was male and the other sexual females. Due to host-parasite specificity and the lack of reports in the Caribbean Sea, it is highly likely that these collected species are new to science.

**KEYWORDS:** Parasitism, Ectoparasitic crustaceans, Cumacea, Tanaidacea, Deep benthos.

Los tantulocáridos son un grupo de pequeños crustáceos que se caracterizan por ser ectoparásitos exclusivos de otros crustáceos como copépodos, ostrácodos y peracáridos. El ciclo de vida incluye una larva parásita infectiva (o larva tantulus) que, después de establecerse en la cutícula del huésped, sufre una metamorfosis, finalizando con el desarrollo de un individuo sexual adulto, o de hembras partenogenéticas (Huys *et al.*, 1993; Arbizu y Petrunina, 2018; Petrunina y Huys, 2020).

Los tantulocáridos han sido registrados desde la zona intermareal hasta más de 9 000 m de profundidad, incluyendo aguas tropicales y polares de todo el mundo, y hacen parte de la meiofauna temporal y el meroplancton (Boxshall y Huys, 1989; Petrunina y Kolbasov, 2009; Petrunina y Huys, 2020). La mayoría de los registros se han localizan en los océanos Pacífico y Atlántico, especialmente en latitudes altas y el mar profundo (Mohrbeck *et al.*, 2010). En la actualidad existen 39 especies y 23 géneros, agrupados en cinco familias (Petrunina y Huys, 2020), aunque estudios recientes indican que el número actual de especies descritas subestima la riqueza real del grupo (Arbizu y Petrunina, 2018; Petrunina y Huys, 2020). En cuanto a su filogenia, estudios de las aperturas genitales de los adultos y de las secuencias de rADN 18S, ubican a los tantulocáridos como parientes cercanos de los tecostracos (Boxshall y Lincoln, 1987; Huys *et al.*, 1993; Petrunina *et al.*, 2013). Hasta el momento, no existen publicaciones científicas que registren la presencia del orden en el mar Caribe (Petrunina y Huys, 2020).

Los organismos provienen de muestras de sedimentos recolectadas en dos cruceros de investigación costa afuera, a más de 2 000 m de profundidad, realizados por la Coordinación de Servicios Científicos (CSC) del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – Invemar, en el marco de proyectos de exploración de hidrocarburos en el mar Caribe colombiano (Bloque COL 3, localizado entre los departamentos de Atlántico y Magdalena), en junio de 2015 y mayo de 2018 (Figura 1). El sedimento se recolectó usando un *Box-corer* de área de muestreo de 0,25 m<sup>2</sup> y se tamizó con una malla con poro de 300 µm. Al material retenido se le adicionó como narcotizante una solución de cloruro de magnesio analítico (70 g por litro de agua), formaldehído al 10 % (preservante) y rosa de Bengala 1 g por litro de agua (pigmento), según las indicaciones de Mason y Yevich (1967), Holme y Mcintyre (1971) y Baguley *et al.*, 2006.

