

---

# **III**

## **GRUPOS DE CRUSTACEA**



---

# 17

## CUMACEA

Daniel Roccatagliata<sup>1</sup>

**ABSTRACT.** Cumacea represent a distinctive and uniform order of the superorder Peracarida, comprising over 1200 species, 120 genera, and nine families. They are quite small (1-35 mm) but easily recognizable by their inflated carapace and pereion followed by a slender pleon ending in a forked tail. Most cumaceans are marine, extending from the intertidal zone to depths greater than 7000 m, although some of them occur in brackish waters and a few in freshwater. They live partially buried in sediments, but many sublittoral species may swim up into the plankton at night. Some are suspension feeders, others graze material from the surface of individual sand grains, and a few are predators. Our knowledge of the cumaceans from Mexico is scanty, with only 32 nominal species reported from very shallow waters and just a few localities. Of these species, eight have been recorded from the Gulf of Mexico, 11 from the Caribbean Sea and 13 from the Pacific Ocean. A much larger number of species is expected with further samplings in shallow and deep-sea waters. The major aims of this account are to present the first compilation on Mexican cumaceans and to encourage young taxonomists to study this interesting group.

### INTRODUCCIÓN

Los miembros del orden Cumacea presentan escasa variación interespecífica e integran un taxón claramente distinguible de los restantes Peracarida. En tal sentido, el carcinólogo Waldo S. Schmitt manifiesta que después de haber visto una o dos especies de Cumacea, uno es capaz de reconocer cualquier otra especie de este taxón. Actualmente

se conocen más de 1200 especies, que se distribuyen en todas las latitudes y desde la zona de mareas hasta las grandes profundidades abisales (Jones, 1969; Băcescu & Petrescu, 1999). Las especies de este orden son marinas principalmente; sin embargo, existen algunas que han invadido los estuarios, y unas pocas que habitan en aguas francamente dulces (Bachmann & Mognilevsky, 1973; Jones, 1976; Roccatagliata, 1991).

La taxonomía de Cumacea se facilita por la existencia del volumen de *Das Tierreich* en el que Stebbing (1913) presentó la lista sinonímica y la diagnosis de todas las especies conocidas hasta ese entonces, y los dos tomos del *Crustaceorum Catalogus* preparados por Băcescu (1988, 1992). Por otra parte, el trabajo de Zimmer (1941), publicado en el *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, sigue siendo —aunque algo desactualizado— la mejor compilación sobre anatomía y biología de Cumacea que existe hasta el presente.

### ASPECTOS GENERALES

Los cumáceos son fácilmente identificables por poseer un cefalopereion conspicuo, seguido por un pleon delgado y flexible que en su extremo lleva un par de urópodos estiliformes (Fig. 17.1). Por lo general presentan tallas inferiores a los 12 mm, aunque existen algunas especies, con frecuencia de aguas frías o profundas, de tamaño mayor. El gigante del grupo es *Diastylis goodsiri* Bell, 1855, que puede alcanzar 35 mm de longitud.

El caparazón siempre coalesce con los tres primeros somitos del pereión, a veces con el 4to., o más raramente con el 5to. o 6to. somito, que a cada lado llevan una cámara branquial y un lóbulo pseudorrostral. Habitualmente, ambas prolongaciones pseudorrostrales convergen por delante del lóbulo ocular y forman el pseudorrostro, que junto con las válvulas respiratorias que se hallan por deba-

---

<sup>1</sup> Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria - Núñez, C1428EHA Buenos Aires, Argentina. Correo electrónico: rocca@bg.fcen.uba.ar

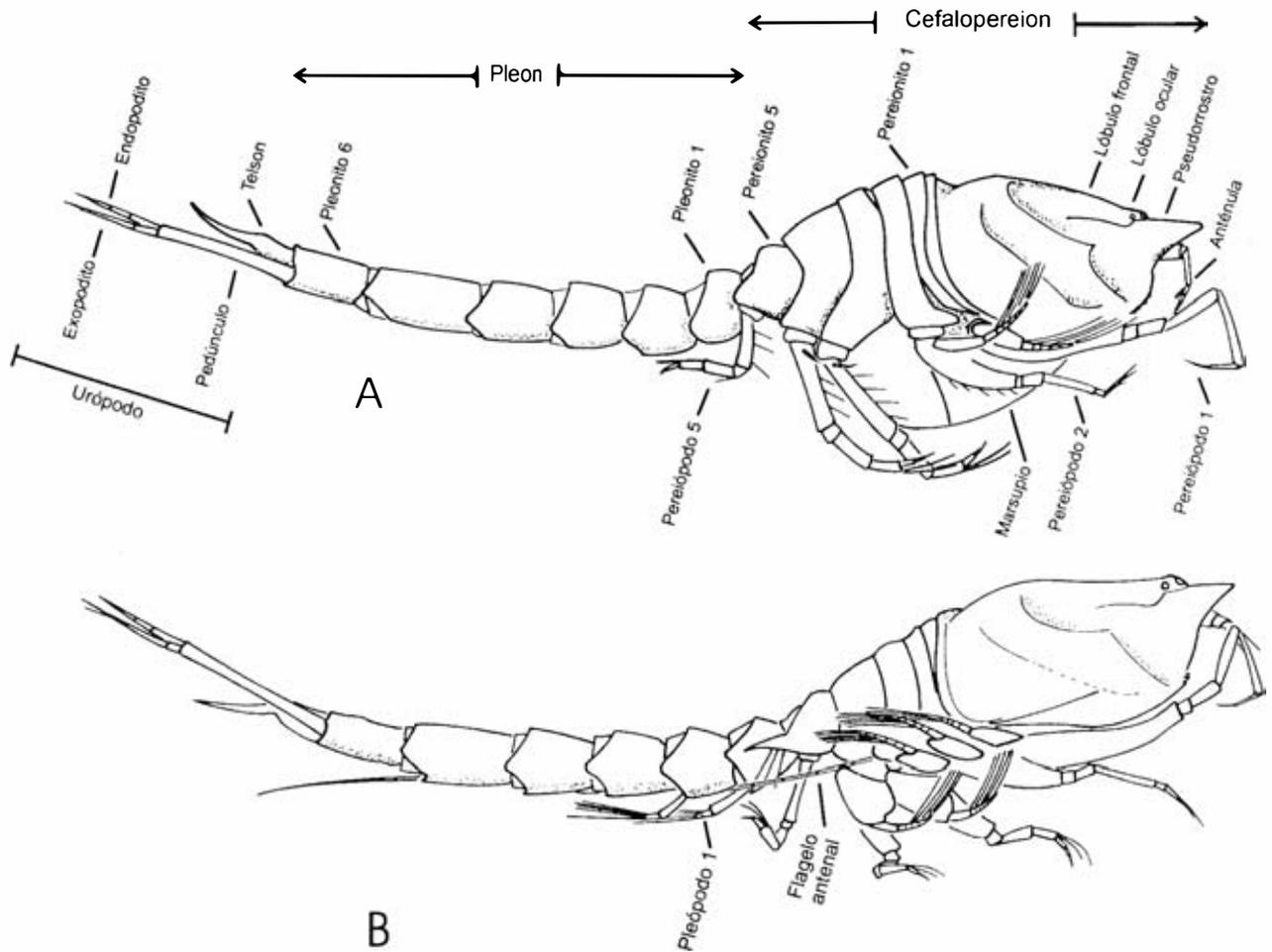


Fig. 17.1. Vista general *Oxyurostylis smithi* Calman, 1912. A, hembra marsupial; B, macho adulto (Modificado de Roccatagliata & Heard, 1995).

jo de éste, constituyen el denominado sifón exhalante, a través del cual es expulsada el agua de la corriente respiratoria. Sin embargo, algunos géneros, como *Schizotrema* Calman, 1911, presentan un par de sifones divergentes, y otros, como *Eudorella* Norman, 1867, un orificio respiratorio exhalante dorsal, no existiendo pseudorrostro. El caparazón a menudo presenta un ángulo anterolateral e inmediatamente por encima de éste, una hendidura o seno por donde emergen las antenas. En la parte dorsal del caparazón se halla el lóbulo frontal y por delante de éste el lóbulo ocular, que por lo general lleva un ojo impar. El lóbulo ocular persiste aun en ausencia del ojo, pero desaparece en *Nannastacus* Bate, 1865, cuyas especies poseen un par de ojos laterales. El pleon consta de seis segmentos cilíndricos. El ano, protegido por un

par de valvas, se abre en la cara inferior del telson o, cuando este último está ausente, en el extremo del 6to. pleonito.

En las hembras la antena es rudimentaria, en tanto que en los machos a menudo está bien desarrollada y consta de un pedúnculo y un flagelo multiarticulado de longitud variada, que en muchas especies se extiende hasta el extremo del cuerpo o, incluso, lo sobrepasa algo. En unas pocas especies, el macho posee antenas cortas y robustas que utiliza para sujetar a la hembra durante el cortejo nupcial (Sars, 1900; Gnewuch & Croker, 1973; Saloman, 1981). Un caso excepcional es el de *Almyracuma proximoculi*, donde ambos sexos poseen antenas rudimentarias, y el macho sujeta a la hembra con sus robustos maxilípedos III y pereiópodos I durante el periodo que precede a la

cópula (Duncan, 1983). La mandíbula no lleva palpo, posee una parte incisiva y otra molar, y entre ambas hay una hilera de sedas fuertes y una *lacinia mobilis*. Por lo general, el proceso molar es robusto y cilíndrico, ofreciendo una superficie amplia de masticación; también puede ser estiliforme (*Campylaspis* y afines) o faltar (*Coricuma*).

Poseen tres pares de maxilípedos y cinco pares de pereiópodos. El maxilípedo I lleva un par de proyecciones laminares, una dirigida hacia atrás —en forma de canoa— que lleva lóbulos branquiales, y otra dirigida hacia adelante —en forma de lanza— que se ensancha distalmente dando origen a una de las dos válvulas respiratorias. El primer pereiópodo normalmente interviene en la captura y manipulación del alimento; los otros cuatro son utilizados para excavar el sustrato. Los exopoditos están presentes en un número variable de apéndices, con frecuencia en mayor número en los machos que en las hembras. Los pereiópodos de las hembras adultas, al igual que en el resto de los Peracarida, poseen expansiones laminares (oostegitos), que en conjunto forman una cámara incubadora o marsupio, donde tiene lugar el desarrollo de los embriones. Las crías abandonan el marsupio cuando aún les falta el último par de pereiópodos, estado que se conoce con el nombre de *manca*. Los machos no poseen órgano copulador, a excepción de *Archaeocuma peruana* y *Campylaspis rowe*, que tienen un par de penes rudimentarios (Băcescu, 1972; Băcescu & Muradian, 1974). Los pleópodos están ausentes en las hembras, salvo en *Archaeocuma peruana*, donde ambos sexos llevan un único par de pleópodos. En los machos se hallan en número variable (uno a cinco pares) o pueden faltar. Los urópodos constan de un pedúnculo unisegmentado y dos ramas, la externa siempre posee dos artejos, y la interna uno a tres artejos.

## MIGRACIONES VERTICALES

Numerosos trabajos mencionan capturas nocturnas de cumáceos con redes de plancton o con luces artificiales de baja intensidad (Fage, 1933, 1945; Hale, 1953; Donath-Hernández, 1988a; entre otros) estando, por consiguiente, ampliamente justificada la inclusión de Cumacea en las «Fiches d'iden-

tification du zooplancton» (Jones, 1957). Anger & Valentin (1976) y Valentin & Anger (1977) estudiaron *in situ* la fase pelágica nocturna de *Diastylis rathkei*, gracias a la instalación de un laboratorio submarino a 15 m de profundidad en el Mar Báltico. Este cumáceo no abandona el sedimento mientras exista luz. La migración vertical comienza una hora después del crepúsculo, alcanza su máxima intensidad entre las 22:00 y las 23:00 h y termina poco después de medianoche. Habermehl *et al.* (1990) postularon que la intensidad de migración de *D. rathkei*, al igual que en otros cumáceos, decrece en forma gradual en las horas que anteceden al alba. Macquart-Moulin & Castelbon (1990) sugieren que las variaciones cíclicas de presión de corto periodo y baja amplitud, tales como las producidas por el pasaje de las olas sobre el fondo en áreas litorales, inducen una actividad natorial intensa en los cumáceos. Akiyama (1995, 1997) propuso que las migraciones verticales diarias de *Dimorphostylis asiatica*, en aguas someras están regidas por los ciclos de luz-oscuridad y de mareas. No solo las especies halladas a poca profundidad presentan fases pelágicas nocturnas, éstas también han sido observadas en especies que habitan en aguas relativamente profundas (150 m); sin embargo, la extensión de estas migraciones verticales parece ser reducida (Kaartvedt, 1986).

Las migraciones verticales están asociadas con la muda, tal como lo sugiere la captura de numerosos ejemplares recién mudados en el plancton (Fage, 1933; Valentin & Anger, 1977; Yoda & Aoki, 2002). Además, Valentin & Anger (1977) observaron en las cajas de Petri que los ejemplares de *D. rathkei* que presentaban cutículas rígidas mudaban a los pocos minutos de ser recolectados en el plancton. Estos autores suponen que el macho adulto y la hembra preparatoria de *D. rathkei* se aparean en el plancton. En el mismo sentido, Yoda & Aoki (2002) sugirieron que en *Bodotria similis* la cópula tiene lugar durante la fase planctónica y que a continuación la hembra marsupial recién mudada se dirige al fondo.

## ALIMENTACIÓN

Se conocen distintas modalidades de alimentación en este orden. Según Forsman (1938), *Diastylis*

*rathkei* 'palea' el lodo con los pereiópodos I, selecciona la materia a ingerir con el maxilípodo III y la toma con sus piezas bucales. Este método de alimentación directa del sustrato, que presentan las especies que viven en sedimentos finos, se opone al descrito para las especies que viven sobre fondos arenosos. Estas últimas hacen girar rápidamente los granos de arena, raspando la materia orgánica de su superficie (Foxon, 1936; Bachmann & Moguevsky, 1973).

Wieser (1956) sugirió que *Cumella vulgaris* presenta un comportamiento facultativo. En sedimentos relativamente gruesos ( $> 150 \mu$ ) raspa la materia orgánica de la superficie de cada grano de arena; por el contrario, en sedimentos finos ( $< 150 \mu$ ) se alimenta del depósito. Por último, las especies de *Campylaspis* y otros géneros afines poseen mandíbulas con un proceso molar estiliforme y maxilípedos II cortos, robustos y munidos de fuertes espinas, lo que sugiere un régimen alimentario de tipo depredador.

## PARÁSITOS

Los cumáceos rara vez llevan epibiontes o parásitos sobre la superficie externa del cuerpo. Su adaptación a vivir en los primeros milímetros del sedimento, la abrasión a la que se ven sometidos cada vez que se desentierran, para nadar un corto tramo y volver a enterrarse en un sitio nuevo de alimentación, y las actividades de aseo que realizan con sus urópodos, son algunos de los factores que podrían desalentar la fijación de otros organismos (Hale, 1943; Dixon, 1944). Por el contrario, se conocen varios parásitos que se alojan en las cámaras branquiales de ambos sexos o en el marsupio de las hembras adultas. Éstos incluyen más de diez especies de copépodos Nicothoidae, dos isópodos Cryptoniscoidea, un cirripedio Rhizocephala y un Tantulocarida (Hansen, 1916; Bourdon, 1972; Bocquet-Védrine, 1984; Huys *et al.*, 1993; Boxshall & Defaye, 1995).

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA EN MÉXICO

Hasta el presente se conocen 32 especies nominales de cumáceos de México, un número relativa-

mente bajo si se lo compara con el total de especies citadas de las áreas lindantes (Figs. 17.2-3;

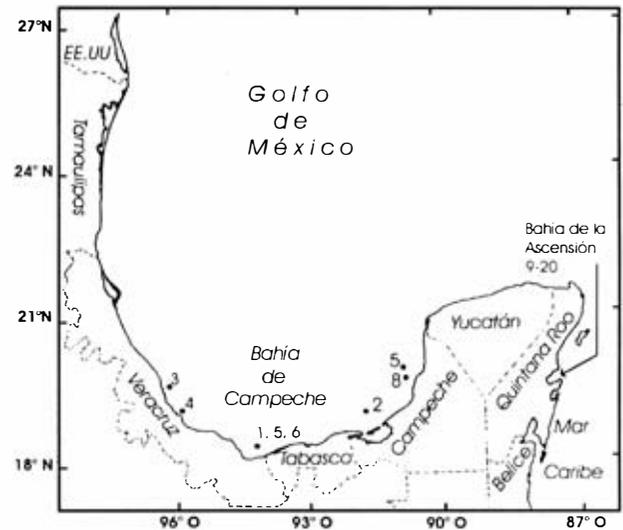


Fig. 17.2. Cumáceos del golfo de México. Las especies numeradas del 1 al 20 se indican en el apéndice 17.2. No se incluye a *Cumella meredithi* (ver aclaración en apéndice 17.2).

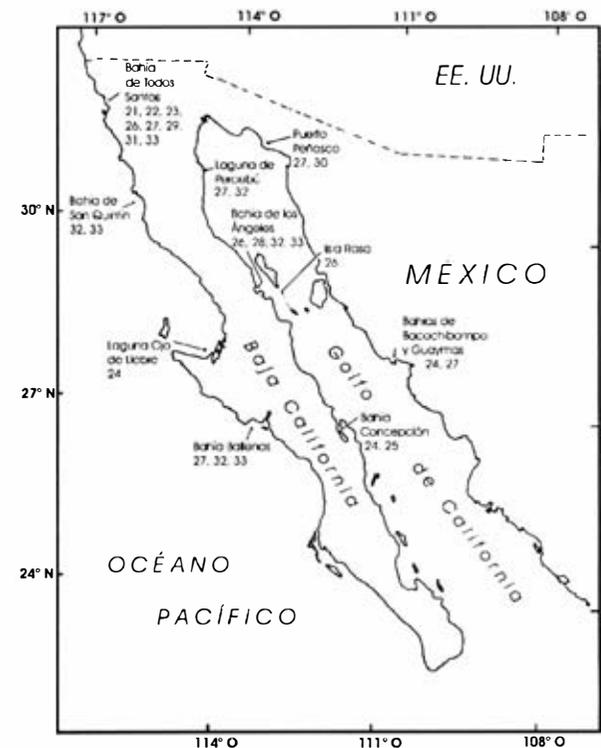


Fig. 17.3. Cumáceos de Baja California. Las especies numeradas del 21 al 33 se indican en el apéndice 17.2.

Apéndices 17.1-3). Solo unas pocas de las 32 especies registradas se han encontrado exclusivamente en México. De las 18 especies citadas del Golfo de México (desde Florida hasta Yucatán), diez fueron halladas exclusivamente en el sector estadounidense, tres en el mexicano y cinco en ambos. Las tres especies halladas en el sector mexicano son: *Cyclaspis longipes*, descrita originalmente del Caribe, y *C. mexicansis* y *Cumella meredithi* hasta ahora endémicas de México. De las 11 especies conocidas del Caribe mexicano (Quintana Roo), ocho fueron halladas en otras áreas del Mar Caribe, dos en Brasil y solo *Cumella siankaana* es hasta ahora endémica de México. Baja California y California son otras dos áreas que comparten numerosas especies, de las 13 identificadas de México, nueve se hallaron también en los E.U.A. Las especies encontradas únicamente en Baja California son: *Cyclaspis bituberculata*, *C. conceptionensis*, *Diastylis calderoni* y *Oxyurostylis tertia*.

No se conocen representantes de Lampropidae del Golfo de México ni del Mar Caribe. Cabe señalar que esta familia se distribuye en aguas frías o profundas (Day, 1978b), y que los cumáceos de profundidad de estas áreas fueron estudiados escasamente. Por el contrario, tres especies boreales (*Hemilamprops californicus*, *Lamprops carinatus* y *L. quadriplicatus*) fueron halladas en Baja California, península que está bajo la influencia de la corriente fría de California (Donath-Hernández, 1987b).

La gran mayoría de las especies de Bodotriidae se distribuyen entre los 50° N y los 50° S, situación que llevó a Zimmer (1941) a definir esta familia como 'bipolar negativa'. Además, sus especies habitan principalmente en aguas de plataforma (Day, 1975, 1978a, b). En México, esta familia está representada por 14 especies, de las cuales el 71% pertenece al género *Cyclaspis*.

Las especies de Leuconidae se distribuyen principalmente en aguas frías (Zimmer, 1941). En concordancia con esto, solo dos especies de esta familia han sido citadas del Golfo de México, *Eudorella monodon* (Louisiana y bahía de Campeche) y *Leucon americanus* (Mobile Bay), y ninguna del Caribe (Calman, 1912; Modlin & Dardeau, 1987; Donath-Hernández, 1988a). Bishop (1981, 1982) halló cinco especies de Leuconidae en aguas profundas frente a Surinam, hecho que sugiere que el Golfo de México y el Mar Caribe también deben incluir

formas de profundidad de esta familia. Tampoco se han encontrado representantes de Leuconidae en el Pacífico mexicano, pese a que fueron citadas 11 especies del sur de California, E.U.A. (Barnard & Given, 1961; Given, 1961; Watling & McCann, 1997).

