

CLASE MYSTACOCARIDA

Orden Mystacocaridida

Joan Lluís Pretus

Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona
Avda. Diagonal 643: 08028 Barcelona (España)
jpretus@ub.edu

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los mistacocáridos o gambas pincel -por la acumulación de apéndices con sedas en su parte anterior- son primitivos y diminutos crustáceos acuáticos del litoral marino, de medio a un milímetro de longitud. Su forma es alargada, son despigmentados y están desprovistos de aparato ocular, ya que habitan el medio intersticial, en el agua circulante entre los granitos de arena de las playas. Se trata de organismos poco comunes, aunque relativamente abundantes cuando aparecen. A su rareza geográfica cabe añadir la extrañeza de su morfología. En efecto, se trata de crustáceos de aspecto ancestral, a juzgar por las notables dimensiones de sus apéndices cefálicos, desde las antenas a los maxilípedos, que hacen las veces de equipo locomotor y alimenticio. En este punto se asemejan notablemente a la larva nauplius, que es común a los crustáceos, hecho que hizo pensar en un origen neoténico de los mistacocáridos. En el mismo sentido, los apéndices torácicos son sumamente rudimentarios y los abdominales ausentes. El sistema alimentario es muy afín al supuesto para el género *Skara*, microcrustáceo que forma parte de la fauna meiobentónica del Cámbrico, descrita en las pizarras de la formación de Orsten, que aflora en Suecia y norte de Australia. Por otra parte, la cabeza o escudo cefálico está ornamentada con una placa rostral anterior y de un gran labro ventral, posterior al orificio bucal. Es destacable también una potente furca al final del abdomen.

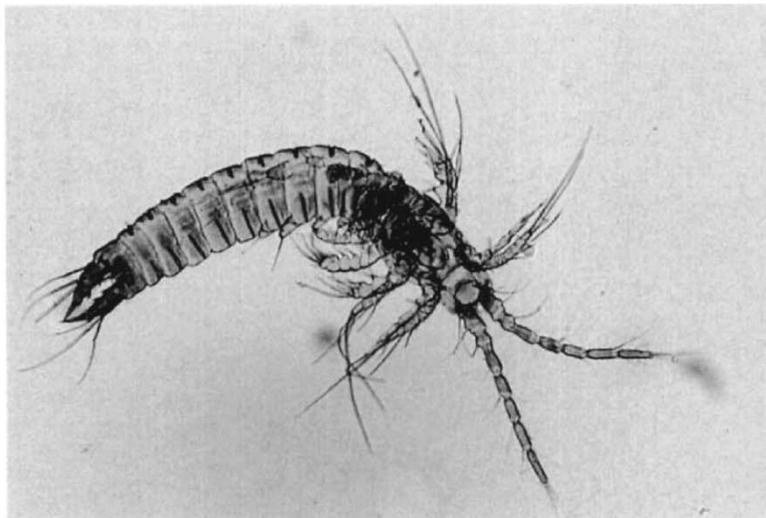
Las distintas especies descritas se caracterizan por un gran conservadurismo morfológico, por lo que la descripción que sigue, referente a la especie *Derocheilocaris remanei* Delamare-Deboutteville & Chappuis, 1951, que encontramos en el dominio iberoibaleár, podría extrapolarse con facilidad al resto de especies, que solo difieren morfológicamente por la numeración de algunas sedas o espinitas.