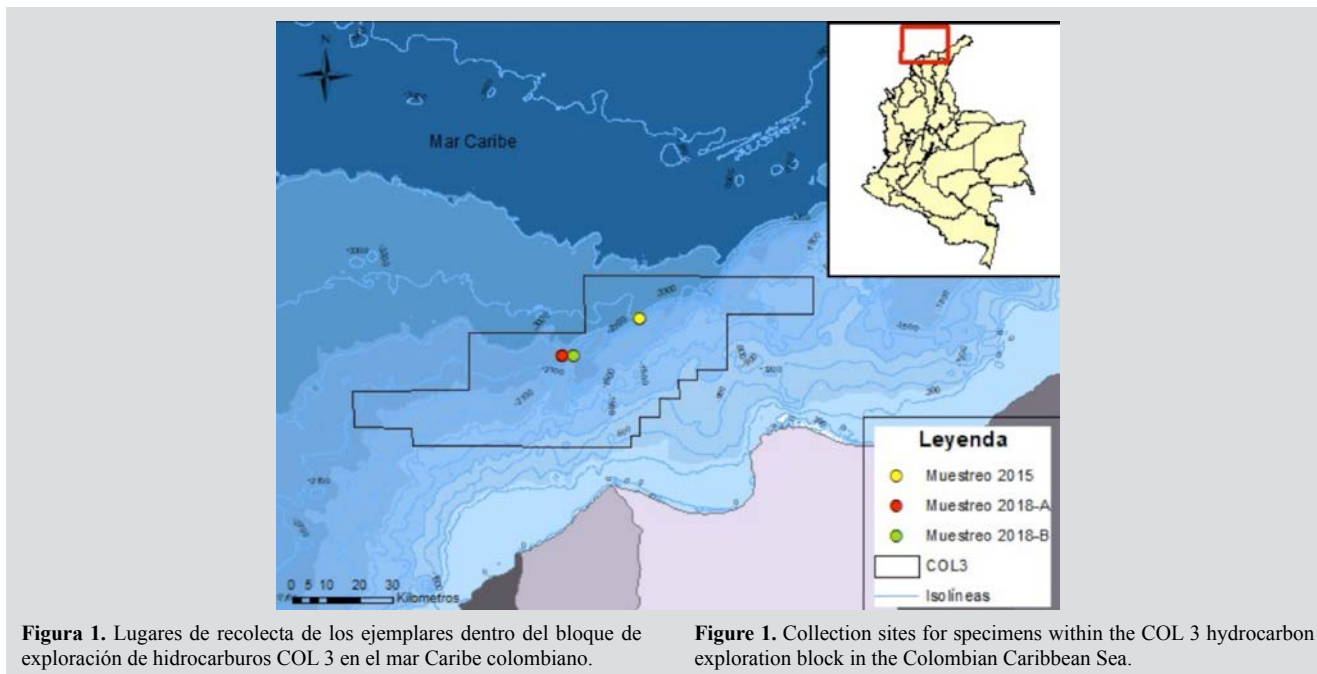
Las muestras se revisaron por medio de estereoscopio y microscopio óptico Zeiss con cámara integrada, con aumento máximo de 600X. Dentro de la macrofauna recolectada se encontró un cumáceo (muestreo de 2015) y dos tanaidáceos (muestreo de 2018) parasitados por tantulocáridos. Se

Tantulocaridans are a group of small crustaceans characterized by being exclusive ectoparasites of other crustaceans such as copepods, ostracods, and peracarids. The life cycle includes an infective parasitic larva (or tantulus larva), which after establishing itself in the host's cuticle, undergoes an elaborate metamorphosis, ending with the development of either an adult sexual individual or parthenogenetic females (Huys *et al.*, 1993; Arbizu and Petrunina, 2018; Petrunina and Huys, 2020).

Tantulocaridans have been found from the intertidal zone to beyond 9,000 m deep, including worldwide tropical and polar waters, and they are part of the temporal meiofauna and meroplankton (Boxshall and Huys, 1989; Petrunina and Kolbasov, 2009; Petrunina and Huys, 2020). Most of the records have been reported in the Pacific and Atlantic oceans, especially in high latitudes and the deep sea (Mohrbeck *et al.*, 2010). There are currently 39 species and 23 genera, grouped into five families (Petrunina and Huys, 2020), although recent studies indicate that the current number of described species underestimates the group's real richness (Arbizu and Petrunina, 2018, Petrunina and Huys, 2020). Regarding their phylogeny, studies of the adult genital openings and 18S rDNA sequence data place tantulocarids as close relatives of thecostracans (Boxshall and Lincoln, 1987; Huys *et al.*, 1993; Petrunina *et al.*, 2013). Currently, there are no scientific publications that record the presence of the order in the Caribbean Sea (Petrunina and Huys, 2020).

The organisms come from sediment samples collected in two offshore research cruises, at more than 2,000 m deep, carried out by the Coordination of Scientific Services (CSC) of the Institute for Marine and Coastal Research - Invemar, within the framework of projects of hydrocarbon exploration in the Colombian Caribbean Sea (Block COL 3, located between the departments of Atlántico and Magdalena), in June 2015 and May 2018 (Figure 1). The sediment was collected using a 0.25 m<sup>2</sup> sampling area *Box-corer* and sieved with a 300 µm pore mesh. To the retained material, a narcotic solution of analytical magnesium chloride (70 g per liter), 10 % formaldehyde (preservative), and Bengal Rose 1 g per liter (pigment) was added, according to the recommendations of Mason and Yevich (1967); Holme and Mcintyre (1971) and Baguley *et al.* (2006).

The samples were reviewed using an optical microscope and stereoscope Zeiss with an integrated camera, with maximum magnification of 600X. Within the collected macrofauna, a cumacean (2015 sampling) and two tanaidaceans (2018 sampling) were found being parasitized



**Figura 1.** Lugares de recolecta de los ejemplares dentro del bloque de exploración de hidrocarburos COL 3 en el mar Caribe colombiano.