La familia Nannastacidae está representada en México por ocho especies: siete del Golfo y Caribe y una de Baja California (Donath-Hernández, 1988a). La mayoría de las especies halladas en Quintana Roo pertenecen a *Cumella*, situación que no sorprende dado el alto número de especies de este género presentes en otras áreas del Mar Caribe (Petrescu, 1996). Del Pacífico mexicano solo se conoce una especie de esta familia, *Campylaspis rubromaculata*; sin embargo, otras cinco fueron identificadas provisionalmente como *Campylaspis* spp. A y B, y *Cumella* spp. A, B y C (Donath-Hernández, 1993).

En relación con la familia Diastylidae, solo tres especies, todas ellas del género *Oxyurostylis*, han sido halladas en el sector estadounidense del Golfo de México, extendiéndose solo una de ellas, *O. atlantica*, en el sector mexicano del golfo (Radhadevi & Kurian, 1981; Modlin & Dardeau, 1987; Roccatagliata & Heard, 1995). El Mar Caribe también es pobre en representantes de esta familia. Por el contrario, se conocen cinco especies del Pacífico mexicano, todas de Baja California (Zimmer, 1943; Donath-Hernández, 1987a,b; 1988b, 1993) y 12 especies del sur de California, E.U.A. (Zimmer, 1936; Given, 1970; Watling y McCann, 1997).

Si bien nuestro conocimiento de los cumáceos de México es escaso, podemos bosquejar algunos patrones generales de distribución. Los seis géneros citados del sector mexicano del golfo están presentes en el sector estadounidense, éstos son *Cyclaspis*, *Spilocuma*, *Eudorella*, *Campylaspis*, *Cumella* y *Oxyurostylis*. Las especies del Caribe mexicano se distribuyen en forma semejante entre las familias Bodotriidae y Nannastacidae, siendo *Cyclaspis* y *Cumella*, al igual que en el resto del Caribe, los géneros con mayor número de especies. La familia Diastylidae, que incluye solo una especie del género *Oxyurostylis* en la costa este de México, está representada en Baja California por cuatro géneros y cinco especies, y la familia Lampropidae, que falta en la costa este de México, por tres especies boreales. La ausencia de especies de la familia Leuconidae en Baja California no parece ser una

situación real, sino reflejo del escaso número de estudios dedicados a los cumáceos de esta área. No se conocen especies que se distribuyan en ambas costas de México. Esto contrasta con lo observado en Costa Rica, donde varias especies fueron halladas recientemente tanto en el Caribe como en el Pacífico costarricense (I. Petrescu & R.W. Heard, com. pers.).

En el Apéndice 17.2 se incluyen todas las especies citadas de México, y en el Apéndice 17.3 las especies halladas en regiones vecinas, ya que es posible que algunas de éstas también se encuentren en el país.

## IMPORTANCIA DEL TAXÓN

Si bien la bibliografía sobre alimentación en Cumacea es limitada, hay numerosos trabajos que los citan como elemento alimentario de peces. Una revisión sobre este tema puede hallarse en Băcescu & Petrescu (1999). Creo conveniente mencionar dos trabajos del Golfo de México no incluidos por estos autores: Bright (1970) destacó la importancia de Cumacea en la dieta de peces pequeños bentónicos de profundidad, en tanto que McMichael & Ross (1987) señalaron a este grupo como el principal componente de la dieta de los juveniles de tres especies del género *Menticirrhus* Gill, 1861.

Aunque los peces parecen ser sus principales depredadores, también fueron hallados cumáceos en el contenido estomacal de otros grupos, tales como decápodos y estrellas de mar, siendo en estas últimas particularmente abundantes (Băcescu, 1969; Penchaszadeh, 1973).

Los cumáceos, que muchas veces se encuentran en altas densidades, son sensibles al contenido de materia orgánica y a la granulometría del sedimento y, por lo tanto son buenos indicadores de eutrofización (Corbera & Cardell, 1995). Además, se los ha empleado en bioensayos con sedimentos contaminados por hidrocarburos (Lenihan *et al.*, 1995).

## PUBLICACIONES Y ESPECIALISTAS

Donath-Hernández es el único experto mexicano que trabajó en este grupo. A su vez, Mihai Băcescu

fue el especialista que en décadas pasadas ha contribuido más al conocimiento de los cumáceos del Caribe. Entre los investigadores activos que han realizado aportes al conocimiento de los cumáceos del área podemos mencionar a Iorgu Petrescu (Muséum d'Histoire Naturelle 'Grigore Antipa', Rumania), Richard W. Heard (Gulf Coast Research Laboratory, Mississippi, E. U. A.), Les Watling (Darling Marine Center, University of Maine, E. U. A.) y Daniel Roccatagliata (Universidad de Buenos Aires, Argentina).

En el Apéndice 3.1 se mencionan las publicaciones donde se describen o citan especies de México. Creo de utilidad mencionar que existen dos sitios en Internet dedicados a Cumacea. En <http://www.coms.usm.edu/cumacean/> puede consultarse el 'Cumacean Newsletter' y en <http://nature.umesci.maine.edu/cumacea.html> obtenerse información general sobre el grupo.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a Axel O. Bachmann (Universidad de Buenos Aires) por sus sugerencias valiosas y a Iorgu Petrescu (Museo de Historia Natural de Bucarest) por cotejar la lista de especies del Caribe. El presente trabajo fue financiado parcialmente por la Universidad de Buenos Aires (subsidio X019) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina (CONICET).

## REFERENCIAS

- AKIYAMA, T. 1995. Circatidal swimming activity rhythm in a subtidal cumacean *Dimorphostylis asiatica* (Crustacea). *Mar. Biol.*, 123: 251-255.
- . 1997. Tidal adaptation of the circadian clock controlling a crustacean swimming behavior. *Zool. Sci.*, Japón, 14: 901-906.
- ANGER, K. & C. VALENTIN. 1976. *In-situ* studies of the diurnal activity pattern of *Diastylis rathkei* (Cumacea, Crustacea) and its importance for the «hyperbenthos». *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, 28: 138-144.
- BĂCESCU, M. 1969. Deux cumacés nouveaux: *Diastylodes carpinei* n. sp. dans la Méditerranée et *Hemilamprops lotusae* dans l'Atlantique argentin. *Rev. Roum. Biol. Zool.*, 14(3): 163-171.

- . 1972. *Archaeocuma* and *Schizocuma*, new genera of Cumacea from the American tropical waters. *Rev. Roum. Biol. Zool.*, 17(4): 241-250.
- . 1988. Cumacea I (Familles Archaeocumatidae, Lampropidae, Bodotriidae, Leuconidae). En: H. E. Gruner & L. B. Holthuis (eds.). *Crustaceorum Catalogus*. Pars 7: 1-173. SPB Academic Publishing. The Hague.
- . 1992. Cumacea II (Familles Nannastacidae, Diastylidae, Pseudocumatidae, Gynodiastylidae et Ceratocumatidae). En: H. E. Gruner & L. B. Holthuis (eds.). *Crustaceorum Catalogus*. Pars 8: 175-468. SPB Academic Publishing.
- & Z. MURADIAN. 1974. *Campylaspenis*, *Styloptocuma*, *Atlantocuma*, new genera of Cumacea from the deep waters of the Atlantic. *Rev. Roum. Biol. Zool.*, 19(2): 71-78.
- & I. PETRESCU. 1999. Ordre des Cumacés, pp. 391-428. En: Forest, J. (ed.). *Traité de Zoologie*. Tome 7, Fascicule 3A. Mém. Inst. Océanogr. Monaco 19.
- BACHMANN, A. O. & A. MOGUILEVSKY. 1973. Sobre la presencia de crustáceos cumáceos Nannastacidae en la ribera argentina del Río de la Plata. *Physis*, Buenos Aires, 32(84): 139-140.
- BARNARD, L. & R. G. GIVEN. 1961. Morphology and ecology of some sublittoral cumacean Crustacea of Southern California. *Pac. Nat.*, 2(3): 153-165.
- BISHOP, J. D. D. 1981. A revised definition of the genus *Epileucon* Jones (Crustacea, Cumacea), with description of species from the deep Atlantic. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, 291: 353-409.
- . 1982. Three new species of the genus *Leucon* Kröyer, 1846 (Crustacea: Cumacea) from the continental slope off Surinam. *Zool. J. Linn. Soc.*, 74: 345-357.
- BOCQUET-VÉDRINE, J. 1984. *Cryptogaster cumacei* n. gen., n. sp., premier rhizocéphale parasite d'un cumacé. *Crustaceana*, 46(3): 261-270.
- BOURDON, R. 1972. Épicarides de la Galathea Expedition. *Galathea Rep.*, 12: 101-111.
- BOXSHALL, G. A. & D. DEFAYE. 1995. Copépodes nouveaux (Siphonostomatoidea, Nicthoidea) parasites de cumacés et de décapodes profonds. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., 17: 283-296.
- BRIGHT, T. J. 1970. Food of deep-sea bottom fishes. Chapter 9, pp. 245-252. En: Pequegnat, W. E. & F. A. Chace, Jr. (eds.). *Contributions on the Biology of the Gulf of Mexico*. Vol. 1. Texas A&M University. Oceanographic Studies.
- CALMAN, W. T. 1912. The Crustacea of the order Cumacea in the collection of the U.S. National Museum. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 41: 177-676.
- CORBERA, J. & M. J. CARDELL. 1995. Cumaceans as indicators of eutrophication on soft bottoms. *Sci. Mar.*, 59 (Supl. 1): 63-69.
- DAY, J. 1975. South African Cumacea. Part 1. Family Bodotriidae, subfamily Vaunthompsoniinae. *Ann. S. Afr. Mus.*, 66(9): 177-220.
- . 1978a. Southern African Cumacea. Part 2. Family Bodotriidae, subfamily Bodotriinae. *Ann. South Afr. Mus.*, 75(7): 159-290.
- . 1978b. Southern African Cumacea. Part 3. Families Lampropidae and Ceratocumatidae. *Ann. S. Afr. Mus.*, 76(3): 137-189.
- DIXON, A. Y. 1944. Notes on certain aspects of the biology of *Cumopsis goodsiri* (van Beneden) and some other cumaceans in relation to their environment. *J. Mar. Biol. Ass. U.K. n.s.*, 26: 61-71.
- DUNCAN, T. K. 1983. Sexual dimorphism and reproductive behavior in *Almyracuma proximoculi* (Crustacea: Cumacea): The effect of habitat. *Biol. Bull.*, 165: 370-378.
- FAGE, L. 1933. Pêches planctoniques à la lumière effectuées a Banyuls-sur-Mer et a Concarneau. III. Crustacés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 76: 105-248.
- . 1945. Les cumacés du plancton nocturne des côtes d'Annam. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 84: 165-224.
- FORSMAN, B. 1938. Untersuchungen über die Cumaceen des Skageraks. *Zool. Bidr. Uppsala*, 18: 1-161.
- FOXON, G. E. H. 1936. Notes on the natural history of certain sand-dwelling Cumacea. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, 17: 377-393.
- GIVEN, R. 1961. The cumacean fauna of the Southern California Continental Shelf. No. 1. Family Leuconidae. *Bull. South California Acad. Sci.*, 60(3): 130-146.
- . 1970. The Cumacea (Crustacea, Peracarida) of California: Systematics, ecology and distribution. Ph.D. Thesis, University of Southern California. 286 p.
- GNEWUCH, W. T. & R. A. CROKER. 1973. Macroinfauna of northern New England marine sand. I. The biology of *Mancocuma stellifera* Zimmer, 1943 (Crustacea: Cumacea). *Can. J. Zool.*, 51(10): 1011-1020.
- HABERMEHL, M., A. JARRE & D. ADELUNG. 1990. Field and laboratory studies on the vertical migration of *Diastylis rathkei* (Crustacea Cumacea) in Kiel Bay, Western Baltic. *Meeresforsch.*, 32: 295-305.
- HALE, H. M. 1943. Notes on two sand-dwelling Cumacea (*Gephyrocuma* and *Picrocuma*). *Rec. S. Aust. Mus.*, 7(4): 337-342.
- . 1953. Australian Cumacea. No. 18. Notes on distribution and night collecting with artificial light. *Trans. Roy. Soc. South Aust.*, 76: 70-76.
- HANSEN, H. J. 1916. Crustacea Malacostraca. III. *Danish Ingolf-Expd.*, III (5): 1-262.
- HUYS, R., G. A. BOXSHALL & J. P. CASANOVA. 1993. A re-description of *Cumoniscus* Bonnier, 1903 (Crustacea: Tantulocarida) from a cumacean host in the Bay of Biscay. *Syst. Parasitol.*, 26: 75-79.
- JONES, N. S. 1957. Fiches d'identification du zooplancton. Nos. 71-80. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer. Copenhagen.
- . 1969. The systematics and distribution of the Cumacea from depths exceeding 200 meters. *Galathea Report*, 10: 99-180.
- . 1976. British Cumaceans. En: Synopses of the British Fauna No. 7. Academic Press. 64p.
- KAARTVEDT, S. 1986. Diel activity patterns in deep-living cumaceans and amphipods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30: 243-249.
- LENIHAN, H. S., K. A. KIEST, K. E. CONLAN, P. N. SLATTERY, B. H. KONAR & J. S. OLIVER. 1995. Patterns of survival and behavior in Antarctic benthic invertebrates exposed to contaminated sediments: Field and laboratory bioassay experiments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 192: 233-255.
- MACQUART-MOULIN, C. & C. CASTELBON. 1990. Le contrôle des migrations verticales nocturnes chez les Cumacés

- (Crustacés Pécarides). Rôles des rythmes endogènes et de la barosensibilité. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 135: 191-211.
- MCMICHAEL, R. H. & S. T. ROSS. 1987. The relative abundance and feeding habits of juvenile kingfish (Sciaenidae: *Menticirrhus*) in a Gulf of Mexico surf zone. *Northeast Gulf Sci.*, 9(2): 109-123.
- MODLIN, R. F. & M. DARDEAU. 1987. Seasonal and spatial distribution of cumaceans in the Mobile Bay Estuarine System, Alabama. *Estuaries*, 10(4): 291-297.
- PENCHASZADEH, P. E. 1973. Comportamiento trófico de la estrella de mar *Astropecten brasiliensis*. *Ecología, Asoc. Argent. Ecol.*, 1(1): 45-54.
- PETRESCU, I. 1996. Cumaceans (Crustacea: Cumacea) from Abaco Island (Bahamas). *Trav. Mus. Natl. Hist. Nat. «Grigore Antipa»*, 36: 157-183.
- ROCCATAGLIATA, D. 1991. *Claudicuma platense* Roccatagliata, 1981 (Cumacea): a new reproductive pattern. *J. Crust. Biol.*, 11(1): 113-122.
- & R. W. HEARD. 1995. Two species of *Oxyurostylis* (Crustacea: Cumacea: Diastylidae), *O. smithi* Calman, 1912 and *O. lecroviae*, a new species for the Gulf of Mexico. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 108(4): 596-612.
- SALOMAN, C. H. 1981. Aspects of the biology of *Spilocuma salomani* (Cumacea: Bodotriidae). *Northeast Gulf Sci.*, 4(2): 99-104.
- SARS, G. O. 1900. Cumacea. An account of the Crustacea of Norway, 3: 1-115. Bergen, Norway.
- STEBBING, T. R. R. 1913. Cumacea (Symphoda). *Das Tierreich*, 39: 1-210. Berlin.
- VALENTIN, C. & K. ANGER. 1977. *In-situ* studies on the life cycle of *Diastylis rathkei* (Cumacea: Crustacea). *Mar. Biol.*, 39: 71-76.
- WATLING, L. & L. D. MCCANN. 1997. The Isopoda, Cumacea and Tanaidacea. En: Blake, A. J. y P. H. Scott (eds.). Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel, 11(2): 121-180.
- WIESER, W. 1956. Factors influencing the choice of substratum in *Cumella vulgaris* Hart (Crustacea, Cumacea). *Limnol. Oceanogr.*, 1: 274-285.
- YODA, M. & M. AOKI. 2002. Comparative study of benthic and pelagic populations of *Bodotria similis* (Cumacea) from Izu Peninsula, Southern Japan. *J. Crust. Biol.*, 22(3): 543-552.
- ZIMMER, C. 1936. California Crustacea of the Order Cumacea. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 83 (2292): 423-439.
- . 1941. Cumacea. En: Dr. H. G. Bronn (ed.). *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5(1): 1-222. Akad. Verlag. Leipzig.
- DONATH-HERNÁNDEZ, F. E. 1985. Cumáceos (Crustacea, Peracarida) de Baja California y del Golfo de California: Sistemática, aspectos ecológicos y biogeografía. Tesis de Maestría. CICESE, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. viii + 181 p.
- . 1987a. Nuevos registros y ampliación de rango geográfico de cuatro especies de cumáceos para el Golfo de California (Crustacea, Cumacea). *Ciencias Marinas*, 13(1): 70-74.
- . 1987b. Distribución de los cumáceos (Crustacea, Peracarida) de la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 13(4): 35-52.
- . 1988a. Cumacea from the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea (Crustacea, Peracarida). I: Descriptions of known species, new records and range extensions. *Carib. J. Sci.*, 24(1-2): 44-51.
- . 1988b. Three new species of Cumacea from the Gulf of California (Crustacea, Peracarida). *Cah. Biol. Mar.*, 29: 531-543.
- . 1992. *Cumella* (*Cumewingia*) *siankaana* n.sp. from the Caribbean coast of Quintana Roo, México (Cumacea, Nannastacidae), pp. 163-167. En: Navarro, L. y E. S. Morales (eds.). *Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*, Vol. 2. CIQRO. México.
- . 1993. Cumáceos de Bahía de los Ángeles, Baja California, México (Crustacea, Peracarida). *Ciencias Marinas*, 19(4): 461-471.
- MARKHAM, J. C., F. E. DONATH-HERNÁNDEZ, J. L. VILLALOBOS-HIRIART & A. CANTÚ DÍAZ-BARRIGA. 1990. Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool.*, 61(3): 405-446.
- RADHADEVI, A. & C. V. KURIAN. 1981. Three new species of Cumacea from the Gulf of Mexico. *Bull. Dept. Mar. Sci. Univ. Cochin*, 12(1): 53-64.
- ZIMMER, C. 1943. Cumaceen des Stillen Ozeans. *Arch. Naturgesch.*, (N.F.), 12(1): 130-174.

## APÉNDICE 17.1.

### Referencias regionales sobre cumáceos

- BARNARD, J.L. 1970. Benthic ecology of Bahía de San Quintín, Baja California. *Smith. Contrib. Zool.*, 44: 1-60.
- BĂCESCU, M. 1971. New Cumacea from the littoral waters of Florida (Caribbean Sea). *Trav. Mus. Hist. Nat. «Grigore Antipa»*, 11: 5-23.
- DEXTER, D.M. 1976. The sandy-beach fauna of Mexico. *Southwest. Nat.*, 20(4): 479-485.

## APÉNDICE 17.2.

### Lista de los cumáceos de México.

Para cada especie se indican las localidades y profundidades, si son conocidas, en las que fueron encontradas. Todas fueron recolectadas en aguas someras.

#### Golfo de México

##### Bodotriidae

- 1- *Cyclaspis longipes* Calman, 1907. Bahía de Campeche; 31-41 m.
- 2- *C. mexicansis* (Radhadevi & Kurian, 1981). Bahía de Campeche; plancton.
- 3- *C. varians* Calman, 1912. Veracruz: laguna Verde.
- 4- *Spilocuma salomani* Watling, 1977. Veracruz: ejido de la Antigua, playa Chalchihucueyehcan, intermareal. Leuconidae
- 5- *Eudorella monodon* Calman, 1912. Bahía de Campeche; 21-63 m.

## Nannastacidae

6- *Campylaspis heardi* Muradian-Ciamician, 1980. Bahía de Campeche; 38-164m.

7- *Cumella meredithi* Băcescu, 1971. Veracruz: 100 ft [31 m] del arrecife de isla de Enmedio. No se logró establecer la ubicación geográfica de esta isla, y por lo tanto no se la incluye en la Fig. 17.2, pero queda próximo al Puerto de Veracruz.

## Diastylidae

8- *Oxyurostylis atlantica* Radhadevi y Kurian, 1981. Bahía de Campeche; plancton.

## Mar Caribe

## Bodotriidae

9- *Cyclaspis bacescui* Omholt & Heard, 1982. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

10- *C. dentifrons* Zimmer, 1944. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

11- *C. oxyura* Roccatagliata & Soares Moreira, 1987. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

12- *C. unicornis* Calman, 1907 [= *C. goesii* (Sars, 1871) *fide* Petrescu, 2003]. Quintana Roo: playa Aventuras.

13- *Vaunthompsonia floridana* Băcescu, 1971. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

14- *V. minor* Zimmer, 1944 (= *Vaunthompsonia cf. cristata* Bate, 1858 *fide* Petrescu, 2003). Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno y en manglares.