1.1. Morfología

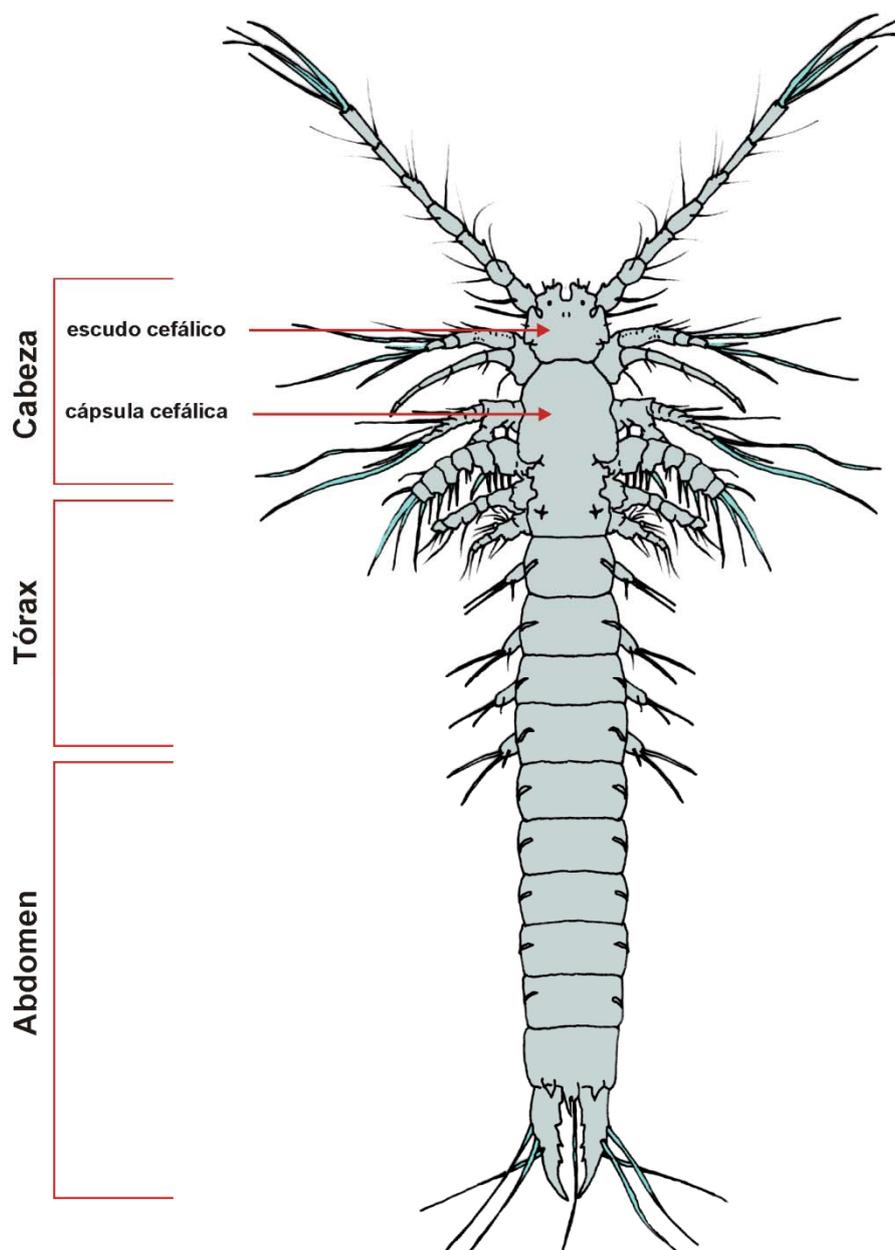
La talla de los ejemplares mayores de *D. remanei* es de 560 μm . La región cefálica consta de una **cápsula cefálica** rectangular, con apéndices **antenaes**, **mandibulares** y **maxilares**, además de un **labro**, muy característico y de grandes proporciones. La cápsula cefálica va precedida anteriormente de la **placa rostral**, que corresponde al segmento antenular, y seguida posteriormente del segmento portador del **maxilípedo**, el cual es libre y conforma lo que algunos autores llaman postcefalosoma, aunque aquí se considera el primer segmento del tórax. De esta manera, son cinco los anillos torácicos, los cuatro últimos con apéndices unisegmentados. El abdomen consta de seis segmentos, el último provisto de la mencionada furca.

La placa rostral, articulada y en posición dorsal, tiene forma cuadrangular. Su perímetro queda recortado en cuatro lóbulos, dos frontales y dos laterales. Sobre los frontales, los márgenes laterales internos delimitan una escotadura medial escasamente ensanchada, subparalela. Los cuatro lóbulos llevan sobre los márgenes anteriores dos pequeñas expansiones agudas de tipo sensorial.

