



CLASE MALACOSTRACA

Orden Leptostraca

Juan Moreira

Departamento de Biología (Zoología),
Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid (España)
juan.moreira@uam.es

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los leptostráceos constituyen el único grupo de la Subclase Phyllocarida con representantes vivientes en la actualidad. La mayoría de los análisis filogenéticos indican que constituyen el grupo hermano de los Eumalacostraca, pero a diferencia de estos últimos poseen siete somitos abdominales en lugar de seis. Además, presentan una serie de peculiaridades anatómicas que permiten diferenciarlos inequívocamente: rostro móvil, caparazón de apariencia bivalva que cubre los laterales de al menos la región torácica, anténulas birrámeas, antenas unirrámeas, ocho pares de apéndices torácicos filopodiales con función respiratoria, pleópodos 1-4 birrámeos y natatorios, pleópodos 5-6 unirrámeos reducidos y furca caudal. Por otro lado, el desarrollo es directo y los embriones son incubados por la hembra en una cámara delimitada por los toracópodos.

Los primeros registros de fósiles de leptostráceos proceden al menos del Cámbrico, siendo abundantes durante el Paleozoico y particularmente durante el Devónico. Su diversidad en la actualidad es, sin embargo, mucho menor y se conocen poco más de 50 especies repartidas en tres familias: Nebaliidae Samouelle, 1819, Nebaliopsididae Hessler, 1984 y Paranebaliidae Walker-Smith & Poore, 2001, de las cuales la primera es la más diversa.

1.1. Morfología (los términos en **negrita** se representan en la figura adjunta)

El céfalon está constituido por cinco somitos. Los **ojos** son compuestos y pedunculados, pueden estar provistos de denticulos, y suelen ser convexos dorsalmente; en algunos géneros, la forma del ojo es de discoidal a rectangular, o bien es extremadamente largo y curvado por su margen ventral. Los ojos están cubiertos dorsalmente por un **rostro** móvil articulado posteriormente con el caparazón; generalmente es más largo que el propio ojo. El rostro puede estar provisto de una espina subterminal y una quilla ventral.

Las **anténulas** son birrámeas y presentan un **pedúnculo** formado por cuatro artejos y un **flagelo** bien desarrollado; el exopodito está reducido a una estructura en forma de **escama** de forma oval característica; la presencia y proporciones relativas de esta escama tienen valor diagnóstico a nivel genérico y específico. El flagelo antenular de los machos presenta un mayor número de estetas y en algunos géneros suele ser más ensanchado que el de las hembras. Las **antenas** son unirrámeas y presentan un pedúnculo formado por tres o cuatro artejos; en *Levinebalia*, el último artejo del pedúnculo, resultado de la fusión del tercer y cuarto artejo, puede presentar protuberancias y denticulos cuticulares. El **flagelo antenal** es de una longitud similar al pedúnculo en las hembras y puede ser tan o más largo que la longitud del cuerpo en el caso de los machos de *Nebalia* Leach, 1814 y *Nebaliella* Thiele, 1904, presentando además un número mayor de artejos que el de la hembra.

Las **mandíbulas** presentan un protopodito que suele estar provisto de un **proceso molar** y otro **incisivo**; el **palpo** está formado por tres artejos, de los cuales el distal está provisto de una conspicua hilera de sedas a lo largo de su margen inferior. Las **maxilulas** presentan un protopodito dividido en dos **enditos** y un largo **palpo**, salvo en Nebaliopsididae, donde está reducido; la forma del segundo endito es variable según el género. Las **maxilas** son birrámeas, salvo en *Nebaliopsis*; el protopodito presenta cuatro enditos, el endopodito está formado por uno o dos artejos, mientras que el exopodito presenta uno y es más corto que el endopodito; las proporciones relativas de los dos artejos del endopodito (en caso de tener dos) así como la longitud relativa del exopodito respecto al artejo proximal del endopodito suele tener valor diagnóstico a nivel de especie.