## Nannastacidae

15- *Campylaspis heardi* Muradian-Ciamician, 1980. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

16- *Cumella clavicauda* Calman, 1911. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

17- *C. garrityi* Băcescu & Muradian, 1977. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

18- *C. siankaana* Donath-Hernández, 1992. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

19- *C. aff. C. garrityi* Băcescu & Muradian, 1977 *fide* Donath-Hernández, 1988. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; zooplancton nocturno.

20- *C. vicina* Zimmer, 1944. Quintana Roo: bahía de la Ascensión; en arena, próximo a barrera coralina.

## Océano Pacífico

## Lampropidae

21- *Hemilamprops californicus* Zimmer, 1936. Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos.

22- *Lamprops carinatus* Hart, 1930. Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos.

23- *L. quadriplicatus quadriplicatus* Smith, 1879. Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos.

## Bodotriidae

24- *Cyclaspis bituberculata* Donath-Hernández, 1988. Baja California (costa oeste): laguna Ojo de Liebre. Golfo de California: bahía Concepción, bahía Bacochibampo.

25- *C. conceptionensis* Donath-Hernández, 1988. Golfo de California: bahía Concepción.

26- *C. nubila* Zimmer, 1936. Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos. Golfo de California: bahía de los Ángeles e isla Raza.

27- *Leptocuma forsmanni* Zimmer, 1943. Baja California (costa

oeste): bahía de Todos Santos, bahía Ballenas (10 m). Golfo de California: laguna Percebú, puerto Peñasco, Guaymas.

## Nannastacidae

28- *Campylaspis rubromaculata* Lie, 1971. Golfo de California: bahía de los Ángeles.

## Diastylidae

29- *Anchicolurus occidentalis* (Calman, 1912). Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos.

30- *Diastylis calderoni* Donath-Hernández, 1988. Golfo de California: puerto Peñasco: estero de Morua.

31- *D. tenuis* Zimmer, 1936. Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos.

32- *Oxyurostylis tertia* Zimmer, 1943. Baja California (costa oeste): bahía de San Quintín, bahía Ballenas (10 m). Golfo de California: laguna Percebú, bahía de los Ángeles.

33- *O. pacifica* Zimmer, 1936. Baja California (costa oeste): bahía de Todos Santos, bahía de San Quintín, bahía Ballenas (10 m). Golfo de California: bahía de los Ángeles.

## APÉNDICE 17.3

## Lista de cumáceos de localidades vecinas

## Golfo de México (E.U.A.)

Las especies halladas al sur de cabo Ronano, Florida, se incluyen en la lista del Mar Caribe.

## Bodotriidae

*Cyclaspis bacescui* Omholt & Heard, 1982

*C. pustulata* Zimmer, 1943

*C. varians* Calman, 1912

*Spilocuma salomani* Watling, 1977

*S. watlingi* Omholt & Heard, 1979

## Leuconidae

*Eudorella monodon* Calman, 1912

*Leucon americanus* Zimmer, 1943

## Nannastacidae

*Almyracuma proximoculi* Jones & Burbank, 1959

*Campylaspis heardi* Muradian-Ciamician, 1980

*Cumella garrityi* Băcescu y Muradian, 1977

*Normjonesia danieli* Petrescu & Heard, 2001

*Styloptocuma heardi* (Băcescu, 1979)

## Diastylidae

*Oxyurostylis atlantica* Radhadevi & Kurian, 1981

*O. smithi* Calman, 1912

*O. lecrovae* Roccatagliata & Heard, 1995

## Mar Caribe

Incluye la península de Florida desde cabo Cañaveral (Atlántico) hasta cabo Romano (Golfo de México), Florida Keys, Bahamas y Antillas; al sudeste, se toma como límite la desembocadura del río Orinoco; se excluye Bermudas.

## Bodotriidae

*Cyclaspis alba* Roccatagliata, 1986 *fide* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1993 (*species inquirenda*)

*C. bacescui* Omholt & Heard, 1982

*C. goesii* (Sars, 1871)

*C. granulata* (Radhadevi & Kurian, 1981)

*C. jamaicensis* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1993

- C. jonesi* Roccatagliata, 1985  
*C. kensleyi* Petrescu, 2003  
*C. longipes* Calman, 1907  
*C. platymerus* Zimmer, 1944  
*C. pustulata* Zimmer, 1943  
*C. reticulata* Roccatagliata, 1985  
*C. simonae* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1993  
*C. sterreri* Petrescu, 2003  
*C. unicornis* Calman, 1907 (= *C. goesii* (Sars, 1871) *fide* Petrescu, 2003)  
*C. varians* Calman, 1912  
*Symphodomma anomalum* (Sars, 1871)  
*Vaunthompsonia floridana* Băcescu, 1971  
*V. minor* Zimmer, 1944 (= *Vaunthompsonia cf. cristata* Bate, 1858 *fide* Petrescu, 2003)  
 Nannastacidae  
*Campylaspis caribbeana* Petrescu, 2003  
*C. cousteaui* Petrescu, 1990 (? = *Cubanocuma gutzui* Băcescu & Muradian, 1977 *fide* Petrescu & Sterrer, 2001)  
*C. heardi* Muradian-Ciamician, 1980  
*C. pulchella* Sars, 1873  
*C. vemae* Muradian, 1979 ¿Costa norte de Panamá? ¿Perú?  
*Cubanocuma gutzui* Băcescu & Muradian, 1977  
*Cumella abacoensis* Petrescu, 1996  
*C. anae* Petrescu & Iliffe, 1992  
*C. andri* Petrescu & Iliffe, 1992  
*C. angelae* Petrescu & Iliffe, 1992  
*C. antipai* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1994, *non C. antipai* (Băcescu & Muradian, 1974): Jones, 1984  
*C. bacescui* Petrescu & Iliffe, 1992  
*C. bahamensis* Petrescu & Iliffe, 1992  
*C. biserrata* Petrescu, 2003  
*C. caribbeana* Băcescu, 1971  
*C. cf. ocellata* Băcescu, 1992 *fide* Petrescu, 2003  
*C. clavicauda* Calman, 1911  
*C. coralicola* Băcescu, 1971  
*C. garrityi* Băcescu & Muradian, 1977  
*C. gomoiui* Băcescu & Muradian, 1977  
*C. jamaicensis* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1994  
*C. leptopus* Calman, 1911  
*C. longicaudata* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1994  
*C. medeae* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1994  
*C. muraiui* Petrescu, 2003  
*C. pilosa* Băcescu, 1971  
*C. radui* Petrescu & Iliffe, 1992  
*C. ruetzleri* Petrescu, 2003  
*C. serrata* Calman, 1911  
*C. somersi* Petrescu & Sterrer, 2001  
*C. aff. C. garrityi* Băcescu & Muradian, 1977 *fide* Donath-Hernández, 1988  
*C. tripunctata* Băcescu, 1971  
*C. vicina* Zimmer, 1944  
*C. zimmeri* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1994  
*Elassocumella micruropus* (Zimmer, 1943)  
*Procampylaspis armata* Bonnier, 1896  
*Schizocuma vemae* Băcescu, 1972  
*Schizotrema agglutinanta* (Băcescu, 1971)  
*S. watlingi* Petrescu, 2003  
 Diastylidae  
*Diastylis antillensis* Sars, 1873  
*D. bispinosa* (Stimpson, 1853)  
*Leptostylis cf. ampullacea* (Liljeborg, 1855) *fide* Petrescu, 2003  
*Oxyurostylis antipai* Petrescu, Iliffe & Sarbu, 1993  
*O. atlantica* Radhadevi & Kurian, 1981  
*O. bacescui* Petrescu, 2003  
*O. smithi* Calman, 1912  
 Ceratocumatidae  
*Ceratocuma amoenum* Jones, 1969  
*C. panamense* Băcescu & Muradian, 1974  
  
**California (E.U.A.)**  
 Desde el área de punta Concepción hasta el límite con México.  
 Lampropidae  
*Hemilamprops californicus* Zimmer, 1936  
*Lamprops carinatus* Hart, 1930  
*L. quadriplicatus krashinnikovi* Derzhavin, 1926  
*Mesolamprops bispinosus* Given, 1964  
 Bodotriidae  
*Cyclaspis nubila* Zimmer, 1936  
*Leptocuma forsmanni* Zimmer, 1943  
 Leuconidae  
*Alloeoleucon santamariensis* Watling & McCann, 1997  
*Eudorella pacifica* Hart, 1930  
*E. redacticruris* Watling & McCann, 1997  
*E. truncatula* (Bate, 1856)  
*Eudorellopsis longirostris* Given, 1961  
*Leucon armatus* Given, 1961  
*L. bishopi* Băcescu, 1988  
*L. declivis* Watling & McCann, 1997  
*L. falcicosta* Watling & McCann, 1997  
*L. magnadentatus* Given, 1961  
*L. subnasica* Given, 1961  
 Nannastacidae  
*Campylaspis blakei* Watling & McCann, 1997  
*C. biplicata* Watling & McCann, 1997  
*C. canaliculata* Zimmer, 1936  
*C. hartae* Lie, 1969  
*C. maculinodulosa* Watling & McCann, 1997  
*C. rubromaculata* Lie, 1971  
*C. rufa* Hart, 1930  
*Cumella morion* Watling & McCann, 1997  
*C. californica* Watling & McCann, 1997  
*Procampylaspis caenosa* Watling & McCann, 1997  
 Diastylidae  
*Anchicolurus occidentalis* (Calman, 1912)  
*Diastylis californica* Zimmer, 1936  
*D. crenellata* Watling & McCann, 1997  
*D. paraspinulosa* Zimmer, 1926  
*D. pellucida* Hart, 1930  
*D. quadriplicata* Watling & McCann, 1997  
*D. santamariensis* Watling & McCann, 1997  
*D. sentosa* Watling & McCann, 1997  
*D. tenuis* Zimmer, 1936  
*Leptostylis abditis* Watling & McCann, 1997  
*L. calva* Watling & McCann, 1997  
*Oxyurostylis pacifica* Zimmer, 1936  
 Pseudocumatidae  
*Pseudocuma lagunae* Baker, 1912

Pacífico de América Central

Desde Guatemala hasta Panamá.

Bodotriidae

*Cyclaspis dolera* Zimmer, 1944

Leuconidae

*Coricuma nicoyense* Watling & Breedy, 1988

*Leucon bishopi* Băcescu, 1988

Diastylidae

?*Diastylis tenebricosa* Jones, 1969

*Leptostylis menziesi* Băcescu-Mester, 1967

*Makrokylindrus americanus* Băcescu, 1962

*M. menziesi* Băcescu, 1962

*Vemakylindrus costaricanus* (Băcescu, 1961)

*V. gladiger* (Băcescu, 1961) ¿Costa pacífica de Colombia?



---

# 18

## LEPTOSTRACA

Elva Escobar Briones<sup>1</sup>

**ABSTRACT.** This paper reviews the existing information of the order Leptostraca, with three extant and two extinct families. Leptostracan species occur in a large diversity of marine habitats, that include coastal lagoons, mangrove forests, anchialine caves, soft bottoms on the continental shelf and slope, hydrothermal vents, and canyons. Most species are stenobathic. Diverse contrasting arguments exist since the 19th century regarding their origin and current status within the Malacostraca, that have been recently supported by molecular evidence and interesting hypotheses. Paedomorphosis, convergence, and character reversion are common phenomena in the group. A total of 37 species has been currently described in the world ocean, only two of them occur in Mexican waters and are endemic to the Gulf of Mexico. Leptostraca have been related to hypoxic bottoms, however, experimental work has shown that these organisms as other macrocrustacea are intolerant to low oxygen concentrations. The description of new species is based on morphological characters of adult females that are stable and change in minor structures with growth. Patterns of distribution of extant species correspond to geographic regions and subregions previously identified for other macrocrustacea of equally small size and direct reproductive strategies. The number of specialists working worldwide with Leptostraca includes at least 15 colleagues, associated to major institutions and museums. Probably the ecology of the species is the issue that has been less studied. Few reports exist on habitat selectivity and the feeding strategies in those species that occur in larger

abundance and are easily available from shallow habitats. Little is known on the vulnerability of the extant species, however, knowledge obtained from extinct species may allow us to propose adequate conservation strategies.

### UBICACIÓN TAXONÓMICA Y CARACTERIZACIÓN

El orden Leptostraca se reconoce como el único de la subclase Phyllocarida, perteneciente a la clase Malacostraca (Martin & Davis, 2001). Este orden contiene tres familias actuales y dos extintas, todas ellas se han clasificado con base en Dahl & Wägele (1996) del siguiente modo:  
Clase Malacostraca Latreille, 1802  
Subclase Phyllocarida Packard, 1879  
Orden Leptostraca Claus, 1880  
Familia Nebaliidae Samouelle, 1819  
Familia Nebaliopsidae Hessler, 1984  
Familia Paranebaliidae Walker-Smith & Poore, 2001

Las especies del orden Leptostraca viven en gran diversidad de hábitats, incluyendo lagunas costeras, bosques de manglar, cuevas, fondos blandos de la plataforma continental, cañones y ventilas hidrotermales. Presentan las características típicas de los malacostracos, con siete en lugar de seis pleómeros libres, además del telson. Son de talla pequeña y tienen entre 5 y 15 mm de largo, a excepción de *Nebaliopsis typica* (Fig. 18.1) que presenta ejemplares de casi 5 cm de largo. Las estructuras que conforman su morfología son cefalon, tórax y abdomen. La región cefálica consta de cinco somitos, el tórax presenta ocho y el abdomen siete, excluyendo al telson. Los sexos se encuentran separados, y el desarrollo larval es epimórfico, eclosionando como postlarvas en un estado de mancas; excepción de este desarrollo es el género

---

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Sistemas Oceanográficos y Costeros, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-305, 04510 México, D.F., México. Correo electrónico: escobri@mar.icmyl.unam.mx

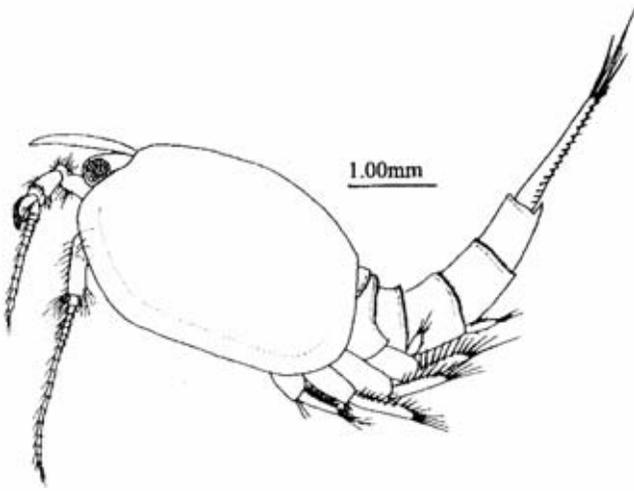


Fig. 18.1. Hembra de *Nebalia gerkenae* como modelo de un leptostraco clásico. Tomada de Haney & Martin (2000).

*Nebaliopsis*, que eclosiona como larva planctónica (McLaughlin, 1980).

Los especímenes adultos de las diferentes especies presentan dimorfismo sexual expresado en la diferencia de talla, con diferencias significativas en el artejo 4to. del pedúnculo antenular y en el flagelo antenular. El primero comúnmente presenta patrones diferentes y la elongación distal en una extensión aserrada, el segundo se encuentra inflamado, presentando aestetascos para la recepción quimiosensorial con las articulaciones visibles solamente entre artículos de la punta (Fig. 18.2).

El orden se caracteriza por presentar un caparazón deprimido, compuesto de dos valvas unidas por un músculo aductor y sin línea definida de unión. El caparazón incluye al tórax, pero excluye al cefalon, el cual se encuentra descubierto al igual que los ojos pedunculados y el rostro articulado. Los ojos son del tipo compuesto, en el caso del género *Nebaliella* y la especie *N. typhlops* son afuncionales. En algunas especies se encuentra una escama ocular. Las ramas antenulares son desiguales, la rama interior es flageliforme, la exterior genera una escama que puede estar ausente. La antena es unirrámea, bien desarrollada y comúnmente dimórfica. La gnatobase mandibular es reducida, el palpo es grande. La maxílula presenta enditos pareados y un palpo flageliforme que en algunas especies está reducido. La maxila presenta cuatro enditos en el protopodio; el endo-

podio y el exopodio están bien desarrollados, en ocasiones el primero se presenta reducido y el segundo es vestigial. Los maxilípedos están ausentes. Los toracópodos son ocho, todos ellos birrámeos, filamentosos y bien desarrollados, ocasionalmente reducidos. Las ramas se encuentran desarrolladas en forma variada, los epipoditos pueden estar ausentes. El abdomen cuenta con siete segmentos, seis pares de pleópodos, los cuatro pares anteriores son birrámeos, los dos pares posteriores se encuentran reducidos y son unirrámeos, el telson se caracteriza por un par de ramas caudales anchas, ovales y setosas (Schram, 1986). Los caracteres sexuales adicionales a las anténulas y antenas se localizan como gonoporos en las coxas del sexto par de toracópodos en las hembras, y en las coxas octavas de los machos.

La descripción de la familia Nebaliidae se efectuó en trabajos diversos de Baird (1850); sin embargo, el trabajo de Samouelle (1819) es el primero en mencionar esta familia en un compendio entomológico. La familia Nebaliopsidae fue propuesta por Hessler (1984) y se caracteriza por las diferencias reconocidas en el género *Nebaliopsis*.

Las especies extintas y actuales son marinas estenobáticas, que viven desde profundidades de 10 hasta 2000 m. Estas especies en su gran mayoría son de hábitos epibénticos, y en menor número son epipelágicas. Las especies del registro fósil

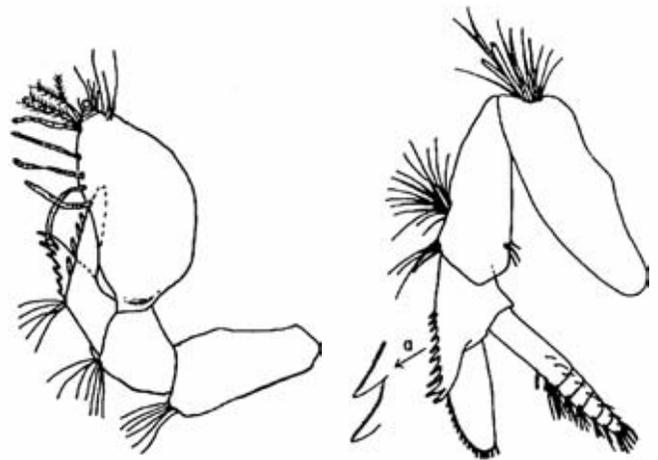


Fig. 18.2. Anténula de un macho (izquierda) y una hembra (derecha) de *Paranebalia belizensis*, para mostrar el dimorfismo en uno de los caracteres morfológicos de los leptostracos adultos. La flecha muestra la dentición en el margen distal. Tomada de Modlin (1991).

proviene del Cámbrico Inferior, reconociéndose más de 50 géneros fósiles representadas en dos órdenes. El registro fósil de la subclase Phyllocarida incluye especies en los órdenes Hymenostroaca, Canadaspida, Archaeostraca y Hoplostraca, todos ellos extintos. Correspondiente al primer orden existe un número reducido de fósiles, que van del Cámbrico Inferior y Medio al Ordovícico Inferior. Este orden habitó ambientes bénticos tropicales y subtropicales. El segundo orden solo se conoce de las calizas Burgess del Cámbrico, fondo fosilífero con abundantes ejemplares del orden y donde los organismos parecen estar asociados igualmente con sedimentos de hábitats epibénticos tropicales y subtropicales. El tercer orden fue exitoso durante el Cámbrico y el Pérmico, ocupando gran diversidad de hábitats del océano mundial. Los especímenes altamente decorados probablemente habitaron fondos arrecifales y hábitats costeros y lagunares, al parecer algunas formas fueron pelágicas. El cuarto orden solo se conoce del Carbonífero y proviene de hábitats bénticos caracterizados por sedimentos arenosos. *Rhabdouraea bentzi* (Malzahn, 1962) se describió a partir de fósiles del Pérmico y a la fecha solamente se conoce el abdomen; se distingue de los leptostracos existentes por los pleópodos elongados y las ramas caudales fusiformes que justificaron su ubicación en una familia nueva (Schram & Malzahn, 1984). El trabajo de Rolfe (1981) describe con detalle las especies extintas de Leptostraca.