Las primeras antenas constan de ocho artejos, los dos primeros con una marca espiniforme en el cuerpo del artejo y una seda externa. La base del segundo artejo lleva una seda ventral y, en los márgenes interno y externo, un proceso sensorial. Los restantes segmentos llevan sedas distales, en número de 6-4-5-4-5-5. Las segundas antenas constan de un simpodio con un lóbulo interno proximal y una serie de espinitas



1



2

Fig. 1-2. *Derocheilocaris remanei*: 1. Microfotografía a 500x. J. Pretus. 2. Hábitus, visión dorsal. Dibujo de A. Melic.

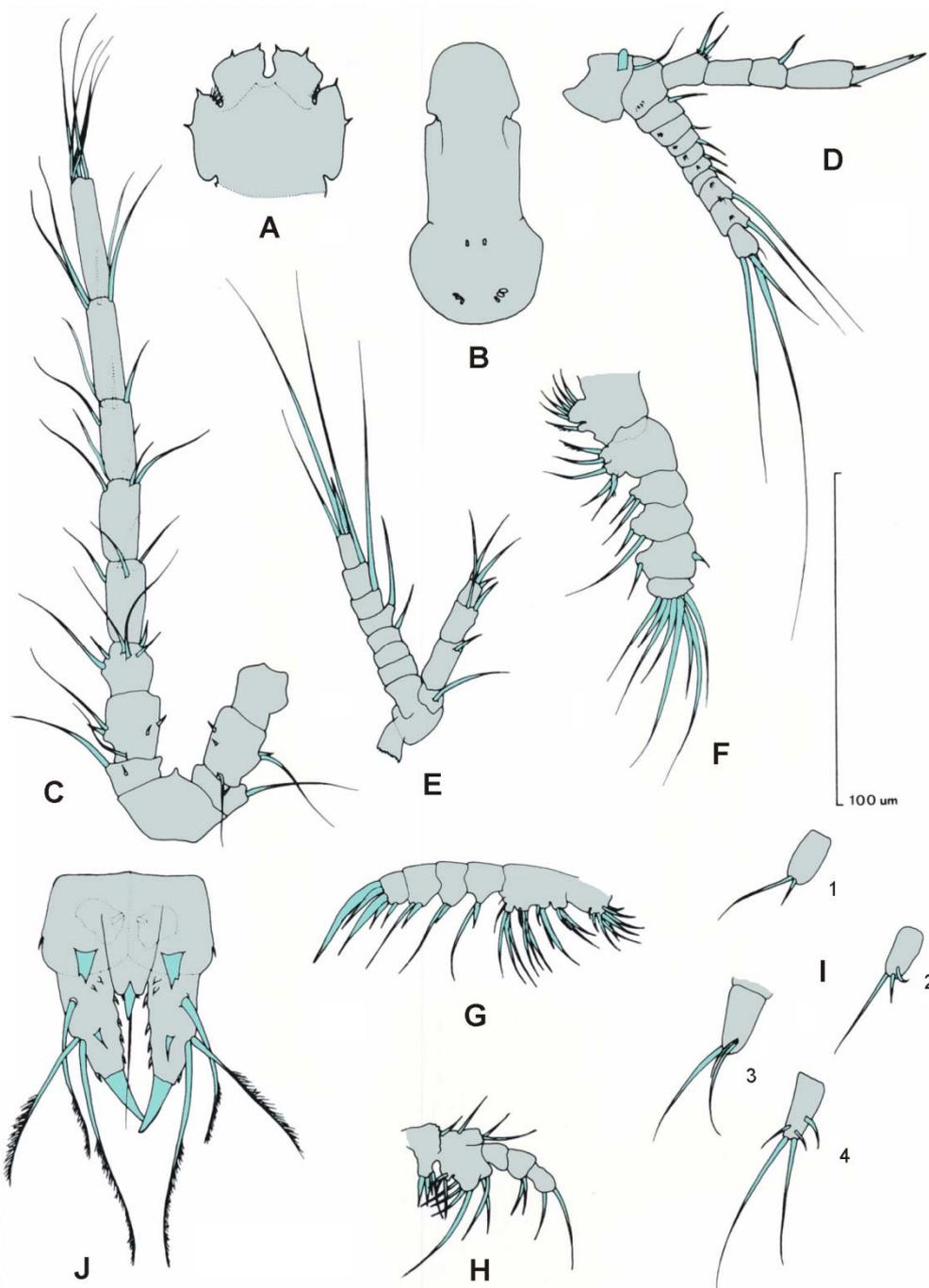


Fig. 3. *Derocheilocaris remanei*, playa de Es Dolç, Mallorca: **A.** placa rostral; **B.** labro; **C.** antena 1; **D.** antena 2; **E.** mandíbula; **F.** maxila 1; **G.** maxila 2; **H.** maxilípido; **I.** apéndices torácicos; **J.** sexto pleonito y furca (Pretus, 1992).

distales, además de una larga seda. Del simpodio arranca un exopodio de nueve artejos, de los que los números 1, 4, 5 y 6 tienen una espina, los 7 y 8 una espina alargada pennada, y el 9 tres espinas pennadas, largas y robustas; de éstas, una sobrepasa en longitud el doble del endopodio entero; el artejo 3 lleva una seda fina, igualmente diferenciada en los ejemplares tipo. El endopodio tiene cinco segmentos, el primero con dos espinitas distales internas; además de éste, sólo el artejo 3 lleva otra seda. El segmento distal es alargado, notablemente más delgado que el anterior, y va acompañado de dos sedas basales; su extremo apical es más o menos ganchudo.

Las mandíbulas tienen el simpodio con una gnatobase alargada y dentada en su extremo. El exopodio lleva ocho artejos, el basal robusto, seguido de cuatro segmentos cortos y tres segmentos más alargados distales. Los tres primeros segmentos carecen de sedas. A partir del artejo 4 surgen sedas únicas laterales, que se alargan cuanto más distales, hasta el segmento apical, que lleva tres sedas desiguales. El endopodio lleva cuatro segmentos con 1-1-2-3 sedas.