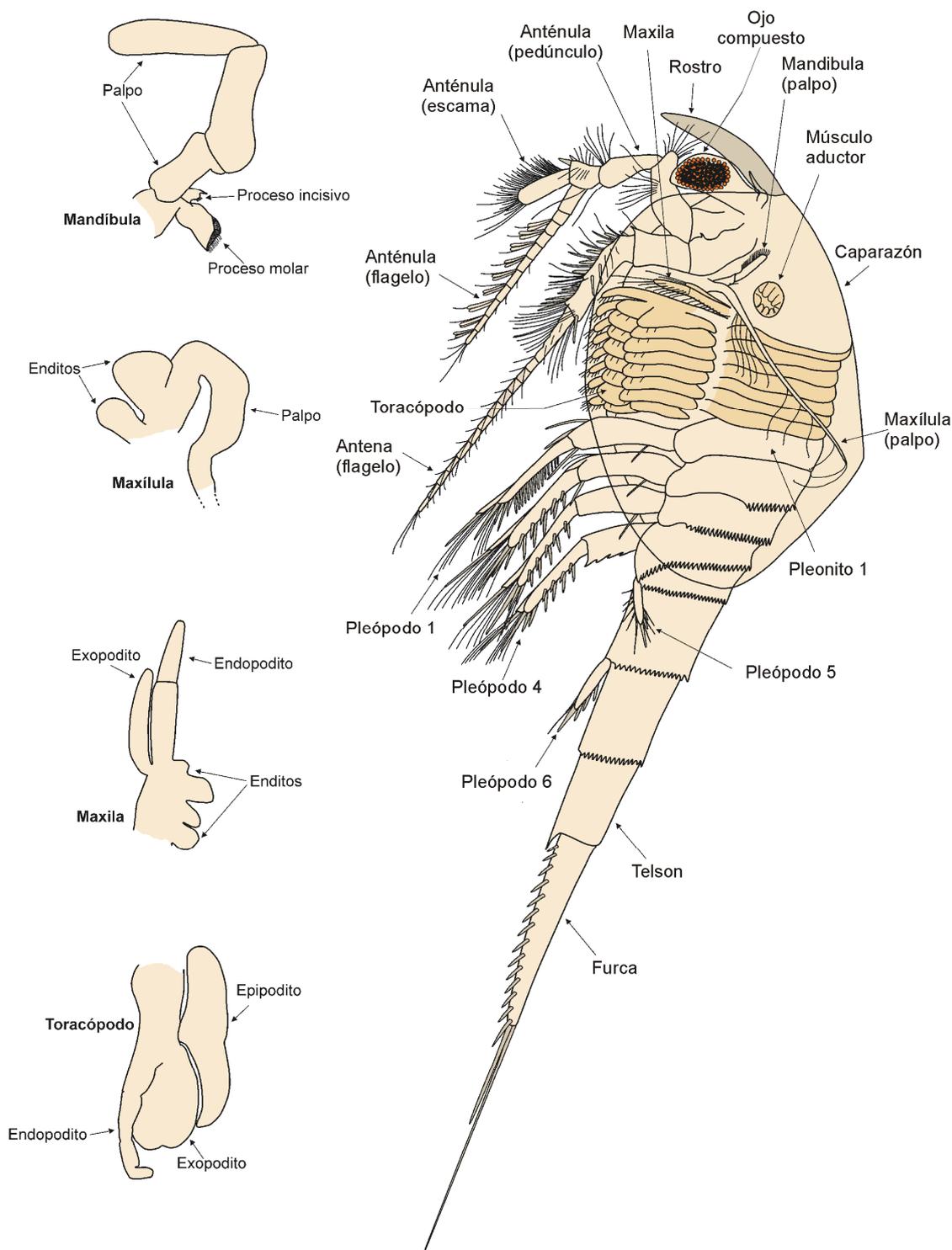


Fig. 1. Morfología de Leptostraca.

El **caparazón** suele ser de forma ovalada, de apariencia bivalva. Generalmente se extiende desde la parte dorsal de la región torácica formando dos expansiones laterales, unidas por un **músculo aductor**, que cubren lateralmente toda la región torácica y varios pleonitos; estos últimos quedan descubiertos dorsalmente. Por el contrario, en el género planctónico *Pseudonebaliopsis* Petryashov, 1996 el caparazón tiene forma tubular y engloba a la mayor parte del cuerpo.

La región torácica está formada por ocho somitos, provisto cada uno de un par de **toracópodos** de apariencia filopodial, con **epipodito** y exopodito laminares y endopodito alargado, con una débil segmentación; *Nebaliella* carece de epipodito y en *Paranebalia* Claus, 1880 y *Levinebalia* Walker-Smith, 2000

está reducido. Los toracópodos tienen una función respiratoria, y en el caso de la hembra constituyen además una cámara incubatriz, delimitada lateralmente por los propios toracópodos y ventralmente por las largas sedas del artejo más distal del endopodito; este último es más alargado que en los ejemplares juveniles y machos. El último toracópodo suele estar menos desarrollado, salvo en *Saronebalia* Haney & Martin, 2004, donde es más largo que el resto y se extiende por fuera del borde ventral del caparazón. En *Paranebalia*, los toracópodos son comparativamente más largos que en otros géneros en relación a la altura del caparazón.

