

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/288994685>

Crustacea

Chapter · January 2007

CITATIONS

0

READS

1,603

3 authors:



Daniel C. Roccatagliata

National Scientific and Technical Research Council

56 PUBLICATIONS 321 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



M. Beatriz Aguirre-Urreta

Universidad de Buenos Aires

192 PUBLICATIONS 3,757 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Oscar F. Gallego

National University of the Northeast

98 PUBLICATIONS 1,363 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



AAPG Memoir on UNCONVENTIONALS (The Vaca Muerta play) [View project](#)



O registro de interações inseto-planta na America do Sul no Permiano e Cretaceo: a influencia das grandes extinções / The record of insect-plant interactions in South America in the Permian and Cretaceous: the influence of the great extinctions [View project](#)

Daniel Roccatagliata
 Beatriz Aguirre-Urreta
 Oscar F. Gallego

INTRODUCCIÓN

El subphylum Crustacea contiene una gran diversidad de formas, hecho que se compara con su larga historia evolutiva (los crustáceos se hallan presentes desde comienzos del Cámbrico). Incluye más de 50000 especies vivientes, ocupando en este aspecto, el cuarto lugar entre los metazoos, detrás de los insectos, moluscos y quelicerados. Su intervalo de tamaño es muy amplio, siendo el gigante del grupo el cangrejo araña japonés *Macrocheira kaempferi* que llega a medir 4 m con sus patas extendidas, mientras que en el otro extremo se ubica *Stygotantulus stocki* (Tantulocarida), un parásito de copépodos cuyo largo corporal es de apenas 94 μm .

Los crustáceos son los únicos artrópodos que tienen dos pares de antenas. Presentan **apéndices birrámeos** (aunque es frecuente que una de las ramas se pierda) y una larva característica denominada *nauplius*, ausente en las formas con desarrollo abreviado.

La gran mayoría es acuática, pero existen unas pocas especies que han conquistado, con mayor o menor éxito, el medio terrestre.

ANATOMÍA

TAGMAS

La morfología de los crustáceos presenta tal diversidad, que es imposible describir una forma típica que caracterice al conjunto.

El céfalon es el tagma más estable y lleva 5 pares de apéndices: las **anténulas** y **antenas**, a las que les siguen las **mandíbulas**, **maxilulas** y **maxilas**. Los Anostraca, Cephalocarida, Mystacocarida y Bathynellacea, entre otros, presentan un céfalon independiente. Sin embargo en la mayor parte de los crustáceos uno o más segmentos del tronco se incorporan al céfalon. Al tagma así diferenciado se lo denomina **cefa-**

lotórax (también se utiliza en algunos casos el término **cefalosoma** para designar a este tagma).

El número de segmentos que componen el tronco difiere de un grupo a otro. Los Notostraca y Remipedia pueden tener más de 30, en tanto que los Ostracoda, y muchos Copepoda, Cirripedia e Isopoda parásitos poseen un tronco indiviso.

En la mayoría de los crustáceos el tronco está diferenciado en una parte anterior (**tórax**) y otra posterior (**abdomen**). El criterio para diferenciar estos dos tagmas es propio de cada grupo. En muchos crustáceos inferiores o «**Entomotracos**» el tronco presenta una región anterior con apéndices y una posterior ápoda, en tales casos, a la primera se la designa tórax y a la segunda abdomen. En Notostraca se toma el segmento genital (el segmento 11) como criterio para distinguir al tórax del abdomen, portando este último algunos segmentos con apéndices y otros ápodos. En Malacostraca todos los segmentos poscefálicos llevan apéndices (excepto en Phyllocarida y los grupos que sufren pérdidas secundarias). No obstante, los apéndices que posee cada región del tronco de los Malacostraca son disímiles: el tórax lleva **toracópodos** y el abdomen (llamado **pleon**), **pleópodos**. Por último, existen dos grupos de «Entomotracos» (Remipedia y Conchostraca) en los que no puede diferenciarse un tórax y un abdomen, dado que todos los segmentos poscefálicos poseen apéndices más o menos similares.

En algunos grupos (Cirripedia, anfípodos Caprellidea, por ejemplo) el abdomen está muy reducido o ausente. En otros, uno o más segmentos del abdomen pueden estar fusionados; así por ejemplo, en los Anostraca y Copepoda los dos primeros segmentos abdominales se unen para formar el complejo genital (Figuras 20. 2 C y 4 F), mientras que en los anfípodos Hyperiidea los dos últimos segmentos (y a veces, también el **telson**) forman una pieza única. En Isopoda normalmente el último segmento del pleon está fusionado al telson para for-

mar el **pleotelson** (Figura 20. 9 D), pero existe toda una gama de formas que van desde un telson independiente hasta la fusión de los 6 pleonitos y el telson en una placa única. Por último, en los Cladocera (excepto *Leptodora*) y Branchiura el abdomen es indiviso (Figuras 20. 2 H y 4 G).

En el extremo del cuerpo se encuentra el telson, bajo el cual abre el ano. El telson está desprovisto de apéndices y ganglios, pero frecuentemente lleva una **furca** (compuesta de un par de ramas furcales), que puede ser laminar (Anostraca, Leptostraca, Pygocephalomorpha, Figuras 20. 2 C, 6 D y 9 A), unguiforme (Spinicaudata, Cladocera, Figura 20. 2 G y H), multiartejada (Notostraca, Figura 20. 2 E), etc.

CAPARAZÓN

La naturaleza del caparazón de los crustáceos es un tema controvertido, no existiendo una definición satisfactoria. Ciertamente, parece poco probable que todos los caparazones sean homólogos.

Los Phyllocarida (Figura 20. 6 A-D), Conchostraca y Cladocera (Figura 20. 2 F-H), Ostracoda, Ascothoracida y la larva *cypripis* de Cirripedia poseen un caparazón bivalvo con músculo aductor, que cubre parcialmente o completamente el cuerpo del organismo. Por su parte, los Notostraca, Thermosbaenacea, Mysidacea y algunas larvas de Malacostraca poseen un caparazón dorsal que se extiende libremente hacia atrás y cubre parte del cuerpo. Los caparazones de todos estos taxones, ya sean bivalvos o simples, se originan a partir de pliegues tegumentarios. En estos caparazones el espacio entre las superficies cuticulares interna y externa puede ser amplio y alojar distintos órganos, por ejemplo: en Notostraca a glándulas maxilares muy desarrolladas, en Ostracoda a los divertículos de las gónadas.

Los Euphausiacea (Figura 20. 8 E) y Decapoda (Figura 20. 10 A-E) presentan un caparazón que está «fusionado» dorsalmente al céfalon y los 8 segmentos torácicos. Si bien el proceso de formación del caparazón de estos grupos no está del todo dilucidado, no hay duda de que éste no se origina, como postuló Calman (1909), a partir de un pliegue tegumentario del margen posterior de la región cefálica, que crece hacia atrás progresivamente y termina fusionándose con los tergitos del tórax. La superficie dorsal del caparazón de estos dos taxones consiste en una única lámina cuticular, hecho que demuestra con claridad que el caparazón no pudo formarse del modo sugerido por Calman.

En Cumacea (Figura 20. 9 F) el caparazón está fusionado dorsalmente al céfalon y los 3-4 primeros **toracómeros**, dejando expuestos los restantes segmentos torácicos. En Tanaidacea (Figura 20. 9 E) el caparazón es aun más corto, cubriendo solo el céfalon y los dos primeros toracómeros. En estos grupos, y en Decapoda, los laterales del caparazón (**branquiostegitos**) se extienden libremente hacia abajo delimitando un par de amplias cámaras respiratorias a cada lado del cuerpo, en donde se alojan las branquias (éstas faltan en Tanaidacea).

Es común que la pared externa de los caparazones, debido a su función protectora, esté fuertemente calcificada (cirripedios Thoracica, muchos Ostracoda y Decapoda). Además, puede ser lisa o presentar costillas, espinas, nódulos, etc., e incluso en conchostracos Spinicaudata mostrar líneas de crecimiento que se van agregando con cada muda. Por el contrario, la pared interna es generalmente mucho más delgada, pudiendo actuar como superficie de intercambio gaseoso en algunos grupos (Mysida, Tanaidacea, cangrejos y anomuros semiterrestres, etc.).

El caparazón también puede funcionar como cámara de cría. En las hembras de Ascothoracida el caparazón está hipertrofiado y los huevos son incubados dentro de cada valva; en cambio los Thermosbaenacea, Conchostraca, Cladocera y muchos Ostracoda incuban sus huevos bajo el caparazón. En la mayoría de los Cladocera la parte dorsal del caparazón de las hembras se separa del resto y sirve de estuche protector (**efipio**) que aloja los huevos de resistencia (generalmente 1 o 2).

APÉNDICES

De acuerdo a su plan de construcción, se pueden distinguir dos tipos de apéndices: el estenopodial y el filopodial.

En un **estenopodio** (ver Figura 18. 5 B) la sección transversal del **endopodito** es circular u oval, los artejos son rígidos, están separados por membranas articulares, y presentan **cóndilos** y musculatura intrínseca. Este tipo de apéndice es primariamente birrámeo; la parte basal del mismo es el **protopodito** (o simpodito), la rama interna el **endopodito** y la externa el **exopodito**. El exopodito se ha perdido en muchos grupos de crustáceos; cuando esto sucede, no siempre es posible establecer con certeza el límite entre el protopodito y el endopodito. El protopodito consta de hasta 3 artejos: un precoxopodito (o precox, raramente presente), un coxopodito (coxa) y un

basipodito (base). Los artejos de un apéndice pueden llevar proyecciones internas (**enditas**) o externas (**exitas**). Cuando las proyecciones internas están muy desarrolladas y ocupan por completo el margen del protopodito (o en el caso de existir más de un artejo, ocupan por completo el artejo más proximal del protopodito) se las denomina **gnatobases**. Estas láminas llevan sedas o espinas, y sirven para la trituración y transporte del alimento. El término **epipodito** se aplica a un lóbulo o proceso externo (exita) que se origina de la precoxa o coxa. Éste puede presentar paredes delgadas y replegadas, e intervenir en el intercambio gaseoso (branquias), o ser una lámina más o menos firme y provista de fuertes sedas, que se utiliza para la limpieza de la cámara branquial.

En Malacostraca los toracópodos pueden poseer exopoditos; sin embargo, es común que falten o estén muy reducidos. Cuando está presente, el exopodito tiene función natatoria y consta de numerosos artejos semejantes sobre los que se insertan largas sedas plumosas que incrementan la superficie y mejoran la eficiencia propulsora. En cambio, el endopodito por lo general interviene en la locomoción sobre el sustrato. Éste consta de cinco artejos: isquiopodito (isquio), meropodito (mero), carpopodito (carpo), propodito (própodo) y dactilopodito (dácilo); sin embargo, esta segmentación no es siempre nítida ya que son frecuentes las fusiones y subdivisiones secundarias.

Existen también patas birrámeas en las que ambas ramas intervienen en la natación. Éste es el caso de los toracópodos de Copepoda (ver Figura 18. 5 C) y Branchiura (Figura 20. 4 G), así como también de los pleópodos de Euphausiacea (Figura 20. 8 E) y algunos Decapoda. Un caso curioso son los cirros de los cirripedios, donde ambas ramas están compuestas por numerosos artejos e intervienen en la captura del alimento.

Los **filopodios** (ver Figura 18. 5 E) son típicos de Branchiopoda y Leptostraca. Estos apéndices son foliáceos, de cutícula muy delgada y carentes de segmentación (o está muy reducida); la rigidez (turgencia) se logra gracias a la presión de la sangre presente en su interior. El protopodito lleva en su margen interno 5 enditas (gnatobases) y en el extremo distal 1 exopodito natatorio (flagelo), todos ellos con sedas marginales. A su vez, el protopodito porta sobre su margen externo 1-2 preepipoditos (solamente en Anostraca) y 1 epipodito (también llamado bráctea o «branquia», pese a tener función osmorreguladora y no respiratoria).

En Crustacea podemos distinguir tres grupos de apéndices con funciones particulares: el par de anténulas y de antenas con función sensorial, los 3 pares de apéndices bucales con función masticatoria, y aquéllos del tronco primariamente locomotores.

Las anténulas son consideradas primitivamente unirrámeas, pero pueden tener 2 flagelos, o más raramente 3 (Hoplocarida, Figura 20. 6 E y G). Pueden ser reducidas (Branchiopoda, isópodos Oniscoidea) o muy desarrolladas (copépodos Calanoidea). En Decapoda el primer artejo del pedúnculo lleva un estatocisto (órgano del equilibrio). Las anténulas de los Ascothoracida y Cirripedia se utilizan como órganos de fijación al sustrato; pueden ser prensiles (Ascothoracida) o poseer glándulas cementantes (Cirripedia). Los machos de los copépodos de vida libre presentan una o ambas anténulas modificadas en *claspers* para sujetar a la hembra durante el apareamiento.

Las antenas son primitivamente birrámeas, y serían el primer par de apéndices del tronco que tomó una posición secundariamente preoral. Faltan en la larva *cypris*, y en los adultos de Ascothoracida y Cirripedia. La antena de muchos grupos es unirrámea (falta el exopodito); en otros el exopodito es escamiforme (Stomatopoda, Mysidacea, Euphausiacea, muchos Decapoda y Tanaidacea). En Conchostraca, Cladocera y Ostracoda, además de cumplir funciones sensoriales, la antena es el principal órgano natatorio. Los machos de Anostraca (Figura 20. 2 C) y de algunas especies de Cumacea tienen las antenas modificadas en *claspers*.

Los tres pares siguientes de apéndices son las mandíbulas, las maxílulas y las maxilas. La larva *nauplius*, por lo general, tiene una mandíbula compuesta de un coxopodito (que lleva una endita: el proceso masticador), y un palpo birrámeo formado por el basipodito, el exopodito y el endopodito. La condición birrámea solo persiste en los adultos de Mystacocarida, los copépodos Calanoidea y los Ostracoda. En los restantes crustáceos el exopodito desaparece. En muchos crustáceos persiste un palpo unirrámeo formado por el basipodito y el endopodito. En otros (Remipedia, Cumacea, etc.) el palpo está ausente, y la mandíbula consta solo del coxopodito. Las mandíbulas de Malacostraca presentan un proceso incisivo y otro molar, y entre ambos puede existir un diente móvil o *lacinia mobilis*. Los copépodos parásitos (Siphonostomatoida) e isópodos Epicaridea tienen las mandíbulas transformadas en estiletos.

Contrastando con las mandíbulas que por lo general son macizas, las maxílulas y maxilas son usualmente foliáceas. En Branchiura (grupo parásito de peces) las maxílulas están transformadas en un par de garfios o de ventosas (Figura 20. 4 G). Las maxílulas de Cumacea y Tanaidacea presentan un palpo que se extiende bajo el caparazón y limpia la cavidad branquial. Las maxilas de Cephalocarida son hasta en los menores detalles similares al primer par de apéndices del tronco, lo que estaría poniendo en evidencia el plan de organización primitivo del grupo. Las maxilas de Decapoda poseen un exopodito laminar, el **escafognatito**, que interviene en forma activa bombeando agua de la cámara branquial.

Uno o más toracópodos de muchos crustáceos pierden su función locomotora e intervienen en la alimentación. Estos apéndices, denominados **maxilipedios**, difieren en número en los distintos grupos: 1 par en Remipedia, Mystacocarida, Copepoda, Amphipoda, Isopoda y Tanaidacea, 2 pares en isópodos Gnathiidea y algunas especies de Mysida, 3 pares en Cumacea y Decapoda, y 5 pares en Stomatopoda. Si bien han perdido la función locomotora, retienen su función respiratoria en varios grupos (Syncarida, Cumacea, Tanaidacea y Decapoda). En Amphipoda el par de maxilipedios presenta sus bases fusionadas, adquiriendo una disposición análoga a la del labio de los insectos.

Los apéndices torácicos no transformados en maxilipedios de los Eumalacostraca se denominan **pereiópodos**. Éstos pueden conservar los exopoditos natatorios (Mysidacea y Euphausiacea), o perderlos (Isopoda, Amphipoda y la mayoría de los Decapoda). En la base de dichos apéndices se observan a menudo epipoditos que desempeñan el papel de órganos respiratorios (branquias).

Uno o más pereiópodos de Decapoda, y el primer pereiópodo de Tanaidacea, pueden llevar una pinza o **quela**. La misma está formada por el dactilopodito o «dedo móvil» y una proyección distal del propodito, el «dedo fijo». Las patas que portan quelas se denominan **quelípedos**. Los primeros pereiópodos de Amphipoda, Stomatopoda, muchos Isopoda, etc. llevan distalmente pinzas imperfectas, llamadas **subquelas**. El dactilopodito de éstas se cierra contra el propodito, al igual que en una navaja sevillana la hoja se rebate hacia la empuñadura. Los pereiópodos que llevan subquelas se denominan **gnatópodos**. Según el grado de desarrollo del dedo fijo, existe un abanico de formas intermedias entre las quelas y las subquelas.

Las coxas de uno o más pereiópodos de las hembras de Peracarida llevan expansiones laminares dirigidas hacia la línea media del cuerpo llamadas **oostegitos**, que se yuxtaponen unas con otras y forman en conjunto una cámara de incubación o **marsupio**, donde se desarrollan los embriones.

Los apéndices abdominales o pleópodos sirven primariamente para la natación. En los casos en que esta función persiste, los pleópodos son birrámeos y provistos de largas sedas plumosas. Uno o dos pleópodos en Mysida, Isopoda, Stomatopoda y Eucarida están modificados en apéndices copulatorios (**gonopodios**). En las hembras adultas de los decápodos Pleocyemata (camarones Caridea, cangrejos ermitaños, langostas, cangrejos, etc.) los pleópodos actúan como apéndices ovíferos (portan los huevos hasta el nacimiento de las larvas). Los Stomatopoda presentan branquias tubulares (epipoditos) sobre los pleópodos; en Isopoda el endopodito, o ambas ramas, de 1 o más pares de pleópodos pueden adquirir paredes muy delgadas y actuar como branquias. Además, los isópodos terrestres (Oniscoidea) a veces presentan órganos traqueales rudimentarios (**seudotráqueas**) sobre sus exopoditos.

El último (sexto) par de pleópodos está modificado en **urópodos**. En Stomatopoda, Anaspidacea, Mysidacea, isópodos Flabellifera y la mayoría de los Eucarida los urópodos son aplanados, birrámeos y, junto con el telson (o el **pleotelson**) forman un **abanico caudal**. Los urópodos de los cangrejos ermitaños son asimétricos y están adaptados para sujetarse al habitáculo en el que viven, por lo general la concha de un caracol. En isópodos Valvifera los urópodos actúan como un par de opérculos que cubren a los restantes pleópodos. También pueden ser estiliformes (Cumacea), filiformes (Tanaidacea), digitiformes (algunos isópodos Bopyridae), o incluso estar ausentes (juveniles y adultos de la mayoría de los Branchyura).

Entre las formas parásitas es frecuente la reducción o la pérdida de los apéndices. Los casos extremos se dan en los Rhizocephala y muchos isópodos Cryptoniscoidea, en los cuales la hembra adulta está reducida a un saco sin segmentación ni apéndices.

Los «Entomostracos», los Phyllocarida, muchos Syncarida, etc. presentan un par de ramas furcales sobre el telson. Es de hacer notar que el telson no es un segmento y que por lo tanto, las ramas furcales no son verdaderos apéndices.

ANATOMÍA INTERNA

Algunos aspectos generales se han desarrollado en el Capítulo 18. Para un estudio más completo de este tema se recomienda consultar: Mantel (1983), Harrison y Humes (1992 a, b) y Forest (1994).

ONTOGENIA

Los crustáceos son ovíparos, y rara vez liberan sus puestas directamente al medio; por el contrario, las llevan consigo, ya sea en **ovisacos**, bajo el caparazón, en marsupios ventrales, adheridos a sus pleópodos, etc.

El desarrollo puede ser directo o incluir el pasaje por uno o más estadios larvales. En el desarrollo directo (también denominado **epimórfico**), el organismo que emerge del huevo es semejante al adulto. Este tipo de desarrollo lo presenta el conchostraco *Cyclestheria hislopi*, los Cladocera (excepto la especie predadora *Leptodora kindtii*), Phyllocarida, Anaspidacea y Peracarida. En Decapoda, al igual que en muchos otros grupos, existe una clara tendencia a que el período de vida larvario se vea acortado en las especies que viven en agua dulce, en latitudes altas o en aguas profundas.

La mayor parte de los crustáceos presenta un desarrollo indirecto (también denominado **anamórfico**), es decir, tiene larvas. Éstas pueden permanecer en el plancton por algunos días, semanas o incluso meses, contribuyendo así a la dispersión de las especies.

La larva básica de los crustáceos es la *nauplius*. Esta larva presenta 3 pares de apéndices: las anténulas, las antenas y las mandíbulas. El cuerpo no es segmentado y en la región frontal lleva un ojo impar, el ojo *nauplius*. El desarrollo se lleva a cabo por la proliferación de nuevos segmentos a partir del borde anterior del telson, en el curso de sucesivas mudas.

Algunos grupos basales, tales como Cephalocarida o Branchiopoda (excepto los *Cyclestherida* y la mayoría de los Cladocera), muestran un desarrollo **anamórfico** gradual. Éstos nacen como larvas *nauplius* o *metanauplius*, y van agregando segmentos y apéndices más o menos en forma regular a medida que mudan y crecen. Sin embargo, por lo general, los crustáceos presentan algunas mudas en las que se producen cambios más profundos que en otras, quedando así el desarrollo larval dividido en fases. La transformación que experimenta el organismo al pasar de una fase a la siguiente se denomina **metamorfosis**. A su vez, cada una de estas fases puede incluir varios estadios, sien-

do escasos los cambios morfológicos que se producen de un estadio al siguiente.