Las primeras maxilas tienen seis artejos, los dos primeros con el margen interno con dos enditos cada uno, que llevan 5-1 y 2-3 sedas respectivamente. Los segmentos 3 y 4 llevan dos sedas. El segmento 5 lleva

una seda en cada margen. El segmento distal es más estrecho y corto que los anteriores, y lleva, igual que los ejemplares tipo de la especie, ocho sedas. El primer segmento de las segundas maxilas lleva nueve sedas. El artejo 2 puede homologarse a un basipodio, y tiene cuatro enditos, de los que se contabilizan 3-3-4-4(5) sedas desde el proximal al distal. Siguen tres artejos similares armados con una espina y una seda. Finalmente un artejo distal lleva cinco sedas aplanadas.

El gran desarrollo del **labro** es característico de Mistacocarida. De proporciones subrectangulares, su parte anterior tiene forma de capuchón circular, mientras la parte posterior es semicircular, y posee unas acanaladuras simétricas.

Los maxilípedos tienen estructura segmentaria completa: un simpodio dividido en una región coxal y otra basal, donde arranca un endopodio triarticulado y un exopodio atrófico provisto de dos sedas. La región coxal y la basal tienen enditos que contabilizan cuatro y nueve sedas respectivamente. En la parte externa del simpodio se encuentran dos sedas. Los dos artejos distales del endopodio llevan igualmente dos sedas, situadas distomarginalmente en el penúltimo artejo, y apicalmente en el artejo terminal.

Los **segmentos torácicos**, contando el portador de los maxilípedos, y los abdominales, excepto el último, llevan mediolateralmente unas ranuras oblicuas dentadas interiormente. Los cuatro últimos segmentos torácicos llevan pares de apéndices unisegmentados reducidos. De los apéndices nacen dos sedas en el primero y tres en los restantes. Los machos llevan en el último apéndice dos ganchos subterminales curvos internos, flanqueando la parte medial del segmento. Este rasgo se supuso expresión de dimorfismo sexual, siendo demostrado convincentemente por Hessler & Sanders (1966) para *D. typicus*.