**Figure 1.** Collection sites for specimens within the COL 3 hydrocarbon exploration block in the Colombian Caribbean Sea.

realizaron esquemas de los parásitos y de los hospederos para facilitar la visualización de las principales estructuras usadas para la identificación taxonómica. El tamaño corporal fue medido desde el margen anterior del cefalón hasta el margen posterior del tronco expandido.

Los individuos estudiados se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural Marina de Colombia Makuriwa- del Invemar. Para la identificación de los tantulocáridos se usaron los trabajos de: Boxshall y Lincoln (1983 y 1987), Huys *et al.* (1993), Huys y Conroy-Dalton (1997), Ohtsuka (1997), Ohtsuka y Boxshall (1998), Kornev *et al.* (2004), Knudsen *et al.* (2009), Kolbasov y Petrunina (2010), Mohrbeck *et al.* (2010), Petrunina *et al.* (2013), Huys *et al.* (2014) y Petrunina y Huys (2020). Para la identificación de los peracáridos hospederos se emplearon los trabajos de: Petrescu (1991), Blake y Scott (1997), Larsen y Heard (2004), Roccatagliata (2004), Mühlenhardt-Siegel (2005 y 2011) y Drumm y Bird (2016). El sistema de nomenclatura usado para las descripciones fue el de Huys y Boxshall (1988).

#### Descripción de los ejemplares recolectados

**Ejemplar 1.** Macho en etapa temprana de desarrollo parasitando a un cumáceo (Cumacea: Leuconidae) del género *Eudorella* (Figura 2). Profundidad: 2 786 m. Coordenadas: 11°48'3,606" N; 74°44'37,634" W, junio de 2015.

El tamaño es de 292 µm aproximadamente; su cuerpo se divide en cefalón, tórax, seis somitas pedígeros y urosoma sin apéndices.

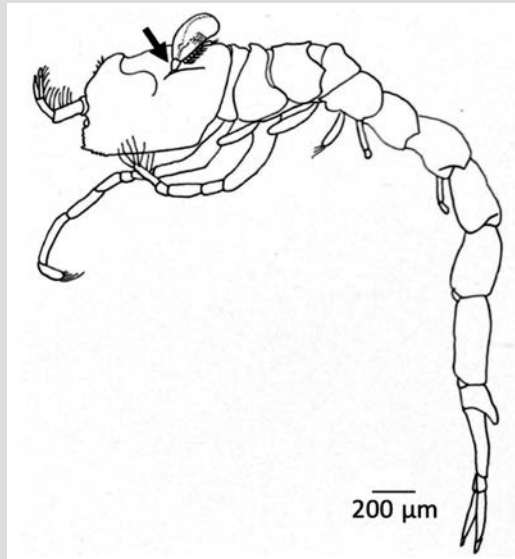
by Tantulocarida. Schemes of the parasites and hosts were made to facilitate the visualization of the main structures used for taxonomic identification. Body size was measured from the cephalon's anterior margin to the posterior margin of the expanded trunk.

The collected individuals are in process of being deposited within the Makuriwa collection of Invemar. The next works were used as a reference for tantulocaridans identification: Boxshall and Lincoln (1983 and 1987), Huys *et al.* (1993), Huys and Conroy-Dalton (1997), Ohtsuka (1997), Ohtsuka and Boxshall (1998), Kornev *et al.* (2004), Knudsen *et al.* (2009), Kolbasov and Petrunina (2010), Mohrbeck *et al.* (2010), Petrunina *et al.* (2013), Huys *et al.* (2014), and Petrunina and Huys (2020). For the identification of host peracarid crustaceans: Petrescu (1991), Blake and Scott (1997), Larsen and Heard (2004), Roccatagliata (2004), Mühlenhardt-Siegel (2005 and 2011), and Drumm and Bird (2016). The nomenclature system used for the descriptions was that of Huys and Boxshall (1988).

#### Description of the specimens collected

**Specimen 1.** Early stage male parasitizing a cumacean (Cumacea: Leuconidae) of genus *Eudorella* (Figure 2). Depth: 2,786 m. Coordinates: 11°48'3.606" N; 74°44'37.634" W, June 2015.

Corporal length around 292 µm; the body is divided into cephalon, thorax, six pedigerous somites, and urosome without appendages.



**Figura 2.** Vista lateral de *Eudorella* sp. (Cumacea) con tantulocárido unido al surco del margen lateral del cefalón (flecha).