Debido al carácter introductorio de este capítulo nos limitaremos a dar solo algunos ejemplos. En Copepoda de vida libre, la secuencia larval incluye una «fase *nauplius*» en la que las larvas nadan con las antenas, a la que le sigue una «fase copepodito» en la que las larvas ya se asemejan al adulto y nadan con los toracópodos. El número primitivo de estadios larvales sería de 6 *nauplii* y 5 copepoditos. En Cirripedia también encontramos varias *nauplii* (por lo general 6) a las que les sigue una única larva *cypris*. Ésta presenta un caparazón bivalvo, ojos compuestos y 6 pares de toracópodos nadadores. Por consiguiente, el pasaje de la última larva *nauplius* a *cypris* implica un profundo cambio, una metamorfosis.

Para los Malacostraca es posible presentar una clasificación general de sus larvas basada en el tagma involucrado en la propulsión. Se reconocen 3 fases larvales básicas: la «fase *nauplius*» en la que nadan con sus apéndices cefálicos, la «fase zoea» que incluye aquellas formas que emplean uno o más pares de toracópodos en la natación, y la «fase poslarva» en la que utilizan como órgano propulsor uno o más pares de pleópodos. Por lo tanto, se observa que a medida que avanza el desarrollo, el tagma involucrado en la propulsión se desplaza del céfalon hacia la región caudal del organismo. El término «poslarva» es poco adecuado, ya que parece indicar que se trata de la primera fase juvenil, y no de la última fase larval. Por tal motivo, algunos autores prefieren denominar a esta fase «decapodito» o «megalopa». Los camarones *Dendrobranchiata*, considerados el grupo más ancestral de Decapoda, presentan las tres fases arriba mencionadas. En contraste, en los restantes Decapoda el desarrollo es abreviado: la fase *nauplius* transcurre en el huevo, y la primera larva de vida libre es una zoea, es decir, una larva con caparazón y ojos compuestos que nada con los exopoditos de uno o más pares de toracópodos.

SISTEMÁTICA

La clasificación de los Crustacea dista mucho de ser estable. En las últimas décadas varios nuevos taxones fueron descubiertos, como Remipedia, Tantulocarida, Thylacocephala y Mictacea. En el presente capítulo se sigue la clasificación propuesta por Martin y Davis (2001) para la mayoría de los grupos vivientes, a la que se le han agregado las formas extintas (Cuadro 20. 1). Otros listados taxonómicos pueden

Cuadro 20. 1. Sistemática del Subphylum Crustacea.

Subphylum Crustacea	
Clase Remipedia	Clase Ostracoda
Orden Enantiopoda	Orden Leperditicopida
Orden Nectiopoda	Orden Palaeocopida
Clase Cephalocarida	Orden Podocopida
Orden Brachypoda	Orden Platycopida
Clase Branchiopoda	Clase Malacostraca
Subclase Sarsostraca	Subclase Phyllocarida
Orden Lipostraca	Orden Archaeostraca
Orden Anostraca	Orden Hoplostraca
Subclase Phyllopoda	Orden Hymenostraca
Orden Kazacharthra	Orden Canadaspidida
Orden Notostraca	Orden Leptostraca
Orden Conchostraca	Subclase Eumalacostraca
Suborden Laevicaudata	Orden Waterstonellidea
Suborden Spinicaudata	Orden Belotelsonidea
Suborden Cycletherida	Orden "Eocaridacea"
Orden Cladocera	Superorden Hoplocarida
Clase Maxillopoda	Orden Aeschronectida
Orden Skaracarida	Orden Palaeostomatopoda
Orden Orstenocarida	Orden Stomatopoda
Subclase Thecostraca	Superorden Syncarida
Infraclase Facetotecta	Orden Palaeocaridacea
Infraclase Ascothoracida	Orden Anaspidacea
Infraclase Cirripedia	Orden Bathynellacea
Superorden Thoracica	Superorden Peracarida
Orden Pedunculata	Orden Spelaeogriphacea
Orden Sessilia	Orden Thermosbaenacea
Superorden Acrothoracica	Orden Pygocephalomorpha
Superorden Rhizocephala	Orden Lophogastrida
Subclase Tantulocarida	Orden Mysida
Subclase Mystacocarida	Orden Mictacea
Subclase Copepoda	Orden Amphipoda
Orden Calanoida	Orden Isopoda
Orden Cyclopoida	Orden Tanaidacea
Orden Gelyelloida	Orden Cumacea
Orden Harpacticoida	Superorden Eucarida
Orden Misophrioida	Orden Euphausiacea
Orden Monstrilloida	Orden Amphionidacea
Orden Mormonilloida	Orden Decapoda
Orden Platycopioida	
Orden Poecilostomatoida	Taxones extintos con afinidades filogenéticas inciertas
Orden Siphonostomatoida	Orden Phosphatocopida
Subclase Branchiura	Orden Bradoriida
Subclase Pentastomida	Clase Thylacocephala

consultarse en Moore y McCormick, 1969; Schram, 1982, 1986; Bowmann y Abele, 1982 y Lange y Schram, 1999.

SUBPHYLUM CRUSTACEA

CLASE REMIPEDIA

Cuerpo alargado, vermiforme. Con un escudo dorsal que cubre el céfalon y el primer segmento del tórax. Anténulas y antenas birrámeas. Mandíbulas sin palpo, maxílulas, maxilas y maxilipedios unirrámeos y especia-

lizados para agarrar y sostener a las presas. Tronco con apéndices en forma de remos (de aquí el nombre del grupo).

Orden Enantiopoda

Con ojos compuestos (?) sésiles. Rama dorsal de las anténulas llevando numerosos anillos cortos. Cada segmento del tronco con 2 pares de apéndices unirrámeos. Segmento anal con 2 pares de ramas caudales. Se conocen 2 especies fósiles, ambas del Carbonífero de América del Norte: *Tesnusocaris goldichi* (Figura 20. 1 A y B) y *Cryptocaris hootchi*.

Orden Nectiopoda

Sin ojos. Rama dorsal de las anténulas con artejos largos (menos de 20). Tronco con hasta 32 segmentos, cada uno con 1 par de apéndices birrámeos. Segmento anal con 1 par de ramas caudales. Hermafroditas simultáneos (son

machos y hembras al mismo tiempo). Inyectan sustancias tóxicas y/o histolíticas con sus maxilas. Habitan en cuevas costeras que poseen una conexión con el mar. Se conocen 9 especies del Caribe, 1 de las islas Canarias y 1 de Australia. Holoceno (Figura 20. 1 C).

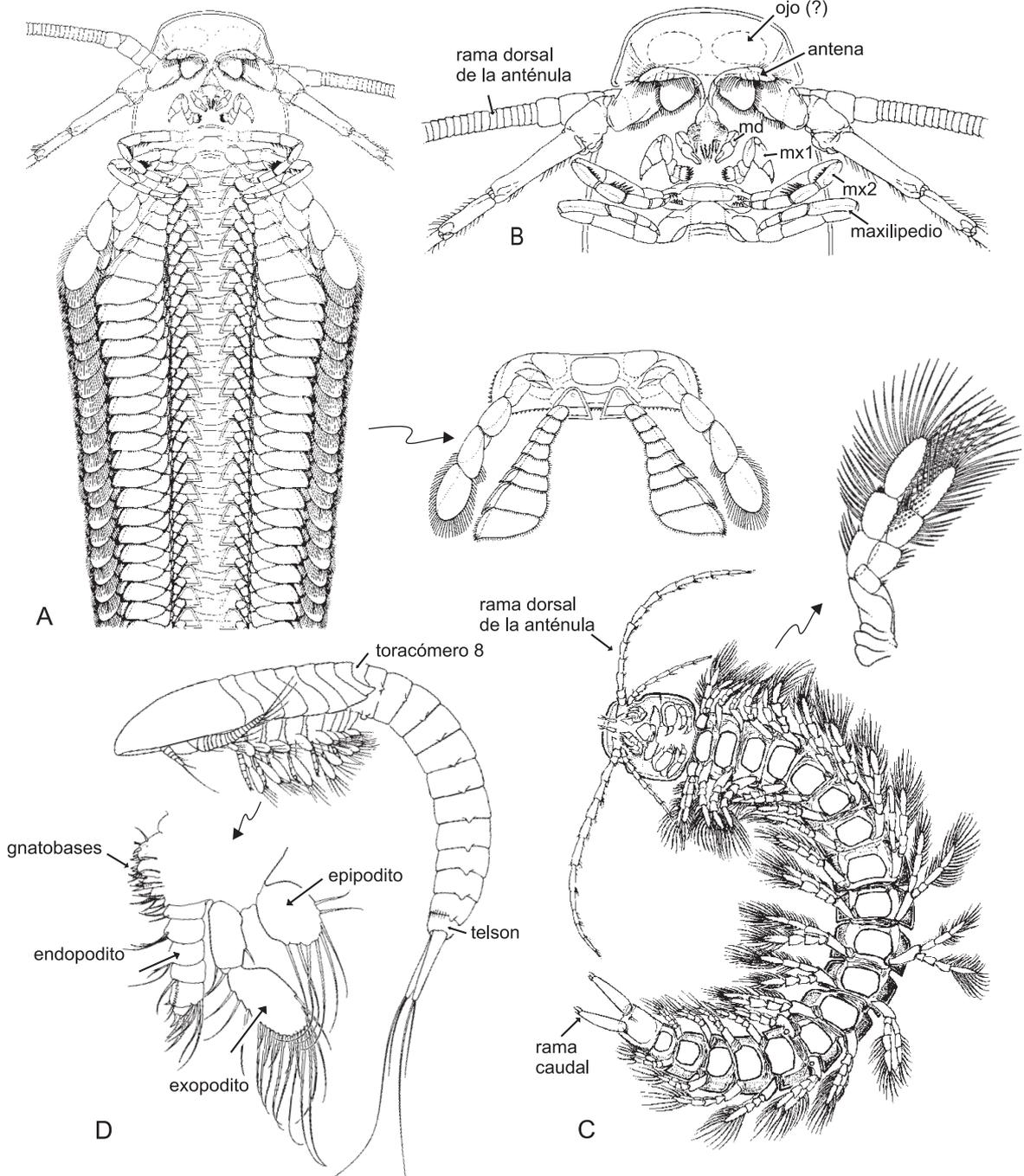


Figura 20. 1. Clase Remipedia (A-C) y Clase Cephalocarida (D). A, B, reconstrucción de *Tenusocaris goldichi* (Orden Enantiopoda); C, *Speleonectes ondinae* (Orden Nectiopoda); D, *Hutchinsoniella macracantha* (Orden Brachypoda). md = mandíbula; mx₁ = maxilula; mx₂ = maxila (A, B, modificadas de Emerson y Schram, 1991; C, modificada de Cals, 1996 y Emerson y Schram, 1991; D, modificada de Hessler y Newman, 1975 y Sanders, 1957).

CLASE CEPHALOCARIDA

Orden Brachypoda

Formas marinas de unos pocos milímetros de longitud. Con 19 segmentos poscefálicos, de los cuales los 8 primeros constituyen el tórax, y los restantes 11 el abdomen. El telson lleva 1 furca caudal. El céfalon posee 5 pares de apéndices (anténulas, antenas, mandíbulas, maxí-lulas y maxilas), y está cubierto por un escudo dorsal. Las maxilas y los 7 primeros apéndices torácicos son similares. Todos ellos constan de 1 protopodito provisto de gnatobases, 1 endopodito ambulatorio y 2 ramas foliáceas (un exopodito y un epipodito). El octavo apén-dice torácico difiere de los anteriores, y en algunos grupos puede faltar. El primer segmento abdominal lleva 1 par de apéndices reducidos (con los que sujetan un huevo durante la incubación), los restantes segmentos son ápodos. Son hermafroditas funcionales. Bentónicos, habitan desde la zona intermareal hasta los 1500 m de profundidad, preferentemente en fondos fangosos. Desde que Sanders, en 1955, describió el primer cefalocárido, *Hutchinsoniella macracantha* (Figura 20. 1 D), el número de especies conocidas ha ido aumentando. En la actualidad este orden incluye 10 especies repartidas en 4 géneros. Holoceno.

CLASE BRANCHIOPODA

Crustáceos con un caparazón univalvo o bivalvo, o sin caparazón. Ojos compuestos raramente ausentes. Maxí-lulas y maxilas por lo general reducidas o ausentes. Mandíbulas sin palpo o con un palpo vestigial. Apéndices del tronco por lo general foliáceos (filopodios), que intervienen en la locomoción, respiración y alimentación (movilizando el alimento hacia la boca a través de un surco medio ventral). Nacen como larva *nauplius* o *metanauplius*, excepto *Cyclestheria hislopi* (Cyclestherida) y la mayoría de los Cladocera, que presentan desarrollo directo. Se han descrito alrededor de 900 especies vivientes.

Rehbachella kinnekullensis (Figura 20. 2 A) del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten), sería el branquiópodo más antiguo conocido. Esta especie era marina y presentaba un caparazón. Walossek (1993) y Walossek y Müller (1998) consideran que *R. kinnekullensis* es una especie emparentada con los Anostraca, pero Olesen (1999) considera a *Rehbachella* como grupo hermano de los restantes Branchiopoda.

SUBCLASE SARSOSTRACA

Sin caparazón. Con o sin ojos compuestos, cuando están presentes son pedunculados.

Orden Lipostraca

Crustáceos pequeños (hasta 3 mm de longitud). Cuerpo alargado, con un tronco de 18 segmentos y un telson con 2 pares de ramas furcales. No presentan caparazón ni ojos. Anténulas unirrámeas, de tres artejos. Antenas birrámeas y natatorias. Maxí-lulas del macho prensiles (*claspers*). Maxilas reducidas a 1 par de diminutas papilas en ambos sexos. Primeros 3 pares de apéndices del tronco típicamente filopodiales, los siguientes 8 pares con un protopodito rectangular y dos ramas natatorias. Las hembras llevan un ovisaco por detrás del último par de apéndices natatorios. Conocidos solo como fósiles en el Devónico Inferior de Rhynie Chert (Escocia), donde fue hallada la única especie descrita de este orden: *Lepidocaris rhyniensis* (Figura 20. 2 B).

Orden Anostraca

La mayoría mide de 1 a 3 cm, pero algunas especies pueden alcanzar los 10 cm de longitud. No presentan caparazón. Cuerpo alargado. Tórax con 11 segmentos (17 o 19 en Polyartemiidae), cada uno con un par de filopodios. Abdomen con 8 segmentos ápodos, los dos primeros fusionados y portando un ovisaco en las hembras y 1 par de penes en los machos. Telson con 1 par de ramas furcales no segmentadas. Ojos compuestos pedunculados, anténulas cortas no segmentadas, antenas grandes y prensiles (*claspers*) en los machos y reducidas en las hembras. Habitan en cuerpos de agua dulce, por lo general temporarios. Algunas especies viven en grandes lagos permanentes, pobres en depredadores, del Ártico y la Antártida. En el caso particular del género *Artemia*, se encuentran en cuerpos de salinidades variables que pueden llegar a la saturación. No se los halla en aguas corrientes, ni tampoco en el mar. Cámbrico Tardío (?), Devónico Temprano-Holoceno (Figura 20. 2 C).

SUBCLASE PHYLLOPODA

Con caparazón dorsal o bivalvo. Ojos internalizados, que pueden o no comunicar con el exterior a través de un poro.

Orden Kazacharthra

Cuerpo parcialmente cubierto por un escudo

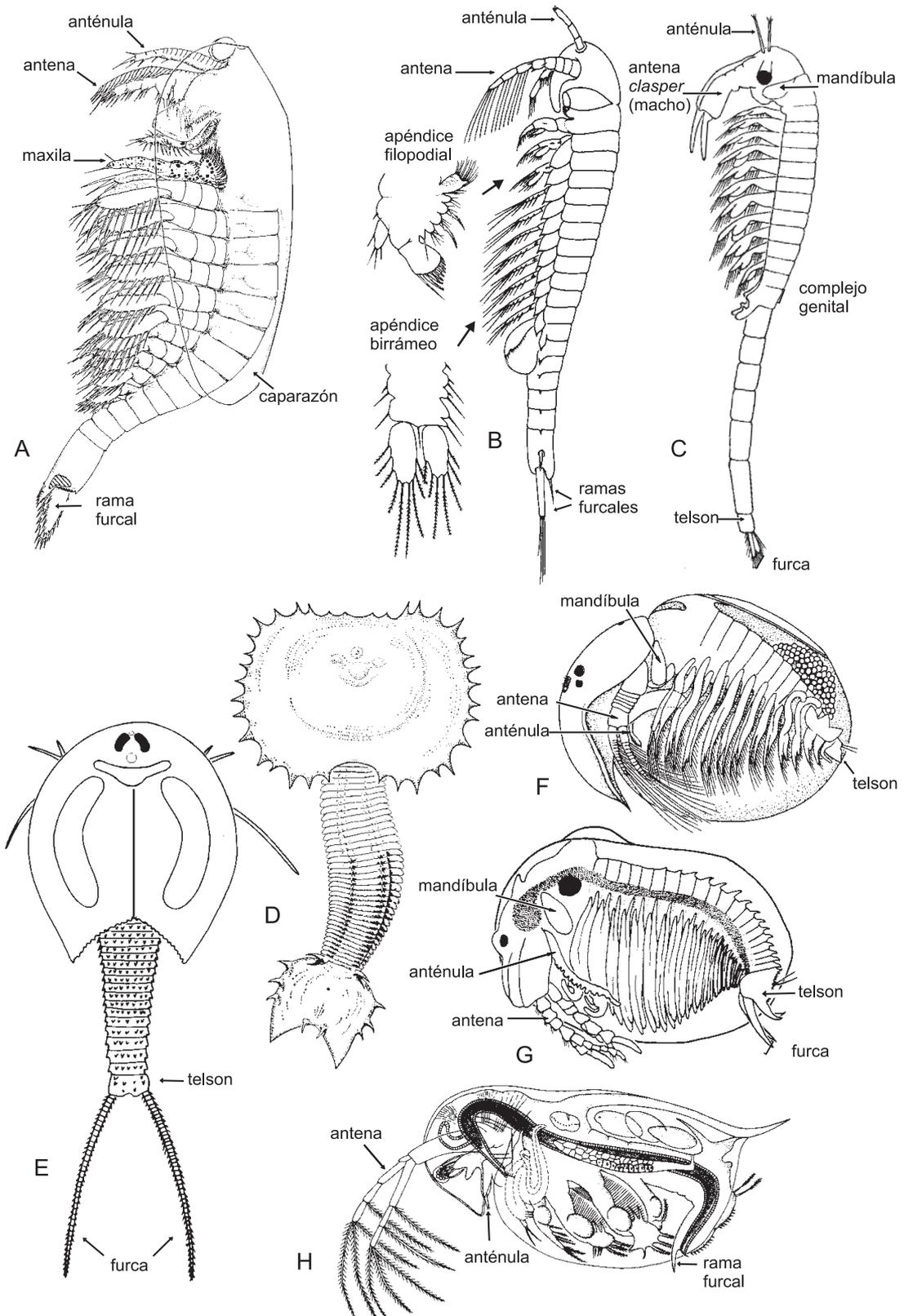


Figura 20. Clase Branchiopoda. A. *Rehbachella kinnekullensis*; B. *Lepidocaris rhyiensis*; C. *Branchinecta* sp. (Orden Anostraca); D. *Panacanthocaris ketmenica* (Orden Kazacharthra); E. *Triops* sp. (Orden Notostraca); F. *Lynceus* sp. (Suborden Laevicaudata); G. *Leptestheria* sp. (Suborden Spinicaudata); H. *Daphnia* sp. (Orden Cladocera) (A. modificada de Walossek, 1993; B. según Scourfield, modificada de Schram, 1986; C. según Linder, modificada de Tasch, 1969; D. tomada de Novojilov, 1957; E. modificada de Pennak, 1989; F. según Sars, tomada de Olesen, 1998; G. según Sars, tomada de Olesen, 1998; H. según Matthes, tomada de Ruppert y Barnes, 1996).

cefálico de contorno variado, con o sin espinas marginales, y un tubérculo ocular sobre la superficie dorsal. Tórax aparentemente con 11 pares de apéndices. Abdomen compuesto por 32-40 segmentos, llevando hileras longitudinales de espinas sobre las superficies dorsal y ventral. Telson grande y aplanado, oval o más o menos redondeado, con o sin furca caudal. Anténulas con hasta 15 artejos. Antenas birrámeas, bien desarrolladas. Se conocen 7 géneros provenientes del Triásico Medio a Tardío de Kazakhstán, Turkestán, Mongolia y China (Figuras 20. 2 D y 3 E).

Orden Notostraca

Se distinguen por su gran tamaño (usualmente entre 3-5 cm, aunque pueden alcanzar hasta 10 cm). El tronco, parcialmente cubierto por un caparazón dorsal, está compuesto por 25-44 anillos corporales, de los cuales los últimos 4-14 carecen de apéndices. Telson con ramas furcales muy largas, multisegmentadas. Ojos compuestos sésiles. Anténulas y antenas unirrámeas, las primeras cortas, las segundas vestigiales o ausentes. Maxílulas robustas, masticatorias; maxilas reducidas o ausentes. El tronco posee 35-72 pares de apéndices filopodiales, de los cuales 24-60 se encuentran por detrás del segmento genital (segmento 11). En la región posgenital, cada anillo puede llevar hasta 6 pares de apéndices. En las hembras el onceavo par de filopodios está modificado para almacenar los huevos. Este orden incluye solo 2 géneros: *Triops* (Figura 20. 2 E) y *Lepidurus*. Conocidos vulgarmente como camarones renacuajos o *tadpole shrimps*, habitan en cuerpos temporarios (la mayoría de las especies) o permanentes, de aguas dulces o ligeramente salinas, y pobres en depredadores. Carbonífero Tardío-Holoceno.

Orden Conchostraca

Miden hasta 45 mm de longitud. El caparazón es bivalvo y cubre por completo el cuerpo. Poseen apéndices en todos los segmentos del tronco. Ojos compuestos sésiles. Anténulas unirrámeas, antenas birrámeas natatorias. Machos con el primer par (o los dos primeros pares) de apéndices del tronco modificados en *claspers*. Exclusivamente de agua dulce, viven principalmente en cuerpos de agua temporarios. Incluye a Laevicaudata, Spinicaudata y un tercer suborden (Cyclestherida) no aceptado por todos los autores.