Los seis **segmentos abdominales** carecen de apéndices, y el último da soporte a la furca. La parte ventral de este segmento muestra una región esclerotizada dividida simétricamente. La furca consta de dos brazos furcales cónicos y curvados. Cada rama lleva escamitas internas que sobresalen en los márgenes laterales. La setación consta de una seda dorsal anterior y dos mediales posteriores; todas ellas son plumosas. Tres expansiones dorsales del último segmento abdominal coronan el diseño del conjunto furcal. La central arranca de un proceso supraanal de tipo opercular, y lleva una seda larga central y una prolongación espinosa. Las dos expansiones laterales son asimétricas, con la parte interna más pronunciada.

1.2. Historia natural

Por sus dimensiones y tipo de vida, los mistacocáridos pertenecen al meiobentos intersticial. Su alimentación se basa en el pastoreo de la película detritica depositada entre los granitos de arena, creando para ello corrientes de agua que progresan desde la parte posterior ventral de la cabeza hacia la cavidad bucal. Parecen tolerar bien los cambios de salinidad, pero requieren de aguas bien oxigenadas dado su elevado metabolismo y su intolerancia a la presencia de ácido sulfhídrico o a bajas tensiones de oxígeno (Zinn, 1988), habida cuenta de su falta de órganos respiratorios o circulatorios.

Su Historia de Vida los ubica en el extremo lento de las estrategias demográficas, con puestas reducidas a un único huevo, con una o pocas puestas al año, siendo la longevidad del adulto anual. Sus especies son dioicas, con machos y hembras por separado, aunque su dimorfismo sexual es mínimo y solo debido a unos ganchos distales en el cuarto segmento torácico del macho. Las hembras poseen un ovario único, no doble, que produce un huevo de grandes dimensiones (Hessler & Elofsson, 2012). Los testes de los machos producen gran cantidad de esperma. Se supone que la fecundación es externa. El huevo requiere unos 40 días para su eclosión. El desarrollo de las diferentes especies a ambos lados del Atlántico es muy parecido (Haug *et al.*, 2011) y se inicia con la eclosión de una larva naupliar bentónica ya provista de su primera maxila, a la que siguen de siete a nueve estadios naupliares sucesivos. No existen estadios de dispersión en el ciclo de vida de los mistacocáridos.

1.3. Distribución / Aspectos históricos

La subclase Mystacocarida (Pennak & Zinn, 1943) fue descrita como un nuevo orden de crustáceos, originario de la fauna intersticial de las playas de Massachusetts y Connecticut, siendo uno de los hallazgos que estimuló la profundización en el estudio de los medios freáticos 'en pequeño'. La originalidad morfológica del grupo no fue juzgada con unanimidad a la hora de situar sistemáticamente la especie, y mientras se propuso la creación de la nueva subclase (Drach, in Pennak, 1951), Armstrong (1949) los consideraba como una subdivisión de los copépodos. Hoy día, tomando en consideración los restantes grupos arcaicos conocidos de crustáceos, su individualidad sistemática está fuera de dudas.

En la región mediterránea, donde ya Stanko Karaman y Chappuis habían iniciado la exploración de la fauna freática de las aguas dulces, la búsqueda de mistacocáridos no se hizo esperar, y en 1951 Angelier y Delamare desarrollaron paralelamente un amplio programa de prospección intersticial. Remane, por su lado, encontró los primeros mistacocáridos en Sète aquel mismo año, seguido de Chappuis, Remane y Delamare, que los colectan en Canet-Plage (1951), describiendo *Derocheilocaris remanei* (Delamare & Chappuis, 1951).

La primera constatación sorprendente fue la gran similitud morfológica que la nueva especie compartía con la especie americana, describiéndose caracteres diferenciales muy poco significativos, algunos de los cuales, basados en las prolongaciones sensoriales de la placa rostral, aún resultaron erróneos (Hessler & Sanders, 1966).

Los años cincuenta conocieron un rápido avance en el conocimiento de la distribución de los mistacocáridos dentro y fuera del Mediterráneo. Bajo el mismo género *Derocheilocaris* fue descrita una nueva especie en las costas de Chile (Dahl, 1952); nuevas poblaciones a lo largo de la costa atlántica, desde Gascuña hasta Sudáfrica, fueron tratadas como formas tipo o variantes subespecíficas de *D. remanei* (Noodt, 1954). La costa catalana fue explorada en esta época por Delamare (1954), quien encuentra *D. remanei* en

Sitges, al mismo tiempo que Delamare & Chappuis (1954) describen detalladamente la especie tipo del Rosellón, toda vez que separan en una categoría subespecífica, *D.r. biscayensis*, las poblaciones atlánticas de Europa.