El abdomen está constituido por siete somitos, que en su borde posterior dorsal y lateral pueden presentar denticulos de truncados a apuntados distalmente; en *Paranebalia* sólo el margen posterior de los pleonitos 6-7 presenta denticulos mientras que en *Nebaliopsis* Sars, 1887 y *Levinebalia* todos son lisos. Los pleonitos 1-4 están provistos de **pleópodos** birrámeos con ambos *rami* bien desarrollados, desempeñando una función natatoria. Por el contrario, los pleópodos 5-6 están reducidos y son unirrámeos, siendo el quinto generalmente más largo que el sexto. En algunos géneros (p. e., *Nebalia*), el exopodito del pleópodo 1 puede presentar una hilera de espinas pinnadas a lo largo del margen externo. A su vez, el margen externo del exopodito de los pleópodos 2-4 presenta en la mayoría de los géneros varios pares de espinas. El pleonito 7 carece de pleópodos.

El **telson** está provisto de una **furca** caudal bifida; algunos autores los consideran como el octavo somito abdominal y los urópodos respectivamente. Los *rami* de la furca suelen tener forma triangular, apuntada posteriormente, salvo en Nebaliopsidae, donde tienen apariencia foliácea.

1.2. Historia natural

El conocimiento sobre la biología de los leptostráceos es, en general, todavía muy escaso, y la poca información disponible procede de un reducido número de especies, por lo que realizar generalizaciones sobre la ecología, modo de vida, alimentación y ciclo vital puede resultar aventurado.

Los leptostráceos son animales exclusivamente marinos. La mayoría de las especies son eminentemente epibentónicas, apareciendo asociadas a sustratos duros y sedimentarios desde el medio mesolitoral hasta profundidades de 3000 m. En ciertos sustratos, la abundancia de algunas especies puede ser muy elevada, particularmente entre fanerógamas marinas y en matas de algas en sedimentos fangosos estuarinos. La única especie conocida del género *Dahlrella* Hessler, 1984 ha colonizado chimeneas hidrotermales en las inmediaciones de las islas Galápagos, mientras que el género monotípico *Speonebalia* Bowman, Yager & Iliffe, 1985 es exclusivo de cuevas marinas. Por el contrario, los dos únicos representantes conocidos de la familia Nebaliopsidae son de hábitos exclusivamente planctónicos.

Trabajos recientes sugieren una segregación muy marcada en la distribución espacial de las especies, particularmente en el caso de los leptostráceos ibéricos, sucediéndose las especies según las características granulométricas del sustrato, desde fondos de grava y algas calcáreas hacia fondos más someros y fangosos, en ocasiones colonizados por praderas de fanerógamas marinas.

La mayoría de las especies de leptostráceos miden entre 5 y 15 mm de longitud, si bien los ejemplares adultos de Nebaliopsidae pueden alcanzar los 50 mm. Algunos leptostráceos bentónicos parecen ser capaces de excavar en la capa superficial del sedimento, donde se entierran durante el día, para emerger durante la noche y nadar activamente en la columna de agua.

Tradicionalmente se ha considerado que la alimentación de los leptostráceos es de tipo filtrador, utilizando para ello los toracópodos, o bien pueden actuar como detritívoros, como es el caso de algunas especies de *Nebaliella* y *Nebalia*. Varios estudios refieren que las especies de aguas someras pueden ser necrófagas, ya que son frecuentemente recogidas en nasas y trampas cebadas con peces y decápodos, en ocasiones en avanzado estado de descomposición. No obstante, se ha sugerido que los hábitos tróficos podrían variar según el estadio reproductivo del ejemplar. Por ejemplo, los juveniles parecen comportarse como detritívoros antes de poder adquirir la movilidad necesaria para poder buscar activamente carroña, mientras que las hembras ovígeras no se alimentarían mientras portan los huevos en desarrollo. Así mismo, se han registrado casos de canibalismo. A su vez, los leptostráceos forman parte de la dieta de numerosos peces demersales y bentónicos. En cuanto a las relaciones de simbiosis con otros organismos, tenemos que destacar que los rotíferos seisonáceos son ectoparásitos exclusivos de los leptostráceos; aquellos se encuentran adheridos principalmente a los toracópodos mediante secreciones mucosas del pie.