Los miembros del suborden Laevicaudata (Figura 20. 2 F) presentan un caparazón más o menos globoso, desprovisto de líneas de crecimiento y umbones. Las valvas están unidas

por una charnela dorsal situada en un surco. La cabeza es grande, está articulada al tronco, y puede extenderse fuera del caparazón. El tronco lleva 10-12 pares de apéndices. El primer par de apéndices está modificado en *claspers* en los machos. El telson carece de garras caudales. Triásico Temprano-Holoceno.

Los miembros del suborden Spinicaudata (Figuras 20. 2 G y 3 A-D) presentan usualmente un caparazón comprimido, provisto de dos abultamientos dorsales, denominados umbones por analogía con los moluscos. La superficie de cada valva está surcada con líneas de crecimiento, que se van formando a lo largo de la vida del animal debido a que el caparazón no se pierde con las mudas. Las valvas están unidas por un simple pliegue dorsal (no hay charnela). La cabeza es pequeña y no puede ser proyectada fuera del caparazón. El tronco lleva hasta 32 pares de apéndices. En los machos los dos primeros pares de filopodios (solo el primer par en Cyclestherida) están modificados en *claspers*. El telson posee un par de garras caudales (carácter que da el nombre al suborden). Incluye a la gran mayoría de los conchostracos fósiles y vivientes. Devónico Temprano-Holoceno.

Algunos autores colocan a la familia Cyclestheriidae en el suborden Spinicaudata y otros prefieren incluirla en un suborden nuevo (Cyclestherida) (Martin y Davis, 2001; Shen *et al.*, 2006). La familia Cyclestheriidae contiene un género fósil (*Cyclestherioides*) y otro actual (*Cyclestheria*). Este último incluye una única especie, *Cyclestheria hislopi*, de distribución pantropical (Shen y Dai, 1987 describen una segunda especie actual, *Paracyclestheria sinensis* de China, pero ésta, según Olesen *et al.*, 1997, aparenta estar basada en estadios juveniles de *C. hislopi*). *C. hislopi*, al igual que la mayoría de los Cladocera, posee desarrollo directo, reproducción partenogenética y hembras con epipio, características que sugieren que los Cladocera podrían haber derivado de una especie emparentada con *C. hislopi*.

Los conchostracos fósiles están bien representados en la región gondwánica, desde el Pérmico hasta el Cretácico (Cuadro 20. 2).

Orden Cladocera

Son de pequeña talla (generalmente menos de 2 mm, el gigante del grupo alcanza los 18 mm). La mayoría es herbívora-detritívora (solo unas pocas especies agrupadas en los subórdenes Onychopoda y Haplopoda son depredadoras). Presentan un caparazón bivalvo (sin charnela) que cubre al tronco y sus apéndices (subórdenes Ctenopoda y Anomopoda), o que está

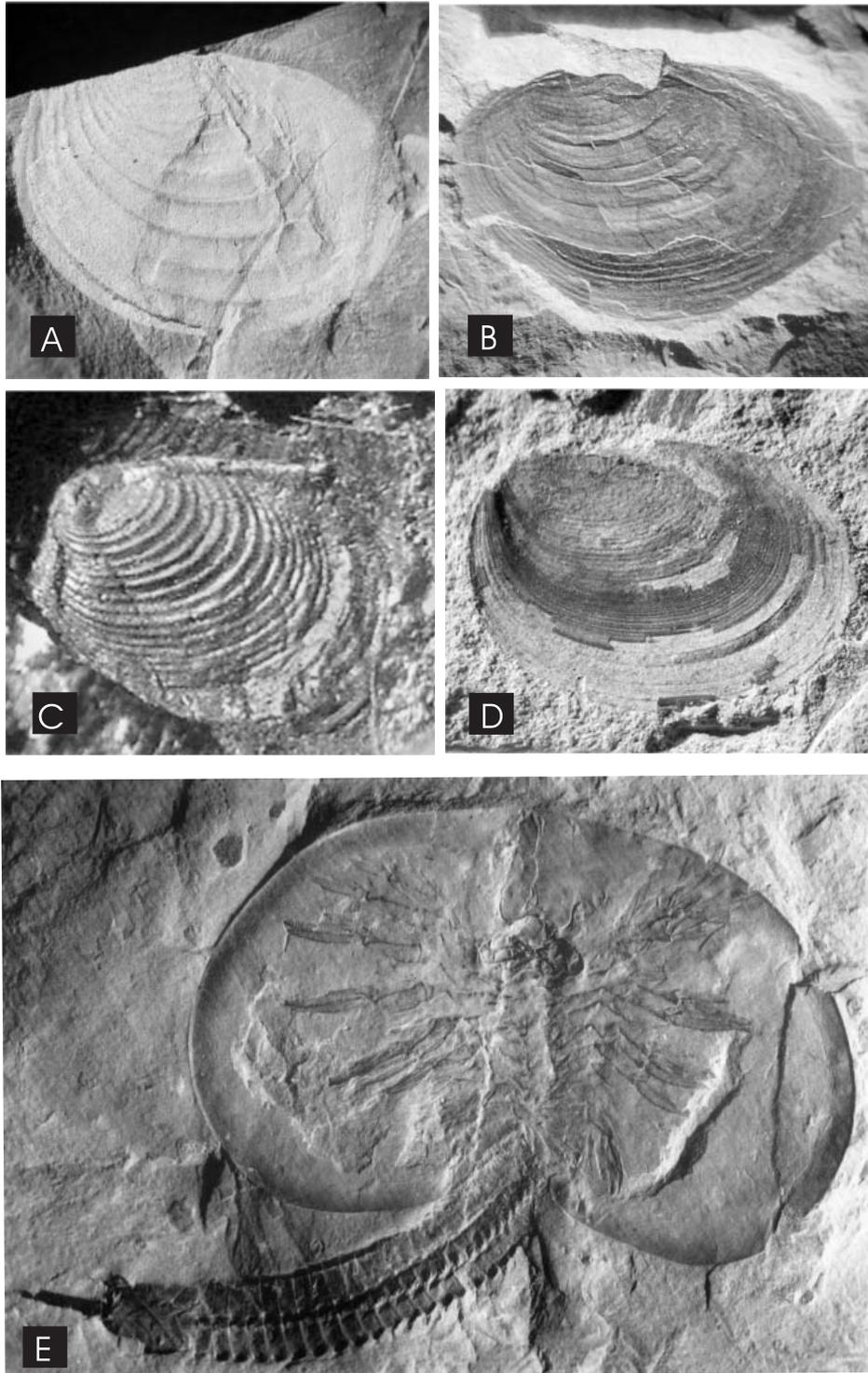


Figura 20. 3. Clase Branchiopoda. A-D. Orden Conchostraca. Suborden Spinicaudata. A. *Triasoglypta santamariensis*, valva izquierda. Triásico Medio-Superior, Brasil (x 5); B. *Euestheria forbesi*, valva derecha. Triásico Medio-Superior, Argentina (x 4); C. *Challaolimnadiopsis mendozaensis*, valva derecha. Triásico Medio-Superior, Argentina (x 4); D. *Eosolimnadiopsis* sp., valva derecha. Jurásico Medio-Superior, Argentina (x 7); E. Orden Kazacharthra: *Almatium gusevi*, vista ventral. Triásico Medio-Superior, China (x 4) (A-B. tomadas de Gallego, 1999 a, b; C. tomada de Shen *et al.*, 2001; D. inédita; E. tomada de Chen *et al.*, 1996).

Los registros más abundantes y antiguos de los conchostracos fósiles sudamericanos se hallan en Argentina, Brasil, Chile y Uruguay.

La fauna pérmica de la cuenca de Paraná (Brasil) es una de las más estudiadas y está caracterizada por la presencia de los géneros *Gabonestheria* y *Cornia* (Lioestheriidae). Estos dos géneros también se hallan en las secuencias permo-triásicas de África e India, y *Cornia*, además, en el Pérmico-Triásico de Australia y en el Carbonífero (?) -Pérmico de Chile.

Estheriina (Euestheriidae), *Palaeolimnadia* (Palaeolimnadiidae) y *Cyclestherioides* (Cyclestheriidae) tienen sus registros más antiguos en el Carbonífero (?) -Pérmico de Chile y en el Pérmico del Brasil. *Palaeolimnadia* y *Cyclestherioides* también se hallan presentes en el Pérmico Superior de Australia. Desde estos centros de origen (América del Sur y Australia) los últimos llegaron a África e India en el Triásico y a Antártida en el Jurásico, continuando con registros jurásicos y cretácicos en América del Sur. El género *Asmussia* (Asmussiidae) se encuentra en el Devónico Inferior y Pérmico Superior del hemisferio norte, en el Carbonífero (?) -Pérmico de Chile, en el Pérmico Superior del Brasil y en el Cretácico Inferior de África.

Las especies de la familia Leaiidae son abundantes y muy diversificadas en Australia, pero están escasamente representadas en el Pérmico de Argentina y Brasil. En estos últimos países solo se registran dos especies de *Leaia* (género típicamente paleozoico), una especie de *Monoleiolphus* y otra de *Paranaleaia*.

Las faunas triásicas sudamericanas comprenden principalmente a las familias Euestheriidae, Loxomegaglyptidae y Eosestheriidae, mientras que las faunas triásicas de Sudáfrica y Australia están caracterizadas por las familias Palaeolimnadiidae y Fushunograptidae (Gallego, 2001). La ausencia en el Triásico argentino de estas dos últimas familias podría deberse a la extinción finipérmica, o a la presencia de barreras biogeográficas que impidieron el intercambio faunístico (Tasch, 1987).

Palaeolimnadiopsis (Palaeolimnadiopseidae) y otros géneros afines poseen un amplio registro desde el Pérmico hasta el Cretácico en América del Sur, existiendo especies jurásico-cretácicas en común entre las cuencas del nordeste del Brasil y de África central. Estas cuencas comparten también 2 géneros de la familia Afrograptidae: *Camerunograptus* (= *Graptostheriella*) y *Congestheriella* (este último se halla además en Argentina y Venezuela). Otros géneros jurásico-cretácicos sudamericanos, tales como *Migransia* (Fushunograptidae), *Pseudestherites* (Antronestheriidae) y *Dendrostracus* (Polygraptidae) muestran relaciones con especies de África, Asia y Europa (Gallego, 2002; Gallego et al., 2003).

reducido a la cámara ovígera dorsal (subórdenes Onychopoda y Haplopoda). Céfalos siempre expuesto. Ojos compuestos sésiles. Anténulas unirrámeas, generalmente cortas, antenas grandes y birrámeas, nadadoras. Maxí-lulas y maxilas vestigiales o ausentes. Tronco con 4-6 pares de apéndices, de tipo filopodial (Ctenopoda, Anomopoda) o estenopodial (Onychopoda, Haplopoda). Telson por lo general con una furca en forma de uña. Desarrollo directo, salvo en *Leptodora kindtii* (Haplopoda) que nace como larva *metanauplius*. Conocidos vulgarmente como pulgas de agua, habitan diversos ambientes acuáticos continentales, desde grandes lagos y sistemas fluviales hasta pequeños charcos. Existen además varias especies marinas. Cretácico (?), Paleoceno (?), Oligoceno-Holoceno (Figura 20. 2 H).

En sedimentos holocenos de la provincia de Buenos Aires (Argentina) se hallaron restos de *Daphnia spinulata*, especie que es común en los ambientes actuales de esta región (Ringuelet, 1951).

CLASE MAXILLOPODA

La clase Maxillopoda fue establecida por Dahl en 1956 para englobar una serie de crustáceos extraordinariamente diversos, que se distinguen por tener un céfalos de 5 segmentos, un

tórax de 7 y un abdomen de 4 segmentos, siendo las reducciones en los dos últimos tagmas frecuentes. Cámbrico-Holoceno.

Orden Skaracarida

Crustáceos marinos, pequeños, con 6 pares de apéndices (todos bien desarrollados). El céfalos posee un escudo dorsal, un labro grande, 5 pares de apéndices, y un órgano frontal tubular y móvil. No presenta ojos. El tronco tiene 11 segmentos, el primero lleva los maxilipedios, y los restantes son ápodos. El telson es largo y cónico, con 1 par de ramas furcales segmentadas. Las anténulas son unirrámeas y cortas. Las antenas y mandíbulas presentan exopoditos con numerosos artejos anulares, llevando cada anillo una seda rígida. Las maxí-lulas, maxilas y maxilipedios poseen exopoditos en forma de paleta. Probablemente eran nectobentónicos y filtradores. Dos especies conocidas: *Skara anulata* (Figura 20. 4 A) y *S. minuta*, ambas del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten) (Müller y Walossek, 1985).

Orden Orstenocarida

Este orden está basado en su único representante, *Bredocaris admirabilis* (Figura 20. 4 B) del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten). Esta especie era pequeña (el adulto medía 0,85 mm), marina y habitaba la interfase agua-sedimento. Sus principales características son:

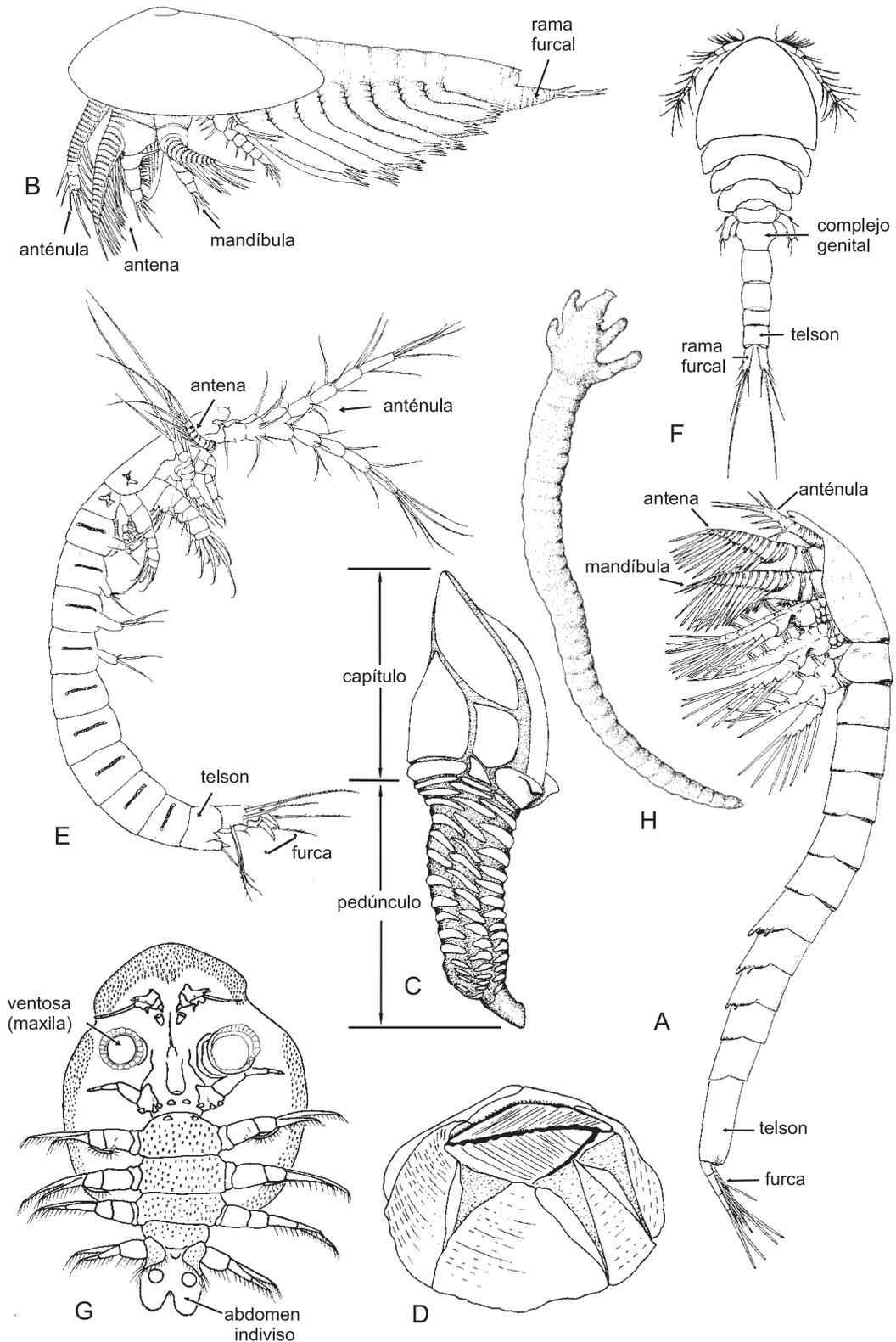


Figura 20.4. Clase Maxillopoda. A. reconstrucción de *Skara anulata* (Orden Skaracarida); B. reconstrucción de *Bredocaris admirabilis* (Orden Orstenocarida); C. *Arcoscalpellum* sp. (Orden Pedunculata); D. *Balanus improvisus* (Orden Sessilia); E. *Derocheilocaris remanei* (Subclase Mystacocarida); F. *Hemicyclops* sp. (Subclase Copepoda, Orden Cyclopoida); G. *Argulus* sp. (Subclase Branchiura); H. *Cephalobaena tetrapoda* (Subclase Pentastomida) (A. modificada de Müller y Walossek, 1985; B. modificada de Müller y Walossek, 1988; C. modificada de Young, 1992; D. tomada de Young, 1994; E. modificada de Olesen, 2000; F. modificada de Ramírez y Escofet, 1973; G. modificada de Ringuélet, 1943; H. según Heymons, tomada de Cuenot, 1949).

margen posterior del escudo cefálico escotado; aparentemente con ojos compuestos; labro grande; anténulas unirrámeas; antenas y mandíbulas semejantes, llevando exopoditos con numerosos artejos anulares; maxilulas con un exopodito rudimentario; tórax con 7 pares de apéndices; las maxilas y toracópodos similares, todos con exopoditos en forma de paleta; abdomen no segmentado que lleva 1 par de ramas furcales indivisas, no articuladas al cuerpo. La secuencia larval incluye 5 estadios *metanauplius* (Müller y Walossek, 1988).

SUBCLASE THECOSTRACA

Incluye a los Ascothoracida, Cirripedia y a los Facetotecta (grupo enigmático para el que no se conoce la fase adulta). Estos tres taxones poseen una larva con características únicas: la larva *cypris*. Ésta tiene un caparazón bivalvo, ojos compuestos, un tórax con 6 pares de apéndices nadadores, y carece de antenas. Cámbrico-Holoceno.

INFRACLASE ASCOTHORACIDA

Ecto o endoparásitos de equinodermos y antozoos. Con caparazón o manto primariamente bivalvo que cubre parte o todo el cuerpo. En las hembras adultas las valvas pueden fusionarse adquiriendo el caparazón aspecto de saco. Anténulas subqueladas. Piezas bucales estiliformes y rodeadas por el labro. Hasta 6 pares de apéndices torácicos, primitivamente birrámeos, frecuentemente unirrámeos o ausentes. Abdomen con 4 o menos segmentos. Telson con ramas furcales laminares. Dioicos, aunque existen algunas formas hermafroditas. Tamaño generalmente pequeño (1-8 mm), pero las especies parásitas de Asteroidea pueden alcanzar 162 mm. Existen unas 125 especies distribuidas en 2 órdenes. Holoceno.

INFRACLASE CIRRIPIEDIA

Incluye a dos grupos de vida libre (Thoracica y Acrothoracica) y a un grupo parásito (Rhizocephala).

SUPERORDEN THORACICA

Formas de vida libre, por lo general cubiertas con placas calcáreas. El tórax lleva 6 pares de cirros; el abdomen es vestigial. La mayoría

es hermafrodita con fecundación cruzada (existen formas dioicas en los géneros *Scalpellum* e *Ibla*). Incluye a los órdenes Pedunculata y Sessilia.

Los Pedunculata (Figuras 20. 4 C y 5 A), conocidos vulgarmente como percebes, presentan un pedúnculo muscular y flexible con el que se adhieren al sustrato, y un capítulo que contiene el resto del cuerpo. El pedúnculo representa la región preoral del organismo y lleva las glándulas cementantes. Incluye a los Lepadidae que viven sobre objetos flotantes, y a los Scalpellidae que habitan sobre los fondos marinos.

Los Sessilia (Figuras 20. 4 D y 5 B y C) carecen de pedúnculo, e incluyen a los Balanomorpha (formas simétricas, conocidas vulgarmente como «dientes de perro») y a los Verrucomorpha (formas asimétricas). La superficie de adhesión, llamada base, puede ser membranosa o calcárea. Ésta es la región preoral del organismo, y la que lleva las glándulas cementantes. Una muralla de placas calcáreas rodea por completo al animal, y el orificio opuesto a la base está cubierto por 1 o 2 pares de placas móviles, que forman el opérculo. Muchas especies viven en la franja intermareal, soportando prolongados períodos de sequía e insolación.

Gracias a la posesión de placas calcáreas, los cirripedios presentan un amplio registro fósil. Se conoce el cirripedio pedunculado, *Cyprilepas holmi*, del Silúrico de Estonia. Sin embargo, el origen de los cirripedios puede remontarse aún más atrás, si se confirma que *Priscansermarinus barnetti* del Cámbrico Medio de Burgess Shale (Canadá) pertenece a este grupo.

En referencia a los Sessilia, se cree que éstos derivan de un Scalpellidae ancestral por acortamiento del pedúnculo y desarrollo de una muralla a partir de algunas de sus placas laterales. Los Sessilia comienzan su amplia radiación en el Cretácico.