Los trabajos sobre freatobiología litoral de toda esta época fueron sintetizados en una obra extensa (Delamare, 1960), donde el espacio dedicado a los mistacocáridos ocupa casi un 10% de la edición. Si la caracterización de las preferencias ambientales de las especies parecían quedar bien tipificadas, los aspectos morfológicos y biogeográficos aún permanecían confusos.

El problema taxonómico de los mistacocáridos fue tratado después de los sesenta, década en que prevalecieron estudios de tipo autoecológico. Sin embargo, Hessler & Sanders (1966) revisaron en profundidad la especie americana *D. typicus*, que, al compararla con *D. remanei*, les llevó a similitud micromorfológica entre las dos especies; es oportuno mencionar que ambas, por otra parte, difieren notablemente por el número y morfología de sus estadios larvarios, así como por la fase en que ocurre la eclosión.

El conservadurismo morfológico no ha impedido la descripción de nuevas especies, siempre escasamente diferenciadas, dentro del género *Derocheilocaris*. Para el Viejo Mundo, en Israel Masry & Por (1970) describen una nueva especie y una subespecie. Hessler (1972), estudiando material atlantoafricano, describe dos nuevas especies. MacLachlan & Grindley (1974) describen una nueva especie sudafricana, tratándose del mismo taxón que Noodt describiera con el nombre de *D. remanei katesae*, estableciéndose más tarde la sinonimia (MacLachlan, 1979).

En contraposición a este estado de la taxonomía del género tipo, los mistacocáridos sudamericanos se individualizan por poseer un estatus morfológico y una variabilidad interespecífica más diferenciadas. Renaud-Mornant (1976) considera las especies neotropicales formando un género aparte, *Ctenocheilocaris*, que engloba la especie descrita por Dahl (1952), autor que ya preveía en su tiempo un diagnóstico de orden superior. Las cuatro especies neotropicales (Renaud-Mornant, 1979) son claramente diferenciadas, y algunas muestran una distribución sublitoral que puede llevar a la pista de una buena interpretación histórica del grupo. De hecho, Zinn (1988) relata la existencia de muestras de meiobentos marino intersticial procedentes de 20-30 m de profundidad, al sureste de Estados Unidos, de donde se han extraído mistacocáridos innominados. Esto hace pensar que el espacio de diferenciación central de los mistacocáridos aún no ha sido identificado, de modo que difícilmente pueden extraerse conclusiones biogeográficas sólidas con las especies supralitorales conocidas. Sea como sea, parece factible que las glaciaciones hayan recortado la distribución de *D. remanei* y *D. typicus* hacia el norte (Hessler & Sanders, 1966), y también que la deriva continental haya sido el modelador general de las distribuciones (Friauf & Bennet, 1974).

En cuanto al medio apropiado para *D. remanei*, el conjunto de localidades habitado por esta especie coincide en una serie de características (Delamare-Deboutteville, 1960): granulometría fina, con un máximo granulométrico de 0,2 mm, buena circulación, y por tanto ausencia de arcillas; composición silícica de los granos, cuya resistencia a la rodadura les confiere angulosidades que facilitan la circulación hídrica. Además, una oxigenación adecuada del agua, y la estabilidad de la masa de arena frente al hidrodinamismo, garantizan las posibilidades de existencia de la especie, por otra parte euriterma y eurihalina. En un resumen zoogeográfico sobre la especie, Coineau (1979) reconsidera brevemente los requerimientos mencionados, sin nombrar la necesidad de arena silícica. Delamare (1960) encuentra mistacocáridos en arenas gruesas de forma accidental, estimando que ello no afecta a la supervivencia de los mismos por no implicar una reducción del volumen de la matriz de espacios vacíos ocupados por agua. Pretus (1992) los encuentra en arenas más bien gruesas, de más de 1 mm de grosor.