Generalmente, la relación numérica machos-hembras suele estar claramente sesgada hacia estas últimas. Este patrón puede ser debido a una mayor depredación sobre los machos debido a sus hábitos nadadores. La temperatura del agua condiciona el tiempo necesario para alcanzar la madurez sexual, así como la talla de los individuos maduros. El ciclo reproductivo parece ser estacional, y algunas especies parecen ser bi- o multivoltinas, con periodos reproductivos en primavera y otoño o bien a lo largo de todo el año. Los embriones se desarrollan en el interior de la cámara incubatriz de la hembra, salvo en *Nebaliopsis*, donde pueden ser liberados directamente al agua. Cuando los juveniles están listos para salir al exterior, las largas setas del extremo distal de los toracópodos se desprenden, facilitando la salida de aquellos; la ausencia de estas setas es una característica diferencial de las hembras postovígeras. Los juveniles adquieren el aspecto definitivo de adultos gradualmente, a través de varias mudas; en el caso de los machos, se observan cambios graduales en el aspecto del caparazón, anténulas, antenas, pleópodos y furca respecto a las hembras, cuya morfología no cambia sustancialmente hasta el momento de la reproducción.

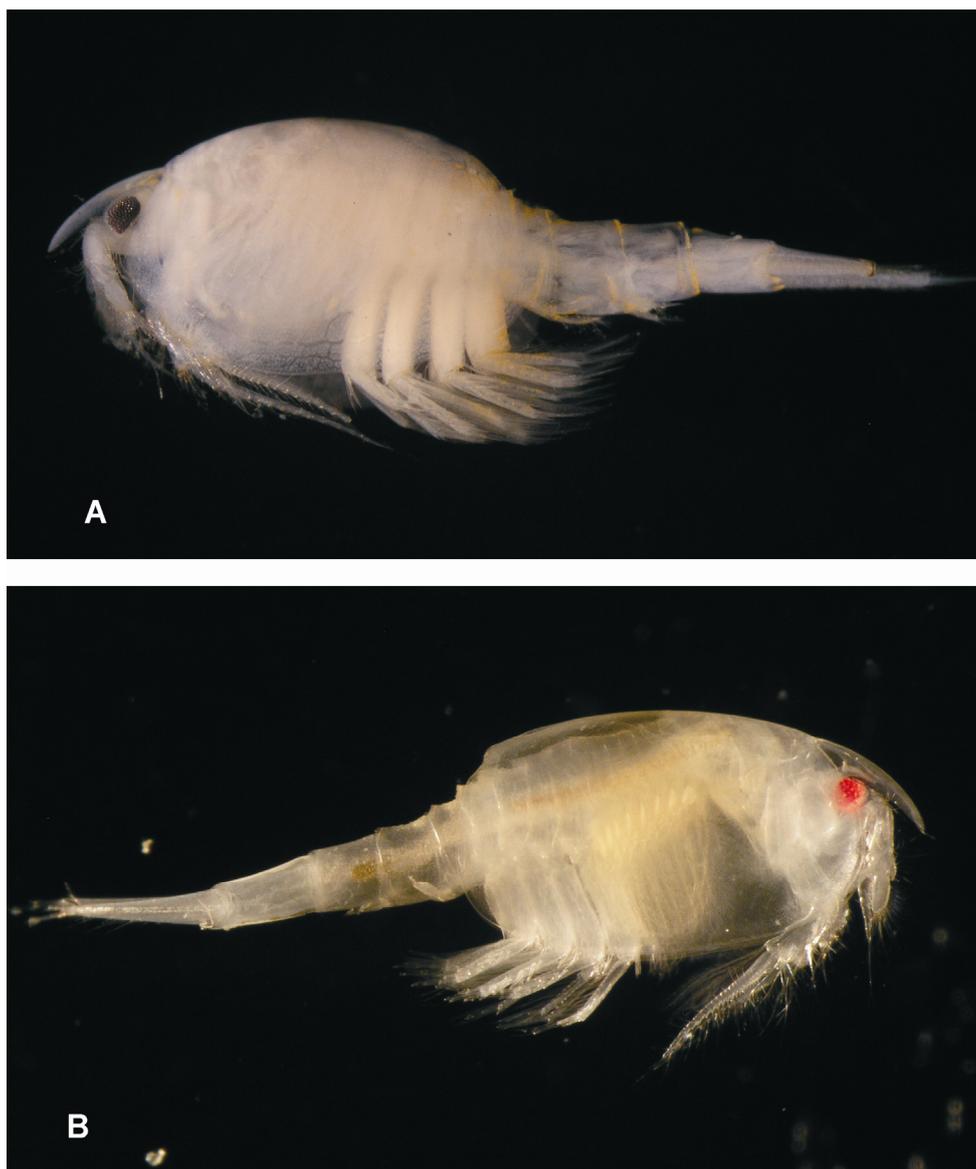


Lámina I. Leptostraca, Familia Nebaliidae: A. *Nebalia herbstii*. B. *Sarsinebalia cristoboi*.