**Figure 2.** *Eudorella* sp. (Cumacea) lateral view, with tantulocaridan attached to the lateral margin groove of cephalon (arrow)

El cefalón carece de apéndices cefálicos, característica compartida por toda la clase (Petrunina y Huys, 2020). Se aprecia el disco oral (do) en posición anteroventral (Figura 3), que es el sitio de unión entre parásito y hospedero; la superficie lateral del cefalón está ornamentada por tres lamelas longitudinales que se extienden desde el inicio del disco hasta la mitad del cefalón (Figura 3, inferior). El escudo cefálico es prolongado (dos veces el ancho) alcanzando el borde del tórax, representando 19% de la longitud total. El estilete cefálico (e) es la estructura mediante la cual el parásito perfora el integumento del hospedero (Boxshall y Lincoln, 1987). En este caso es muy delgado y delicado, casi completamente recto (Figura 3, inferior). Los poros cefálicos no son visibles con microscopio óptico.

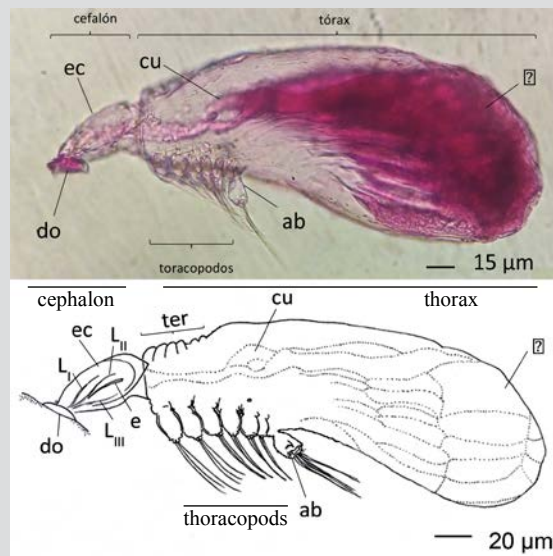
El tórax consta de seis terguitos dorsales a manera de crestas cortas longitudinales; terguitos 5 y 6 mucho más cortos que los antecesores (Figura 3, inferior). Todo el tórax se ha expandido para permitir el crecimiento de un tantulocárido sexual, que recibe nutrientes del hospedero a través del cordón umbilical (cu), el cual es robusto y bifurcado. Este cordón se conecta con el área cefálica del tantulocárido sexual en desarrollo (Figura 3, superior e inferior), del que se distinguen los toracopodos con setas, característica que solo poseen los machos (Huys *et al.*, 2014; Arbizu y Pertrunina, 2018).

La larva posee seis pares de toracopodos; los primeros cinco son birrámeos y el sexto es unirrámeo. Estructuras más detalladas son indistinguibles con microscopio óptico. El urosoma está compuesto por el último segmento torácico, el cual es muy corto, y un abdomen largo sin segmentación aparente en (Figura 3, superior e inferior). El abdomen es

The cephalon lacks cephalic appendages, a characteristic that is shared by the entire class (Petrunina and Huys, 2020). The oral disc (do) is seen in the anteroventral position (Figure 3) and is the site of attachment between the parasite and the host; the lateral surface of the cephalon is ornamented by three longitudinal lamellae that extend from the beginning of the oral disc to the middle of the cephalon (Figure 3, bottom). The cephalic shield is long (twice the width) reaching the edge of the thorax, and it represents 19% of the total length. The cephalic stylet (e) is the structure by which the parasite pierces the integument of the host (Boxshall and Lincoln, 1987). In this case, it is very thin and delicate, almost straight (Figure 3, bottom). The cephalic pores are not visible with a light microscope.

Thorax with six short longitudinal ridges-like dorsal tergites, 5 and 6 tergites shorter than the others (Fig. 3, bottom). The entire thorax is expanded to allow the growth of a sexual tantulocaridan, which receives nutrients from the host through the umbilical cord (cu), which is robust and bifurcated. This cord connects with the cephalic area of the developing sexual tantulocaridan (Figure 3, upper and lower), which has thoracopods with setae, a characteristic only seen in males (Huys *et al.*, 2014; Arbizu and Pertrunina, 2018).

The larva has six pairs of thoracopods; the first five are biramous, and the sixth is uniramous. No more detailed structures are distinguishable under a light microscope. The urosome consists of the last thoracic segment, which is very short, plus a long non-segmented abdomen (Figure 3, superior and inferior). The abdomen longer than wide and ends in four



**Figura 3.** Macho en etapa temprana de desarrollo, vista lateral; ab: abdomen; cu: cordón umbilical; do: disco oral; e: estilete; ec: escudo cefálico; LI a LIII: lamelas; ter: terguitos torácicos adulto sexual en desarrollo (♂) y cordón umbilical en líneas punteadas en imagen inferior.