1.4. Interés científico y aplicado

Los mistacocáridos pueden considerarse fósiles vivos cuyo hábitat se ha reducido al medio intersticial, y donde han reproducido apomorfias adaptativas a este medio, pero conservan rasgos morfológicos ancestrales. Su interés científico en cuanto a la reconstrucción filogenética de los artrópodos es excepcional. En efecto, basta con contemplar al conjunto de los mandibulados, dentro de los artrópodos, que se dividen en dos grandes troncos, el de los miriápodos y el de los pancrustáceos (Zrzavý *et al.*, 1997), y centrar nuestra atención en éste último, que abarca tres clados monofiléticos conteniendo la totalidad de los crustáceos y los hexápodos. Los mistacocáridos pertenecen al más ancestral de estos tres clados, el de los Oligostraca (Reiger *et al.*, 2010), que se separa del tronco de los pancrustáceos antes de la segregación de los crustáceos verdaderos de los insectos. Los oligostráceos contienen además a los ostrácodos (Koenemann *et al.*, 2010), los Ichthyostraca (Zrzavý *et al.*, 1997) que reúne a los branquiuros y pentastómidos, así como al grupo extinguido de los scaracáridos (Müller & Walossek, 1985), con *Skara minuta* del Cámbrico. Comparten entre sí muy pocos caracteres, a lo sumo una reducción del número de segmentos corporales. La afiliación de los mistacocáridos con los ictiostráceos y ostrácodos, revelada mediante genealogías moleculares, se contraponen a suposiciones basadas en afinidades morfológicas que los relacionaban con los copépodos dentro de los Maxillopoda, grupo éste en definitiva parafilético.

1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

La polución orgánica por vertidos accidentales, diferentes formas de contaminación regular de las playas por residuos, así como la gestión de playas con maquinaria pesada repercuten desfavorablemente en el hábitat de los mistacocáridos, que podrían considerarse buenos indicadores de calidad ambiental de estos hábitats, tanto en relación a su calidad química, grado de oxigenación del agua intersticial y estabilidad del manto freático litoral ante perturbaciones de carácter mecánico.

2. Diversidad iberobalear

• Familia **Derocheilocarididae**

Género *Derocheilocaris* Pennak & Zink, 1943

Derocheilocaris remanei Delamare-Deboutteville & Chappuis, 1951

Una sola especie encontrada en la playa de Sitges (Cataluña) (Delamare-Deboutteville, 1954), playa de Es Dolç en Ses Salines (Mallorca) (Pretus, 1992) y en la playa de El Saler (Valencia) (R. Cabria, com. pers., 2013). No citada de los archipiélagos macaronésicos.