1.3. Distribución

Los leptostráceos están distribuidos a lo largo de todo el globo, desde las regiones polares hasta los trópicos. En la Península Ibérica aparecen tanto en las costas atlánticas como mediterráneas mientras que en el ámbito macaronésico existen registros en las islas Canarias y Madeira. La mayoría de los registros proceden del medio mesolitoral y sublitoral somero, sobre todo en sustratos sedimentarios; así mismo, su presencia ha sido detectada en cuevas submarinas en el Mediterráneo y en la plataforma y talud continental del Atlántico ibérico.

1.4. Interés científico y aplicado

Algunas especies de leptostráceos aparecen asociadas a fondos marinos enriquecidos orgánicamente con bajas concentraciones de oxígeno, por ejemplo en áreas portuarias o en las inmediaciones de instalaciones destinadas a la acuicultura, por lo que han sido tradicionalmente considerados como indicadores del nivel de perturbación del medio bentónico. No obstante, trabajos experimentales recientes han demostrado que esta condición no es extensible a todo el grupo, ya que algunas especies aparecen típicamente asociadas a sedimentos oligotróficos y son incapaces de sobrevivir en condiciones diferentes. Así mismo, diversos estudios han demostrado su sensibilidad a varios contaminantes, particularmente al cadmio o al DDT, sugiriéndose su utilidad para la realización de bioensayos.

Por otro lado, se ha señalado que en el Pacífico occidental una especie de *Nebalia* es responsable de daños en los tejidos de ejemplares del tiburón *Scoliodon walbeehmi* (Bleeker, 1856), capturado por medio de palangres, ya que parece ser que estos leptostráceos se alimentan del tejido muscular, pudiendo en ocasiones dejar reducido el cuerpo del tiburón a únicamente la piel y el esqueleto.

1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

No se conoce el caso de ninguna especie amenazada, si bien el desconocimiento en general del grupo impide emitir una valoración apropiada.

1.6. Especies exóticas invasoras

No se conocen hasta la fecha (véase apartado anterior).

1.7. Principales caracteres diagnósticos para la separación de familias

- Tamaño relativo de los enditos de las maxilas.
- Longitud de los toracópodos.
- Longitud relativa del epipodito y exopodito de los toracópodos 2-5.
- Forma del exopodito de los pleópodos 2-4.
- Forma de la furca caudal.

2. Sistemática interna

El orden Leptostraca se divide en tres familias con representantes en la actualidad: Nebaliidae Samouelle, 1819, Nebaliopsididae Hessler, 1984 y Paranebaliidae Walker-Smith & Poore, 2001, de las cuales solo la primera está representada en el ámbito ibérico (nueve especies) y macaronésico (Canarias: dos especies; Madeira: una especie). Debemos mencionar que algunos autores consideran el taxon Leptostraca con la categoría de superorden, incluyendo este a su vez al orden Nebaliacea.

La familia Nebaliopsididae comprende únicamente dos especies, de hábitos planctónicos, caracterizadas principalmente por presentar los pleópodos en forma de paleta, con su borde externo claramente curvado y una furca de aspecto foliáceo. Por el contrario, Paranebaliidae y Nebaliidae presentan los pleópodos con los márgenes paralelos o como mucho ligeramente expandidos y la furca es claramente apuntada distalmente, con apariencia subtriangular. A su vez, Paranebaliidae se diferencia de Nebaliidae en la longitud relativa y apariencia de los toracópodos; así, en Paranebaliidae los toracópodos sobresalen del caparazón mientras que, en Nebaliidae, el epipodito de los toracópodos 2-5, en caso de estar presente, es más largo que el exopodito.

3. Diversidad de leptostráceos ibéricos

El número total de especies de leptostráceos actuales es de 54, repartidas en 10 géneros y tres familias (Haney & Martin, 2004; Song *et al.*, 2013). De ellas, se conocen 18 especies de las costas y fondos profundos (100-3000 m) de Europa occidental (tabla I).