A pesar de que los cirripedios fósiles son comunes en el Terciario de Patagonia y Tierra del Fuego, solo se han descrito unas pocas especies. Los pedunculados *Scalpellum juliense* (Ortmann, 1902), *Scalpellum palaeopatagonicum* (Feruglio, 1936-1937) y *Euscalpellum crassissimum* (Withers, 1951) (Figura 20. 5 A), el balanomorfo *Chirona* (*Chirona*) *varians* originalmente incluido en el género *Balanus* (Sowerby en Darwin, 1846), y el verrucomorfo *Verruca rocana* (Steinmann en Wilckens, 1921) son algunas de las especies descriptas para esta región. De los depósitos marinos holocenos de la provincia de Buenos Aires se conoce *Cetopirus complanatus* (Coronulidae), una especie que en la actualidad vive adherida a ejemplares de la ballena

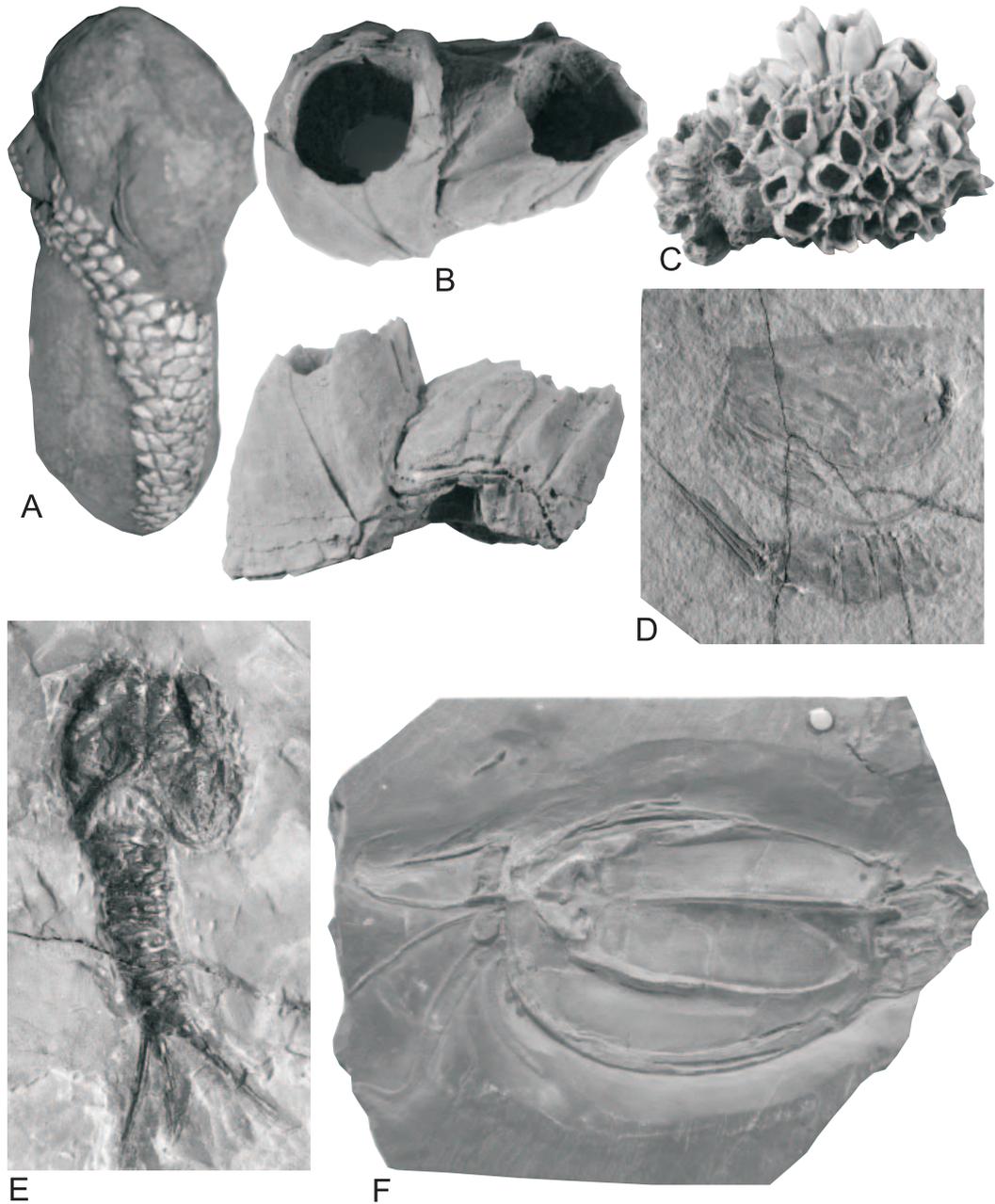


Figura 20. 5. Clase Maxillopoda (A-C) y Clase Malacostraca (D-F). A. Orden Pedunculata: *Euscalpellum crassissimum*, molde de yeso In. 34883, x 0,65; B-C. Orden Sessilia: B. *Balanus* sp. CPBA 14360, x 0.75, C. *Balanus* sp. CPBA s/n, x 0.75; D-F. Orden Archaeostraca: D. *Ceratiocaris* sp. In. 24160, x 0.75, E. *Echinocaris socialis* l. 4918, x 1,10, F. *Nahecaris stuetzi* In. 22506, x 0.75 (A, D-F. ©The Natural History Museum London; B, C. Área de Paleontología, Universidad de Buenos Aires).

franca austral en aguas subantárticas (Pastorino y Griffin, 1996).

SUPERORDEN ACROTHORACICA

Organismos de vida libre que excavan pequeñas cavidades sobre corales, conchas de gastrópodos y otros sustratos calcáreos, en los que

viven. El primer par de cirros está próximo a las piezas bucales (maxilipedios o cirros bucales) y separado de los restantes cirros. El abdomen es vestigial, con o sin furcas. Dioicos; hembras acompañadas por machos diminutos. A juzgar por ciertos orificios hallados en conchillas fósiles, los cirripedios Acrothoracica habrían existido ya en el Pérmico, y quizá también en el Devónico Tardío y Carbonífero.

SUPERORDEN RHIZOCEPHALA

Los Rhizocephala son parásitos de otros crustáceos (principalmente Decapoda), y sus formas adultas llegan a un grado extremo de modificación. La hembra adulta consta de un sistema radicular (denominado «interna») que invade los órganos del hospedador y absorbe sus nutrientes, y una estructura saculiforme exterior (denominada «externa») donde se sitúan las gonadas. Del macho únicamente persisten algunas espermatogonias que se alojan en los receptáculos seminales de la hembra, y se diferencian en testículos. Feldmann (1998) describe cangrejos macho del Mioceno de Nueva Zelanda que presentaban quelas más pequeñas y el abdomen más ancho que lo normal. Dado que estas alteraciones son típicas de los cangrejos machos infestados por rizocéfalos, Feldmann halla probable que los cangrejos que examinó pudieron haber estado infestados por tales parásitos.

SUBCLASE TANTULOCARIDA

Diminutos ectoparásitos de otros crustáceos (Copepoda, Ostracoda y Peracarida). Su historia de vida es compleja, presentando un ciclo sexual con adultos libres y nadadores, y un ciclo asexual (partenogenético) que tiene lugar sobre el hospedador. Aparentan estar relacionados con los Thecostraca. Holoceno.

SUBCLASE MYSTACOCARIDA

Crustáceos vermiformes, microscópicos, que viven en las aguas intersticiales de la zona intermareal y submareal marina. Un surco transversal separa la región antenular (portadora de las anténulas) del resto del céfalon (que lleva las antenas, mandíbulas, maxílulas y maxilas). El tronco consta de 10 segmentos: el primero lleva los maxilipedios, los cuatro siguientes llevan cada uno 1 par de apéndices uniarticulados, y los cinco últimos son ápodos. El telson posee 1 par de pinzas furcales. El borde posterior del céfalon y los 10 segmentos del tronco presentan 1 par de hendiduras laterales de función desconocida. Sexos separados. Incluye esta subclase a 13 especies repartidas en 2 géneros. Holoceno (Figura 20. 4 E).

SUBCLASE COPEPODA

Esta subclase posee alrededor de 12000 espe-

cies, e incluye formas de vida libre, comensales, ecto y endoparásitas. Su intervalo de tamaños se extiende desde los 0,25 mm hasta alrededor de 30 cm. En las formas de vida libre se diferencian claramente un cefalosoma (equivalente al céfalon más 1 o 2 segmentos torácicos), un tórax con 4 o 5 segmentos y un abdomen con hasta 4 segmentos. El cefalosoma lleva un ojo *nauplius* (carecen de ojos compuestos) y 6 pares de apéndices (anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas, maxilas y maxilipedios). Las anténulas son unirrámeas y las antenas uni- o birrámeas. Las mandíbulas tienen usualmente 1 palpo, estando en Siphonostomatoida transformadas en estiletos. El tórax posee 4 o 5 pares de apéndices birrámeos; cada par está unido por una placa intercoxal media que asegura que ambos apéndices batan simultáneamente. El quinto par de apéndices puede estar modificado en *claspers*, reducido o ausente. El abdomen es ápodo (eventualmente puede llevar un sexto par de apéndices vestigiales); el primer segmento lleva los gonoporos, y en la hembra se fusiona al segundo formando el complejo genital. El telson porta una furca caudal. El desarrollo es anamórfico (6 estadios *nauplius* y 5 estadios copepodito). Viven en aguas marinas y continentales, pero también existen algunas formas semiterrestres. Los principales órdenes son: Calanoida (de vida libre, principalmente marinos, planctónicos), Harpacticoida (de vida libre, algunos comensales; marinos y de agua dulce; principalmente bentónicos), Cyclopoida (de vida libre, comensales o parásitos; marinos y de agua dulce; planctónicos o bentónicos) (Figura 20. 4 F), Siphonostomatoida (parásitos de invertebrados, cetáceos y peces) y Poecilostomatoida (comensales y parásitos de invertebrados y peces). Mioceno-Holoceno. El registro fósil de Copepoda es pobre. Palmer (1960) describe Harpacticoida y Cyclopoida del Mioceno de California, y Ringuelet (1951) cita al género *Boeckella* del Holoceno de Argentina. Cressy y Patterson (1973) describen copépodos parásitos hallados sobre las branquias de peces del Cretácico Inferior.

SUBCLASE BRANCHIURA

Ectoparásitos temporarios de peces marinos y de agua dulce. El céfalon y el primer segmento torácico están cubiertos por un amplio escudo dorsal. Con ojos compuestos y ojo *nauplius*. Pueden llevar un aguijón preoral. Las anténulas (ausentes en *Chonopeltis*) y antenas son unirrámeas, prensiles. Las mandíbulas están a nivel del cuerpo o en el extremo de un

cono bucal, y no tienen palpos. Las maxílas se hallan modificadas en fuertes ganchos quitinosos o ventosas. Maxilas unirrámeas. No hay maxilipedios. Tórax con 4 pares de apéndices birrámeos. Abdomen indiviso y bilobado, usualmente con 1 par de diminutas ramas furcales. Sexos separados; desarrollo anamórfico. La subclase incluye 4 géneros. Holoceno (Figura 20. 4 G).

SUBCLASE PENTASTOMIDA

Son parásitos de vertebrados, y viven en los pulmones o en las cavidades nasofaríngeas. Infestan principalmente a reptiles, pero también se hallan sobre anfibios, aves y mamíferos. Tienen un aspecto vermiforme y pueden llegar a medir 13 cm, siendo las hembras más grandes que los machos. La región cefálica lleva la boca y 4 garras con las que se fijan al hospedador. Éstas pueden estar sobre protuberancias con aspecto de patas, o directamente sobre la superficie del cuerpo. Carecen de aparato respiratorio, circulatorio y excretor. Se conocen alrededor de un centenar de especies. Cámbrico Tardío-Holoceno (Figura 20. 4 H).

Del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten), Walossek y Müller (1994) describen larvas muy parecidas a las de los pentastómidos actuales. Estas larvas estarían adaptadas a vivir en las cámaras branquiales (u otras cavidades similares) de algún cordado marino.

Si bien la posición filogenética de los Pentastomida es controversial, Lavrov *et al.* (2004) aportan nuevos datos moleculares que ratifican la probable afinidad de éstos con los Branchiura.

CLASE OSTRACODA

El cuerpo se halla encerrado en un caparazón bivalvo. Las valvas están unidas por un ligamento, articuladas por una charnela, y se cierran por la contracción de un músculo aductor. Superficie valvar lisa u ornamentada con carenas, lóbulos, espinas, etc. El tronco lleva 1 o 2 pares de apéndices, que pueden faltar. Por lo general, con una furca caudal. Sexos separados. Todos los estadios larvales presentan caparazón bivalvo. Marinos, de agua dulce, raramente terrestres. La mayoría de las especies mide entre 0,5 a 2 mm, aunque *Gigantocypris* alcanza los 32 mm. Ordovícico-Holoceno (ver Capítulo 21).

Los Bradoriida y Phosphatocopida no serían ostrácodos como se habría sugerido previa-

mente, sino que se ubicarían entre las formas de la línea troncal que dio origen a los crustáceos modernos (Hou *et al.*, 1996; Walossek y Müller, 2003).

CLASE MALACOSTRACA

Cuerpo diferenciado en 2 tagmas: tórax (o pereion) con 8 segmentos, y abdomen (o pleon) con 6 (raramente 7) segmentos. Telson en general sin furca. Los orificios genitales de la hembra abren en el 6° segmento del pereion, y los del macho en el 8°. Poseen normalmente ojos compuestos. Raramente nacen como larva *nauplius*. Cámbrico-Holoceno.

SUBCLASE PHYLLOCARIDA

Se incluyen en esta subclase al orden Leptostraca (con alrededor de 40 especies actuales) y otros 4 órdenes extintos. Presentan un caparazón bivalvo y un abdomen con 7 segmentos (uno más que el resto de los Malacostraca).

Orden Archaeostraca

Caparazón con charnela. Telson estiliforme, proyectándose entre las ramas furcales. Se ha reconocido la presencia de *Caryocaris* y *Pumilocaris* en el Ordovícico de Argentina (Racheboeuf *et al.*, 2000). Ordovícico Temprano-Triásico Tardío (Figura 20. 5 D-F).

Orden Hoplostraca

Caparazón sin charnela. Telson estiliforme, ramas furcales pequeñas o ausentes. Devónico Temprano-Carbonífero Tardío (Figura 20. 6 A).

Orden Hymenosthraca

Caparazón sin charnela. Telson con 3 pares de «espinas» caudales. Schram (1986) sugiere que el par medio de «espinas» sería una proyección telsónica hendida distalmente, y cada par de «espinas» laterales una rama furcal bífida. Cámbrico Temprano (?)-Ordovícico Temprano (Figura 20. 6 B).

Orden Canadaspidida

Caparazón con charnela. Sin rostro. Ambas antenas unirrámeas. Sin pleópodos.

La especie mejor conocida es *Canadaspis perfecta* del Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Burgess Shale, Canadá) (Figura 20. 6 C). Presentaba las maxílas, maxilas y los 8 pares de toracópodos similares, con una rama interna multisegmentada y otra externa foliácea. Otras

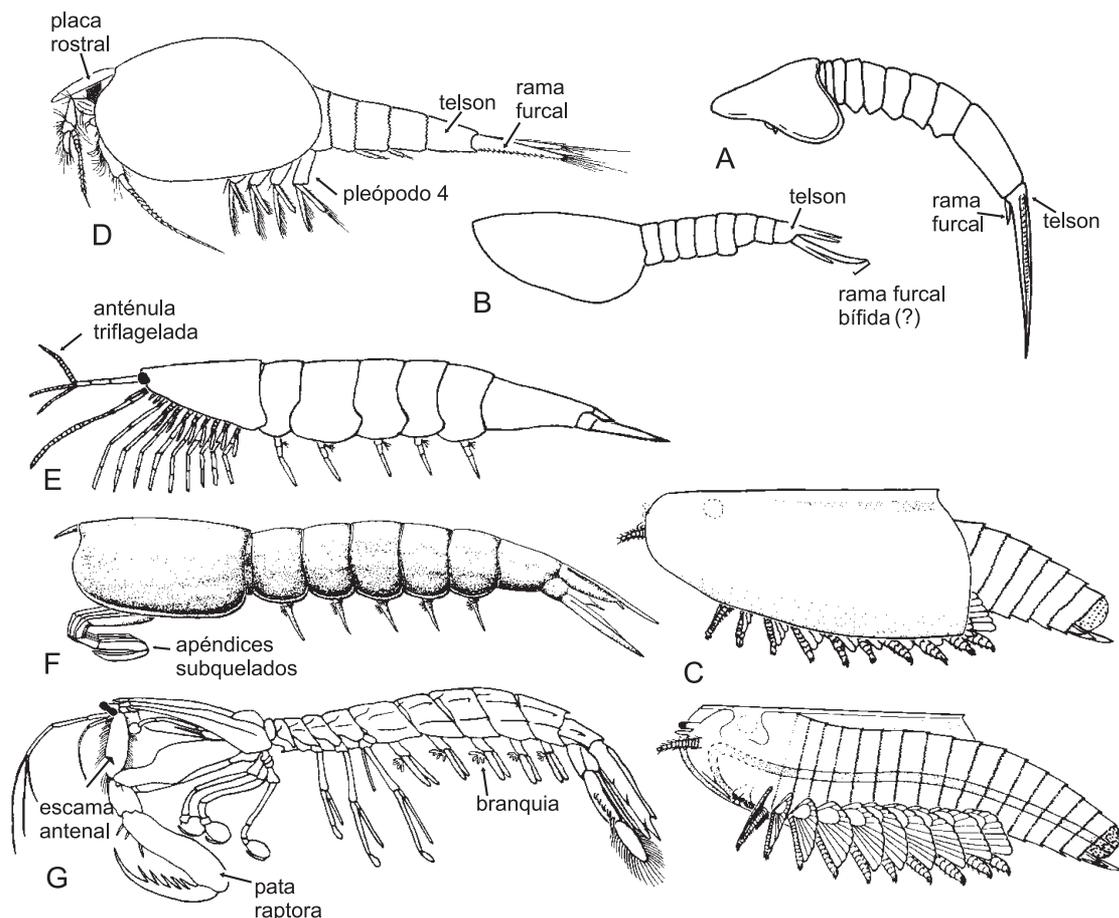


Figura 20.6. Clase Malacostraca. A-D. Subclase Phyllocarida: A. reconstrucción de *Sairocaris* sp. (Orden Hoplostraca), B. reconstrucción de *Hymenocaris vermicauda* (Orden Hymenostroaca), C. reconstrucción de *Canadaspis perfecta* (Orden Canadaspidida), D. *Nebalia bipes* (Orden Leptostraca); E-G. Subclase Eumalacostraca, Superorden Hoplocarida: E. reconstrucción de *Kallidecthes richardsoni* (Orden Aeschronectida), F. reconstrucción de *Bairdops elegans* (Orden Palaeostomatopoda), G. diagrama general (Orden Stomatopoda) (A. modificada de Rolfe, 1969; B. modificada de Schram, 1986; C. tomada de Delle Cave y Simonetta, 1991; D. según Sars, tomada de Dahl y Wägele, 1996; E. modificada de Schram, 1986; F. modificada de Schram, 1979; G. modificada de Manning, 1969).

2 especies del Cámbrico Medio de Burgess son *Perspicaris dictynna* y *P. recondita*. Hou y Bergström (1997) describen *Canadaspis laevigata* del Cámbrico Inferior de Chengjiang (China).

Orden Leptostraca

Caparazón sin charnela. Con placa rostral móvil. Anténula con rama externa en forma de placa ovoide y rama interna flageliforme. Antenas unirrámeas. Con 8 pares de pereiópodos similares, foliáceos (filopodios), que constan de un epipodito y un exopodito indivisos, y de un endopodito segmentado. Seis pares de pleópodos, los primeros 4 pares son birrámeos, nadadores, y los últimos 2 pares son unirrámeos y pequeños; el pleonito 7 es ápodo. El telson lleva 1 par de ramas furcales, y no se prolonga hacia atrás entre éstas. El desarrollo es de tipo directo. Marinos, habitan entre 1 y

3500 m de profundidad. Incluye unas 40 especies. Pérmico-Holoceno (Figura 20.6 D).

SUBCLASE EUMALACOSTRACA

Caparazón, cuando presente, nunca bivalvo. Pereiópodos de tipo estenopodial, rara vez todos similares. Anténulas y antenas primitivamente birrámeas. Pleon con 6 segmentos (pudiendo haber reducciones por coalescencia), generalmente todos con apéndices (el último segmento lleva los urópodos). Marinos, estuariales, dulceacuícolas y algunos semiterrestres. Devónico-Holoceno.

Orden Waterstonellidea

Pequeños organismos planctónicos o nectónicos, con caparazón delgado y flexible,

que cubre el tórax pero no está fusionado al mismo. Pedúnculo de las anténulas tan largo como el tórax. Todos los toracópodos similares, birrámeos, con largas sedas distales. Los primeros 5 pleómeros juntos son aproximadamente iguales en largo a la suma del pleómero 6 y el abanico caudal. Pleópodos birrámeos. Una única especie reconocida: *Waterstonella grantonensis* (Figura 20. 8 A). Esta especie era aparentemente gregaria. Carbonífero Temprano (Escocia).

Orden *Belotelsonidea*

El caparazón cubre el tórax pero no está fusionado al mismo. Todos los toracópodos simi-

lares, unirrámeos. Esternitos torácicos anchos, pleópodos birrámeos, urópodos anchos, telson con lóbulos furcales. Solo 1 género reconocido: *Belotelson*. Carbonífero (Figura 20. 8 B).

Orden «*Eocaridacea*»

Brooks (1962) erige el orden Eocaridacea para acomodar varias especies paleozoicas con aspecto caridoide. Más recientemente, muchas de estas especies fueron transferidas a otros taxones. Actualmente este orden incluye unas pocas formas mal conocidas (*Eocaris*, *Devonocaris*, *Anthracophausia* y *Essoidia*).