**Figure 3.** Early stage male, lateral view; ab: abdomen; cu: umbilical cord; do: oral disc; e: stylet; ec: cephalic shield; LI-LIII: lamellae; ter: thoracic tergites. Developing sexual adult (♂) and umbilical cord drawn in dotted lines in image below.

más largo que ancho y termina en cuatro lamelas. El margen posterior ventral termina en un par de procesos similares a una espina. Solamente las larvas tantulus que desarrollan un macho conservan los thoracopodos y el urosoma, mientras que las larvas que desarrollan hembras sexuales y partenogenéticas las pierden (Huys *et al.*, 2014).

**Ejemplar 2.** Hembra en fase temprana de desarrollo parasitando a un tanaidáceo (Tanaidacea: Tanaellidae) del género *Tanaella* (Figura 4). Profundidad: 2 420 m. Coordenadas: 11°38'20,614" N; 75°1'51,737" W, mayo de 2018.

El tamaño del ejemplar es de alrededor de 196 µm, y se encuentra unido al propodio del cuarto pereiópodo derecho (Figuras 4 y 5). Su cuerpo tiene la segmentación típica de los tantulocáridos descrita en la figura 2, con la excepción de que no se aprecian somitas pedígeros ni urosoma, característica propia de organismos que desarrollan hembras sexuales o partenogenéticas. En las figuras 4 y 5 se observa el tronco expandido y una masa de tejido en su interior con tagmas, lo que sugiere el desarrollo de una hembra sexual.

**Ejemplares 3 y 4.** Dos hembras en fase temprana de desarrollo parasitando a un tanaidáceo (Tanaidacea: Tanaellidae) del género *Tanaella*. Profundidad: 2 387 m. Coordenadas: 11°38'0,205" N; 75°2'13,108" W, mayo de 2018.

El tamaño de los individuos osciló entre 250 y 260 µm y están adheridas al propodio del quinto y sexto pereiópodo del lado izquierdo. No se apreciaron somitas pedígeros ni urosoma, pero sí se alcanzó a distinguir el desarrollo de tagmas en el

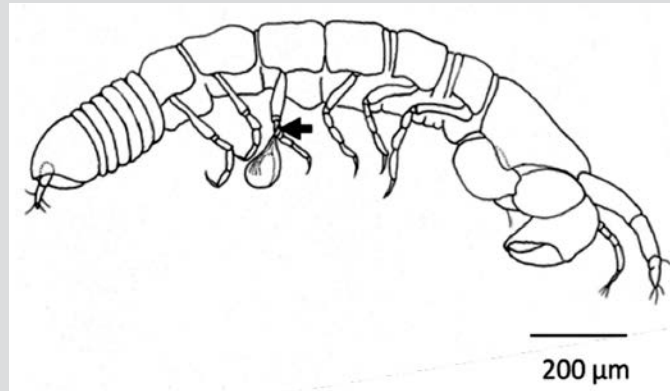
lamellae; the posterior ventral margin ornamented with a pair of thorn-like processes. Only the tantulus larvae that develop a male retains the thoracopods and the urosome, while the larvae that develop sexual and parthenogenetic females lose them (Huys *et al.*, 2014).

**Specimen 2.** Early female stage parasitizing a Tanaidacea: Tanaellidae of the genus *Tanaella*. Depth: 2,420 m. Coordinates: 11°38'20.614" N; 75°1'51.737" W, May 2018.

Specimen length around 196 µm, attached to the propodus of the fourth right leg (Figures 4 and 5). Its body has the typical tantulocaridan segmentation described in figure 2, with the exception that neither pedigerous somites nor urosome are seen, characteristic of organisms that carry sexual or parthenogenetic females. Figures 4 and 5 show the expanded trunk and inside a mass of tissue with tagmata, suggesting the development of a sexual female.

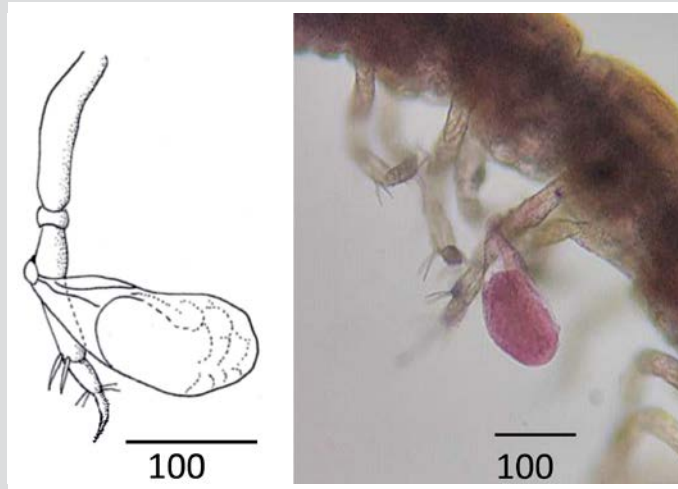
**Specimens 3 and 4.** Two early stage females parasitizing a tanaidacean (Tanaidacea: Tanaellidae) of the genus *Tanaella*. Depth: 2,387 m. Coordinates: 11°38'0.205" N; 75°2'13.108" W, May 2018.