Tabla I. Diversidad de leptostráceos en diferentes áreas y países. Se detalla el número de especies para cada familia con representantes en la actualidad. * Se excluye *Nebalia bipes* debido a que las citas ibéricas y en el sur de Europa son probablemente erróneas y atribuibles a otras especies.

Familia	Mundial ¹	Europa ²	Península Ibérica ³	Francia ⁴	Italia ⁵
Nebaliidae	46	16	9*	6	5
Nebaliopsididae	2	2	–	–	–
Paranebaliidae	6	–	–	–	–
Totales	54	18	9*	6	5

FUENTE DE LOS DATOS: ¹ Mundial: Walker-Smith & Poore (2001), Haney & Martin (2004) y Song *et al.* (2013). ² Europa: Dahl (1985) y Moreira *et al.* (2009). Comprende Europa occidental, excluidas las islas macaronésicas. ³ Península Ibérica: Moreira *et al.* (2009). ⁴ Francia: Ledoyer (1997, 1998). ⁵ Italia: Frogliani (2010).

El último inventario ibérico de leptostráceos (Moreira *et al.*, 2009) comprende nueve especies, distribuidas en dos géneros pertenecientes a una única familia (Nebaliidae), si bien no podemos descartar que esta cifra sea probablemente mayor, particularmente si en el futuro se destina un esfuerzo de muestreo mayor en ciertas áreas geográficas y hábitats. En el ámbito macaronésico, existen registros de Nebaliidae en las islas Canarias (dos especies) y Madeira (una especie), todas ellas también registradas en la Península. Indudablemente, esta diversidad es muy baja en comparación a la peninsular y probablemente se incremente con el examen de nuevas muestras procedentes de diferentes hábitats. Del mismo modo, no podemos descartar la presencia del grupo en las islas Azores, ya que es sabido de su presencia en otras islas oceánicas situadas a gran distancia del continente más próximo, como es el caso de la isla de Santa Helena.

Por otro lado, el grado de conocimiento de la diversidad de los leptostráceos europeos parece estar íntimamente relacionado con la nacionalidad y área de trabajo de los especialistas que han dedicado su atención a este grupo. Por ejemplo, las faunas escandinava (E. Dahl), francesa (M. Ledoyer) e ibérica (J. Moreira y col.) son mucho mejor conocidas que las de otros países europeos o mediterráneos, sobre todo si tenemos en cuenta el número de trabajos publicados en fechas recientes. Por ello, es difícil establecer con exactitud con los datos disponibles si la diversidad ibérica y macaronésica es comparable en términos relativos a la de otros países europeos.

4. Estado actual de conocimiento del grupo

La diversidad actual de los leptostráceos ha sido claramente subestimada, tanto a nivel mundial como ibérico, ya que hasta fechas recientes se pensaba que este grupo estaba formado por un pequeño número de especies de distribución cosmopolita. Sin embargo, estudios realizados en las últimas dos décadas en diferentes partes del globo, incluyendo nuestras costas, han desmontado este viejo paradigma, a través de la descripción de numerosas nuevas especies para la Ciencia, las cuales presentan una distribución geográfica más restringida. Además, se ha puesto de manifiesto que ciertas especies parecen mostrar una cierta afinidad por un hábitat y un rango batimétrico particular, al igual que sucede en otros invertebrados marinos, hecho que ha sido demostrado experimentalmente para una especie del Pacífico Este. No obstante, existen zonas geográficas y hábitats todavía muy poco estudiados, y no sería aventurado indicar que estudios posteriores revelen la presencia de una diversidad de leptostráceos aún mayor, particularmente en fondos marinos profundos (>100 m), incluyendo la región ibérica y macaronésica. En este sentido, sería interesante reexaminar el material ibérico disponible citado previamente como *Nebalia bipes*, especie de distribución boreo-ártica, cuyas citas (con toda seguridad erróneas) menudean en trabajos de biología bentónica, así como revisar el material del grupo depositado en museos y otras instituciones.

5. Principales fuentes de información disponibles

La información disponible sobre leptostráceos está muy dispersa, y generalmente es necesario recurrir a la bibliografía especializada sobre el grupo, que versa principalmente sobre la descripción de nuevos taxones, y en menor medida, sobre diversos aspectos de la Historia Natural de algunas especies.