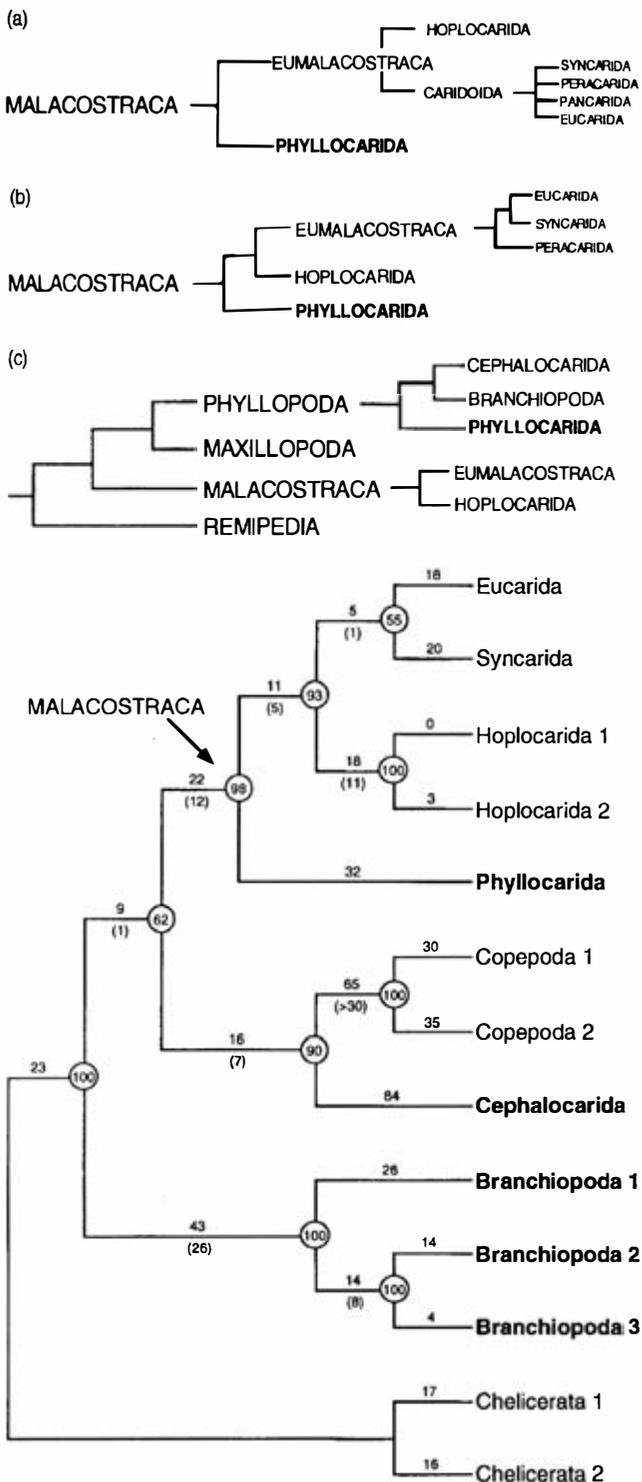
## BREVE HISTORIA DEL CONOCIMIENTO DEL GRUPO

La ubicación del orden Leptostraca en la clase Malacostraca fue controversial desde su descripción (Schram, 1986). El taxón inicialmente se ubicó dentro de los Macrura, con base en la presencia de un abdomen bien desarrollado. A comienzos del siglo XIX, Milne Edwards incluyó al género *Nebalia* dentro de los Phyllopoda, ubicación que se mantuvo por varias décadas. Posteriormente, Metschnikoff describió el desarrollo embrionario de *Nebalia* a mediados del siglo XIX y empleó el término de Decapoda Fillopodiformes para clasificarlo dentro de los crustáceos recientes. Por varios años, autores diversos trataron de ubicar, equi-

vocadamente, a los Phyllocarida fuera de Malacostraca. El debate se generó cuando Schram (1986) propuso reubicar la subclase Phyllocarida conjuntamente con branquiópodos y cefalocáridos, en un grupo denominado Phyllopoda, término que se había descartado años antes (Fig. 18.3). Esta propuesta fue refutada un año después por Dahl (1987), con argumentos de la filogenia del grupo. Los diferentes criterios de estas clasificaciones previas han sido revisados por Richter & Scholtz (2003); sin embargo, las distintas clasificaciones son el resultado de la diversidad específica elevada de los diferentes grupos de malacostracos y de especies de otros crustáceos con apéndices foliosos.

Los crustáceos son lábiles, tanto genéticamente como en su desarrollo, lo que conlleva que la pedomorfosis, la convergencia y la reversión de caracteres sean fenómenos comunes en el grupo, generando confusión en la interpretación de los caracteres en su filogenia. Los resultados del trabajo de Spears & Abele (1997) muestran que la presencia de apéndices foliáceos y los mecanismos de alimentación filtradora asociada, observados en los filocáridos, cefalocáridos y branquiópodos, se desarrollaron independientemente en cada grupo (Fig. 18.3). Se ha sugerido que estos apéndices persisten como simplisimomorfías. Los Phyllopoda tienen un origen polifilético, en tres clados, donde los Phyllocarida conforman el linaje basal de los Malacostraca. Ferrari (1988) presentó una crítica al artículo de Dahl. A la fecha, la posición filogenética del grupo y su inclusión en la clase Malacostraca están solidamente sustentadas tanto con elementos moleculares basados en DNA, que se resumen en los trabajos de Spears & Abele (1997, 1999), como por la caracterización con datos EF-1a y Pol II del trabajo de Shultz & Regier (2000).

Los análisis cladísticos de la relación entre los siete géneros de leptostracos descritos a la fecha fueron realizados por Olesen (1999), quien propuso dos hipótesis representadas por un árbol, en el cual el género *Nebaliopsis* es el grupo hermano de los otros leptostracos y apoya el origen monofilético de la familia Nebaliidae (Fig. 18.4a). Un segundo árbol presenta al género *Paranebalia* como el grupo hermano de los demás géneros de leptostracos, y sugiere un origen polifilético de la familia Nebaliidae con respecto a *Nebaliopsis* (Fig. 18.4b). Lo interesante de estas hipótesis presentadas por Olesen (1999)



**Fig. 18.3.** a-c, Tres esquemas filogenéticos que muestran la posición de los filocáridos entre los malacostracos; d, árbol filogenético con base en la secuenciación de 18SrDNA que muestra a los filocáridos ubicados en los malacostracos. Tomado de Spears & Abele (1997).

es que ambos árboles presentan el clado *Nebalia* / *Dahlrella* / *Sarsinebalia*. El origen monofilético de los leptostracos recientes no ha sido cuestionado y varios caracteres (rostro móvil, antena 1era. con rama externa, antena 2a. sin exópodo, maxila 1era. con palpo, marsupio, desarrollo larval directo, siete segmentos pleonales, y pleópodos 5to. y 6to. reducidos) apoyan al grupo sin que todos ellos sean apomorfías únicas.

La comparación del apéndice 4to. de nebalídeos con ejemplares de branquiópodos adultos, que en ambos casos son filopodiformes, muestran diferencias en el arreglo de los enditos, y en el tipo, el número y la función de las setas (Martin & Christiansen, 1995). En el primer caso, las setas son variantes de un tipo básico de seta plumosa, en contraste con las del segundo grupo que muestran gran diversidad setal característica de otros conostracos, con setas anuladas. De lo anterior se deriva que el esquema propuesto por Schram (1986), que vincula a ambos grupos en la clase Phyllopoda, carece de sustento.

La ontogenia y desarrollo de los apéndices y la segmentación del tronco han sido estudiados para tres especies del género *Nebalia*, *N. bipes* por Sars (1896) y Manton (1934), y *N. longipes* y *N. pugettensis* por Olesen & Walossek (2000). Estos estudios han descrito que el desarrollo temprano de los toracópodos y los tres pleópodos anteriores es idéntico, iniciando como prominencias birrámeas dirigidas lateralmente (Fig. 18.5). Esto ha sugerido que la tagmisis del tronco de los leptostracos, al igual que el de diversos malacostracos, se desarrolló a partir de un ancestro cuyo tronco no debió ser segmentado y poseía apéndices seriales (Olesen & Walossek, 2000). Una observación interesante es la presencia de un octavo segmento pleonal, adicional al característico séptimo pleómero presente en los adultos de los leptostracos, desprovisto de apéndices que está presente solo en algunas de las etapas tempranas de desarrollo (Fig. 18.5). Otra observación reciente es la presencia de una hilera de procesos triangulares ventrales entre las bases de los toracópodos y que Olesen & Walossek (2000) han sugerido que es el modelo de desarrollo característico de los malacostracos.

## ESPECIES Y TAXONES SUPERIORES DESCRITOS

La familia Nebaliidae Samouelle, 1819 posee seis géneros: *Dahlrella* Hessler, 1984; *Levinebalia* Walker-

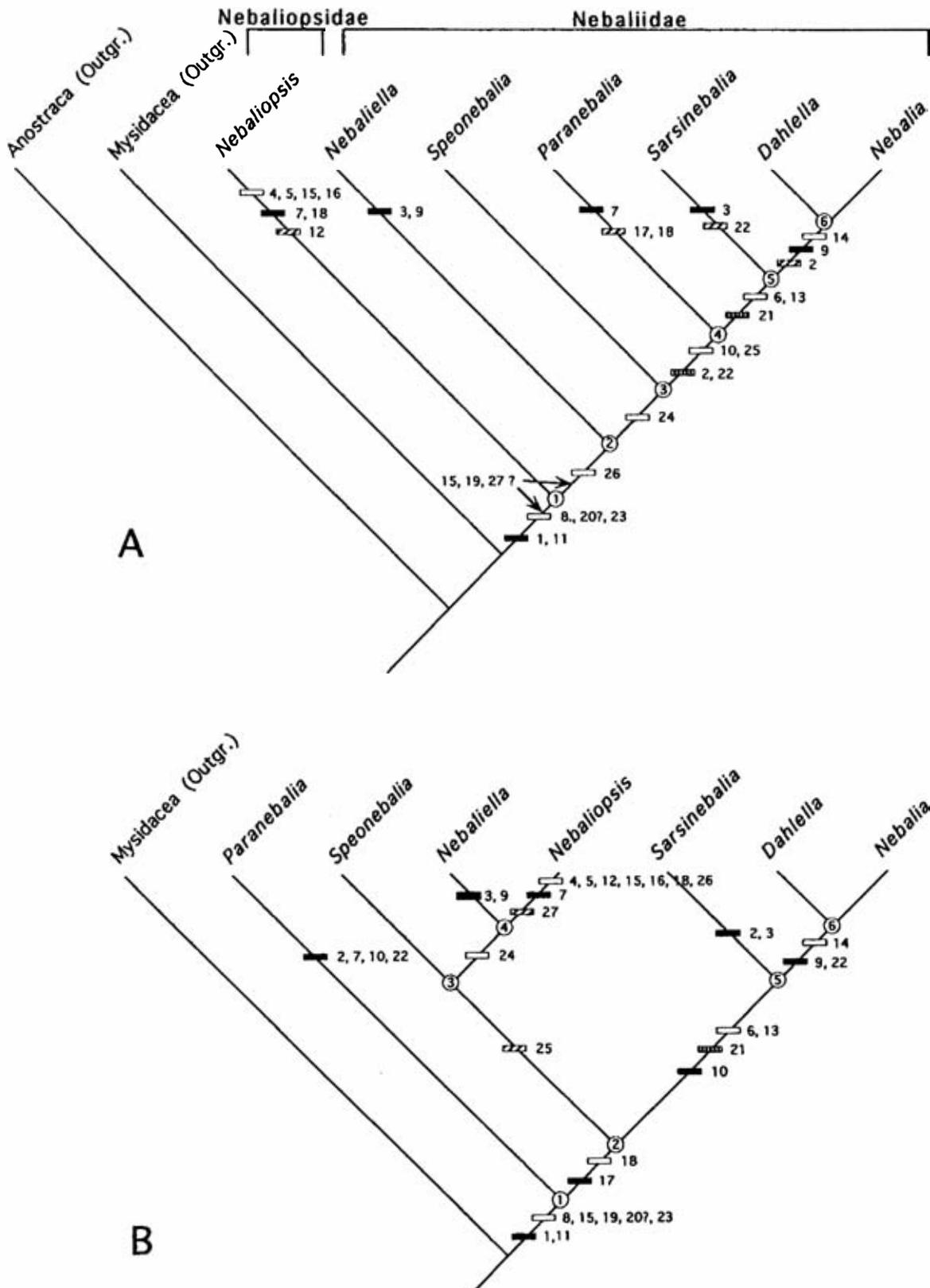
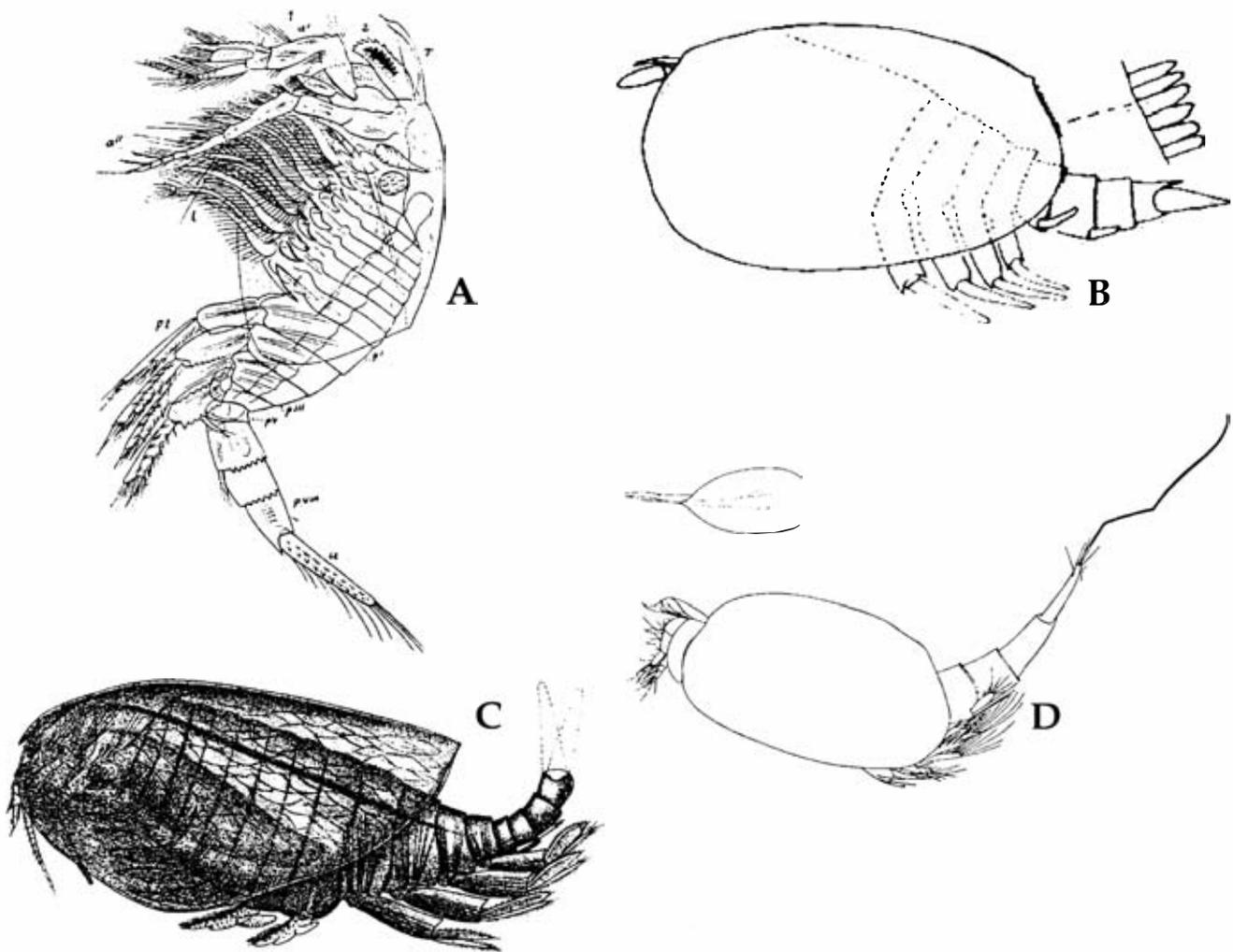


Fig. 18.4. Dos árboles filogenéticos basados en el análisis cladístico para reconocer el origen de la familia Nebaliidae. Tomado de Olesen (1999).



**Fig. 18.5.** Variabilidad del orden en especies de cuatro géneros: A. *Paranebalia bermudensis*, B. *Speonebalia cannoni*, C. *Nebaliopsis typica*, D. *Nebaliella caboti*. Tomadas de Verrill (1922), Bowman *et al.* (1985), Sars (1887) y Hessler & Sanders (1965), respectivamente.

Walker-Smith, 2000; *Nebalia* Leach, 1814; *Nebaliella* Thiele, 1904; *Sarsinebalia* Dahl, 1985; y *Speonebalia* Bowman, Yager & Iliffe, 1985. Las familias Nebaliopsidae Hessler, 1984 y Paranebaliidae Walker-Smith & Poore, 2001 son monogénicas, con los géneros *Nebaliopsis* Hessler, 1984 y *Paranebalia* Claus 1880, respectivamente. Todas las especies son marinas y la gran mayoría de hábitos epibénticos, ocurriendo desde la zona intermareal y con representantes batipelágicos y abisales (Fig. 18.6).

A la fecha se han reconocido, a nivel mundial, alrededor de 37 especies, nominalmente ubicadas en diez géneros de las tres familias existentes: Nebaliidae, Nebaliopsidae y Paranebaliidae (Brus-

ca & Brusca, 2003). Al parecer la gran mayoría de especies descritas se ha vinculado con fondos pobremente oxigenados. Una sola especie se ha descrito de sistemas anquihalinos. El número mayor de especies se ha descrito en el océano Atlántico, en menor número se han descrito especies para el océano Pacífico, asimismo existen especies descritas para la costa oriental de África y el Mar Rojo. La diversidad real del grupo podría superar este número, ya que referencias diversas citan especies recolectadas no descritas (Wakabara, 1965; Haney & Martin, 2000).

En México, el estudio de este grupo ha permitido reconocer dos especies para el Golfo de Méxi-

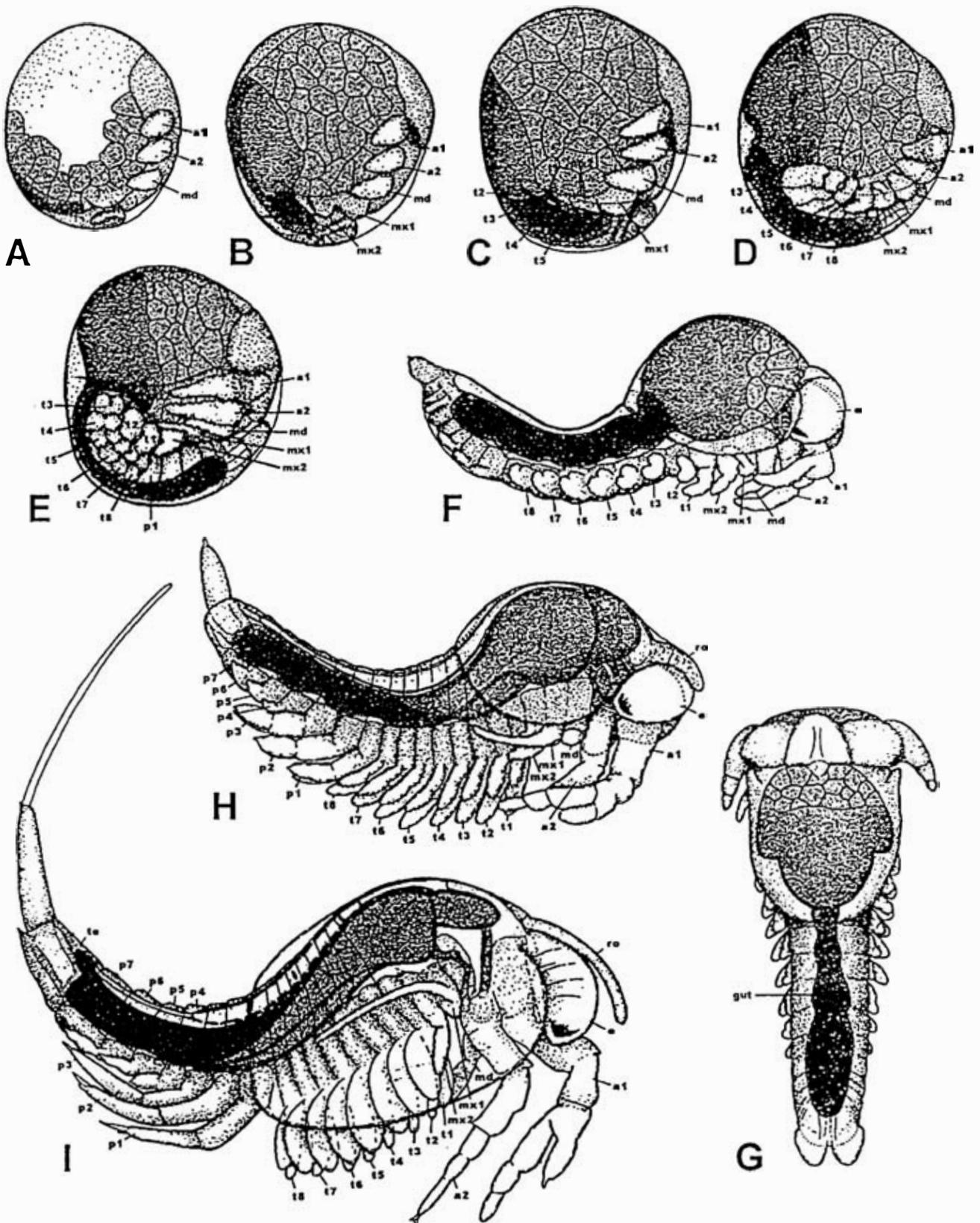


Fig. 18.6. Desarrollo larval de *Nebalia bipes*. Tomado de Manton (1934).

co: *Nebalia lagartensis* Escobar & Villalobos, 1995 y *Paranebalia* sp. Escobar & Alcocer (en prensa). A la fecha no se ha reconocido la presencia de especies en aguas mexicanas del Mar Caribe y el Océano Pacífico. Estas especies muestran un patrón de distribución euriótico y asociaciones específicas con otros invertebrados, como cangrejos ermitaños o gasterópodos, generando un patrón complejo que promueve su endemidad.