3. Referencias

- ARMSTRONG, J.C. 1949. The systematic position of the crustacean genus *Derocheilocaris* and the status of the subclass Mystacocarida. *American Museum Novitates*, **1413**: 1-6. Accesible (2014) en: <http://hdl.handle.net/2246/4277>
- COINEAU, N. 1979. *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis 1951 (Crustacés, Mystacocarides). In: *Documents pour un Atlas Zoogeographique du Languedoc-Roussillon*, 4: 4 pp.
- DAHL, E. 1952. Mystacocarida. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49, 7. *Lunds Universitets Årsskrift (n. ser)*, (2) **48**(6): 1-41.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. 1954. Premières recherches sur la faune souterraine littorale en Espagne. *Publicaciones Instituto Biología Aplicada*, **17**: 119-129.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. 1960. *Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Hermann, Paris: 740 pp.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. & P. CHAPPUIS 1951. Présence de l'ordre des Mystacocarida Pennak et Zinn dans le sable des plages du Roussillon: *Derocheilocaris remanei* n. sp. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, **233**: 437-439. Accesible (2014) en: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k3185k/f437.image.langFR>
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl. & P. CHAPPUIS 1954. Morphologie des mystacocarides. Recherches sur les Crustacés Souterrains. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, **91**(1): 7-24.
- FRIAUF, J.J. & LL. BENNETT 1974. *Derocheilocaris hessleri* a new mystacocarida (Crustacea) from the Gulf of Mexico. *Vie Milieu*, **24**(3) sér. A: 487-496.
- HAUG, J.T., J. OLESEN, A. MAAS & D. WALOSEK 2011. External morphology and post-embryonic development of *Derocheilocaris remanei* (Mystacocarida) revisited, with a comparison to the Cambrian taxon *Skara*. *Journal of Crustacean Biology*, **31**: 668-692. Accesible (2014) en: https://www.uni-ulm.de/fileadmin/website_uni_ulm/nawi_biodok/publikationen/2011_HaugJT_et_al_Mystacocarida_opt.pdf
- HESSLER, R.R. 1972. New species of Mystacocarida from Africa. *Crustaceana*, **22**: 259-273.
- HESSLER, R. & R. ELOFSSON 2012. The reproductive system of *Derocheilocaris typica* (Crustacea, Mystacocarida). *Arthropod Structure & Development*, **41**: 281-291.
- HESSLER, R. & H.L. SANDERS 1966. *Derocheilocaris typicus* Pennak & Zinn (Mystacocarida) revisited. *Crustaceana*, **11**: 141-155.
- KOENEMAN, S., R. A. JENNER, M. HOENEMANN, T. STEMME & B.M. VON REUMONT 2010. Arthropod phylogeny revisited, with a focus on crustacean relationships. *Arthropod Structure & Development*, **39**: 88-110. Accesible (2014) en: <http://decapoda.nhm.org/pdfs/31579/31579.pdf>
- MASRY, D. & F.D. POR 1970. A new species and a new sub-species of Mystacocarida (Crustacea) from the Mediterranean shores of Israel. *Israel Journal of Zoology*, **19**: 95-103.
- MCLACHLAN, A. 1979. The identity of *Derocheilocaris remanei katesae* (Mystacocarida) from South Africa. *Crustaceana*, **37**(2): 223.
- MCLACHLAN, A. & J.R. GRINDLEY 1974. A new species of Mystacocarida (Crustacea) from Algoa Bay, South Africa. *Annals of The South African Museum*, **66**: 169-175. Accesible (2014) en: <http://biostor.org/reference/128354>
- NOODT, W. 1954. Crustacea Mystacocarida von Süd-Afrika. *Kieler Meeresforschungen*, **10**(2): 243-246.
- PENNAK, R.W. 1950. Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh-water and marine beaches. *L'Année Biologique*, **27**(6): 448-480.
- PENNAK, R.W. & D.J. ZINN 1943. Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smithsonian miscellaneous collections*, **103**(9): 1-11. Accesible (2014) en: http://www.archive.org/details/cbarchive_107595_mystacocaridaaneworderofcrusta1862
- PRETUS, J. LI. 1992. Contribució al coneixement de la fauna intersticial litoral. Presència de Mystacocarides (Crustacea) a l'illa de Mallorca. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, **60**: 113-119. Accesible (2014) en: <http://www.raco.cat/index.php/ButlletilCHN/article/view/222552/303356>
- REIGER, J. C., J. W. SHULTZ, A. ZWICK, A. HUSSEY, B. BALL, R. WETZER, J. W. MARTIN & C. W. CUNNINGHAM 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, **463**: 1079-1084.
- RENAUD-MORNANT, J. 1976. Un nouveau genre de Crustacé Mystacocaride de la zone néotropical: *Ctenocheilocaris claudiae* n.g., n.sp. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, **282** Série D: 863-866. Accesible (2014) en: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k5629834b/f73.image>
- RENAUD-MORNANT, J. 1979. Mystacocarides du Bresil. Description de deux espèces nouvelles du genre *Ctenocheilocaris* Renaud-Mornant, 1976 (Crustacea). *Vie Milieu*, **28/29**(3) sér. AB: 393-408.

- ZINN, D. 1988. Mystacocarida. In: Botosaneanu, L. (ed.). *Stygofauna Mundi*. pp. 385-388. Brill. Leiden.
- ZRZAVÝ, J., V. HYPŠA & M. VLÁSKOVÁ 1997. Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets. In Fortey, R.A. & R.H. Thomas (Eds.): *Arthropod Relationships*. Columbia Univ. Press. New York, pp: 97-107.