5.1. Recursos generales relacionados con la taxonomía e identificación de leptostráceos

Es notoria la falta de claves para la identificación de especies de leptostráceos, particularmente del género *Nebalia*, el más diverso. Dahl (1985) aporta una clave de las especies de aguas neríticas europeas mientras que Moreira *et al.* (2009, 2012) ofrecen, respectivamente, una clave para las aguas de la península Ibérica y el Mediterráneo oriental.

Algunos trabajos recientes relevantes a la hora de consultar diversos aspectos de la sistemática y biología de los leptostráceos corresponden a los realizados por: Olesen (1999), Walker-Smith & Poore (2001) y Haney & Martin (2004) sobre las relaciones filogenéticas del grupo; Rainer & Unsworth (1991), Modlin (1996), Vetter (1996b, 1996c) y Lee & Morton (2005) sobre el ciclo vital y ecología de diversas especies; Macquart-Moulin (1979), Vetter (1996a) y Vannier *et al.* (1997) sobre diversos estudios experimentales acerca del comportamiento y ritmos de actividad de varias especies de *Nebalia*.

5.2. Claves de familias de leptostráceos

El trabajo sobre la filogenia de los leptostráceos de Walker-Smith & Poore (2001) incluye una clave para las tres familias de leptostráceos existentes en la actualidad.

5.3. Catálogos

La tesis doctoral de Todd Haney (2008) incluye un catálogo de todas las especies válidas de leptostráceos actuales, descritos hasta tal fecha. Además, la página web *Leptostraca*, gestionada por el propio Haney, recoge información de todo tipo sobre este grupo, incluyendo una recopilación de la bibliografía existente sobre leptostráceos y la información disponible sobre los tipos depositados en museos y otras instituciones.