Los patrones en la escala amplia de la diversidad biológica del registro fósil han mostrado que son sensibles a los cambios en el corto plazo, donde especies estenotópicas diversas evolucionan en tiempo corto a partir de un ancestro común y eventualmente desaparecen del ambiente. Distintos factores asociados con la abundancia de estas especies en el hábitat y a las condiciones de fosilización influyen en esta capacidad de diversificación y extinción. Reaka-Kudla (2002) reconoce que la especialización de hábitat no promueve la extinción en la gran mayoría de los crustáceos, con tasas de 0.2 y de 1.3 en la relación promedio de especialización al hábitat/taxón para grupos extintos y existentes, donde linajes extintos diferentes provienen de hábitats marinos costeros. Del ejemplo anterior se reconoce que gran parte de las especies de leptostracos ocupan hábitats especializados de alguna manera y que una minoría habita ambientes especializados o restringidos. Es importante que en los estudios futuros de este grupo se consideren otros factores, como el tamaño de la población, la ecología de la historia de vida, la posición trófica y el papel ecológico, los intervalos de distribución del grupo en la región y otros para evaluar la vulnerabilidad del orden. Comparativamente pocos géneros de Leptostraca recientes se encuentran bien definidos en los taxonómicos a nivel de especie, dado el estado de confusión de al menos dos de los géneros, *Nebalia* y *Paranebalia*; de donde derivó la propuesta de Dahl (1985) para un modelo para la descripción e identificación de leptostracos. Por lo anterior, se reconoce que aún falta por describir un número elevado de especies de leptostracos tanto a nivel mundial como en los mares regionales de México, que se irán reconociendo conforme se lleve a cabo mayor esfuerzo de recolecta en hábitats complejos y se busquen especies de talla pequeña y asociadas con condiciones poco usuales o vinculadas con otras especies.

A diferencia de otros grupos, la descripción de las especies de leptostracos se basa exclusivamente en las hembras y se ha tratado de evitar la descripción de especies nuevas a partir de machos o ejemplares inmaduros. La forma del caparazón, pares de antenas, pleópodos y furcas con cada muda se alejan del patrón base, ejemplificado por ejemplares hembras, siendo éste el fundamento principal de esta elección. La única excepción es la variación observada en los toracópodos, que evolucionan en los diferentes estados de madurez y gravidez al conformar el marsupio.

El hecho que los ejemplares machos son raros, poco abundantes y raramente se recolectan completos ha impedido basar las descripciones en éstos (Modlin, 1996). Una comparación entre especies y géneros de leptostracos muestra un patrón básico uniforme de la espinación que sugiere la aplicación de caracteres quetotaxonómicos en la identificación (Dahl, 1985). La espinulación y setación se correlacionan en número con el crecimiento y tamaño de las estructuras (Fig. 18.7). De igual manera, la forma de algunas de las estructuras principales es de importancia. Varias de éstas han sido reconocidas por Haney & Martin (2000) por su importancia para la presentación de la descripción de nuevas especies, que en forma conjunta con fotografías de MEB y figuras de línea detalladas, pueden permitir fundamentar mejor especies conspecíficas a aquellas descritas: pedúnculo antenular, escama antenular, pedúnculo antenal, flagelo antenal del macho, rostro, carena rostral, ojo y espina ocular, caparazón, hilera de setas del exópodo del pleópodo 1ero., margen posterior de los propodios de los pleópodos, dentición del margen posterodorsal de los pleonitas 5ta. a 7a. (Fig. 18.8), y dentición y forma de la placa anal.

## CONOCIMIENTO DEL GRUPO

La conclusión de los trabajos realizados por Claus (1887) y Thiele (1904, 1905), que influyeron en diversos autores, fue que las especies de leptostracos de los géneros *Nebalia* y *Paranebalia* que habitan la plataforma continental europea incluía un número de especies altamente variables con distribución cosmopolita, idea que prevaleció por más de un siglo. Esta conclusión fue resultado de las va-

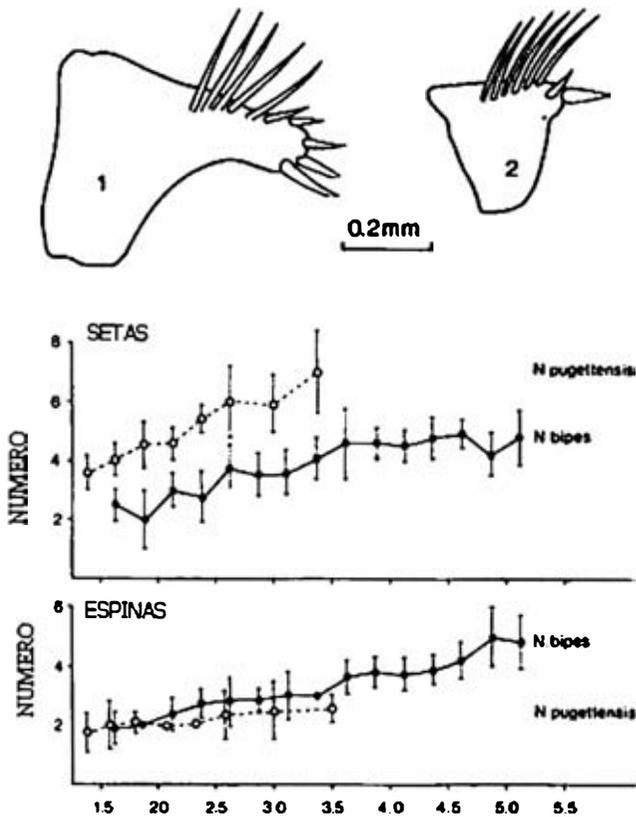


Fig. 18.7. Incremento en el número de sedas y espinas del cuarto artículo peduncular de la antena (mostrado en la porción superior de la gráfica) para las especies *Nebalia bipes* (1) y *N. pugettensis* (2) resultado del crecimiento desde la etapa embrionaria al estado adulto a partir de cultivos en laboratorio. Tomado de Dahl (1985).

riables elegidas erróneamente en la identificación de especies y la variabilidad grande que muestra el grupo a lo largo de su desarrollo aunado al dimorfismo sexual existente en el grupo. Esta problemática se describe asimismo por Haney & Martin (2000) con el uso de las hileras de setas en el pleópodo 1ero., las partes bucales y la dentición del margen de las pleonitas cinco a siete (Fig. 18.8).

El trabajo de Dahl (1985) permitió reconocer la existencia de diversas especies en la región, al establecer con caracteres morfológicos nuevos y proponer patrones de distribución geográfica de las especies que fueron coincidentes con otros grupos taxonómicos. Estos patrones de distribución nuevos corresponden a las regiones y subregiones geográficas identificadas por Ekman (1957). Este

ejemplo en la plataforma continental de Europa también se ejemplifica claramente con las especies de leptostracos de la región Australiana (Thomson, 1879; Wakabara, 1976; Walker-Smith, 1998; Walker-Smith & Poore, 2001). En contraste, los géneros presentan un patrón de distribución amplio, como se ejemplifica con *Nebalia*, *Nebaliella* (Hessler, 1984) y el género batipelágico *Nebaliopsis*. Solo el género abisal *Dahlella* al parecer presenta distribución restringida a las ventilas hidrotermales de las islas Galápagos (Hessler, 1984).

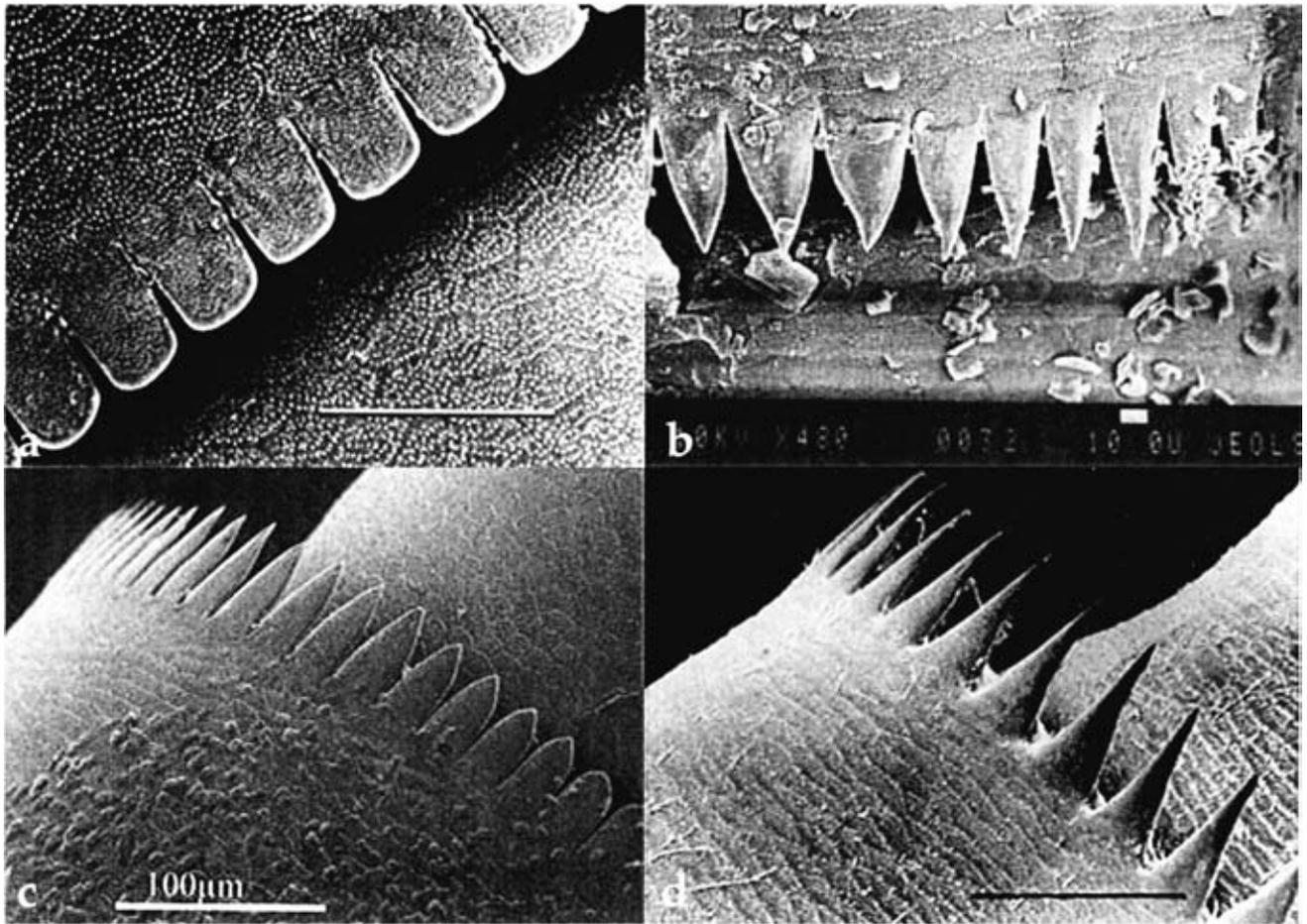
En el registro fósil, el género *Rhabdouraea*, descrito por Schram & Malzahn (1984) para ejemplares extintos ubicados en el género *Nebalia*, presenta un patrón de distribución amplio que es similar al de los géneros existentes. Lo anterior explica una historia larga de selección de hábitat en el grupo.

Las descripciones de las especies de México son las únicas contribuciones nacionales sobre el grupo, en años pasados los esfuerzos se han enfocado a los grupos de crustáceos más conspicuos por su talla, importancia comercial y significancia ecológica.

## ESPECIALISTAS Y COLECCIONES

A nivel internacional existe al menos una docena de investigadores que estudian leptostracos. A continuación se citan aquellos que han descrito especies nuevas en los últimos veinte años: T. Brattegard, Blomsterdalen, Noruega; E. Dahl Lund, Suecia; T.A. Haney, Estados Unidos de América; R. Hessler, Estados Unidos de América; Q.B. Kazmi, Karchi, Pakistán; J.W. Martin, Estados Unidos de América; J. Mauchline, Oban, Reino Unido; R.F. Modlin, Estados Unidos de América; J. Olesen, Copenhagen, Dinamarca; H.L. Sanders, Estados Unidos de América; J.W. Waegele, Oldenburg, Alemania; G.K. Walker-Smith, Victoria, Australia; y Y. Wakabara, São Paulo, Brasil. A nivel nacional, dos investigadores han contribuido al conocimiento de este grupo: E. Escobar Briones, ICML, UNAM; y J.L. Villalobos Hiriart, I. Biología, UNAM. Un estudiante de Chile, G. Guzmán, trabaja en el grupo.

En México, solamente la colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología cuenta con ejemplares de las especies de leptostracos registradas en México. Las colecciones internacionales que contienen ejemplares de leptostracos de Méxi-



**Fig. 18.8.** Dentición dorsal del borde de la 6ta. pleonita abdominal de las especies de leptostracos. a, *Nebalia* sp. de California con forma de diente truncado. Escala 50µm. Tomado de Martin *et al.* (1996); b, *N. lagartensis* de Yucatán con dientes similares afilados. Escala 10µm. Tomado de Escobar y Villalobos (1995); c, *N. gerkenae* con dentición afilada disímil en forma y talla. Escala 100 µm. Tomado de Haney & Martin (2000); d, *N. hessleri* con dientes en forma de espina. Escala 100µ. Tomado de Martin *et al.* (1996).

co incluyen la colección de crustáceos de Smithsonian Institution y el Museo de Historia Natural en Los Ángeles.

### DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO Y PAÍSES LIMÍTROFES

Los registros de leptostracos en aguas marinas nacionales se limitan al Golfo de México, donde una especie se ha descrito para la Sonda de Campeche, *Paranebalia ayalai* Escobar & Alcocer (en prensa), y otra para la Península de Yucatán, *Neba-*

*lia lagartensis* Escobar & Villalobos, 1995. A la fecha se desconocen especies descritas para las costas mexicanas del océano Pacífico o el mar Caribe, sin embargo, se han descrito varias especies en países limítrofes que pudieran encontrarse presentes en aguas mexicanas, si el esfuerzo de recolecta y de descripción se realizara en una forma sistemática. Estos registros incluyen las siguientes especies:

Mar Caribe: *Nebalia bipes* (G.O. Sars, 1887), *Paranebalia belizensis* Modlin, 1991 y *Speonebalia cannoni* Bowman, Yager & Illiffe, 1985.

Golfo de México y Atlántico Occidental Tropical: *Nebalia* cf. *geoffroyi* (Hessler, 1964), *N. longipes*

soror (Thiele, 1904), *N. schizophthalma* Haney, Hessler & Martin, 2001, *Paranebalia longipes* (Willemoes-Suhm, 1875) y *Sarsinebalia typhlops* (Sars, 1896).

Océano Pacífico: *Nebalia daytoni* Vetter 1996, *N. gerkenae* Haney & Martin, 2000 y *N. hessleri* Martin *et al.*, 1996.

## CONOCIMIENTO DEL GRUPO Y PERSPECTIVAS

El conocimiento de los leptostracos está limitado a las dos especies descritas en México, sin embargo, un esfuerzo de recolecta mayor y una mejor introducción en los cursos de zoología a estos pequeños crustáceos permitirían un mayor interés en el grupo. Un aspecto requerido para obtener un conocimiento mejor de las especies de leptostracos es el mantenimiento de éstas en acuarios y realizar observaciones de diversa índole, que incluyan el desarrollo, la conducta alimentaria, reproductiva e interacción intraespecífica. Asimismo, los estudios de naturaleza molecular no se han explorado a la fecha en México con el grupo y en el futuro permitirán una mejor definición de las especies, su alcance geográfico y la prevalencia de otras especies de los países vecinos en nuestras subregiones costeras.

Uno de los aspectos menos estudiados incluye la ecología de las especies de leptostracos. Un número elevado de las especies descritas habita fondos y tapetes con gran cantidad de detrito bajo condiciones bajas de oxígeno (Vetter, 1995). Observaciones realizadas en laboratorio muestran actividades de nado, enterramiento y descanso sobre el caparazón (Martin *et al.*, 1996). En acuarios desprovistos de oxígeno, los ejemplares ascienden a la superficie y descansan en la capa delgada de la interfase agua-aire, en envases cerrados bajo condiciones similares la supervivencia fue de 14 horas y su tolerancia fue menor al incorporarse  $H_2S$ . La figura 18.9 muestra los resultados de experimentos de respuesta a concentraciones bajas de oxígeno disuelto en el agua, generados por varios autores en una forma comparativa. Lo anterior permite reconocer que las especies no están adaptadas a habitar ambientes hipóxicos y anóxicos. Las especies de hábitats más someros buscan refugio contra depredadores entre algas (Modlin, 1996), que a la vez conforman una trampa compleja de partícu-

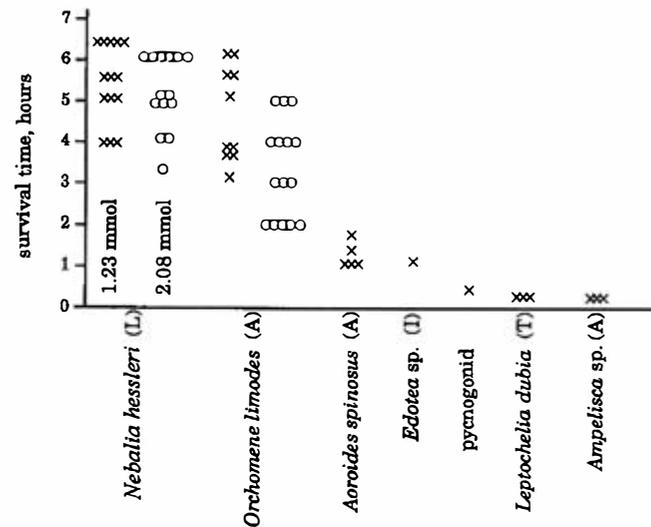
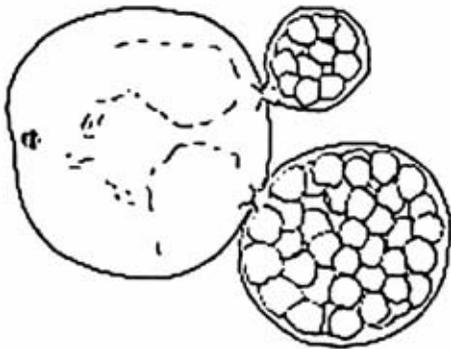
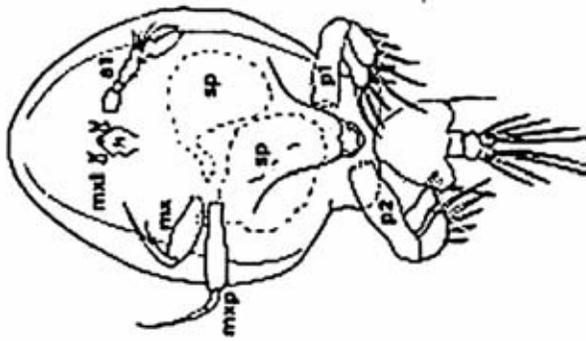


Fig. 18.9. Tasa de supervivencia del leptostraco *Nebalia hessleri* ante condiciones de hipoxia (cruces) y anoxia (con incorporación de  $H_2S$ , círculos). La gráfica comparativamente muestra el resultado aplicado en otras especies de invertebrados de la infauna, principalmente peracáridos. Tomado de Martin *et al.* (1996).

las orgánicas suspendidas en el agua y que al parecer son la fuente alimentaria de algunas de las especies. La carencia de información ecológica para las especies de leptostracos es el resultado de la dificultad taxonómica existente en años previos y en los registros efectuados.

Las recolectas en gran medida son ocasionales y se requiere un seguimiento estacional, ya que diversas especies muestran incrementos en primavera, con abundancias más bajas en invierno, mostrando variaciones significativas en la proporción de hembras maduras que al parecer se reproducen constantemente a lo largo del año con respecto a juveniles y machos. La estrategia reproductiva que sigue este grupo es similar a otros crustáceos de la macrofauna (Modlin, 1991), sin embargo, el conocimiento adquirido a la fecha es limitado. Los hábitos alimenticios de los leptostracos se han descrito pobremente, se considera que en su gran mayoría se alimentan de detritos y partículas en el sedimento, aunque se ha documentado que tienen la capacidad de alimentarse de partículas grandes de carroña o presas donde ocasionalmente se han reconocido agregaciones grandes (Brusca & Brusca, 2003).