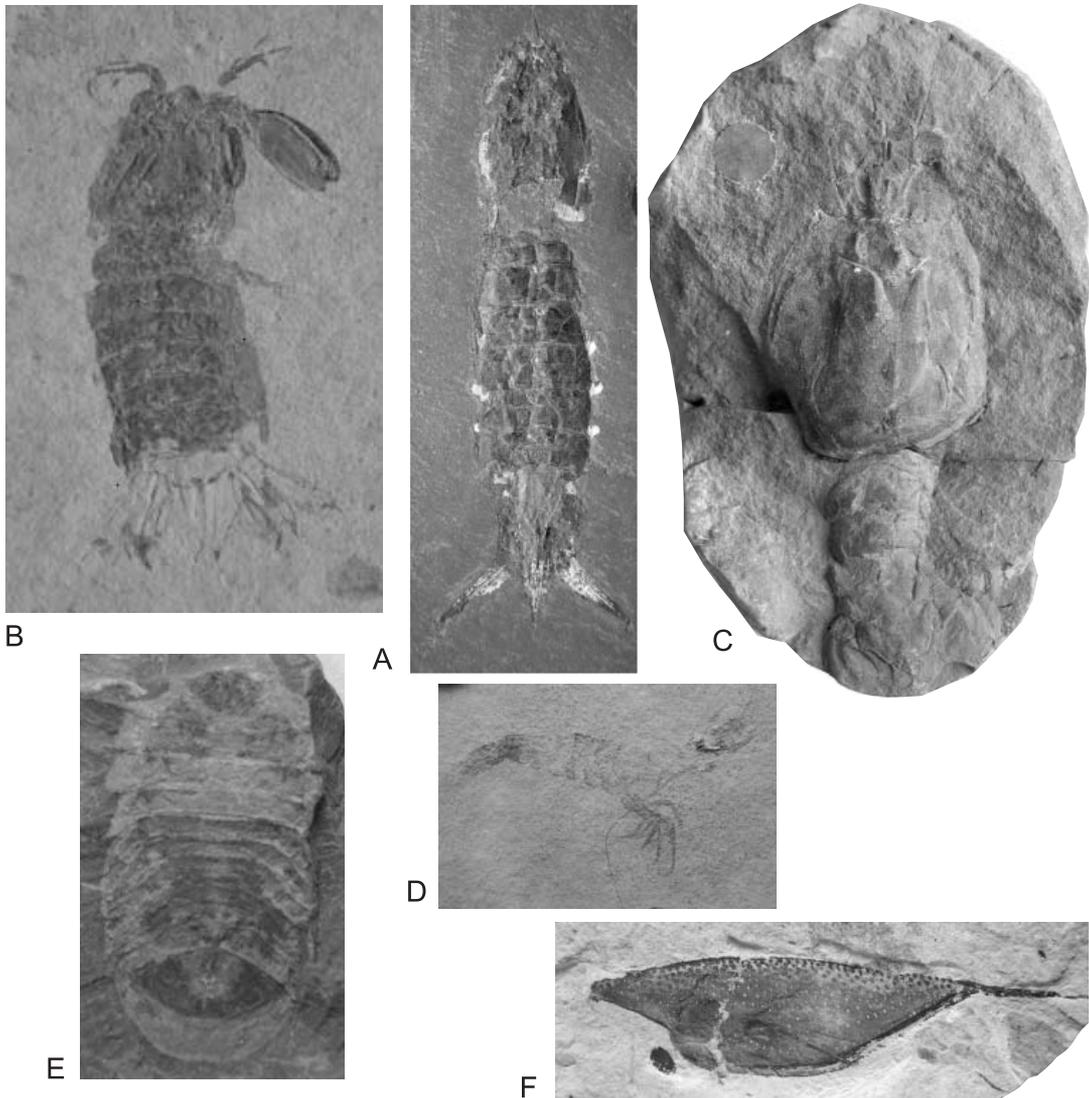


Figura 20. 7. Clase Malacostraca. Subclase Eumalacostraca (A-E): A. Orden Palaeostomatopoda: *Perimecturus* sp. In. 35331 (x 0,95), B. Orden Stomatopoda: *Sculda syriaca* s/n (x 1,9); C. Orden Pygocephalomorpha: *Pygocephalus cooperi* l. 13948 (x 2,85); D. ¿Orden Mysida?: *Elder* sp. l. 44906 (x 1,9); E. Orden Isopoda: *Archaeoniscus* sp. l. 3039 (x 2,85); F. Clase Thylacocephala: *Protozoa hilgendorfi* J. 469-1 (x 0,95) (A-F. ©The Natural History Museum London).

SUPERORDEN HOPLOCARIDA

Este superorden incluye 2 órdenes estrictamente fósiles (*Aeschronectida* y *Palaeostomatopoda*) y un tercero (*Stomatopoda*) con varias formas fósiles y unas 400 especies actuales. Los Hoplocarida se caracterizan por poseer anténulas triflageladas, toracópodos con un protopodito de 3 artejos (precoxa, coxa y base) y un endopodito de 4 artejos (5 artejos en los restantes *Eumalacostraca*), abdomen robusto y pleópodos con penachos branquiales. Marinos. Carbonífero Temprano-Holoceno.

Orden Aeschronectida

El caparazón cubría por completo el tórax. Los toracópodos eran similares e inermes (sin subquelas); constaban de 1 endopodito de 4 artejos con sedas marginales, y 1 exopodito de un único artejo, laminar. Telson corto, subrectangular. Urópodos extendiéndose más allá del extremo del telson. Carbonífero (Figura 20. 6 E).

La posesión de toracópodos sin subquelas y con sedas, sugiere que estos hoplocáridos paleozoicos se alimentaban por filtración (Schram, 1986).

Orden Palaeostomatopoda

El caparazón cubría por completo el tórax, o dejaba expuestos los últimos segmentos dorsalmente. Los toracópodos 2-5 eran semejantes y subquelados. El telson llevaba con frecuencia una espina media distal, y generalmente (¿siempre?) 1 par de ramas furcales. Devónico Tardío-Carbonífero Temprano (Mississippiano) (Figuras 20. 6 F y 7 A).

La posesión de 4 pares de toracópodos subquelados estaría indicando con bastante certeza que los miembros de este taxón eran predadores (Schram, 1986).

Orden Stomatopoda

Caparazón reducido, dejando expuesto el toracómero 5 en parte y los toracómeros 6-8 por completo. Los dos primeros segmentos (el que lleva los ojos pedunculados y el antenular) están articulados con el resto del céfalon y cubiertos por una placa rostral móvil. Primeros 5 pares de toracópodos subquelados; el segundo par mucho mayor que los restantes (pata raptora). Toracópodos 6-8 birrámeos y delgados. Corazón extendiéndose a través del pereion y pleon. Con larvas planctónicas. Viven en cavidades o grietas de fondos rocosos o coralinos, o en galerías excavadas en fondos blandos. Se hallan principalmente en aguas cálidas y someras. Son predadores. Su visión

es excelente y con sus poderosas patas raptoras pueden atravesar a las presas de cuerpo blando, o romper las conchas de moluscos, caparazones de cangrejos, etc.

Los *Stomatopoda* incluyen 2 subórdenes: *Archaeostomatopodea* (Mississippiano Medio-Pennsylvaniano Tardío) y *Unipeltata* (Jurásico Tardío-Holoceno). A diferencia de las formas actuales que presentan siempre el segundo par de toracópodos mucho más grande que los toracópodos 3-5, en los *Archaeostomatopodea* el tamaño del segundo par de apéndices es variado: en la familia *Daidalidae* es igual a los toracópodos 3-5 (tal como ocurre en los *Palaeostomatopoda*), en la familia *Gorgonophontidae* es algo más grande que éstos, en tanto que en la familia *Tyrannophontidae* es mucho más grande que los toracópodos 3-5 (tal como ocurre en las formas actuales) (Schram, en prensa) (Figuras 20. 6 G y 7 B).

SUPERORDEN SYNCARIDA

Sin caparazón. Ojos, cuando existen, pedunculados o sésiles. Mandíbulas sin *lacinia mobilis*. Primer toracómero libre o fusionado al céfalon. Toracópodos birrámeos con epipoditos vesiculares. Último segmento del pleon libre o fusionado al telson (pleotelson). Pleópodos, cuando existen, uni o birrámeos. Desarrollo directo o con larvas. La talla varía de 0,5 a 50 mm. Este superorden reúne a unas 200 especies. La mayoría de las formas actuales son dulceacuícolas. Exceptuando algunos *Anaspidacea* que viven en aguas superficiales, el resto de las formas actuales vive en aguas subterráneas. Pérmico-Holoceno.

Orden Palaeocaridacea

Primer toracómero libre (no fusionado al céfalon), pero con frecuencia reducido. Ojos compuestos pedunculados. Toracópodos 1 de menor tamaño que el resto. Toracópodos 8 alineados en paralelo con los toracópodos precedentes, con exopoditos y epipoditos. Pleomero 6 no fusionado al telson. Se cree que habitaban ambientes dulceacuícolas o salobres, tales como deltas, pantanos o albuferas. Carbonífero-Pérmico (Figura 20. 8 C).

Numerosos registros en América del Norte y Europa. En América del Sur: *Clarkecaris brasiliensis* (Brasil, Pérmico) (Schram, 1984).

Orden Anaspidacea

Primer toracómero fusionado al céfalon. Ojos pedunculados, sésiles o ausentes. Toracópodos 1 diferenciados en maxilipedios. Toracópodos

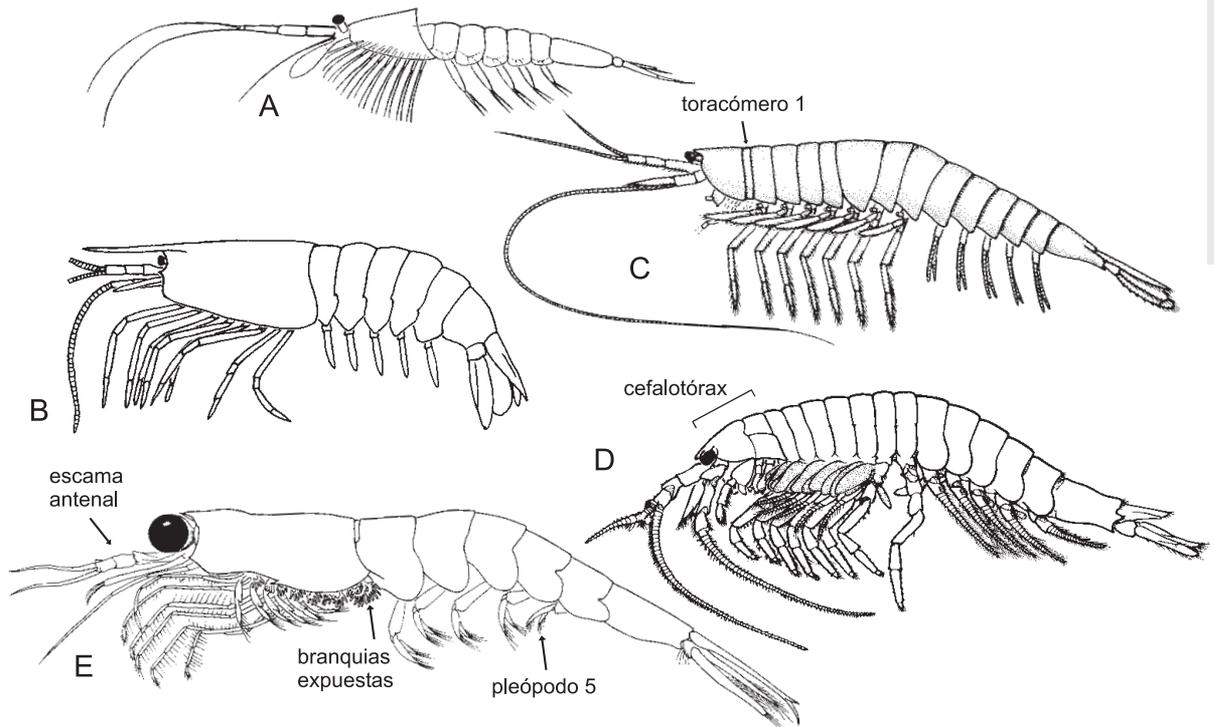


Figura 20. 8. Clase Malacostraca, Subclase Eumalacostraca. A. reconstrucción de *Waterstonella grantonensis* (Orden Waterstonellidea); B. reconstrucción de *Belotelson magister* (Orden Belotelsonidea); C. reconstrucción de *Palaeocaris typus* (Orden Palaeocaridacea); D. *Anaspides tasmaniae* (Orden Anaspidae); E. diagrama general (Orden Euphausiacea) (A, B. tomadas de Schram, 1986; C. modificada de Schram, 1984; D. modificada de Brooks, 1969; E. modificada de Antezana, 1985).

8 sin exopoditos ni epipoditos. Pleómero 6 no fusionado al telson. Los pleópodos 1 y 2 siempre presentes en el macho, formando el **petasma**. Triásico-Holoceno (Figura 20. 8 D).

Anaspidites antiquus (Triásico, Australia) es la única especie fósil hasta ahora conocida (Schram, 1984).

Orden Bathynellacea

Primer toracómero libre (no fusionado al céfalon). Sin ojos ni estatocistos. Toracópodos 1-7 con un endopodito de 3-4 artejos. Toracópodos 1 no diferenciados en maxilipedios. Toracópodos 8 modificados en órgano copulador en los machos, reducidos en las hembras. Con un pleotelson que lleva los urópodos y las ramas furcales. Solo 1 o 2 pares de pleópodos, que pueden faltar. Holoceno.

SUPERORDEN PERACARIDA

Caparazón, cuando presente, nunca está fusionado a todos los toracómeros. Mandíbulas con un diente móvil (*lacinia mobilis*) entre la zona incisiva y molar. Con 1-3 pares de maxilipe-

dios. Los embriones son incubados en una cámara ventral o marsupio (ausente en Thermosbaenacea). Desarrollo directo. Libres o parásitos; marinos, de agua dulce y algunos semiterrestres. Carbonífero-Holoceno.

Orden Spelaeogriphacea

El caparazón está fusionado al primer toracómero y cubre parcialmente al segundo. Con lóbulos oculares móviles pero sin elementos visuales. Anténulas y antenas birrámeas. Toracópodos 1 modificados en maxilipedios. Toracópodos 3-4 con exopoditos biarticulados y setosos, 5-7 (a veces también el 8) con exopoditos simples y glabros. Abdomen con 5 pares de pleópodos birrámeos (el quinto par reducido a un único artejo en *Spelaeogriphus*). Urópodos birrámeos. Telson libre (no fusionado al último segmento abdominal). Pequeños (los más grandes no superan los 8,6 mm de longitud). Las 3 especies actuales conocidas viven en aguas dulces subterráneas. *Acadiocaris novascotica* hallada en sedimentos marinos del Carbonífero canadiense es el registro más temprano que se tiene de este grupo (Schram, 1974). Carbonífero (Mississippiano)-Holoceno.

Orden Thermosbaenacea

Caparazón fusionado al primer toracómero, pudiéndose extender hacia atrás hasta el toracómero 6-7; dilatado en una cámara de cría en las hembras ovígeras (no poseen un marsupio ventral). Telson libre o fusionado al último pleonito. Anténulas birrámeas, antenas unirrámeas. Con 1 par de maxilipedios, y 2-6 o 2-8 pares de toracópodos. Con pleópodos en los 2 primeros segmentos abdominales, que poseen un único artejo. Urópodos birrámeos. El tamaño no excede los 5,2 mm. Viven en aguas subterráneas, en un intervalo de salinidades que va desde el agua dulce a la marina. Algunas especies habitan en surgentes termales. Holoceno.

Orden Pygocephalomorpha

Formas bentónicas que se caracterizaban por presentar el cefalotórax con una región esternal subtriangular, y un abanico caudal complejo, incluyendo al menos 1 par de furcas laminares asociadas al telson. Carbonífero-Pérmico (Figuras 20. 7 C y 9 A).

Aparentemente Pygocephalomorpha es un grupo próximo a Lophogastrida y Mysida; muchos autores incluyen a estos 3 órdenes bajo la categoría «Mysidacea». Durante el Pérmico Temprano vivieron en la región gondwánica especies de los géneros *Pygaspis* (Brasil: Beurlen, 1931, 1934; Pinto y Adami, 1996), *Notocaris* (Sudáfrica: Broom, 1931; Kensley, 1975), *Liocaris* (Brasil y Uruguay: Beurlen, 1931; Veroslavsky *et al.*, 2006) y *Paulocaris* (Brasil: Clarke, 1920).

Orden Lophogastrida

Con branquias sobre los pereiópodos. Ambos sexos con pleópodos bien desarrollados, birrámeos y nadadores. Hembras con 7 pares de oostegitos. Los endopoditos de los urópodos carecen de estatocistos. Este orden incluye unas 40 especies marinas. Carbonífero-Holoceno (Figura 20. 9 B).

Orden Mysida

Sin branquias (la superficie interna del caparazón cumple funciones respiratorias). Los pleópodos por lo general, están reducidos en las hembras, y en los machos su desarrollo es variado y a menudo, uno o más pares están modificados en gonopodios. Las hembras poseen 2-3 pares de oostegitos. Con estatocistos sobre los endopoditos de los urópodos. Incluye alrededor de 1000 especies, la mayoría marina, algunas estuariales y unas pocas de agua dulce. Jurásico (?) - Holoceno (Figura 20. 7 D).

Los Lophogastrida y Mysida exhiben las siguientes características en común (muchas de

éstas son también compartidas por Pygocephalomorpha): un caparazón que cubre gran parte del pereion pero está fusionado solo con los primeros segmentos (3 como máximo); ojos pedunculados; anténulas birrámeas; antenas con flagelo y escama; el primer par de toracópodos, a veces también el segundo, modificado en maxilipedios; los pereiópodos presentan exopoditos nadadores; el abdomen lleva un abanico caudal.

Orden Mictacea

La taxonomía de este orden está en discusión, por lo que preferimos no presentar una diagnosis del mismo. Bowman *et al.* (1985) incluyen en el orden Mictacea una especie que habita en cuevas submarinas de Bermudas (familia Mictocaridae) y otra de aguas profundas (familia Hirsutiidae). Gutu e Iliffe (1998) reubican a la familia Hirsutiidae en un nuevo orden (Bochusacea), aunque esta propuesta no ha sido ampliamente aceptada. Holoceno.

Orden Amphipoda

Sin caparazón. Cuerpo habitualmente comprimido. El primer toracómero fusionado al céfalon (en Caprellidea también el segundo). Telson, por lo general, distinguible. Ojos sésiles (muy grandes en muchas especies del suborden Hyperiidea). Anténulas generalmente birrámeas; antenas unirrámeas. Tienen 1 par de maxilipedios operculiformes y 7 pares de pereiópodos unirrámeos, con placas coxales libres (no fusionadas al cuerpo). Usualmente los dos primeros pares de pereiópodos están modificados en gnatópodos. Algunos pereiópodos con branquias. El pleon está dividido en dos regiones: la anterior lleva 3 pares de pleópodos nadadores, en tanto que la posterior lleva 2 pares de pleópodos uropodiformes y 1 par de urópodos. El telson está libre o fusionado con el último pleonito. Marinos, estuariales, dulceacuícolas, y algunas especies semiterrestres; de vida libre, salvo Cyamidae (parásitos de cetáceos), ciertos Hyperiidea que se nutren de sus hospedadores, etc. Comprenden unas 8000 especies. Se han encontrado unos pocos fósiles en la región del Caspio, Alsacia (Francia), y en ámbar báltico. A diferencia de otros Peracarida, los anfípodos no cuentan con fósiles paleozoicos ni mesozoicos. Eoceno-Holoceno (Figura 20. 9 C).