Tantulocaridans length between 250 and 260 µm, attached to the propodus of the fifth and sixth pereopods on the left side. Neither pedigerous somites nor urosome are seen, but it can be distinguished the development of tagmata within both individuals, suggesting the development of sexual females (Figure 6). Due to its small size, the recognition of other diagnostic structures was not possible.



**Figura 4.** Tanaidáceo hospedero *Tanaella* sp. (♀) en vista lateral, con tantulocárido adherido al cuarto pereiópodo del lado derecho (flecha).

**Figure 4.** Host tanaidacean *Tanaella* sp. (♀) lateral view, with tantulocaridan attached to the fourth pereopod, right side (arrow).



**Figura 5.** Hembra en fase temprana de desarrollo unida al propodio del cuarto pereiópodo derecho de *Tanaella* sp.

**Figure 5.** Early female stage attached to the propodus of the fourth right leg of *Tanaella* sp.

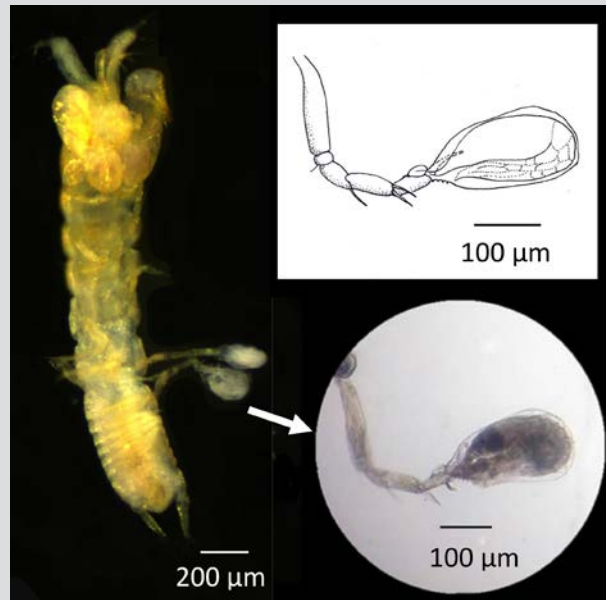
interior de ambos ejemplares, lo que sugiere el desarrollo de hembras sexuales (Figura 6). Debido a su pequeño tamaño, no fue posible el reconocimiento de otras estructuras diagnósticas.

## COMENTARIOS

Si bien los tantulocáridos son capaces de usar un amplio rango de especies de crustáceos como especies hospederas, los reportes de cumáceos y tanaidáceos hospederos son escasos. Hasta el momento sólo se conocen dos especies que parasitan cumáceos (familia Cumoniscidae), y cinco especies que parasitan tanaidáceos (familias Microdajidae y Onceroxenidae) (Petrunina y Huys, 2020). Adicionalmente, y de acuerdo con la información disponible, los tantulocáridos presentan un alto nivel de especificidad con el hospedero (*ibid.*), lo que indica que es muy probable que los parásitos registrados aquí pertenezcan a dos especies distintas. No

## COMMENTS

Although tantulocaridans can use a wide range of crustaceans as host species, reports of host cumaceans and tanaidaceans are scarce. So far, only two species are known to parasitize cumaceans (both from the family Cumoniscidae), and five species that parasitize tanaidaceans (families Microdajidae and Onceroxenidae) (Petrunina and Huys, 2020). Additionally, and according to the available information, tantulocaridans present a high level of specificity with the host (*ibid.*), which it means it is very likely that the parasites reported here belong to two different species. However, there are difficulties related to the identification, which is based mainly on the morphology of the thoracopods, the body tagmosis and the ornamentation of the different tagmata (Huys, 1991 and Mohrbeck *et al.*, 2010), only possible with the use of electron microscopy.



**Figura 6.** Izquierda: Tanaidáceo hospedero *Tanaella* sp. (♀) en vista ventral, con dos tantulocáridos adheridos al quinto y sexto pereopodos del lado izquierdo. Inferior derecha: imagen ampliada de uno de los parásitos y diagrama mostrando sitio de unión en el pereopodo (superior derecha).