**Fig. 18.10.** Especimen de *Nebaliella caboti* Clark parasitado con el copépodo sifonostomátido *Rhizorhina leptostracae*. La escala corresponde a 1 mm, y con la flecha y la letra 'e' se señala el saco con huevecillos del parásito. La ilustración de línea muestra al parásito del leptostraco en vista ventral, a la izquierda la hembra con sacos de huevecillos y a la derecha como copepodito. Tomado de Goto (1984).

La interacción de los leptostracos con otros taxones se ha registrado con el copépodo parásito *Rhizorhina leptostracae*, descrita por Goto (1984) de los marsupios de los leptostracos huéspedes en ausencia de huevecillos o embriones (Fig. 18.10).

No se han reconocido especies de leptostracos a nivel mundial en peligro de extinción, ni sus hábitats se encuentran bajo amenaza de impactos que promoverían la vulnerabilidad de las especies en el ambiente marino.

El grupo se encuentra pobremente estudiado a nivel mundial. Los trabajos enfocados a la conservación de hábitats y de las poblaciones que permiten reducir las tasas de extinción han permitido identificar como vulnerables las especies y asociaciones altamente especializadas, o restringidas a hábitats únicos. Igualmente vulnerables se consideran aquellas especies cuyas poblaciones son reducidas en número, presentan una talla corporal grande o son de vida larga.

## AGRADECIMIENTOS

A R. Brusca por la última copia del volumen de Invertebrados. A los proyectos SEP-CONACyT 2002 Clave 40158, DGAPA UNAM PAPIIT IN211200 y CONACyT G-27777B.

## REFERENCIAS

- BAIRD, W. 1850. *The natural history of British Entomostraca*. The Ray Society, Londres, 364 p.
- BOWMAN, T.E., J. YAGER & T.M. ILIFFE. 1985. *Speonebalia cannoni* n. gen., n. sp. from the Caicos islands, the first hypogean leptostracan (Nebaliacea: Nebaliidae) *Proc. Biol. Soc. Washington*, 98(2): 439-446.
- BRUSCA, R.C. & G.J. BRUSCA. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts 936 p.
- CLAUS, C. 1880. *Grundzüge der Zoologie*. Vol. 1. Marburg, 822 p.
- . 1887. Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung del Leptostraken. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien Zool. Stat. Triest*, 8: 1-148.
- DAHL, E. 1985. Crustacea Leptostraca, principles of taxonomy and a revision of European shelf species. *Sarsia*, 70: 135-165.
- . 1987. Malacostraca maltreated- the case of the Phyllocarida. *J. Crust. Biol.*, 7: 721-726.
- & J.W. WÄGELE. 1996. Sous-classe del Phyllocarides (Phyllocarida Packard, 1879). En: *Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie. Crustacés*. Tome VII. Fasci-

- cule II. Généralités (suite) et systématique, ed. J. Forest, 865-896. Masson, Paris. 1002 p.
- EKMAN, S. 1957. *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson, Londres, 417 p.
- ESCOBAR, E. & J.L. VILLALOBOS. 1995. *Nebalia lagartensis* (Leptostraca: Crustacea), new species from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Crustaceana*, 68(1): 1-11
- & J. ALCOCER. (En prensa). *Paranebalia ayalai*, a new leptostracan species (Crustacea: Phyllocarida: Nebaliidae) from the southwestern Gulf of Mexico. En: Soto, L. A. (Ed.). *Agustín Ayala Castañares: Universitario, impulsor de la investigación científica*, Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.
- FERRARI, F.D. 1988. Evolutionary transformations and Dollo's law. *J. Crust. Biol.*, 8: 618-619.
- GOTTO, R.V. 1984. The two new species of *Rhizorhina* (Copepoda: Siphonomatoida) from leptostracan and tanaidacean hosts. *J. Nat. Hist.*, 18: 811-817.
- HANEY T.A. & J. W. MARTIN. 2000. *Nebalia gerkenae*, a new species of leptostracan (Crustacea: Malacostraca: Phyllocarida) from the Bennett Slough region of Monterey Bay, California. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 113(4): 996-1014.
- , R.R. HESSLER & J.W. MARTIN. 2001. *Nebalia schizophthalma*, a new species of Leptostracan (Malacostraca) from deep waters off the east coast of the United States. *J. Crust. Biol.*, 21(1): 192-201.
- HESSLER, R.R. 1964. The Cephalocarida Skelermuskulature. *Mem. Conn. Acad. Arts. Sci.*, 16: 1-97.
- . 1984. *Dahlrella calderensis*, new genus, new species: A leptostracan (Crustacea, Malacostraca) from deep-sea hydrothermal vents. *J. Crust. Biol.*, 4: 655-644.
- & H-L SANDERS 1965. Bathyal Leptostraca from the continental slope of the northeastern United States. *Crustaceana*, 9(1): 71-74.
- LATREILLE, P.A. 1802. *Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes*, vol. 3, 1-467. Paris.
- LEACH, W. E. 1814. A tabular view of the external characters of four classes of animals, which Linn, arranged under Insecta; with the distribution of the genera composing three classes into orders, & c. and descriptions of several new genera and species. *Trans. Linnean Soc. London*, 11: 306-400.
- MALZAHN, E. 1962. Beschreibung der Arte, Teil 1. En: M.F. Glaessner and E. Malzahn (ed.) *Neue Crustaceen aus dem niederrheinischen Zechstein*. *Fortschr. Geol. Rheinld. Westf.*, 6: 245-264.
- MANTON, S.M. 1934. On the embryology of the crustacean *Nebalia bipes*. *Philos. Trans. R. Soc. London B.*, 223: 163-238.
- MARTIN, J.W. & J.C. CHRISTIANSEN. 1995. A morphological comparison of phyllopodous thoracic limbs of a leptostracan (*Nebalia* sp.) and a spinicaudate conchostracan (*Leptestheria* sp.), with comments on the use of Phyllopoda as a taxonomic category. *Can. J. Zool.*, 73(12): 2283-2291.
- & G.E. DAVIS. 2001. *An updated classification of the recent Crustacea*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 39, 124 p.
- , E. W. VETTER & C.E. CASH-CLARK. 1996. Description, external morphology, and natural history observations of *Nebalia hessleri*, new species (Phyllocarida: Leptostraca), from southern California, with a key to the extant families and genera of the Leptostraca. *J. Crust. Biol.*, 16(2): 347-372.
- MCLAUGHLIN, P.A. 1980. *Comparative morphology of recent Crustacea*. Freeman and Co., 177 p.
- MODLIN, R.F. 1991. *Paranebalia belizensis*, a new species from shallow waters off Belize, Central America (Crustacea: Malacostraca: Leptostraca) *Proc. Biol. Soc. Washington*, 104(3): 603-612.
- . 1996. Contributions to the ecology of *Paranebalia belizensis* from the waters off central Belize, Central America. *J. Crust. Biol.*, 16(3): 529-534.
- OLESEN, J. 1999. A new species of *Nebalia* (Crustacea, Leptostraca) from Unguja Island (Zanzibar), Tanzania, East Africa, with a phylogenetic analysis of leptostracan genera. *J. Nat. Hist.* 33: 1789-1809.
- & D. WALOSSEK. 2000. Limb ontogeny and trunk segmentation in *Nebalia* species (Crustacea, Malacostraca, Leptostraca). *Zoomorphology*, 120: 47-64.
- PACKARD, A. S. 1879. A monograph of the phyllopod Crustacea of North America with remarks on the order Phyllocarida, pp. 295-457. En: Hayden, F.V. (ed.). *Twelfth Annual Report of the U.S. Geological and Geographical Survey of the Territories of Wyoming and Idaho: a report of progress of the exploration of Wyoming and Idaho for the year 1878*, Part I.
- REAKA-KUDLA, M.L. 2002. Habitat specialization and its relation to Conservation Policy in Crustacea. In: Escobar, E. & F. Álvarez Noguera. *Modern Approaches to the Study of Crustacea* Kluwer, E. U. A., 366 p.
- RICHTER, S. & G. SCHOLTZ. 2003. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 41(3) en prensa.
- ROLFE, W.D.I. 1981. Phyllocarida and the origin of Malacostraca. *Gebois* (Lyon), 14:17-27.
- SAMOUELLE, G. 1819. *The entomologist's usefull compendium*. Thomas Boys, Londres, 469 p.
- SARS, G.O. 1887. Report on the Phyllocarida collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1976. *Zool. Chall. Exp. Part LVL., Zoology*, 1-39 p.
- . 1896. *Fauna Norvegiae*, vol. 1. Descriptions of the Norwegian species at present known belonging to the suborders Phyllocarida and Phyllopoda. Joint-Stock Printing Company Aschehoug, Christiania 1-38 p.
- SCHRAM, F.R. 1986. *Crustacea*. Oxford University Press, Nueva York, 606 p.
- & E. MALZAHN. 1984. The fossil leptostracan *Rhabdouraea bentzi*. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20: 95-98.
- SHULTZ, J.W. & J.C. REGIER. 2000. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. *Proc. Roy. Soc. London*, 267B: 1011-1019.
- SPEARS, T. & L.G. ABELE. 1997. Crustacean phylogeny inferred from 18SrDNA, pp. 169-187 En: *Arthropod relationships*, R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds.). Systematics Association Special Volume series 55. Chapman and Hall, Londres.
- & ———. 1999. The phylogenetic relationships of Crustaceans with foliaceous limbs: an 18S rDNA

- study of Branchiopoda, Cephalocarida, and Phyllocarida. *J. Crust. Biol.*, 19: 825-843.
- THIELE, J. 1904. Die Leptostraken-Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1889-1899, 8: 1-26.
- . 1905. Über die Leptostraken der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutschen Südpolar-Exped.* 9 (Zoologie), 8: 61-68.
- THOMSON, G.M. 1879. On a new species of *Nebalia* from New Zealand. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4(5): 418-419.
- VETTER, E.W. 1995. Southern California *Nebalia*: ecology, production, natural history and systematics of two subtidal species, Ph. D. Thesis. University of California, San Diego, 243 p.
- . 1996. *Nebalia daytoni* n. sp., a leptostracan from southern California (Phyllocarida). *Crustaceana*, 69: 379-386.
- VERRILL, A.E. 1922. Decapod Crustacea of Bermuda. Part II, Macrura. *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, 26: 1-179.
- WAKABARA, Y. 1965. On *Nebalia* from Brazil (Leptostraca). *Crustaceana*, 9: 245-248.
- . 1976. *Paranebalia fortunata* n. sp. from New Zealand (Crustacea, Leptostraca, Nebaliacea) *J. Roy. Soc. New Zealand*, 6(3): 297-300.
- WALKER-SMITH, G.K. 1998. A review of *Nebaliella* (Crustacea: Leptostraca) with the description of a new species from the continental slope off southeastern Australia. *Mem. Mus. Victoria*, 57(1): 39-56.
- . 2000. *Levinebalia maria* a new genus and new species of Leptostraca (Crustacea) from Australia. *Mem. Mus. Victoria*, 58(1): 137-148.
- & G.C.B. POORE. 2001. A phylogeny of the Leptostraca (Crustacea) with keys to families and genera. *Mem. Mus. Victoria*, 58: 383-410.
- WILLEMOES-SUHM, R.V. 1875. On some Atlantic Crustacea from the Challenger Expedition. *Trans. Linn Soc. London, Zool. Ser.*, 2(1): 23-59.

---

# 19

## TANAIDACEA

Elva Escobar Briones<sup>1</sup>

**ABSTRACT.** The order Tanaidacea belongs to the superorder Peracarida. The classification of the order has been conflicting, with significant changes at the levels of suborder and family due to complexity of their life cycle, that includes sexual dimorphism and hermaphroditism, and the reduced size of most the species described. Sexual dimorphism is closely related to the postmarsupial development of the first submanca stage, and with its protandric and protogynic hermaphroditism. The most recent classification includes about 700 species, which are grouped into 21 families and four subfamilies, of which only 24 occur in Mexican waters. Tanaidacea are considered among the oldest peracarid fossils, dating from the Paleozoic. The species of the group are characterized by the presence of a rostrum with sessile eyes and seven pairs of pereopods. The species described in the coastal ocean have a stenotopic distribution pattern, that has been attributed to the lack of larval dispersion due to a direct development strategy promoting large densities in the seafloor, that may reach up to  $10^4$  to  $10^5$  individuals by  $m^2$ , usually ranging second group in dominance after polychaetes in both canyons and some coastal lagoons. The ecological role of the tanaids in the marine seafloor habitats is determined by its abundance and the detritivore role in the benthic communities. The distribution patterns in the global ocean are of the bipolar and the tropical types in both the families and in some genera. Within Mexican regional oceans, the Gulf of Mexico and the Gulf of California are the best recorded. The crustacean collections at the Instituto de Biología (UNAM)

and ECOSUR in Chetumal host the largest number of specimens recorded from the Mexican regional seas. The taxon has an indirect economical importance in the coastal ocean if considered by its abundance and among the trophic links of animals of economic importance. Studies that will need to be carried in the future include the systematic composition of tanaid specimens collected in regional seas, the description of their ecology, physiology, and ethology, and their co-occurrence with other species of invertebrates in different habitats. The major impact to the group is mainly related to the effect to water quality and habitat degradation in the coastal zone, that affect the community structure and function locally.

### INTRODUCCIÓN

El orden Tanaidacea pertenece al superorden Peracarida y fue descrito por Dana (1849). A lo largo del tiempo su clasificación ha tenido cambios diversos. Entre los más recientes, se puede señalar el reacomodo en subórdenes y familias de Sieg (1973, 1980), cambios que fueron incorporados en la clasificación de Bowman & Abele (1982). Las propuestas posteriores (Sieg, 1983, 1984, 1986) incluyeron modificaciones significativas, generadas del conocimiento limitado de las variaciones que pueden presentar los tanaidáceos por el dimorfismo sexual y el hermafroditismo, y por el tamaño reducido ( $< 3\text{mm}$  de largo) de la mayoría de las especies (Fig. 19.1) (Larsen & Wilson, 1998). Los cambios efectuados en la década de 1990 fueron menores y la descripción de especies nuevas por Richard Heard, Tom Hansknecht y Kim Larsen contribuyó a buscar un esquema de clasificación nuevo que aún se encuentra en elaboración. Este capítulo sigue la clasificación con los cambios más recientes, propuesta por Martin & Davis (2001).

---

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Sistemas Oceanográficos y Costeros, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-305, 04510 México, D.F., México. Correo electrónico: escobri@mar.icmyl.unam.mx

Ésta incluye tres subórdenes, cuatro superfamilias y 21 familias (Apéndice 19.1), en los que se ha descrito un total de aproximadamente 700 especies (Dojiri & Sieg, 1997).

La clasificación de Martin & Davis (2001) difiere de la propuesta por Gutu & Sieg (1999) en los siguientes aspectos: esta última no incluyó la familia Tanapseudidae e incluyó a la familia Leptognathiidae, considerada un sinónimo de Anarthruridae (Sieg, 1986). En esta familia estos taxones fueron incluidos, uno como una subfamilia y el otro elevado a nivel de familia, Typhlotanaidae. De igual forma, la familia Agathotanaidae fue referida a una tribu (Sieg, 1986). Otras familias que fueron descritas posteriormente al trabajo de clasificación de Bowman & Abele (1982) incluyen las Pseudozeuxidae y Typhlotanaidae, descritas por Sieg (1982, 1986), respectivamente. Cambios adicionales en los subórdenes Neotanaidomorpha y Apsedomorpha corresponden a la consideración de la familia Whiteleggiidae, que anteriormente tenía categoría de subfamilia (Sieg, 1983). Asimismo, Sieg (1984) propuso la familia Cycloapseudidae para ubicar un género de la familia Metapseudidae, a la fecha dicha familia se considera sinónimo de Metapseudidae (Martin & Davis, 2001). La familia Parapseudidae fue desconocida por Sieg (1986) y actualmente se considera válida, con base en la discusión de Gutu (1996) y la revisión de Gutu & Sieg (1999). Otro aspecto en que

difiere la clasificación de Martin & Davis (2001) es la autoría del orden Tanaidacea, que actualmente se atribuye a Dana (1849) y en las clasificaciones previas se atribuyó a Hansen (1895).

La clasificación actual a nivel de suborden fue cuestionada por Larsen & Wilson (1998), quienes reconocieron la existencia de inconsistencias y contradicciones en las descripciones e ilustraciones de autores diversos, principalmente en el suborden Tanaidomorpha. La sistemática de los Tanaidacea no está resuelta totalmente y las familias no se encuentran bien definidas o estables en la actualidad. La sistemática sigue el esquema de Larsen & Wilson (1998) en el caso de los Paratanaoidea y el de Gutu & Sieg (1999) para las otras familias. La familia Tanapseudidae Băcescu, 1978 hasta hace poco consistió de dos géneros, *Paradoxapseudes* Gutu, 1991 y *Tanapseudes* Băcescu, 1978. Recientemente, Bamber (2000) reasignó al género *Tanapseudes* a la familia Spyrapidae y el género *Paradoxapseudes* está siendo transferido a la familia Kalliapseudidae (Heard, com. pers.).

Los tanaidáceos se encuentran entre los fósiles de peracáridos más antiguos que se conocen, dentro de una serie de especies bien preservadas procedentes del Paleozoico (Glaessner & Malzahn, 1962; Schram, 1974). La mayoría de las especies corresponden a ejemplares monocóforos. La familia Anthracocarididae es la más primitiva de los tanaidáceos y se caracteriza por presentar el telson separado del sexto pleonita (Fig. 19.2). El trabajo de Gutu & Sieg (1999) incluye los taxones fósiles que son citados por Schram (1983), junto con una revisión exhaustiva del grupo. A la fecha se han reconocido nueve especies fósiles agrupadas en siete géneros de cuatro familias, que pertenecen a los subórdenes Anthracocaridomorpha, Apsedomorpha y Tanaidomorpha, todas ellas descritas por Sieg (1980). La clasificación de las especies extintas es como sigue:

Suborden Anthracocaridomorpha Sieg, 1980

Anthracocarididae Schram, 1979

*Anthracocaris* Calman, 1933 (una especie del Carbonífero Inferior)

*Ophthalmapseudes* Glaessner, 1962 (dos especies, del Pérmico Inferior y del Triásico)

Cryptocarididae Sieg, 1980

*Cryptocaris* Schram, 1974 (una especie del Carbonífero Superior)

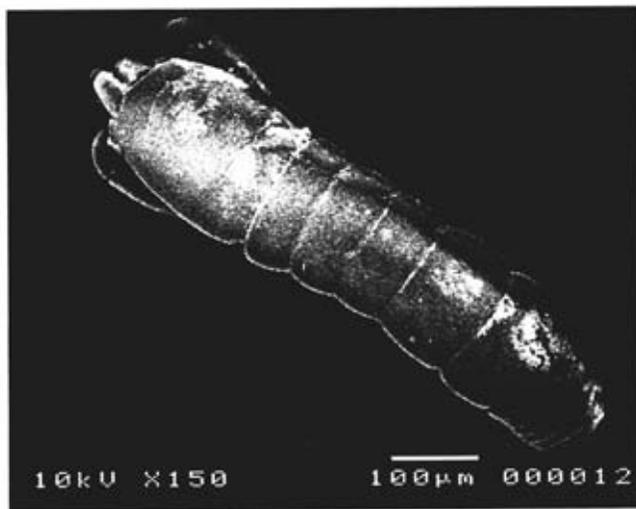


Fig. 19.1. Vista dorsal de un tanaidáceo. Ejemplar obtenido de Laguna de Alvarado, México.



**Fig. 19.2.** Vista lateral de un tanaidáceo fósil del Paleozoico correspondiente a un monocóforo de la familia Anthracocarididae, la más primitiva de los tanaidáceos, se caracteriza por presentar el telson separado del sexto pleonita. Tomado de Abele (1982).