Orden Isopoda

Sin caparazón. Cuerpo por lo general depri-mido. Primer toracómero fusionado al céfalon (en Gnathiidea también el segundo). Ojos sésiles. Anténulas y antenas unirrámeas. Un

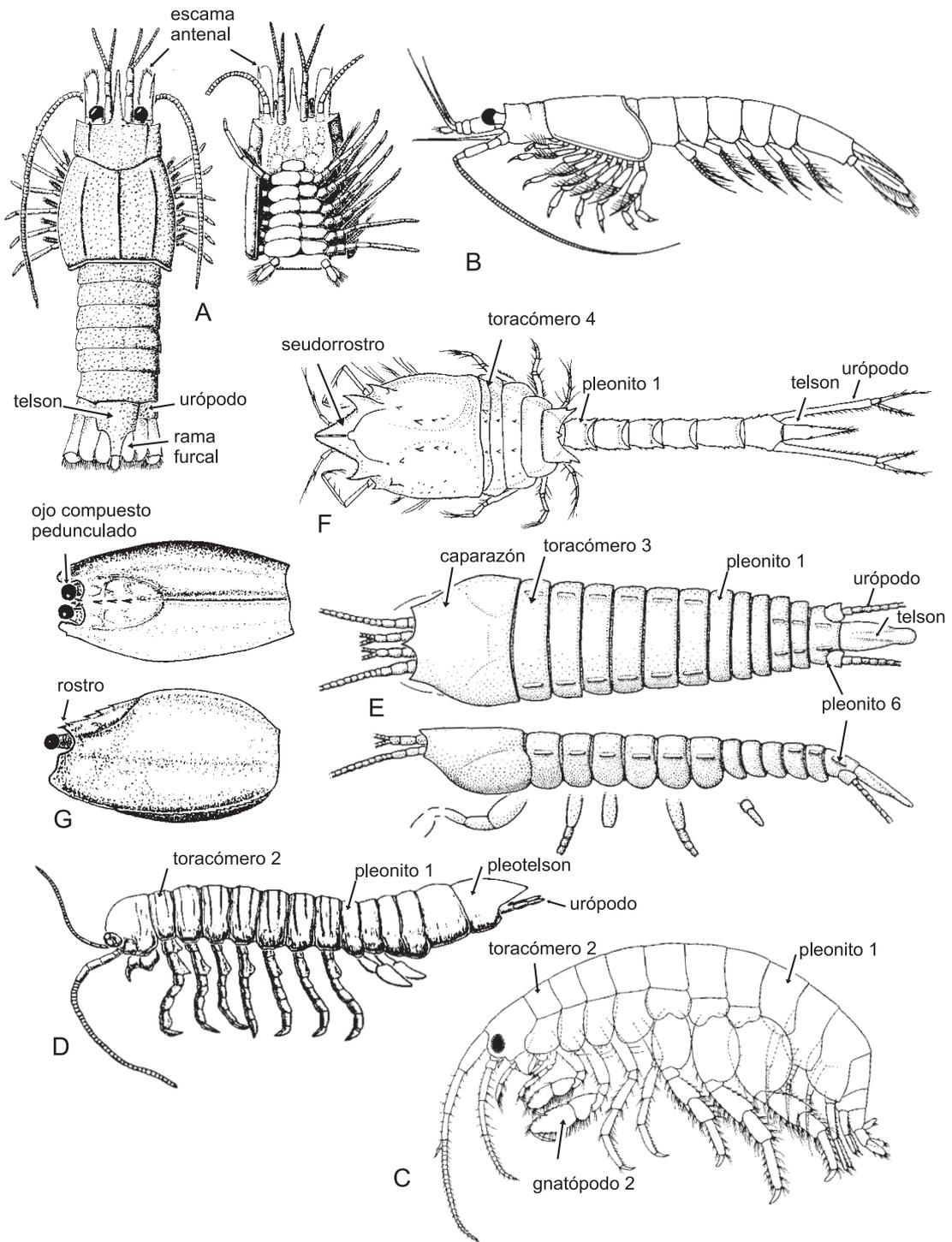


Figura 20.9. Subclase Eumalacostraca, Superorden Peracarida. A. reconstrucción de *Teallicaris woodwardi* (Orden Pygocephalomorpha); B. reconstrucción de *Schimperella beneckeii* (Orden Lophogastrida); C. *Elasmopus rapax* (Orden Amphipoda); D. reconstrucción de *Hesslerella shermani* (Orden Isopoda); E. reconstrucción de *Anthracocaris scotica* (Orden Tanaidacea); F. *Diastylis cornuta* (Orden Cumacea); G. reconstrucción del caparazón de *Ophthalmidiastylis parvulorostrum* (Orden Cumacea) (A. modificada de Schram, 1979; B, F. tomadas de Hessler, 1969; C. modificada de Lincoln, 1979; D. modificada de Schram, 1974; E. modificada de Schram *et al.*, 1986; G. modificada de Schram *et al.*, 2003).

par de maxilipedios operculiformes (2 pares en Gnathiidea). Pereiópodos unirrámeos, con coxas grandes y aplanadas (**placas coxales**), muchas veces fusionadas al cuerpo. Pleópodos birrámeos que, en las formas acuáticas cumplen funciones natatorias y branquiales (las formas semiterrestres pueden llevar sacos aéreos denominados **seudotráqueas**). Segundo par de pleópodos (a veces también el primero) transformado en gonopodios. Telson fusionado a uno o más pleonitos (Anthuridea con un telson independiente). Su talla varía entre 0,5 mm y 50 cm. Este orden comprende unas 10000 especies. Marinos, estuariales, de agua dulce y semiterrestres (Oniscoidea); de vida libre o parásita (Gnathiidea, Epicaridea, algunas familias de Flabellifera). *Hesslerella shermani* (Palaeophreatoicidae) (Figura 20. 9 D) del Missisippiano de Illinois es el isópodo más antiguo conocido. Carbonífero-Holoceno (Figura 20. 7 E).

Se cree que los isópodos invadieron las aguas dulces durante el Mesozoico, y el medio terrestre durante el Terciario. El hallazgo de decápodos del Jurásico y Cretácico con sus cámaras branquiales deformadas, es un claro indicio de la presencia de isópodos bopíridos (Epicaridea) desde entonces.

Orden Tanaidacea

Caparazón fusionado a los dos primeros toracómeros, con una cámara branquial a cada lado. Ojos, cuando presentes, sobre pequeños lóbulos. Anténulas uni- o birrámeas; las antenas pueden llevar escama. Toracópodos 1 transformados en maxilipedios, cada uno con un epipodito que bate dentro de la cámara branquial respectiva. Toracópodos 2 modificados en quelípedos. Tanto los maxilipedios como los quelípedos pueden llevar exopoditos vestigiales. Pereiópodos unirrámeos, ambulatorios. Las hembras con 1-4 pares de oostegitos. Telson fusionado con el último segmento del abdomen en las formas actuales. Marinos, algunos estuariales y unos pocos dulceacuícolas. Este grupo reúne a más de 1500 especies, todas de vida libre. *Anthracocharis scotica* del Carbonífero Temprano de Escocia es el representante más antiguo conocido (Figura 20. 9 E). Esta especie (al igual que los restantes miembros de la familia Anthracocarididae) presentaba el último segmento abdominal libre, es decir, no fusionado al telson. Carbonífero Temprano-Holoceno.

Orden Cumacea

Caparazón fusionado con los tres primeros toracómeros (a veces también con el cuarto y, rara vez, con el quinto y sexto), lleva a cada

lado una cámara branquial. Los laterales del caparazón (lóbulos seudorrostrales) usualmente se prolongan hacia adelante formando un **seudorrostro**. Por lo general presentan un lóbulo ocular impar que lleva unas pocas omatidias. Hay 3 pares de maxilipedios. El primer maxilipedio es corto y robusto, y posee un epipodito con una rama dirigida hacia atrás que lleva los filamentos branquiales, y otra rama dirigida hacia adelante, el sifón respiratorio, que corre por debajo del seudorrostro y se ensancha distalmente en una válvula que regula la salida de la corriente respiratoria. El maxilipedio 3 y pereiópodos 1-4 pueden llevar exopoditos. Los machos pueden tener de 1 a 5 pares de pleópodos. Urópodos birrámeos y estiliformes. Con o sin telson. Marinos, algunos estuariales y unas pocas especies de agua dulce. Incluye alrededor de 1200 especies, todas de vida libre. Schram *et al.* (2003) proponen el suborden Ophthalmcumacea para agrupar varias especies fósiles que no presentaban seudorrostro y que tenían ojos compuestos pares y facetados que se proyectaban del margen anterior del caparazón. Carbonífero-Holoceno (Figura 20. 9 F y G).

SUPERORDEN EUCARIDA

Caparazón fusionado dorsalmente con todos los segmentos del pereion. Ojos pedunculados. Poseen estadios larvales, aunque algunas formas adquirieron un desarrollo directo secundario. Pérmico-Holoceno.

Orden Euphausiacea

Caparazón fusionado a todos los toracómeros dejando expuestas las branquias (no presenta cámara branquial). Sin maxilipedios. Toracópodos birrámeos, los dos últimos pares por lo general reducidos. La mayoría emite luz (presenta fotóforos). Desarrollo a partir de larva *nauplius*. Marinos y planctónicos. *Euphausia superba* es muy común en el océano Antártico, donde sirve de alimento a las ballenas. Carbonífero (?) -Holoceno (Figura 20. 8 E).

Orden Amphionidacea

Caparazón delgado, cubriendo en las hembras casi por completo a los apéndices torácicos. Anténulas y antenas birrámeas. Mandíbulas reducidas. Primer par de toracópodos transformado en maxilipedios; los restantes toracópodos con exopoditos reducidos; el octavo par ausente en las hembras. El primer par de pleópodos de las hembras es muy largo, setoso y se extiende bajo el caparazón;

se ha sugerido que estos pleópodos junto con los márgenes laterales del caparazón forman una cámara ovígera. Incluye una única especie, *Amphionides reynaudii*, pelágica y de amplia distribución, habitando en casi todos los océanos, particularmente en aguas tropicales y subtropicales entre los 35°N y 35°S. Holoceno.

Orden Decapoda

Los decápodos comprenden a los langostinos, camarones, langostas, cangrejos ermitaños, centollas y los verdaderos cangrejos. Se los divide en el suborden Dendrobranchiata (que incluye a los langostinos y camarones Penaeoidea y Sergestoidea), y el suborden

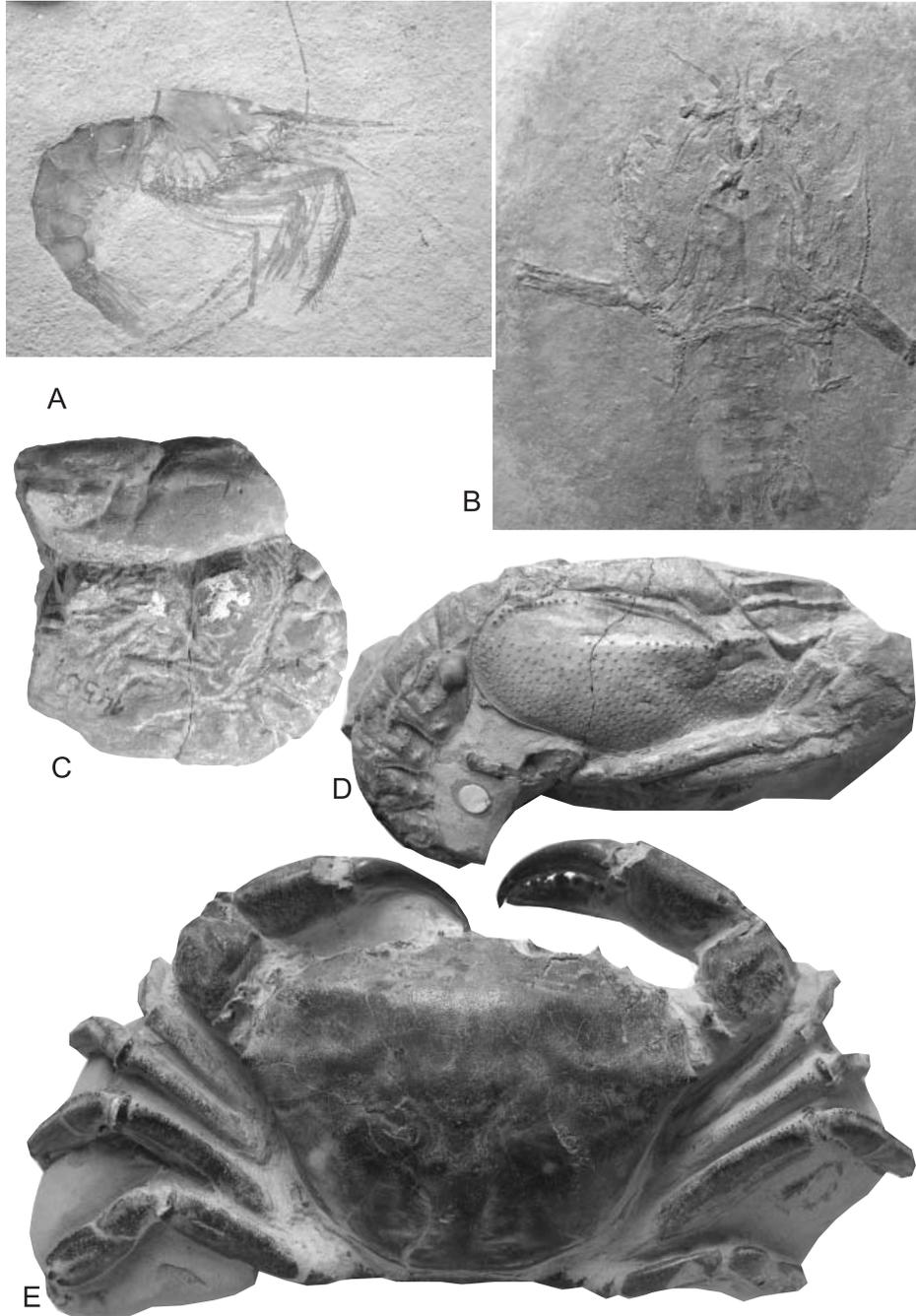


Figura 20. 10. Subclase Eumalacostraca, Superorden Eucarida, Orden Decapoda. A. *Aeger tipularius* In. 28846 (x 1); B. *Eryon* sp. CPBA 1199 (x 0,65); C. *Hoploparia arbei* CPBA 14564 (x 0,85); D. *Meyeria magna* 24602 (x 0,85); E. *Chaceon peruvianus* 28002 (x 0,55) (A, D-E. ©The Natural History Museum London; B-C. Área de Paleontología, Universidad de Buenos Aires).

Pleocyemata que agrupa al resto de los decápodos [Caridea, Stenopodidea (= Euzygida), Astacidea, Thalassinidea, Palinura, Anomura y Brachyura]. Se conocen unas 18000 especies que representan casi un cuarto de las especies de crustáceos descritas. Los decápodos muestran un enorme intervalo de tamaños, desde unos pocos milímetros hasta el cangrejo araña japonés del género *Macrocheira* que alcanza unos 4 m con sus patas extendidas.

El caparazón cubre las branquias, y el exopodito de la maxila (denominado **escafognatito**) bombea agua afuera de la cámara branquial. Presentan 3 pares de maxilipedios y 5 pares de pereiópodos ambulatorios (de aquí su nombre de decápodos). El primer par de pereiópodos por lo general está quelado (muchas veces también el segundo y tercer par). Poseen sexos separados y fertilización externa o interna.

Este orden muestra un amplio rango de adaptaciones a distintos ambientes. Existen formas nadadoras pelágicas, pero la gran mayoría tiene hábitos bentónicos. Son principalmente marinos, aunque también han invadido los estuarios, el agua dulce y algunos pocos conquistaron parcialmente el medio terrestre. *Palaeopalaemon newberryi* del Devónico Tardío de América del Norte es el decápodo más antiguo que se conoce. Devónico Tardío-Holoceno (Figura 20. 10 A-E).

En el Jurásico de Argentina se registra el palinuro *Glyphea eureka* (Damborenea y Mancañido, 1987), mientras que en Antártida se conocen *Antarcticheles antarcticus* (Aguirre-Urreta et al., 1990) y *Cycleryon* sp. (Quilty, 1988).

En el Cretácico Inferior de Argentina son abundantes las especies de los géneros *Glyphea* y *Meyerella* (Palinura), *Palaeastacus*, *Eryma*, *Enoploclytia* y *Hoploparia* (Astacidea), y *Protocallianassa* (Thalassinidea) (Aguirre-Urreta, 1989).

En el Cretácico Superior de Patagonia abundan *Hoploparia*, *Protocallianassa* y *Callianassa*, mientras que en el Paleógeno la fauna es muy abundante y diversa, estando representada por braquiuros tales como *Proterocarcinus*, *Lobonotus*, *Rocacarcinus*, *Thaumastoplax*, *Costacopluma* y *Glyphithyreus* (Feldmann et al., 1995; Casadío et al., 2004; Schweitzer, 2005). En el Neógeno se han descrito *Proterocarcinus*, *Chaceon*, *Osachila*, *Rochinia*, *Romaleon*, *Panopeus*, *Ocypode* y *Astenognathus* (Schweitzer y Feldmann, 2000, 2001; Casadío et al., 2005).

En el Cretácico Superior de Antártida se ha reconocido la presencia del cangrejo ermitaño *Paguristes* (Aguirre-Urreta y Olivero, 1992) y también abundan los registros de langostas referidas a *Hoploparia*.

Los fósiles de ambientes dulceacuícolas son relativamente raros, aunque en el Terciario de Patagonia se han descrito ejemplares muy bien preservados de *Lammuastacus longirostris*, una langosta de agua dulce de edad probablemente oligocena (Aguirre-Urreta, 1992).

CLASE THYLACOCEPHALA (= CONCAVICARIDA, CONCHYLIOCARIDA)

Cuerpo totalmente encerrado en un caparazón bivalvo. Ojos bien desarrollados, situados en senos oculares o sobre una protuberancia cefálica globosa. Tronco con 3 pares de patas raptoras seguidas de una serie de apéndices aparentemente laminares. Branquias bien desarrolladas. Se han descrito especies de Europa, América del Norte, Líbano, Madagascar y Australia. Aparentemente presentaban un par de anténulas y otro de antenas, y por ello se ha sugerido que son crustáceos. Silúrico-Cretácico Tardío (Figura 20. 7 F).

ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Los crustáceos habitan los medios más variados. Siendo predominantemente marinos, también se los halla en aguas dulces, salobres e hipersalinas (*Artemia salina* vive en concentraciones de hasta 340‰), termales (*Thermobathynella* vive a 55°C) y subterráneas. Además, varios grupos de crustáceos se han adaptado a la vida terrestre. En los mares se distribuyen desde el intermareal hasta la zona hadal. En las aguas continentales se han hallado anfípodos y ostrácos a más de 4000 m sobre el nivel del mar.

Los Branchiopoda son mayoritariamente habitantes de las aguas dulces, y sus antepasados debieron tener hábitos similares, excepto por *Rehbachella kinnekullensis* una especie cámbrica de hábito marino. Conchostraca es el grupo más diversificado y abundante dentro del registro fósil de Branchiopoda y uno de los principales componentes de la biota continental en todo el Fanerozoico (Gray, 1988), en particular durante el Neopaleozoico y Mesozoico. Según Frank (1988), los conchostracos recientes presentan una distribución geográfica bastante particular, desde el extremo endemismo (vulnerables a la extinción) hasta el pandemismo. Unos pocos conchostracos fósiles, tales como *Estheriina astartoides* y *Dendrostracus lagarcitoensis* del Cretácico Inferior sudamericano, parecen estar restringidos a ambientes salobres.

Los Cirripedia son exclusivamente marinos. Los Thoracica y Acrothoracica son de vida libre, y sésiles en su etapa poslarval. Los «dientes de perro» (Thoracica: Balanomorpha) viven adheridos a rocas u otros sustratos duros naturales (valvas de moluscos, caparazones de crustáceos, la epidermis de ballenas, tortugas marinas, etc.) o artificiales (muelles, cascos de barcos, etc.). Los Acrothoracica habitan en pequeñas cavidades que ellos horadan mediante la acción mecánica y química sobre sustratos calcáreos (tales como corales o conchas de moluscos). Los Rhizocephala son parásitos de otros crustáceos, principalmente decápodos. Estos cirripedios están profundamente modificados en su fase adulta, tanto que resultan irreconocibles como crustáceos. Algunos de los efectos de los rizocéfalos sobre sus hospedadores son la castración parasitaria y la feminización de los machos. Feldmann (1998) halla cangrejos machos del Mioceno feminizados, por lo que sospecha que estaban infestados por rizocéfalos.

Los copépodos exhiben una gran diversidad de hábitos y hábitats. En el ambiente acuático se los halla en un amplio intervalo de salinidades, formando parte del bentos o plancton. Incluyen formas de vida libre, comensales y parásitas.

Los Ostracoda son crustáceos micrófagos; marinos, estuariales y dulceacuícolas; principalmente bentónicos aunque existen algunas formas planctónicas. En general, viven a escasa profundidad pero, hay también especies batiales y abisales. La morfología del caparazón está asociada al ambiente en el que habitan: en las formas planctónicas éste es delgado y liso, mientras que en las formas bentónicas marinas es grueso y generalmente ornamentado. Originalmente, los ostrácodos habrían sido exclusivamente marinos, y recién a partir del Paleozoico Tardío comenzaron a invadir el ambiente acuático continental.

Entre los malacostracos, los Leptostraca se distribuyen desde la costa hasta profundidades de más de 6000 m, los Euphausiacea son holopelágicos y constituyen el *krill* o «alimento rojo» de las ballenas, y los Stomatopoda, si bien actualmente son marinos, en el Mesozoico habrían contado con formas no marinas.

Los Peracarida constituyen uno de los grupos más exitosos de Crustacea. Son principalmente marinos, pero también incluyen formas de agua dulce y terrestres. La mayoría es detritívora, pero hay además formas carnívoras, herbívoras y parásitas. La posesión de una cámara de incubación, llamada marsupio, es con toda probabilidad la clave de su éxito evo-

lutivo. Casi todos los órdenes de Peracarida cuentan con un registro fósil que se remonta al Carbonífero. Los Amphipoda son la excepción, siendo el fósil más temprano hasta ahora descubierto del Eoceno.

Los Decapoda son principalmente marinos, pero también se los halla en ríos, lagos y aguas subterráneas, llegando algunos a adquirir hábitos terrestres. Algunas especies son pelágicas y viven exclusivamente en la columna de agua (por ejemplo, los camarones *Lucifer*, *Sergestes*, *Ophophorus*, el cangrejo *Planes marinus*, etc.). Sin embargo, la mayoría de los Decapoda viven sobre el fondo o asociados al mismo.

Los langostinos, camarones, langostas, etc. presentan un abdomen bien desarrollado, musculoso, totalmente expuesto y terminado en un abanico caudal. Estos grupos pueden doblar el abdomen en forma brusca y desplazarse rápidamente hacia atrás (reacción de escape). Por el contrario en las centollas, cangrejos, etc. el abdomen está reducido y parcial o totalmente doblado bajo el cefalotórax.

Se postula que este proceso de acortamiento y flexión del abdomen bajo el cefalotórax (denominado «carcinización») ocurrió independientemente varias veces en la evolución de los Decapoda, alcanzando su máxima expresión en los cangrejos Brachyura. En estos últimos el abdomen no lleva urópodos, y encaja perfectamente en una depresión esternal. Un caso particular es el de los cangrejos ermitaños (Paguroidea), cuyos abdómenes son blandos, carnosos, y por lo general adaptados a la cámara espiral de las conchas de los gastrópodos en las que viven.

Los camarones del fango (Thalassinidea), las langostas de agua dulce (Astacidae y Parastacidae), los cangrejos intermareales, etc. excavan galerías en las que residen. Las galerías de los Thalassinidea son una de las trazas fósiles más comunes en los estratos marinos mesozoicos y cenozoicos. Estas trazas pueden incluir los restos de los organismos que habitaban las galerías (Bishop y Williams, 2005).

Se han hallado icnofósiles atribuibles a la actividad de los Thalassinidea en el Mesozoico de cuenca Neuquina (Mángano y Buatois, 1991) y en estratos cenozoicos patagónicos y rioplatenses (Carmona y Buatois, 2003; Verde, 2006). Se conocen construcciones similares del Ordovícico del norte argentino, pero éstas habrían sido realizadas por otros organismos, no por crustáceos decápodos (Mángano y Buatois, 2003; Carmona *et al.*, 2004).

BIOESTRATIGRAFÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA

Los crustáceos se hallan presentes desde los comienzos del Cámbrico. Sin embargo, éstos no serían Eucrustacea, sino posibles integrantes del tronco ancestral (*stem group*) que dio origen a la gran variedad de crustáceos modernos. Las relaciones filogenéticas de muchos de estos crustáceos cámbricos son difíciles de establecer, pero se conocen formas que pueden asignarse a Branchiopoda, Maxillopoda o Malacostraca.

En el Cámbrico Temprano de Chengjiang (China) más del 80% del total de la fauna está compuesta de delicados caparzones bivalvos de Bradoriida, organismos de entre 1 y 6 mm de largo que vivieron hasta el comienzo del Ordovícico. Un ejemplo es *Kunmingella douvillei*, con ojos pedunculados, antenas unirrámeas, apéndices torácicos y telson largo con furca (Hou y Bergström, 1991, 1997; Hou, 1999). Otras formas presentes son los filocáridos *Isoxys* y *Canadaspis laevigata*.

En el Cámbrico Temprano de Vermont (U.S.A.) se conoce *Protocaris marshi*, mientras que en el Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Burgess Shale, Canadá) se hallan *Marrella splendens* y *Canadaspis perfecta* entre los fósiles más conocidos, además de *Branchiocaris* y *Waptia*, todos posibles crustáceos (Briggs *et al.*, 1992).

En el Cámbrico Tardío de Orsten (Suecia) existen numerosas y variadas formas de crustáceos, lo que sugiere que la mayor radiación evolutiva de este grupo ocurrió en dicho período. Representantes de esta fauna son *Rehbachella*, *Lepidocaris*, *Dala*, *Bredocaris*, *Skara*, *Martinssonina*, *Cambropachycope*, *Henningsmoenicaris* y *Goticaris*, considerados todos ellos antecesores directos de los crustáceos modernos. *Skara* tiene una morfología similar a la de los copépodos y *Dala* sería una forma basal de los Maxillopoda.

Los Phosphatocopida fueron dominantes en la fauna de Orsten (Suecia), y son considerados un grupo hermano de los Eucrustacea (Maas *et al.*, 2003). Presentaban un caparazón bivalvo y eran posiblemente necto-bentónicos y filtradores.

En el Cámbrico Tardío de Polonia *Cambrocaris baltica* (Walossek y Szaniawski, 1991) es una forma comparable a otras de igual edad de Suecia, y por lo tanto, también estaría asociada con las primeras fases evolutivas del origen de los crustáceos.

En el Ordovícico los ostrácodos adquirieron verdadera importancia estratigráfica, convirtiéndose en frecuentes integrantes de los mares paleozoicos. En este período los Phyllocari-

da están representados por los Archaeostraca, varios de cuyos miembros se hallaron en América del Sur (Perú, Bolivia, Argentina), tal como es el caso del género *Caryocaris*, con un registro fósil que se extiende desde el Ordovícico Inferior (Tremadociano) hasta el Ordovícico Medio (Caradociano). A escala mundial, se conocen especies en el Ordovícico de Europa, Australia, Nueva Zelanda y América del Norte.

El Silúrico Tardío-Devónico se caracterizó por la presencia de artrópodos que hasta entonces habían llevado una existencia exclusivamente marina, pero que ahora inician la invasión de las aguas dulces y salobres, e incluso los ambientes típicamente terrestres. Entre ellos se hallan los conchostracos, el lipostraco *Lepidocaris rhyniensis* y el probable notostraco *Castracollis wilsonae* del Devónico Temprano de Rhynie Chert (Escocia). *L. rhyniensis* era aparentemente un nadador activo que habría vivido, al igual que los Anostraca actuales, en charcos temporarios alimentándose de algas y detritos orgánicos.

Los primeros eumalacostracos aparecen en el Devónico (*Eocaris*, *Devonocaris*, *Palaeopalaemon*), aunque el malacostraco más antiguo podría ser *Hymenocaris dubia* del Cámbrico Inferior, una especie que presentaba un caparazón bivalvo. En el Devónico del Macizo Renano alemán se halló a *Eocaris oervigi*, comúnmente considerada un Eumalacostraca, pero que para Schram (1977) podría ser un Aeschronectida (Hoplocarida). *Devonocaris* está representado por especies en el Devónico Superior de Bélgica y Nueva York, mientras que *Palaeopalaemon* persistió en América del Norte hasta el Mississippiano.

Las faunas de crustáceos de aguas dulces y salobres aparecen en la mitad del período Carbonífero y se hacen comunes al final del mismo. Según Schram (1977) la restricción de los malacostracos superiores a las aguas tropicales de las áreas laurentianas persistió hasta el Pérmico, cuando debido a la formación de la Pangea se difundieron por el resto del mundo. Sin embargo, las asociaciones de los malacostracos del Paleozoico Tardío fueron taxonómicamente diferentes de las del Mesozoico y Cenozoico. La fauna paleozoica estuvo dominada por los Eumalacostraca primitivos, Phyllocarida y Hoplocarida, mientras que en la del Mesozoico prevalecen los Peracarida y Eucarida. Los Pygocephalomorpha existen en Oklahoma y Brasil. En este último país, se hallaron restos fósiles de *Paulocaris* junto a los del sincárido *Clarkecaris brasiliensis*, hecho que pone de manifiesto la permanencia en el Pérmico de la asociación Pygocephalomor-

pha-Syncarida del Carbonífero. No obstante, el hallazgo de los primeros decápodos en el Pérmico Superior de Sicilia y Siberia marcó un cambio faunístico importante. En el Pérmico se extinguieron los Pygocephalomorpha, pero los Syncarida se dispersaron por América del Sur y en el Triásico lo hicieron por Australia, permaneciendo desde entonces en estas regiones.

El Cenozoico habría sido una era favorable para los crustáceos, dado que no se registran extinciones importantes sino que, por el contrario, aparecen taxones tales como los copépodos (a partir del Mioceno) y los anfípodos (a partir del Eoceno), y otros más antiguos como los cirripedios y los ostrácodos alcanzan durante esta era gran abundancia y diversificación. Los decápodos experimentaron una gran radiación en el Terciario, y los primeros isópodos de hábitos terrestres aparecen en este período.

RELACIONES FILOGENÉTICAS

Los crustáceos presentan gran disparidad de planes estructurales y una filogenia interna especialmente complicada.

La clase Branchiopoda fue considerada por mucho tiempo el grupo más primitivo de Crustacea, en virtud de su elevado número de segmentos y la extensa serie de apéndices similares con procesos masticatorios (esto es especialmente aplicable a Notostraca). Debido a que los miembros de esta clase poseen filopodios, se sugirió que éstos eran los apéndices arcaicos de los crustáceos.

En 1955 Sanders descubre un pequeño crustáceo frente a las costas de Massachusetts, *Hutchinsoniella macracantha*, para el que erige la clase Cephalocarida. Este crustáceo presenta una serie de apéndices similares, con procesos masticatorios y tres ramas. Además, la maxila es idéntica al primer apéndice del tronco, lo que pone de manifiesto su condición arcaica. Sanders (1957) sugiere que de un apéndice similar al de los cefalocáridos pudieron haber derivado todos los tipos básicos de apéndices de los crustáceos, y ubica a este taxón en la base del tronco que dio origen a los crustáceos.

En 1981 Yager describe a *Speleonectes lucayensis* de las Bahamas, y crea la clase Remipedia para incluir dicho taxón. Actualmente esta clase posee 9 especies actuales y dos fósiles. Los Remipedia tienen aspecto vermiforme, y llevan un par de apéndices birrámeos, en forma de paleta y sin procesos masticatorios, sobre cada segmento del tronco. El hallazgo de este

grupo reabrió el debate sobre el plan de construcción del crustáceo ancestral. ¿Sus apéndices poscefálicos eran del tipo filopodial e intervenían tanto en la alimentación como en la natación (Cephalocarida), o eran paletas birrámeas exclusivamente natatorias, estando la alimentación a cargo de los apéndices cefálicos (Remipedia)? En los árboles filogenéticos elaborados por Wills (1997) y Schram y Hof (1998), Remipedia se sitúa en la raíz de los mismos, sustentando así la segunda de las hipótesis arriba mencionadas.

Walossek y Müller (1998) proponen un esquema de relaciones filogenéticas de los Branchiopoda, que se reproduce en la Figura 20. 11. Según estos autores, los Branchiopoda se habrían separado de los Maxillopoda durante el Cámbrico Tardío. Dentro de los Branchiopoda distinguen dos linajes: los «Anostraca s.l.» y los Phyllopoda. Los primeros incluyen a *Rehbachella kinnekullensis*, una forma marina del Cámbrico Tardío (Orsten), a *Lepidocaris rhyniensis* del Devónico de Escocia, y a los Anostraca actuales. Otros autores consideran a *Rehbachella* como grupo hermano de los restantes Branchiopoda. *Rehbachella* y Anostraca poseen ojos compuestos pedunculados (aparentemente ausentes en *Lepidocaris*), por otra parte *Lepidocaris* y los Anostraca carecen de caparazón.

Los Phyllopoda poseen ojos internalizados, es decir, invaginados dentro del cuerpo (pueden estar comunicados con el exterior a través de un pequeño poro). Walossek y Müller (1998) reconocen dos linajes dentro de este taxón: Calmanostraca y Diplostraca. Los Calmanostraca presentan hábitos de vida bentónica, e incluyen a los órdenes Kazacharthra (extinto) y Notostraca. Los Diplostraca presentan caparazones bivalvos, y abarcan a los Conchostraca y Cladocera.

Dahl, en 1956, reúne a Mystacocarida, Copepoda, Branchiura, Ascothoracida y Cirripedia en la clase Maxillopoda. Algunos autores también incluyen a Ostracoda en esta clase, y más recientemente han sido agregados los Tantulocarida, Facetotecta, Pentastomida y varios grupos fósiles. Maxillopoda se caracteriza por tener un tronco de hasta 7 segmentos, un abdomen de hasta 4 segmentos, maxilulas y maxilas bien desarrolladas, y por la ausencia de gnatobases en los toracópodos. En base principalmente al escaso número de segmentos poscefálicos (11 como máximo), se ha sugerido que este grupo pudo haber surgido a partir del estadio larvario de un malacostraco que adquirió madurez sexual temprana (**progénesis**).

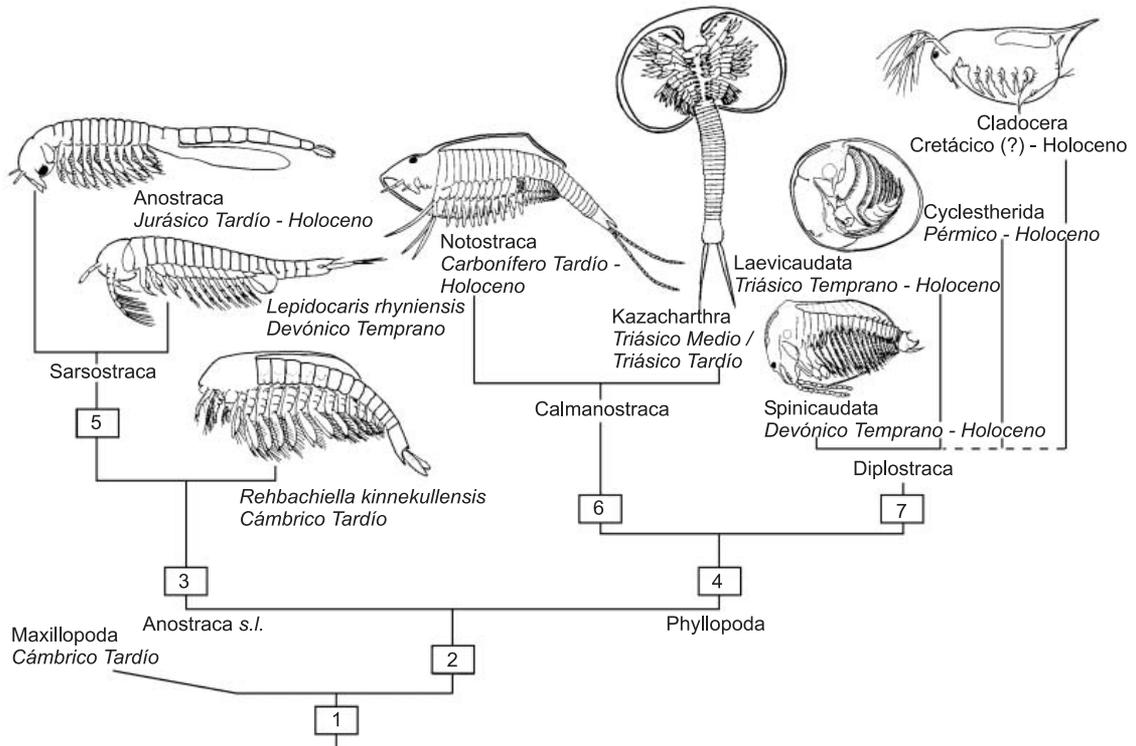


Figura 20. 11. Relaciones filogenéticas dentro de la Clase Branchiopoda. Apomorfías: (1) órgano nuczal (osmorregulador); (2) apéndices del tronco filtradores y canal alimentario ventral; (3) ojos compuestos expuestos, proyectándose hacia adelante; (4) ojos compuestos internalizados y ubicados dorsalmente; (5) reducción del caparazón; (6) hábito de vida bentónico, apéndices anteriores adaptados para capturar presas, tronco con numerosos segmentos; (7) caparazón bivalvo (modificada de Walossek y Müller, 1998).

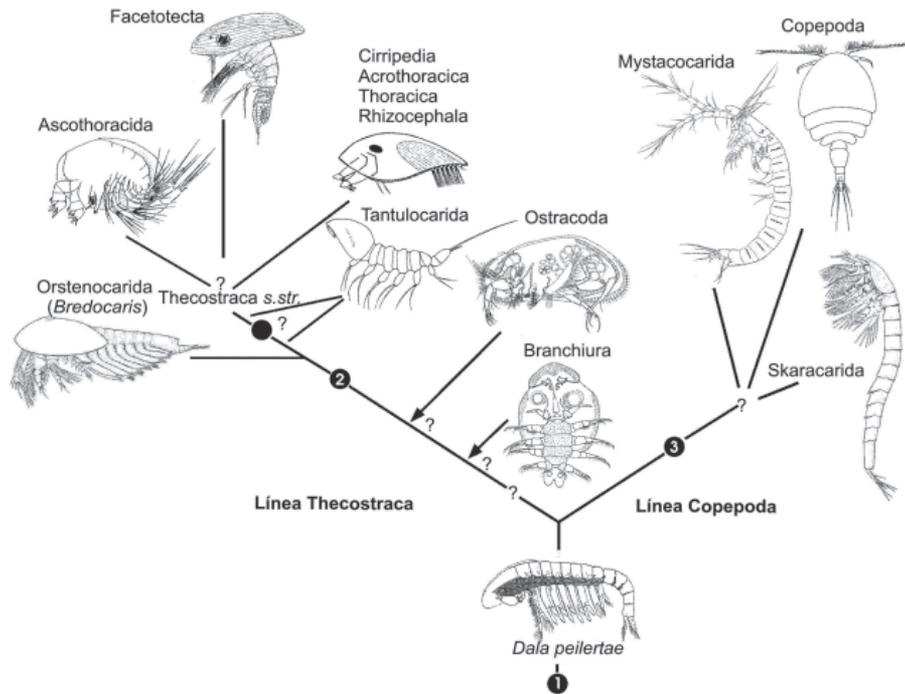


Figura 20. 12. Relaciones filogenéticas dentro de la Clase Maxillopoda. Apomorfías: (1) tagmosis reducida (7 toracómeros + 4 segmentos abdominales); (2) desarrollo con dos fases larvales, apareciendo abruptamente en la segunda fase la segmentación del tronco (tórax y abdomen), los toracópodos y las ramas furcales articuladas; (3) desaparición de los ojos compuestos, reducción de las expansiones laterales del escudo dorsal, y modificación del primer par de toracópodos en maxilipedios (modificada de Walossek y Müller, 1998).

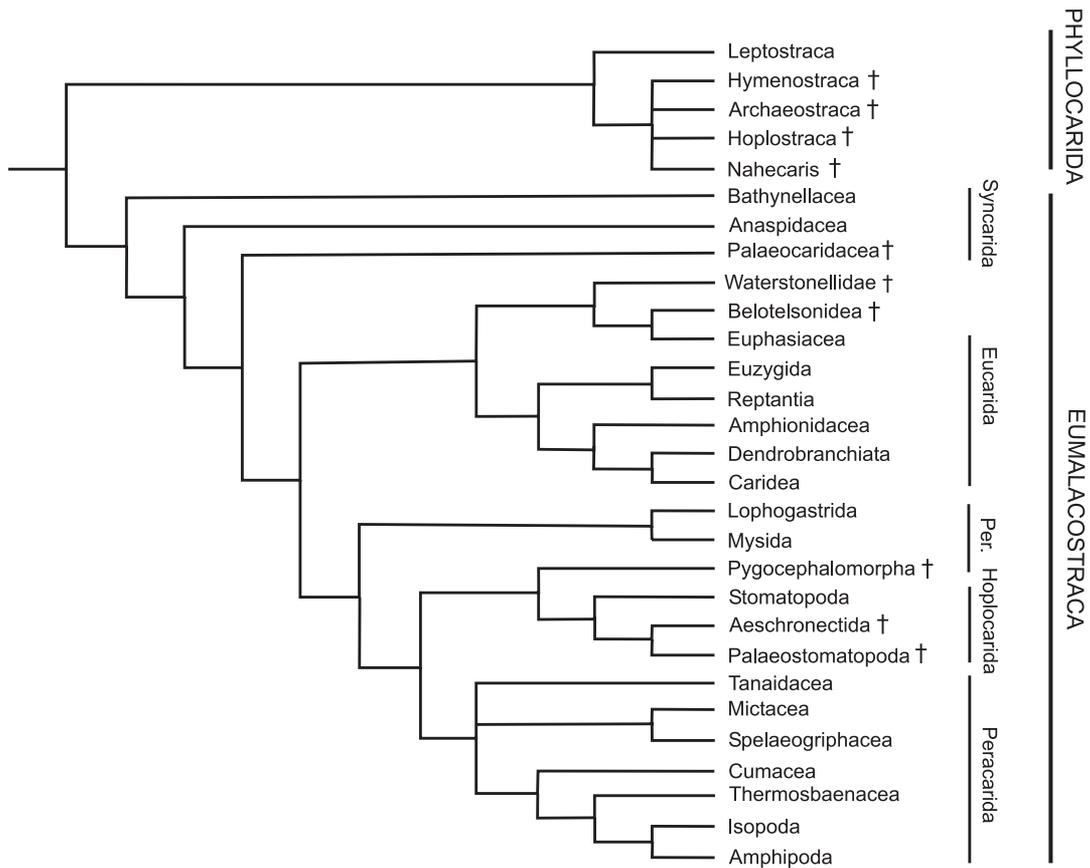


Figura 20. 13. Relaciones filogenéticas dentro de la Clase Malacostraca. Per. = Peracarida (modificada de Schram y Hof, 1998).

La monofilia de Maxillopoda fue cuestionada por varios autores, y las relaciones filogenéticas entre los grupos que integran este taxón son poco claras. Walossek y Müller (1998) proponen una posible filogenia de Maxillopoda (Figura 20. 12). Según estos autores, *Dala peilertae* del Cámbrico Superior de Suecia (fauna de Orsten) sería el grupo ancestral. Los toracómeros de esta especie cumplían una doble función (locomoción y alimentación); en tanto que en el resto de los Maxillopoda la función alimentaria está restringida a los apéndices cefálicos. Luego, también durante los tiempos cámbricos, se escinden las líneas Thecostraca y Copepoda. La primera línea mantiene varias plesiomorfías (la presencia de ojos compuestos y un escudo cefálico bien desarrollado, entre otras), e incluiría a *Bredocaris admirabilis*, Tantulocarida, Thecostraca s. str., y quizá también a Branchiura y Ostracoda. La línea Copepoda presenta varios caracteres derivados (la reducción del escudo dorsal, la desaparición de los ojos compuestos y la modificación del primer par de apéndices torácicos

en maxilipedios, entre otros). Esta rama incluiría a Skaracarida, Mystacocarida y Copepoda.

La particularidad más saliente de los Malacostraca es la tagmatización del cuerpo en un pereopon de 8 segmentos y un pleon de 6 (excepcionalmente 7) segmentos. La filogenia de esta clase no está clara, habiéndose publicado en los últimos años varios esquemas filogenéticos (Schram y Hof, 1998; Wills, 1997; Richter y Scholtz, 2001; entre otros). En la Figura 20. 13 se presenta uno de los esquemas filogenéticos propuestos por Schram y Hof (1998).

Los Phyllocarida han sido tradicionalmente clasificados como los más primitivos Malacostraca (ver Calman, 1909). Schram (1986) agrupa a los Phyllocarida, Cephalocarida y Branchiopoda en la clase Phyllopoda. Más recientemente, Spears y Abele (1999) rechazan la hipótesis de la monofilia de Phyllopoda y confirman la posición basal de Phyllocarida entre los Malacostraca.