6. Referencias

- DAHL, E. 1985. Crustacea Leptostraca, principles of taxonomy and a revision of European shelf species. *Sarsia*, **70**: 135-165.
- FROGLIA, C. 2010. Crustacea, Phyllocarida, Leptostraca. *Biologia Marina Mediterranea*, **17** (supl. 1): 471.
- HANEY, T. A. 2008. *Taxonomy and Phylogeography of the Leptostracan Crustacea*. Tesis Doctoral, University of California, Los Angeles, 300 pp. [no publicada]
- HANEY, T. A. 2014. *Leptostraca*. Accesible (2014) en: <http://crustacea.nhm.org/>
- HANEY, T. A. & J. W. MARTIN 2004. A new genus and species of leptostracan (Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida) from Guana Island, British Virgin Islands, and a review of leptostracan genera. *Journal of Natural History*, **38**: 447-469. Accesible (2014) en: <http://decapoda.nhm.org/pdfs/10028/10028.pdf>
- LEDOYER, M. 1997. Leptostracés (Crustacea) de Méditerranée. *Marine Life*, **7**: 29-38. Accesible (2014) en: <http://marinelife-revue.fr/IMG/pdf/ledoyer-1997-marlife.pdf>
- LEDOYER, M. 1998. Leptostracés (Crustacea) des côtes de Mauritanie récoltés au cours de la campagne Eumeli 4 en 1992 et *Sarsinebalia biscayensis* n. sp. de la terrasse de Meriadzek, golfe de Gascogne (Nord-Est Atlantique). *Marine Life*, **8**: 29-33. Accesible (2014) en: <http://marinelife-revue.fr/IMG/pdf/ledoyer2-1998-marlife.pdf>
- LEE, C. N. & B. MORTON 2005. Demography of *Nebalia* sp. (Crustacea: Leptostraca) determined by carrion bait trapping in Lobster Bay, Cape d'Aguilar Marine Reserve, Hong Kong. *Marine Biology*, **148**: 149-157.
- MACQUART-MOULIN, C. 1979. Rythme d'activité endogène chez un nébaliacé (Crustace phyllocaride). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **37**: 281-296.
- MODLIN, R. F. 1996. Contributions to the ecology of *Paranebalia belizensis* from the waters off Central Belize, Central America. *Journal of Crustacean Biology*, **16**: 529-534. Accesible (2014) en: http://aerl06.aerl.ubc.ca/conference/belize/Belize_Scientific_papers/Modlin_1996.pdf
- MOREIRA, J., G. DÍAZ-AGRAS, M. CANDÁS, M. PÉREZ-SEÑARIS & V. URGORRI 2009. Leptostracans (Crustacea: Phyllocarida) from the Ría de Ferrol (Galicia, NW Iberian Peninsula) with description of a new species of *Nebalia* Leach, 1814. *Scientia Marina*, **73**: 269-285. Accesible (2014) en: <http://www.icm.csic.es/scimar/index.php/seclid/6/IdNum/23/>
- MOREIRA, J., M. SEZGIN, T. KATAĞAN, O. GÖNÜLAL & B. TOPALOĞLU 2012. First record of a bathyal leptostracan, *Nebalia abyssicola* Fage, 1929 (Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida), in the Aegean Sea, eastern Mediterranean. *Turkish Journal of Zoology*, **36**: 351-360. Accesible (2014) en: <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1012-53>
- OLESEN, J. 1999. A new species of *Nebalia* (Crustacea, Leptostraca) from Unguja Island (Zanzibar), Tanzania, East Africa, with a phylogenetic analysis of leptostracan genera. *Journal of Natural History*, **33**: 1789-1809. Accesible (2014) en: <http://www.zmuc.dk/inverweb/staff/PDF/Olesen%201999%20%28Nebalia%29.pdf>
- RAINER, S. F. & P. UNSWORTH 1991. Ecology and production of *Nebalia* sp. (Crustacea: Leptostraca) in a shallow-water seagrass community. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **42**: 53-68.
- SONG, J.-H., J. MOREIRA & G.-S. MIN 2013. *Nebalia pseudotroncosoi* n. sp. (Malacostraca: Leptostraca), from South Korea, with a peculiar sexual dimorphism. *Journal of Crustacean Biology*, **33**: 124-136. Accesible (2014) en: [http://www.researchgate.net/profile/Ji-Hun_Song/publication/235636496_Nebalia_pseudotroncosoi_n_sp_\(Malacostraca_Leptostraca\)_from_South_Korea_with_a_peculiar_sexual_dimorphism/links/004635288a04ed1b81000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Ji-Hun_Song/publication/235636496_Nebalia_pseudotroncosoi_n_sp_(Malacostraca_Leptostraca)_from_South_Korea_with_a_peculiar_sexual_dimorphism/links/004635288a04ed1b81000000.pdf)
- VANNIER, J., P. BOISSY & P. R. RACHEBOEUF 1997. Locomotion in *Nebalia bipes*: A possible model for Palaeozoic phyllocarid crustaceans. *Lethaia*, **30**: 89-104.
- VETTER, E. W. 1996a. Enrichment experiments and infaunal population cycles on a Southern California sand plain: response of the leptostracan *Nebalia daytoni* and other infauna. *Marine Ecology Progress Series*, **137**: 83-93. Accesible (2014) en: http://www.researchgate.net/profile/Eric_Vetter/publication/232715863_Enrichment_experiments_and_infaunal_population_cycles_on_a_Southern_California_sand_plain_response_of_the_leptostracan_Nebalia_daytoni_and_other_infauna/links/0fcfd508ecd2fe51f1000000.pdf
- VETTER, E. W. 1996b. Life-history patterns of two Southern California *Nebalia* species (Crustacea: Leptostraca): the failure of form to predict function. *Marine Biology*, **127**: 131-141. Accesible (2014) en: [http://www.researchgate.net/profile/Eric_Vetter/publication/226145709_Life-history_patterns_of_two_Southern_CaliforniaNebalia_species_\(Crustacea_Leptostraca\)_the_failure_of_form_to_predict_function/links/0c96051dc795d53565000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Eric_Vetter/publication/226145709_Life-history_patterns_of_two_Southern_CaliforniaNebalia_species_(Crustacea_Leptostraca)_the_failure_of_form_to_predict_function/links/0c96051dc795d53565000000.pdf)
- VETTER, E. W. 1996c. Secondary production of a Southern California *Nebalia* (Crustacea: Leptostraca). *Marine Ecology Progress Series*, **137**: 95-101. Accesible (2014) en: [http://www.researchgate.net/profile/Eric_Vetter/publication/232715865_Secondary_production_of_a_Southern_California_Nebalia_\(Crustacea_Leptostraca\)/links/0912f508ecd8060134000000.pdf](http://www.researchgate.net/profile/Eric_Vetter/publication/232715865_Secondary_production_of_a_Southern_California_Nebalia_(Crustacea_Leptostraca)/links/0912f508ecd8060134000000.pdf)
- WALKER-SMITH, G. K. & G. C. B. POORE 2001. A phylogeny of the Leptostraca (Crustacea) with keys to families and genera. *Memoirs of Museum Victoria*, **58**: 383-410. Accesible (2014) en: http://museumvictoria.com.au/pages/4128/58_2_walker.pdf