*Eucryptocaris* Schram, 1989 (una especie del Carbonífero Superior, Pensilvánico)

Suborden Apseudomorpha Sieg, 1980

Superfamilia Jurapseudoidea

Jurapseudidae Schram, Sieg & Malzahn, 1983

*Jurapseudes* Schram, Sieg & Malzahn, 1983 (dos especies del Jurásico Inferior)

*Carlclausus* Schram, Sieg & Malzahn, 1983 (una especie del Cretácico Inferior)

Suborden Tanaidomorpha Sieg, 1980

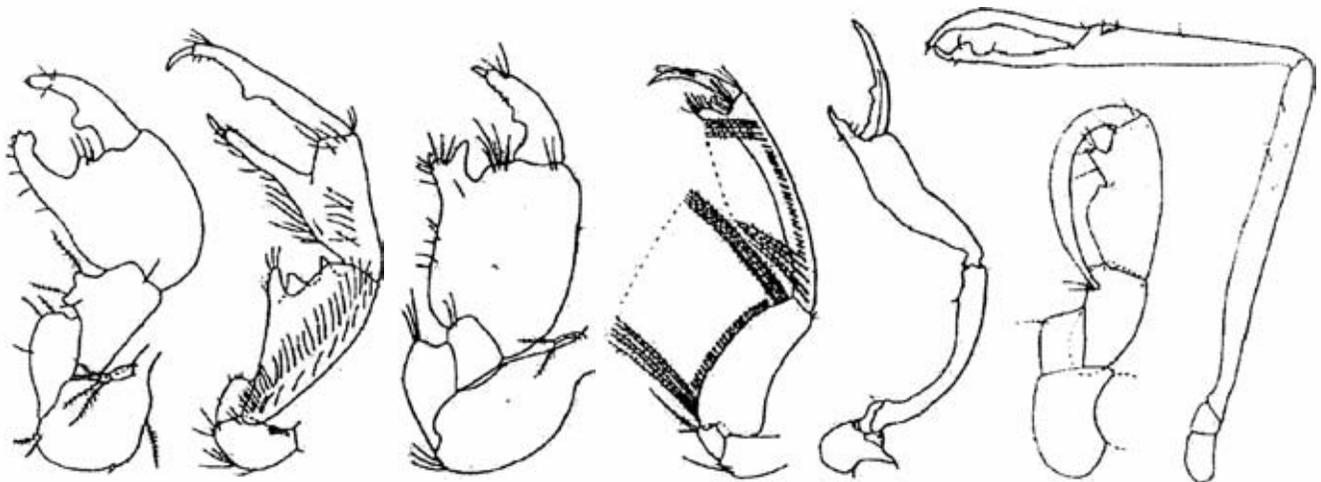
Superfamilia Cretitanaoidea Schram, Sieg & Malzahn, 1983

Cretitanaidae Schram, Sieg & Malzahn, 1983

*Cretitanais* Schram, Sieg, Malzahn, 1983 (del Cretácico Inferior)

Los tanaidáceos son organismos marinos bentónicos, y semisésiles que, en su mayoría, habitan dentro de pequeños tubos o túneles construidos por ellos mismos (Brusca & Brusca, 2003). Mor-

fológicamente se distinguen de otros peracáridos por tener el rostro presente o ausente en el cefalon, los ojos son sésiles y pueden ser pedunculados o estar ausentes. Éstos son compuestos y presentan elementos visuales; la escama ocular está ausente, al igual que los ojos naupliares. Las anténulas (antena 1era.) son birrámeas y ocasionalmente unirrámeas; el pedúnculo y flagelo son variables, el endópodo está reducido, vestigial o ausente; el exópodo está bien desarrollado, presenta forma de látigo o el exópodo reducido, vestigial o ausente. La antena (antena 2a.) es birrámea o unirrámea, presenta un exópodo multiarticulado. La mandíbula es unirrámea, con palpo presente o ausente. Los maxilípedos se presentan en un solo par unirrámeo. El tórax presenta caparazón de una sola valva que encierra el cefalon y las somitas torácicas anteriores; se encuentra dorsalmente aplanado y es de consistencia lisa. El tórax y el abdomen se encuentran diferenciados. Presentan siete pares de pereiópodos birrámeos o unirrámeos, no filópodos, diferenciados entre sí; algunos de ellos son prensiles y en el caso de los machos el primer par o quelípedo se modifica con el crecimiento y jerarquía en el grupo (Fig. 19.3), y en el caso de los pereiópodos 2do. a 6to. se modifican dependiendo de la actividad de la especie, siendo ésta natatoria, caminadora o enterrado y fosorial (Fig. 19.4). El abdomen cuenta con cinco o cuatro somitos. Los epímeros están ausentes; los pleópodos están ausentes o presentes como uno,



**Fig. 19.3.** Tipos de quelípedos y diversidad de formas asociadas al dimorfismo sexual de los machos de los tanaidáceos. Tomado de Gutu & Sieg (1999).

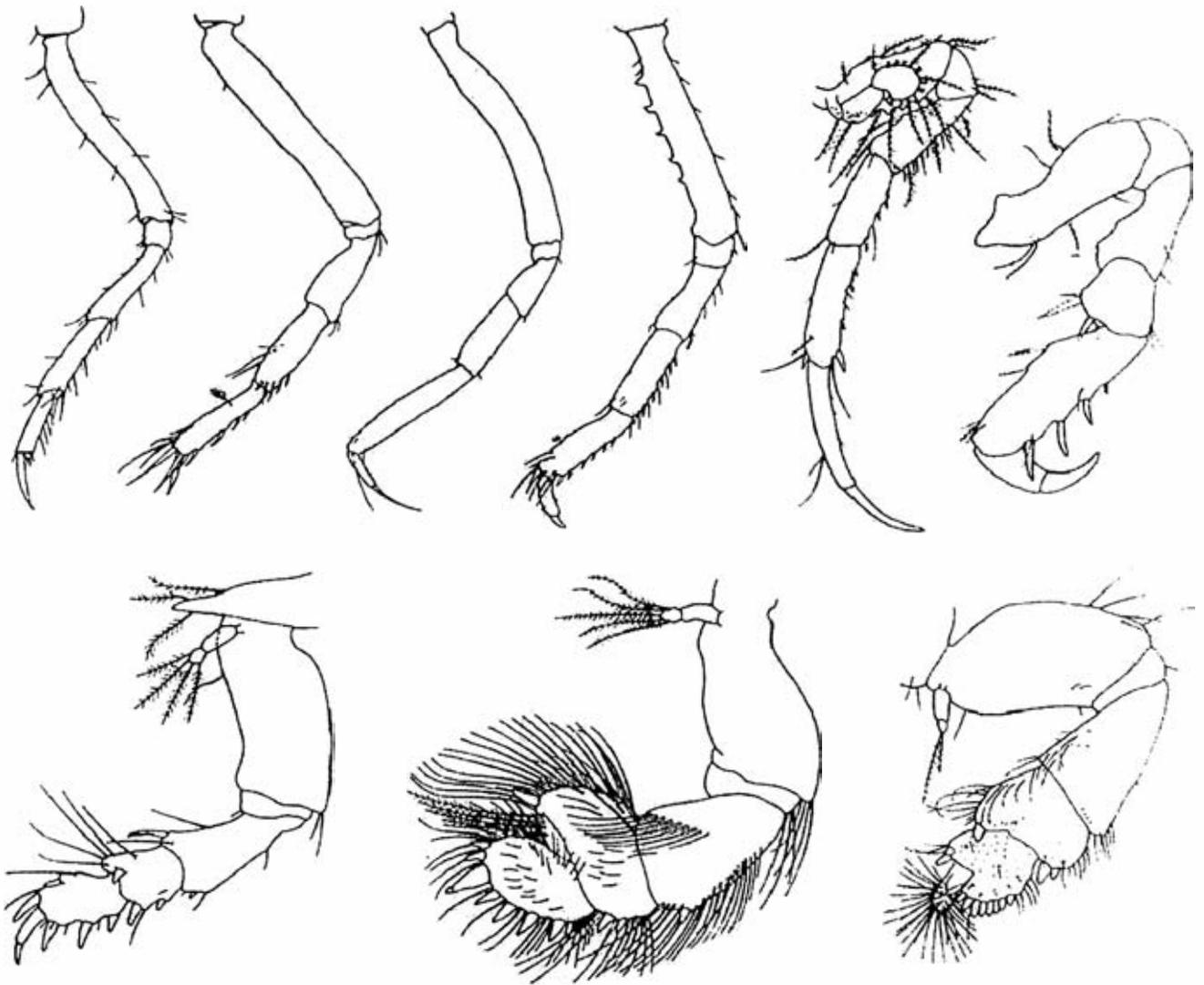


Fig. 19.4. Tipos de pereiópodos ejemplificado en el pereiópodo 2do. que muestra los tipos empleados para la diversidad de actividades en el sedimento. Tomado de Gutu & Sieg (1999).

dos, tres o cinco pares bien desarrollados, amplios y aplanados o reducidos. Los urópodos están bien desarrollados, siempre un solo par que se encuentra en posición terminal o subterminal; ramas presentes, birrámeas o unirrámeas, exópodo con diáresis completa o parcial, o sin diáresis; endópodo sin estatocisto. Telson fusionado al pleon formando un pleotelson.

Una característica común de las hembras de los peracáridos es la presencia de un marsupio, también conocido como ovisaco o bolsa de incubación de los embriones (Fig. 19.5), la cual se localiza a nivel de los quelípedos y del par 2do. al 6to. de

los pereiópodos, conformando cinco o cuatro pares de oostegitos como bolsas separadas o continuas. Los marsupios adquieren forma variable nombrándose marsupio normal, presentes en todas las familias a excepción de las Tanaidae y Pseudotanaidae (Fig. 19.6), donde el marsupio está formado por cuatro pares de oostegitos, que juntos constituyen una cámara. En este tipo de marsupio los huevos yacen entre los oostegitos y la superficie ventral de la pared corporal. Este tipo de marsupio tiene una variante, que es la formación de una cámara doble, donde cada oostegito forma un ovisaco. En el caso del género *Macrolabrum*, los

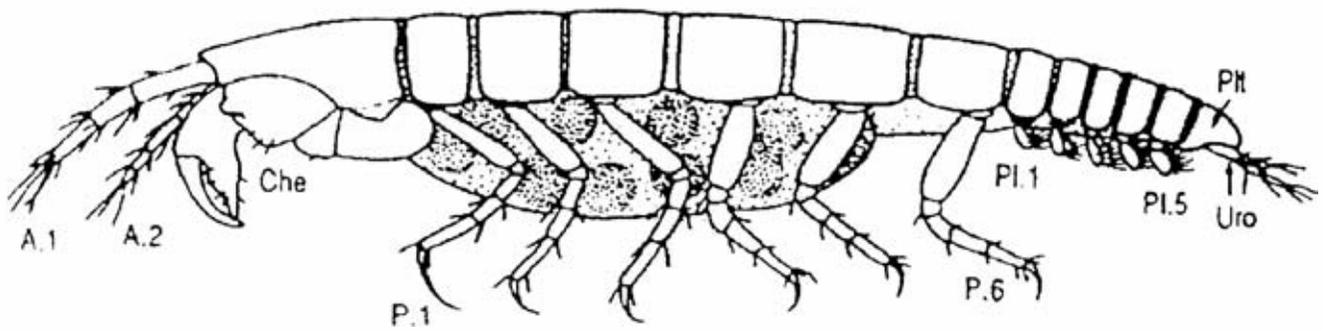


Fig. 19.5. Vista lateral de un tanaidáceo hembra con las diferentes estructuras morfológicas y el marsupio para la incubación de los embriones. Tomado de Doriji & Sieg (1997).

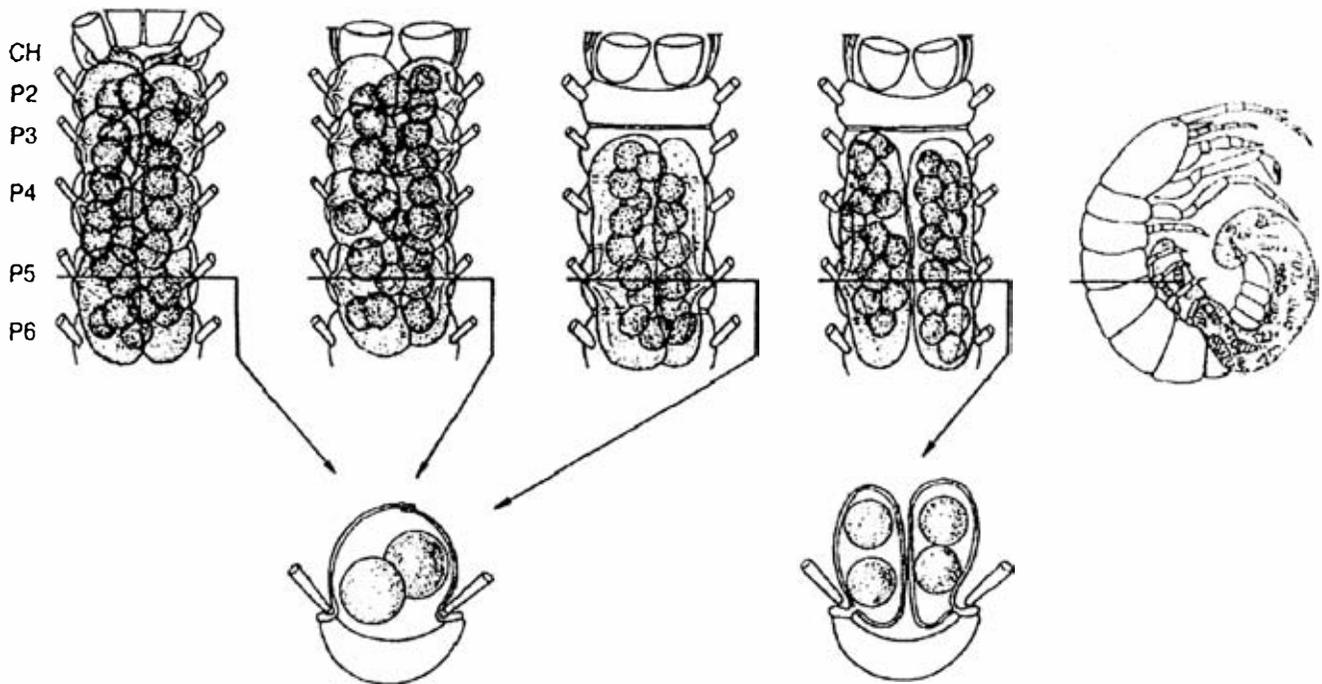


Fig. 19.6. Tipos de marsupio de los tanaidáceos. Tomado de Gutu & Sieg (1999).

oostegitos del par de pereiópodos 5 se desarrollan más, en detrimento de los oostegitos situados en los demás pereiópodos, y adopta una forma de un ovisaco largo que va más allá del borde caudal del cuerpo (Fig. 19.6).

El marsupio de tipo *Pseudotanaeis* es similar al tipo normal, pero se desarrolla a partir de un solo par de oostegitos que corresponden al pereiópodo 4to. y cubre la abertura genital. El marsupio de tipo *Tanaeis* es parecido al tipo *Pseudotanaeis*, solo que la morfología de los oostegitos es diferente. Du-

rante el desarrollo temprano de los organismos, estos oostegitos no presentan una forma foliosa, sino que tienen forma de saco relleno de tejido; cuando llegan a la etapa adulta los huevos se introducen en dichos sacos, formando sacos embrionarios u ovisacos (Dojiri & Sieg, 1997). El desarrollo larval es epimórfico, los embriones se desarrollan en el marsupio. Este embrión se caracteriza por la lecitotrofia y la presencia de una película quitinosa que se pierde al mudar, en el estado de manca I cuando sale del marsupio. En

ocasiones los embriones nacen presentando rudimentos de exopoditos en los pereiópodos 5to. y/o 6to. (p.e. *Kudinopasternakia larissae*, *Kalliapseudes schubarti*) y que están ausentes en el estado adulto. Posterior a la muda de manca II todos los apéndices se encuentran bien desarrollados, sin embargo las gónadas se encuentran indiferenciadas en los estadios neutrum I a juvenil I. El desarrollo postmarsupial es variable y presenta diferencias filogenéticas (Fig. 19.7).

**VISIÓN SINTÉTICA DE LA HISTORIA DEL CONOCIMIENTO DEL GRUPO**

El estudio de los tanaidáceos a inicios del siglo XX fue reducido, y no fue sino hasta las décadas de 1960 a 1980 que Sieg (1972-1991), Gutu (1972 hasta la fecha), Băcescu (1960-1988), Gardiner (1973-1975) y Kudinova-Pasternak (1965-1993),

entre otros, hicieron aportaciones muy importantes al grupo. Sin embargo, las dificultades que se presentan en la identificación de los organismos a nivel de especie o incluso de familia interrumpieron los estudios del grupo (Sieg, 1983). Una de las dificultades mayores en la identificación de especies de tanaidáceos se atribuye a la talla reducida que presentan, como es el caso de los organismos registrados en el sector occidental del Golfo de México, cuyas tallas son menores a 5 mm (Hernández, 1999).

*Gammarus heteroclitus* se reconoce como la primera especie descrita de un tanaidáceo, la cual se efectuó con ejemplares recolectados en Génova, Italia, por Viviani en 1805; es probable que estos ejemplares correspondan al género *Leptocheilia*. Asimismo, con base en las ilustraciones publicadas, la especie *Cancer gammarus talpa* (*Apseudes talpa*), descrita por Montagu (1808), por mucho

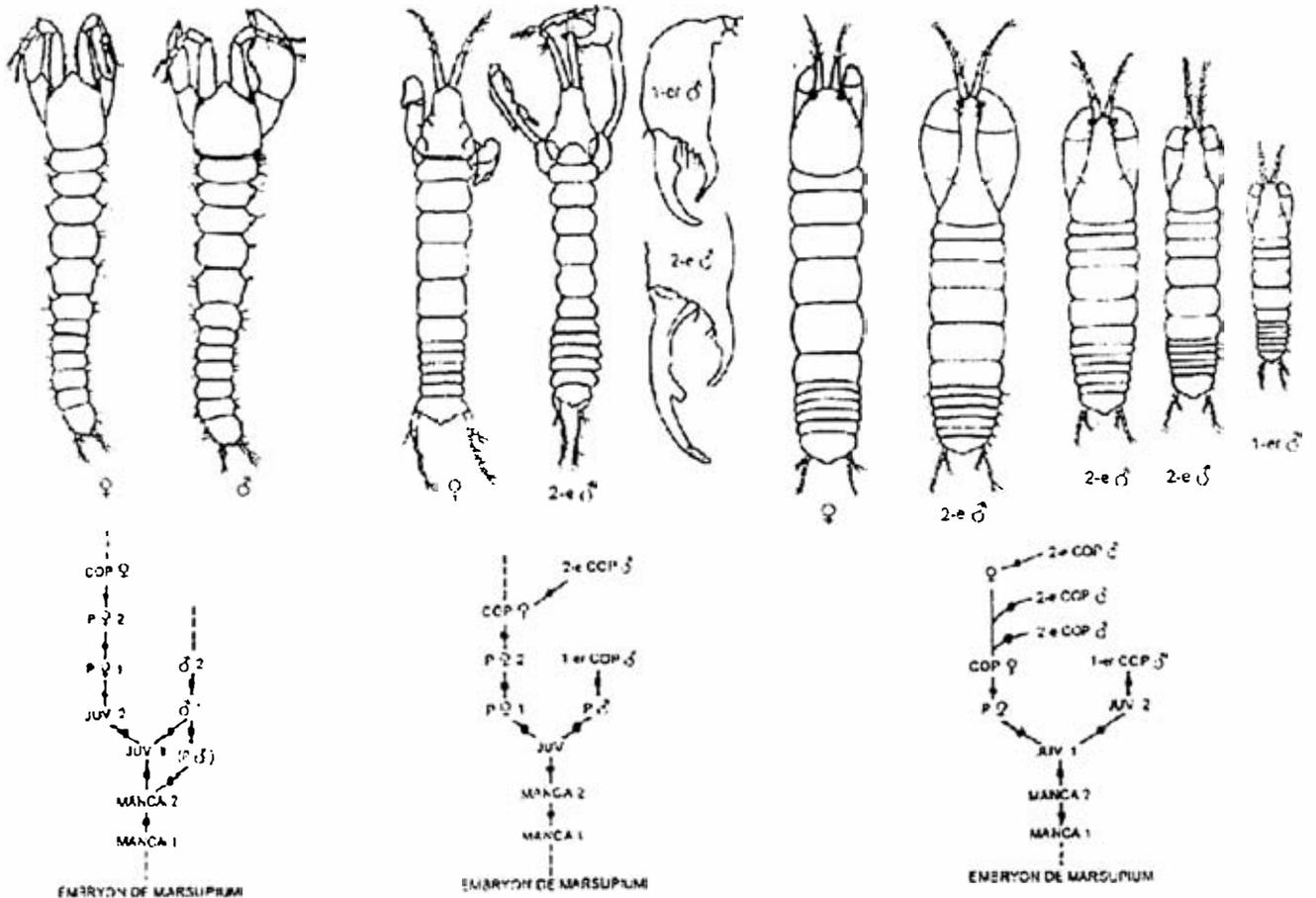


Fig. 19.7. Desarrollo postmarsupial y dimorfismo sexual en los tanaidáceos. Tomado de Gutu & Sieg (1999).

tiempo se consideró como la primer especie descrita para el orden Tanaidacea. Los tanaidáceos han estado clasificados en los anfípodos y luego con los isópodos dentro del grupo Idoteides, y después en Asellita, transformándose en Anisopoda de los isópodos, mismo término que se propuso posteriormente para los tanaidáceos por Dana (1952) y que fue elevado al nivel de orden por Claus (1888). Eventualmente, fueron referidos como tribu Vagantia por Bate & Westwood (1868) o Isopoda Aberrantia. Su ubicación en el grupo Chelifera continuó hasta 1953, con los trabajos de Menzies. El nombre Tanaidacea fue propuesto por Dana (1849) y mantenido por Hansen (1895). El superorden Peracarida ha estado bajo revisión constante desde la década de 1970.