La filogenia de los Eumalacostraca es también controvertida. Así, por ejemplo, los Hoplocarida aparecen en diversas posiciones: asocia-

dos a los Eucarida (Wills, 1997), entre los Peracarida (Schram y Hof, 1998) (Figura 20. 13), o como grupo hermano de los restantes Eumalacostraca (Richter y Scholtz, 2001). Otro ejemplo lo brindan los órdenes Lophogastrida y Mysida, que algunos autores incluyen con los

demás Peracarida, y otros los consideran emparentados con los Eucarida (ver Spears *et al.*, 2005). Según Schram y Hof (1998) y Wills (1997) Bathynellacea, y no Hoplocarida, sería el grupo hermano de los restantes Eumalacostraca.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Urreta, M.B. 1989. The Cretaceous Decapod Crustacea of Argentina and the Antarctic Peninsula. *Palaeontology* 32 (3): 499-552.
- Aguirre-Urreta, M.B. 1992. Tertiary freshwater Crustacea (Decapoda: Parastacidae) from the Ñirihuau Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 66 (5): 817-825.
- Aguirre-Urreta, M.B. y Olivero, E. 1992. A Cretaceous hermit crab from Antarctica: predatory activities and bryozoan symbiosis. *Antarctic Science* 4: 207-214.
- Aguirre-Urreta, M.B., Buatois, L., Chernoglasov, C. y Medina, F.A. 1990. First Polychelidae (Crustacea: Palinura) from the Jurassic of Antarctica. *Antarctic Science* 2: 158-162.
- Antezana, T. 1985. Euphausiids. En: W. Fischer y J. C. Hureau (eds.), *FAO species identification sheets for fishery purposes. Southern Ocean 1*. pp. 71-87.
- Beurlen, K. 1931. Crustaceenreste aus den Mesosaurierschichten (Unterperm). von Brasilien (São Paulo). *Paläontologische Zeitschrift* 13: 35-50.
- Beurlen, K. 1934. Die Pygaspiden, eine neue Crustaceen-(Entomostraceen)-Gruppe aus den Mesosaurier führenden Iraty-Schichten Brasiliens. *Paläontologische Zeitschrift* 16: 122-138.
- Bishop, G.A. y Williams, A.B. 2005. Taphonomy and preservation of burrowing thalassinidean shrimps. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 218-236.
- Bowman, T.E. y Abele, L.G. 1982. Classification of the recent Crustacea. En: L. G. Abele (ed.), *Systematics, the fossil record, and biogeography. The Biology of Crustacea. Vol. 1*. Academic Press. New York. pp. 1-27.
- Bowman, T.E., Garner, S.P., Hessler, R.R., Illiffe, T.M. y Sanders, H.L. 1985. Mictacea, a new order of Crustacea Peracarida. *Journal of Crustacean Biology* 5: 74-78.
- Briggs, D.E.G., Fortey, R.A. y Wills, M.A. 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science* 256: 1670-1673.
- Brooks, H.K. 1962. Devonian Eumalacostraca. *Arkiv för Zoologi* 2 (15): 307-317.
- Brooks, H.K. 1969. Syncarida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda 4(1)*. Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence. pp. 345-359.
- Broom, R. 1931. On the *Pygocephalus*-like crustaceans of South African Dwyka. *Proceedings of the Zoological Society, London* 2: 571-573.
- Calman, W.T. 1909. *A Treatise on Zoology. Part VII. Crustacea*. R. Lankester. London. 346 pp.
- Cals, Ph. 1996. Classe des Rémiopèdes. En: J. Forest (ed.), *Traité de Zoologie, Crustacés, Généralités (suite) et Systématique 7 (2)*. Masson et Cie., Paris. pp. 385-397.
- Camacho, H.H. 1966. *Invertebrados Fósiles*. EUDEBA. Buenos Aires. 707 pp.
- Carmona, N.B. y Buatois, L.A. 2003. Estructuras biogénicas de crustáceos en el Mioceno de la cuenca del golfo San Jorge: implicancias paleobiológicas y evolutivas. En: L. A. Buatois y M. G. Mángano (eds.), *Incología: hacia una convergencia entre Geología y Biología. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 9: 97-108.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2004. The trace fossil record of burrowing decapod crustaceans: evaluating evolutionary radiations and behavioural convergence. *Fossils and Strata* 51: 141-153.
- Casadío, S., Feldmann, R.M., Parras, A. y Schweitzer, C.E. 2005. Miocene fossil Decapoda (Crustacea: Brachyura) from Patagonia, Argentina, and their paleoecological setting. *Annals of Carnegie Museum* 74: 151-188.
- Casadío, S., de Angeli, A., Feldmann, R.M., Garassino, A., Hetler, J.L., Parras, A. y Schweitzer, C.E. 2004. New decapod crustaceans (Thalassinidea, Brachyura) from the late Oligocene of Patagonia, Argentina. *Annals of Carnegie Museum* 73: 25-47.
- Chen, P.J., McKenzie, K.G. y Zhou, H.Z. 1996. A further research into Late Triassic Kazacharthra fauna from Xinjiang Uygur Autonomous Region, NW China. *Acta Palaeontologica Sinica* 35: 272-302.
- Clarke, J.M. 1920. Crustacea from the Permian of São Paulo, Brazil. *New York State Museum Bulletin* 219-220: 135-137.
- Clarkson, E.N.K. 2001. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. Fourth Edition. Blackwell Science. 452 pp.
- Cressy, R. y Patterson, C. 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science* 180: 1283-1285.
- Cuenot, L. 1949. Les Pentastomides. En: P. P. Grassé (ed.), *Traité de Zoologie 6*. Masson et Cie., Paris. pp. 61-75.
- Dahl, E. 1956. Some crustacean relationships. En: K. G. Wingstrand (ed.), *Bertil Hanström, zoological papers in honour of his sixty-fifth birthday, November 20, 1956*. Zoological Institute, Lund, Sweden. pp. 138-147.
- Dahl, E. y Wägele, J.-W. 1996. Sous-classe des Phyllocarides (Phyllocarida Packard, 1879). En: J. Forest (ed.), *Traité de Zoologie, Crustacés, Généralités (suite) et Systématique 7 (2)*. Masson et Cie., Paris. pp. 865-896.
- Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 1987. Primer Glypheidae (Crustacea, Decapoda) de América del Sur en el Toarciano de la provincia de Mendoza, Argentina. *Notas del Museo de La Plata* 21 (Paleontología) 106: 49-65.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on the volcanic island and parts of South America visited during the voyage of H.M.S. Beagle. Smith. Elder & Co., London*. 279 pp.

- Delle Cave, L. y Simonetta, A.M. 1991. Early Palaeozoic arthropods and problems of arthropod phylogeny; with some notes on taxa of doubtful affinities. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (eds.), *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge University Press. pp. 189-244.
- Emerson, M.J. y Schram, F.R. 1991. Remipedia. Part 2. Paleontology. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 7: 1-52.
- Feldmann, R.M. 1998. Parasitic castration of the crab, *Tumidocarcinus giganteus* Glaessner, from the Miocene of New Zealand; coevolution within the Crustacea. *Journal of Paleontology* 72 (3): 493-498.
- Feldmann, R.M., Casadio, S., Chirino-Gálvez, L. y Aguirre-Urreta, M. 1995. Fossil decapod crustaceans from the Jagüel and Roca formations (Maastrichtian-Danian) of the Neuquén Basin, Argentina. *Memoirs of the Paleontological Society* 43: 1-22.
- Feruglio, E. 1936-1937. Palaeontographia Patagonica. *Memorie dell'Istituto Geologico della R. Università di Padova* 11-12: 1-384.
- Forest, J. 1994. *Crustacés. Morphologie, Physiologie, Reproduction, Systématique. Traité de Zoologie*. 7(1). Masson et Cie., Paris. 917 pp.
- Forest, J. 1996. *Crustacés. Généralités (suite) et Systématique. Traité de Zoologie*. 7 (2). Masson et Cie., Paris. 1002 pp.
- Forest, J. 1999. *Crustacés Pérecarides. Traité de Zoologie*. 7 (3 a). Mémoires de l'Institut Océanographique. Monaco 19. 450 pp.
- Frank, P.W. 1988. Conchostraca. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62: 399-403.
- Gallego, O.F. 1999 a. [Estudio sistemático de las faunas de conchóstracos triásicos de la República Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 210 pp. Inédita].
- Gallego, O.F. 1999 b. *Triasoglypta santamariensis* Gallego nov. comb. (Conchostraca) de la Formación Santa María (Triásico Medio a Superior) Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Serie Geociencias* 4: 61-66.
- Gallego, O.F. 2001. Conchostracofauna sudamericana del Paleozoico y Mesozoico: estado actual del conocimiento. Parte I: Argentina y Chile. *Acta Geológica Leopoldensia* 24: 311-328.
- Gallego, O.F. 2002. Los conchóstracos cretácicos de Argentina y Uruguay: relaciones paleobiogeográficas. *VI Simposio sobre el Cretáceo do Brasil y II Simposio sobre el Cretáceo de América del Sur (São Pedro, julio de 2002)*. *Boletim do Resumos*: 175-179.
- Gallego, O.F., Rinaldi, S.A. y Hernández, M. 2003. *El hallazgo del género Congestheriella Kobayashi en el Jurásico de la Argentina y Venezuela y su posible empleo como indicador cronoestratigráfico*. Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Secretaría General de Ciencia y Técnica, Universidad Nacional del Nordeste, Resistencia, 20 al 24 de octubre de 2003. <http://www.unne.edu.ar/Web/cyt/cyt/2003/comunicaciones/06-Biologicas/B-032.pdf>
- Gray, J. 1988. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62: 1-214.
- Gutu, M. e Iliffe, T.M. 1998. Description of a new Hirsutiid (n.g., n.sp.) and reassignment of this family from order Mictacea to the new order, Bochusacea (Crustacea, Peracarida). *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»* 40: 93-120.
- Harrison, F.W. y Humes, A.G. 1992 a. *Crustacea. Microscopic Anatomy of Invertebrates*. 9. Wiley-Liss. New York. 652 pp.
- Harrison, F.W. y Humes, A.G. 1992 b. *Decapod Crustacea. Microscopic Anatomy of Invertebrates*. 10. Wiley-Liss. New York. 459 pp.
- Hessler, R.R. 1969. Peracarida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda* 4(1). Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence. pp. 360-398.
- Hessler, R.R. y Newman, W.A. 1975. A trilobitomorph origin for the Crustacea. *Fossils and Strata* 4: 437-459.
- Hou, X.G. 1999. New rare bivalved arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang fauna, Yunnan, China. *Journal of Paleontology*, 73 (1): 102-116.
- Hou, X.G. y Bergström, J. 1991. The arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, with relationships and evolutionary significance. En: A. M. Simonetta y S. Conway Morris (eds.), *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. Proceedings of an International Symposium held at the University of Camerino*. pp. 179-187.
- Hou, X.G. y Bergström, J. 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang Fauna, Southwest China. *Fossil and Strata* 45: 1-116.
- Hou, X.G., Siveter, D.J., Williams, M., Walossek, D. y Bergström, J. 1996. Appendages of the arthropod *Kummingella* from the early Cambrian of China: its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1131-1145.
- Kaestner, A. 1968. *Invertebrate Zoology*. 3. Wiley-Interscience, New York. 523 pp.
- Kaestner, A. 1993. *Arthropoda (ohne Insecta). Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. 1 (4). Gustav Fischer. Stuttgart. 1279 pp.
- Kensley, B. 1975. Taxonomic status of the pygocephalomorph Crustacea from the Dwyka «White Band» (Permo-Carboniferous) of South Africa. *Annals of the South Africa Museum* 67: 25-33.
- Lange, S. y Schram, F.R. 1999. Evolución y filogenia de los crustáceos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 235-254.
- Lavrov, D.V., Brown, W.M. y Boore, J.L. 2004. Phylogenetic position of the Pentastomida and (pan)crustacean relationships. *Proceedings Royal Society of London B* 271: 537-544.
- Lincoln, R.J. 1979. *British Marine Amphipoda: Gammaridea*. British Museum (Natural History). 658 pp.
- Maas, A., Waloszek, D. y Müller, K.J. 2003. Morphology, ontogeny and phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian 'Orsten' of Sweden. *Fossils and Strata* 49: 1-238.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 1991. Discontinuity surfaces in the Lower Cretaceous of the high Andes (Mendoza, Argentina): Trace fossils and environmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 4: 215-229.

- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2003. Trace Fossils. En: J. L. Benedetto (ed.), *Ordovician Fossils of Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba, Secretaría de Ciencia y Tecnología. pp. 507-553.
- Manning, R.B. 1969. *Stomatopod Crustacea of the Western Atlantic*. *Studies in Tropical Oceanography* Nro. 8. University of Miami Press, Florida. 380 pp.
- Mantel, L.H. 1983. Internal Anatomy and Physiological Regulation. En: D. E. Bliss (ed. gral.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 5. Academic Press. New York. 319 pp.
- Martin, J.W. y Davis, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series* 39. 124 pp.
- Moore, R.C. 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q, Arthropoda* 3. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence. 422 pp.
- Moore, R.C. 1969. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda* 4 (1) and 4 (2). Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence. 651 pp.
- Moore, R.C. y McCormick, L. 1969. General features of Crustacea. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda* 4, R. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence. pp. 57-120.
- Müller, K.J. y Walossek, D. 1985. Skaracarida, a new order of Crustacea from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden. *Fossils and Strata* 17: 1-65.
- Müller, K.J. y Walossek, D. 1988. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. *Fossils and Strata* 23: 1-70.
- Novojilov, N. 1957. Un nouvel ordre d'Arthropodes particuliers: Kazacharthra, du Lias des monts Ketmen (Kazakhstan SE, U.R.S.S.). *Bulletin de la Société Géologique de France* 7: 171-185.
- Olesen, J. 1998. A phylogenetic analysis of the Conchostraca and Cladocera (Crustacea, Branchiopoda, Diplostraca). *Zoological Journal of the Linnean Society* 122: 491-536.
- Olesen, J. 1999. Larval and post-larval development of the branchiopod clam shrimp *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca, Spinicaudata). *Acta Zoologica* 80: 163-184.
- Olesen, J. 2000. External morphology and larval development of *Derocheilocaris remanei* Delamare-Deboutteville & Chappuis, 1951 (Crustacea, Mystacocarida), with a comparison of crustacean segmentation and tagmosis patterns. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 53: 1-59.
- Olesen, J., Martin, J.W. y Roessler, E.W. 1997. External morphology of the male of *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata), with a comparison of male claspers among the Conchostraca and Cladocera and its bearing on phylogeny of the 'bivalved' Branchiopoda. *Zoologica Scripta* 25 (4): 291-316.
- Ortmann, A.E. 1902. Tertiary Invertebrates. *Reports of the Princeton University to Patagonia* 4, *Paleontology* II: 45-332.
- Palmer, A.R. 1960. Miocene copepods from the Mojave Desert, California. *Journal of Paleontology* 34 (3): 447-452.
- Pastorino, G. y Griffin, M. 1996. An extant whale barnacle (Cirripedia, Coronulidae) from Holocene deposits of Buenos Aires (Argentina). *Crustaceana* 69 (6): 769-772.
- Pennak, R.W. 1989. *Fresh-water invertebrates of the United States*. 3rd. Ed. Protozoa to Mollusca. John Wiley & Sons, Inc. New York. 628 pp.
- Pinto, I.D. y Adami, K. 1996. Pygocephalomorph Crustacea. New data and interpretations, with emphasis on Brazilian and South African forms. *Pesquisas* 23 (1/2): 41-59.
- Quilty, P.G. 1988. *Cycleryon* Glaessner (Crustacea, Decapoda) from the Jurassic of Ellsworth Land, Antarctica. *Journal of Paleontology* 62 (4): 619-622.
- Racheboeuf, P., Vannier, J. y Ortega, G. 2000. Ordovician phyllocarids (Arthropoda; Crustacea) from Argentina. *Paläontologische Zeitschrift* 74: 317-333.
- Ramírez, F.C. y Escofet, A. 1973. Sobre la presencia de *Hemicyclops subadhaerens* Gooding, 1969 (Copepoda, Clausidiidae) asociado con *Callianassa* sp. (Decapoda, Thalassinidea) del Golfo San Matías (Río Negro, Argentina). *Physis A* 32 (85): 301-310.
- Richter, S. y Scholtz, G. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 113-136.
- Ringuelet, R. 1943. Revisión de los argúlidos argentinos (Crustacea, Branchiura), con el catálogo de las especies neotropicales. *Revista del Museo de La Plata* (nueva serie) 3, *Zoología*: 43-99.
- Ringuelet, R.A. 1951. Cladóceros y copépodos del Piso Platense. *Comunicaciones Científicas, Museo de La Plata* I: 1-2.
- Rolfe, W.D.I. 1969. Phyllocarida. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda* 4(1). Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence. pp. 296-331.
- Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6ta. edición. McGraw-Hill Interamericana. 1114 pp.
- Sanders, H.L. 1955. The Cephalocarida, a new subclass of Crustacea from Long Island Sound. *Proceedings of the National Academy of Science* 41: 61-66.
- Sanders, H.L. 1957. The Cephalocarida and crustacean phylogeny. *Systematic Zoology* 6: 112-129.
- Schram, F.R. 1974. Paleozoic Peracarida of North America. *Fieldiana* (Geology) 33: 95-124.
- Schram, F.R. 1977. Paleozoogeography of Late Paleozoic and Triassic Malacostraca. *Systematic Zoology* 26: 367-379.
- Schram, F.R. 1979. British Carboniferous Malacostraca. *Fieldiana* (Geology) 40: 1-129.
- Schram, F.R. 1981. Late Paleozoic Crustaceans communities. *Journal of Paleontology* 55 (1): 126-132.
- Schram, F.R. 1982. The fossil record and the evolution of Crustacea. En: L. G. Abele (ed.), *Systematics, the fossil record, and biogeography, The Biology of Crustacea*. Vol. 1. Academic Press. New York. pp. 93-147.
- Schram, F.R. 1983. *Crustacean phylogeny. Crustacean Issues* 1. A. A. Balkema. Rotterdam. 372 pp.
- Schram, F.R. 1984. Fossil Syncarida. *Transactions of San Diego Society of Natural History* 20: 189-246.
- Schram, F.R. 1986. *Crustacea*. Oxford University Press. 606 pp.

- Schram, F.R. (en prensa). Paleozoic Proto-Mantis shrimps. *Journal of Paleontology*.
- Schram, F.R. y Hof, C.H. 1998. Fossils and the interrelationships of major crustaceans groups. En: G. D. Edgecombe (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York. pp. 233-302.
- Schram, F.R., Sieg, J. y Malzahn, E. 1986. Fossil Tanaidacea. *Transactions of San Diego Society of Natural History* 21: 127-144.
- Schram, F.R., Hof, C.H.J., Mapes, R.H. y Snowdon, P. 2003. Paleozoic cumaceans (Crustacea, Malacostraca, Peracarida) from North America. *Contributions to Zoology* 72: 1-16.
- Schweitzer, C.E. 2005. The genus *Xanthilites* Bell, 1858 and a new Xanthoid family (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea): new hypotheses on the origin of the Xanthoidea Macleay, 1838. *Journal of Paleontology* 79 (2): 277-295.
- Schweitzer, C.E. y Feldmann, R.M. 2000. New fossil portunids from Washington, USA, and Argentina, and a re-evaluation of generic and family relationships within the Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda: Brachyura). *Journal of Paleontology* 74 (4): 636-653.
- Schweitzer, C.E. y Feldmann, R.M. 2001. Differentiation of the fossil Hexapodidae Miers, 1886 (Decapoda, Brachyura) from similar forms. *Journal of Paleontology* 75 (2): 330-345.
- Shen, C.J. y Dai, A.Y. 1987. A new and rare species of Conchostraca from Yunnan Province China (Crustacea: Conchostraca). *Acta Zootaxonomica Sinica* 12: 353-356.
- Shen, Y.B., Gallego, O.F. y Zavattieri, A.M. 2001. A new conchostracan genus from the Triassic Potrerillos Formation, Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia* 24: 227-236.
- Shen, Y.B., Gallego, O.F., Buchheim, H.P. y Biaggi, R.E. 2006. Eocene conchostracans from the Laney Member of the Green River formation, Wyoming, USA. *Journal of Paleontology* 80 (3): 447-454.
- Spears, T. y Abele, L.G. 1999. The phylogenetic relationships of crustaceans with foliaceous limbs: an 18S rDNA study of Branchiopoda, Cephalocarida, and Phyllocarida. *Journal of Crustacean Biology* 19: 825-843.
- Spears, T., DeBry, R.W., Abele, L.G. y Chodyla, K. 2005. Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 117-157.
- Tasch, P. 1969. Branchiopoda. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda* 4, R. The Geological Society of America and The University of Kansas, Lawrence. pp. 128-191.
- Tasch, P. 1987. Fossil Conchostraca of the southern hemisphere and continental drift: paleontology, biostratigraphy and dispersal. *Geological Society of America, Memoir* 165: 1-290.
- Verde, M. 2006. *Cuenca sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico. Capítulo 6*. DI.R.A.C. Montevideo. pp. 125-146.
- Veroslavsky, G., Ubilla, M. y Martínez, S. 2006. *Cuenca sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Paleozoico. Capítulo 7*. DI.R.A.C. Montevideo. pp. 265-275.
- Walossek, D. 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata* 32: 1-202.
- Walossek, D. y Müller, K.J. 1994. Pentastomid parasites from the Lower Palaeozoic of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 85: 1-37.
- Walossek, D. y Müller, K.J. 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossils. En: G. D. Edgecombe (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York. pp. 185-231.
- Walossek, D. y Müller, K.J. 2003. Morphology, ontogeny and phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian «Orsten» of Sweden. *Fossils and Strata* 49: 1-238.
- Walossek, D. y Szaniawski, H. 1991. *Cambrocaris baltica* n. gen. n. sp., a possible stem-lineage crustacean from the Upper Cambrian of Poland. *Lethaia* 24: 363-378.
- Wilckens, O. 1921. Beiträge zur Geologie von Patagonien. Mit einem Beitrag von G. Steinmann. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 1: 1-14.
- Wills, M.A. 1997. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. En: R. A. Fortey y R.H. Thomas (eds.), *Arthropod Relationships*. The Systematic Association, Special Volume 55. Chapman & Hall. pp. 189-209.
- Withers, T.H. 1951. Cretaceous and Eocene peduncles of the cirripede *Euscalpellum*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* (Geology) 1: 147-162.
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 1: 328-333.
- Young, P.S. 1992. Lepadomorph cirripeds from the Brazilian coast. II – Family Scalpellidae. *Bulletin of Marine Science* 50: 44-55.
- Young, P.S. 1994. Superfamily Balanoidea Leach (Cirripedia, Balanomorpha) from the Brazilian coast. *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Zoologia (nova série)* 356: 1-36.