**Figure 6.** Left: ventral view of the host *Tanaella* sp. (♀) with two tantulocaridans attached to fifth and sixth pereopods on the left side. Bottom right: enlarged image of one of the parasites and diagram showing binding site in the pereopod (top right).

obstante, existen dificultades para su identificación, que se basa principalmente en la morfología de los toracópodos, la tagmisis corporal y la ornamentación de los diferentes tagmas (Huys, 1991; Mohrbeck *et al.*, 2010), visibles únicamente con el uso de microscopía electrónica.

Es la primera vez que se registran estos parásitos en crustáceos macrofaunales en el mar Caribe. Una de las posibles causas es que, con base en la experiencia personal, el tamizaje realizado para separar la fauna bentónica del sedimento desprende los parásitos de los hospederos y, debido a su pequeño tamaño, no son retenidos en los tamices empleados. El uso de tamices más finos puede favorecer la recolección de estos individuos en futuros muestreos.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a la empresa Shell Exploration and Production GMBH Sucursal Colombia por apoyar la divulgación de la información científica obtenida en los cruceros de investigación; al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (Invemar) por el apoyo técnico y científico y al Museo Makuriwa por la recepción y revisión (en trámite) del material recolectado. Contribución No. 1308 del Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR. Contribución No. 516 del Instituto de Estudios en Ciencias del Mar, CECIMAR de la sede Caribe de la Universidad Nacional de Colombia.

This is the first time that these parasites have been recorded in macrofaunal crustaceans in the Caribbean Sea. One of the possible causes is that, based on personal experience, the screening carried out to separate the benthic fauna from the sediment detaches the parasites from the hosts and, due to their small size, they are not retained in the sieves. The use of finer sieves can favor the collection of these individuals in future samplings.

## ACKNOWLEDGEMENT

The authors express their gratitude to the company Shell Exploration and Production GMBH Sucursal Colombia for supporting the dissemination of the scientific information obtained in the research cruises; to the Institute of Marine and Coastal Research (Invemar) for their technical and scientific support and to the Makuriwa Museum for their reception and review (pending) of the material collected. Contribution No. 1308 from Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR. Contribution No. 516 from Instituto de Estudios en Ciencias del Mar, CECIMAR, at the Caribbean Campus of Universidad Nacional de Colombia

## BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Arbizu, P. and A. Petrunina. 2018. Two new species of Tantulocarida from the Atlantic deep sea with first CLSM pictures of tantulus larva. *Mar. Biodiv.*, 48(1): 231-237.
- Baguley, J., P. Montagna, L. Hyde, R. Kalke and G. Rowe. 2006. Metazoan meiofauna abundance in relation to environmental variables in the northern Gulf of Mexico deep sea. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 53: 1344-1362.
- Blake, J. and P. Scott. 1997. Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol II, The Crustacea Part 2. The Isopoda, Cumacea and Tanaidacea. Santa Barbara Mus. Nat. Hist. 297 p.
- Boxshall, G. and R. Huys. 1989. New tantulocarid, *Stygotantulus stocki*, parasitic on harpacticoid copepods, with an analysis of the phylogenetic relationships within the Maxillopoda. *J. Crustacean Biol.*, 9: 126-140.
- Boxshall, G. and R. Lincoln. 1983. Tantulocarida, a new class ectoparasitic on other crustaceans. *J. Crustacean Biol.*, 3(1): 1-16.
- Boxshall, G. and R. Lincoln. 1987. The life cycle of the Tantulocarida (Crustacea). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 315(1173): 267-303.
- Drumm, D. and G. Bird. 2016. New deep-sea Paratanaoidea (Crustacea: Peracarida: Tanaidacea) from the northeastern Gulf of Mexico. *Zootaxa*, 4154 (4): 389-414.
- Holme, N. and A. McIntyre. 1971. Methods of the study of marine benthos, IPB Handbook N°16. Blackwell Sci. Publ., Oxford and Edinburgh. 346 p.
- Huys, R. 1991. Tantulocarida (Crustacea: Maxillopoda): a new taxon from the temporary meiobenthos. *P.S.Z.N. [Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli]* 1, Mar. Ecol. 12: 1-34.
- Huys, R. and G. Boxshall. 1988. A new genus and species of tantulocaridan (Crustacea: Tantulocarida) parasitic on a harpacticoid copepod from the Skagerrak. *Sarsia*, 73: 205-211.
- Huys, R. and S. Conroy-Dalton. 1997. Discovery of hydrothermal vent Tantulocarida on a new genus of Argestidae (Copepoda: Harpacticoida). *Cah. Biol. Mar.*, 35: 235-249.
- Huys, R., G. Boxshall and J. Casanova. 1993. A redescription of *Cumoniscus* Bonnier, 1903 (Crustacea: Tantulocarida) from a cumacean host in the Bay of Biscay. *Syst. Parasitol.*, 26: 75-79.
- Huys, R., J. Olesen, A. Petrunina y J. Martin. 2014. Tantulocarida: 122-127. In: Martin, J.W., J. Olesen and T. Høeg (Eds.): Atlas of crustacean larvae, Johns Hopkins Univ. 384 p.
- Knudsen, S., M. Kirkegaard and J. Olesen. 2009. The tantulocarid genus *Arcticotantulus* [sic] removed from Basipodellidae into Deoterthridae (Crustacea: Maxillopoda) after the description of a new species from Greenland, with first live photographs and an overview of the class. *Zootaxa*, 2035: 41-68.
- Kolbasov, G. and A. Petrunina. 2010. *Microdajus tchesunovi* sp. n. (Tantulocarida, Microdajidae) – A new crustacean parasite of from the White Sea. *Exp. Parasitol.*, 125: 13-22.
- Kornev, P.N., A.V. Tchesunov and P.V. Rybnikov. 2004. *Arcticotantulus pertzovi* gen. et sp. n. (Tantulocarida, Crustacea) – a new tantulocaridan from the pseudobathyal region of the White Sea. *Sarsia*, 89: 355-361.
- Larsen, K. and R. Heard. 2004. Revision of the tanaidomorphan deep-sea genus *Tanaella* (Crustacea: Tanaidacea). *J. Nat. Hist.*, 38(5): 549-579.
- Mason, W. and P. Yevich. 1967. The use of phloxine B and rose bengal stains to facilitate sorting benthic samples. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 86(2): 221-223.
- Mohrbeck, I., P. Martínez and T. Glatzel. 2010. Tantulocarida (Crustacea) from the Southern Ocean deep sea, and the description of three new species of *Tantulacus* Huys, Andersen & Kristensen, 1992. *Syst. Parasitol.*, 77: 131-151.
- Mühlenhardt-Siegel, U. 2005. Cumacea species (Cumacea: Peracarida) from the Deep-Sea Expedition DIVA-1 with RV "Meteor" to the Angola Basin in July 2000. *Family Leuconidae. Org. Divers. Evol.*, 5: 131-149.
- Mühlenhardt-Siegel, U. 2011. Deep-sea Leuconidae (Cumacea, Peracarida) in the south-eastern Atlantic. *Mar. Biodiv.*, 41: 211-260.
- Ohtsuka, S. 1997. The morphology, life cycle and phylogeny of Tantulocarida (Crustacea: Maxillopoda). *Jap. Soc. Syst. Zool.*, 2: 3-12.
- Ohtsuka, S. and A. Boxshall. 1998. Two new genera of Tantulocarida (Crustacea) infesting Asellote isopods and Siphonostomatoid copepods from western Japan. *J. Nat. Hist.*, 32: 683-699.
- Petrescu, I. 1991. Contribution to the knowledge of genus *Eudorella* Norman, 1867 (Crustacea, Cumacea, Leuconidae) with the description of two new species: *Eudorella bacescui* n.sp. and *Eudorella menziesi* n.sp. *Trav. Mus. Hist. Nat. Grigore Antipa*, 31: 315 - 385.
- Petrunina, A. and R. Huys. 2020. A new species of Tantulocarida (Crustacea) parasitic on a deep-water cumacean host from the southwestern Atlantic, with a review of tantulocaridan host utilization, distribution, and diversity. *J. Crustacean Biol.*, Special issue: Crustacean symbioses: 1-16.
- Petrunina, A. and G. Kolbasov. 2009. Two new species of tantulocarida and new data on morphology and anatomy of different life stages of these parasitic crustaceans: 122-127. In: Hendrik, G., T. Bezerra, C. Cnudde, T. Deprez, et al. (Eds). Fourteenth Internat. Meiofauna Conf., Book of Abstracts. VLIZ Spec. Publ., 44. xxii + 237 p.
- Petrunina, A., T. Neretina, M. Mugue and G. Kolbasov. 2013. Tantulocarida versus Thecostraca: inside or outside? First attempts to resolve phylogenetic position of Tantulocarida using gene sequences. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 52: 100-108.
- Roccatagliata, D. 2004. Cumacea: 471-481. En: Llorente, J., J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (Eds). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. 4. Facultad de Ciencias, UNAM. 867 p.