Los estudios recientes de las afinidades entre los órdenes de peracáridos se basan en caracteres de las relaciones a nivel de artrópodos o de crustáceos. Los estudios sobre las homologías requieren del examen de los caracteres empleados en los estudios de cladística, procedentes del caparazón, tracto digestivo anterior y oostegitos, que generan afinidades más claras y sólidamente fundamentadas (Watling, 1999). La posición de los tanaidáceos con respecto a los anfípodos e isópodos se constata en los cladogramas en forma independiente al comparar los componentes del caparazón (Cuadro 19.1).

Tanto los anfípodos como los isópodos tienen un escudo cefalotorácico que se extiende hasta el primer somito torácico; no cuentan con pliegues dorsales o pleurales. En contraste, los tanaidáceos no muestran evidencia de un pliegue dorsal pero presentan diversos grados de desarrollo de pliegues pleurales que forman el pliegue branquios-tegal (Watling, 1998).

La combinación de la información de las tres estructuras, caparazón, tracto digestivo anterior y desarrollo de los oostegitos, junto con estructu-

ras homólogas descritas en Watling (1983), ha sugerido una hipótesis filogenética que relaciona entre sí las estructuras corporales ('Unterbaupläne') de los Eumalacostraca, a partir de un ancestro pre-sincárido, del cual se derivan dos modelos. El primer modelo considera la formación del pliegue del caparazón separado de la generación de estructuras que posteriormente se han reconocido dentro de lo que se conoce como la facie caridoidea. Watling (1998) propuso que un gen Hox interviene y controla la expresión de estructuras, escudos y pliegues que eventualmente conforman el caparazón. De aquí se reconocen dos clados, el caridoideo, que incluye los sincáridos y eucáridos; y el branquicarideo, que incluye anfípodos, isópodos y en general los peracáridos (Fig. 19.8).

## TAXONES DESCRITOS

Los tanaidáceos en la región comprendida por el Golfo de México, Mar Caribe y Atlántico tropical occidental (también conocida como Mar Intramericano) desde 1842 se han descrito con incrementos escalonados que se caracterizan por descripciones numerosas en la década de 1980 con las publicaciones de Ogle *et al.* (1982), Sieg *et al.* (1982), Sieg & Heard (1983, 1985, 1988, 1989), Viskup & Heard (1989), Meyer & Heard (1989), y nuevamente a partir de 2001 con los trabajos de Hansknecht & Heard (2001), Larsen (2002) y otros que al momento de escribir este capítulo se encuentran en prensa. El esfuerzo en esta región no ha sido uniforme y se refleja un número mayor de registros para el Golfo de México y a la vez un mayor número para el sector norte. La mayoría de las especies tienen una distribución local y solamente *Discapseudes holthuisi* Băcescu & Gutu, 1975 se ha reconocido con una distribución amplia en la región y en el futuro requerirá

**Cuadro 19.1.** Diferencias entre Amphipoda, Isopoda y Tanaidacea.

Taxón	Escudo cefalotorácico, segmentos torácicos	Pliegue cefálico pleural	Pliegue pleural segmental (tórax) formando pliegue branquios-tegal
Amphipoda	1	ausente	ausente
Isopoda	1	ausente	ausente
Tanaidacea	2	presente	somitos torácicos 1 y 2

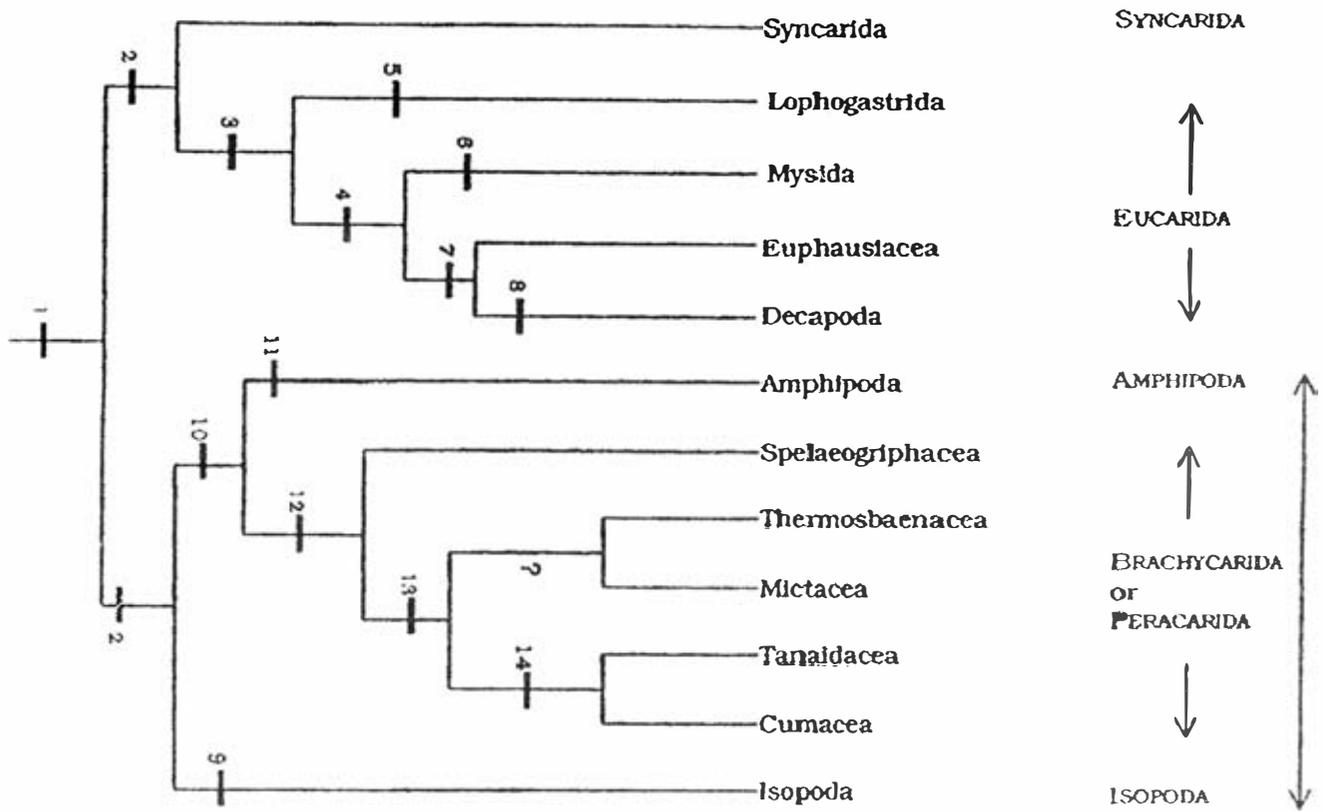


Fig. 19.8. Diagrama filogenético de los eumalacostracos, que enfatiza la evolución de estructuras básicas corporales para cada uno de los órdenes. Los números representan los caracteres sinapomórficos para cada grupo de caracteres conforme se explica para las hipótesis propuestas. Tomado de Watling (1998).

de un análisis detallado en los niveles molecular y morfológico.

A la fecha se han descrito más de 700 especies de tanaidáceos, que muestran gran riqueza de formas y ocupan un número amplio de hábitats (Fig. 19.9). Las revisiones mundiales permiten estimar que el número aproximado de especies existentes puede llegar a exceder las 3000 (Dojiri & Sieg, 1997). La riqueza de tanaidáceos descrita por Sieg (1986) incluyó en su revisión un total de 164 especies y 17 familias para la región del Atlántico tropical y para el Mar Intramericano 60 especies agrupadas en 16 familias que representan 35% del total de especies descritas por Sieg (1986).

En México se han reconocido en tesis y publicaciones las siguientes especies: *Heterotanais limicola* Harger, 1879, que ocurre en la zona litoral y plataforma continental en un intervalo de profundidad de 0.1 a 30 m en Yucatán y en el sur del Golfo de México (Markham *et al.*, 1990); *Discap-*

*seudes holthuisi* Băcescu & Gutu, 1975, especie litoral que ocurre en un intervalo de profundidad de 0.1 a 5 m, en los sectores oeste y suroeste del Golfo de México (Escobar *et al.* 1999); *Hargeria rapax* Harger, 1879, especie litoral de diferentes zonas costeras del Golfo de México incluyendo las lagunas de Alvarado y Términos; *Leptochelia forrestii* Stebbing, 1896, especie litoral y de la plataforma continental que ocurre en un intervalo de profundidad de 0.1 a 30 m en Yucatán y los sectores norte y este del Golfo de México (Makkaveeva, 1968; Markham *et al.*, 1990); *Tanais cavolinii*, especie litoral que ocurre en diferentes zonas costeras del Golfo de México, incluyendo las lagunas de Alvarado y Términos; *Apseudes intermedius* Hansen, 1895, especie litoral que ocurre en el Golfo de California central y sur desde la isla Espíritu Santo y Bahía San Gabriel hasta la Isla Isabela en Nayarit; y *Parapseudes latifrons* (Grube, 1864), especie litoral que habita en la región central y sur del Golfo de

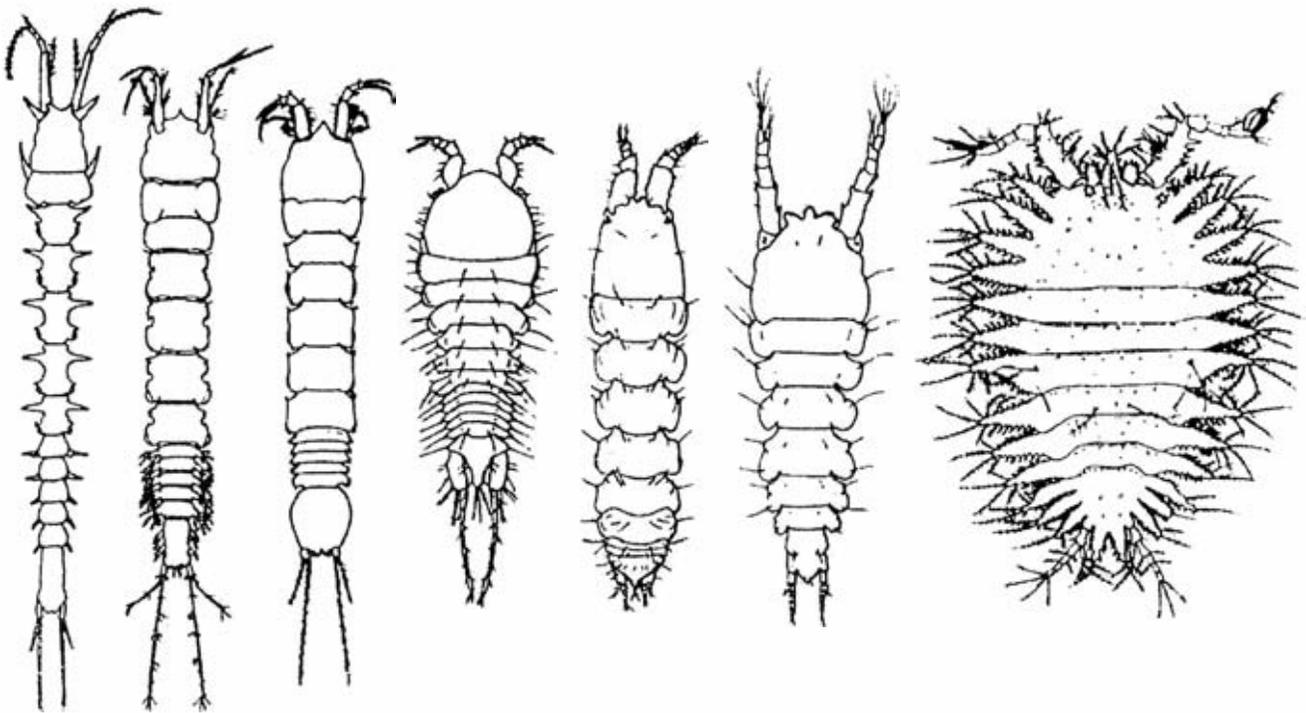


Fig. 19.9. Vista dorsal de las especies de tanaidáceos y diversidad de formas representadas en este grupo. Tomado de Gutu & Sieg (1999).

California y cuya distribución en el Pacífico va desde Laguna Beach en California hasta la Isla la Plata en Ecuador (Brusca & Hendrickx, 2003).

En cuanto a las publicaciones del grupo, el primer registro de tanaidáceos en la región corresponde a Richardson (1905) para *Apseudes propinquus*, procedente de la costa oeste de Florida. Dawson (1966) publicó sobre el género *Apseudes*, y Ogle (1977) generó una lista de 18 especies para el Golfo de México. Diversos autores han contribuido al conocimiento de los tanaidáceos en la región por etapas, como se cita en las secciones previas en registros de la década de los 1980 y en 2001, estas últimas relacionadas con las exploraciones DGoMB-JSSD en colaboración con la UNAM.

Desde el trabajo de Bückle-Ramírez (1965), otros trabajos recientes para aguas mexicanas incluyen los de Escobar *et al.* (1999), Winfield *et al.* (2001), Brusca & Hendrickx (2003) y Escobar-Briones & Hernández Robles (en prensa), así como algunas tesis que citan ejemplares de este grupo. En los próximos años se espera contar con las contribuciones regionales de tanaidáceos costeros de Quintana Roo, por investigadores y estudiantes de ECOSUR en Chetumal.

## ASPECTOS BIOLÓGICOS, FILOGENÉTICOS Y BIOGEOGRÁFICOS

Los tanaidáceos son organismos bentónicos que carecen de formas larvarias de vida libre que faciliten su dispersión, por lo que el intervalo de extensión de sus poblaciones depende de la movilidad de las fases juveniles, una vez que salen del tubo materno y construyen el propio (Sieg, 1983). Se desarrollan en el tubo materno hasta llegar a la etapa juvenil, en la cual salen y las hembras construyen un tubo nuevo en las inmediaciones, propiciando una distribución en parches con densidades elevadas en cañones, lagunas costeras y la planicie abisal (Dojiri & Sieg, 1997).

Los miembros de los diferentes subórdenes tienen estilos de vida característicos. Mientras que gran mayoría de las especies son marinas, un número pequeño habita las aguas estuarinas (Delille *et al.*, 1985). Los Neotanaidomorpha son de vida libre, los Tanaidomorpha son tubícolas y los Apseudomorpha excavadores (Sieg, 1983). El papel ecológico más importante se observa en la planicie abisal, donde han sido registrados como los

crustáceos abundantes y donde a nivel de orden son el componente faunístico más diverso después de los poliquetos (Cosson *et al.*, 1997). La abundancia del grupo oscila entre 13% (Cosson *et al.*, 1997), 19% (Wolff, 1979) a 22% de la fauna total. La plataforma continental y talud también contienen registros importantes de este grupo (Sieg & Heard, 1989).

La abundancia de los tanaidáceos es una evidencia fuerte de su importancia ecológica, que en diversos estudios se ha pasado por alto, seguramente por la dificultad de identificar las especies de este grupo, en particular aquellas del suborden Tanaidomorpha (Larsen, 2001). Aunado a su talla pequeña (Fig. 19.1), los Tanaidomorpha presentan variabilidad sexual y ontogénica; tal polimorfismo es una característica de su estrategia reproductiva que incluye hermafroditismo proteogínico (Bückle-Ramírez, 1965), el cual ha sido omitido en la mayoría de los estudios que resultan en identificaciones erróneas (Fig. 19.7).

El dimorfismo sexual es una característica de los tanaidáceos y está relacionado con el desarrollo postmarsupial y con su hermafroditismo protándrico y protoginio (Fig. 19.7). Los caracteres principales que definen el dimorfismo sexual incluyen el alargamiento de las quelas (Fig. 19.3), una prolongación adicional de la primera antena y la reducción de las partes bucales en los machos. Sin embargo, la presencia o ausencia del dimorfismo (no todos los géneros lo presentan, Fig. 19.7) dificulta el estudio del grupo (Sieg, 1983).

Los análisis del contenido estomacal han mostrado que por lo general son detritívoros y algunos pueden ser carnívoros. A menudo la dieta consta de detritos o algas pequeñas (diatomeas) y ocasionalmente nemátodos y copépodos harpacticoides. La familia Kalliapseudidae se caracteriza por la adaptación de diversos apéndices para filtrar partículas suspendidas en el agua.

Los tanaidáceos habitan una variedad amplia de hábitats, desde la zona intermareal hasta el mar profundo y en ocasiones se los ha registrado en ambientes eurihalinos. Aunque los tanaidáceos aparentemente no están bien representados en aguas someras, algunas especies pueden ser abundantes en una localidad dada. Con respecto a sus preferencias de hábitat, se han realizado pocos estudios, sin embargo se sabe que dentro del sub-

orden Tanaidomorpha existe evidencia de que algunas familias ocurren en hábitats regularmente distintos: los miembros de la familia Tanaidae están asociados con algas y colonias de hidroides, pero si hay suficiente sedimento entre los filamentos de las algas, cohabitan los miembros de la familia Paratanaidae, aunque estos últimos son más típicos en los sustratos arenosos. A su vez, si la arena es menos gruesa o si aumenta la cantidad de lodos, los miembros de las Leptognathiinae y Pseudotanaididae pueden llegar a reemplazar a los miembros de las otras familias (Dojiri & Sieg, 1997). Por su parte, las Nototanaididae y Apeudidae tienen preferencia por los fondos lodosos (Sieg, 1986). La familia Neotanaididae es característica de mar profundo y abundante en ambientes con sedimentos finos como arcillas y limos (Gardiner, 1975); su distribución batimétrica se discute en el trabajo de Wolff (1956). *Discapseudes holthuisi* elabora tubos sobre las hojas de *Ruppia maritima* en la laguna de Alvarado.

Los representantes del orden Tanaidacea ocurren en los hábitats marinos del océano global, desde la zona litoral hasta las grandes trincheras (Gutu & Sieg, 1999). Gran parte de las especies litorales son eurihalinas. Latitudinalmente las especies presentan dos tipos de patrones, uno bipolar como la especie *Cryptocopides arcaica*, cuya distribución es explicada por el patrón de sumergencia polar, o un patrón de distribución exclusivamente tropical y de las zonas de transición, como *Leptochelia dubia* y *Sinelobus stanfordi*. La distribución batimétrica de los tanaidáceos se resume en los trabajos de Sieg (1983, 1986). Las Apeudidae muestran un patrón batimétrico amplio o euribático, que incluye desde la zona litoral y costera hasta las planicies abisales (6000 m). Los tanaidáceos comprenden hasta el 19% de la abundancia de la macrofauna béntica a 5000 m de profundidad, y a veces llegan a ser el segundo grupo en abundancia, seguidos por los anfípodos en los estudios de ecología del mar profundo (Dojiri & Sieg, 1997).

Por lo general los estudios de biogeografía son escasos, en parte por falta de una circunscripción clara de cada especie, lo cual será factible con los estudios en los que se usen, adicionalmente a los caracteres morfológicos, las características macromoleculares. Los patrones en los Tanaidomorpha

con base en caracteres moleculares muestran que las familias pertenecen a grupos plesiomórficos, como Tanaidae, Leptocheliidae y Paratanaidae, que están limitadas a la zona litoral. En contraste, los taxones asociados con las grandes profundidades son apomórficos (p.e. Anarthruridae, Typhlotanaidae y Pseudotanaidae) y colonizan las aguas tropicales. El trabajo de Sieg (1986) muestra que los taxones plesiomórficos se concentran en las regiones antárticas o subantárticas, y que las Tanaidae y Paratanaidae, ausentes en el Ártico, tienen su origen en regiones de aguas someras del hemisferio sur, específicamente alrededor de la Antártida, donde se localizan los centros evolutivos y de origen (Gutu & Sieg, 1999).

Para la mayoría de los crustáceos se reconoce una relación negativa entre el número de especies con el incremento de la profundidad. A semejanza de otros peracáridos, los subórdenes y familias de tanaidáceos siguen este mismo patrón (Abele, 1982). Sin embargo, este esquema ha sido controversial, pues los resultados de diversos autores, además de los estudios recientes que realizamos en el Golfo de México, muestran un patrón opuesto. Como ejemplo, las Leptognathiidae exhiben una riqueza específica alta a profundidades batiales, que decrece hacia las planicies abisales y hadales. Las referencias existentes sobre tanaidáceos muestran que existen regiones muy bien estudiadas, p.e. la región subantártica de Kerguelen con 19 especies (Shiino, 1978) y el Golfo de California con 17 especies (Menzies 1953), entre otros. Sin embargo, la mayoría de los registros a nivel mundial muestran un patrón un tanto disperso, cuatro especies en el océano Índico para la familia Neotanaidae, que en la mayoría de los casos muestran intervalos de distribución amplios en lo geográfico y en lo batimétrico (Abele, 1982). Lo anterior limita la capacidad de establecer patrones claros para muchas familias, subórdenes o el orden mismo.

El número de especies de tanaidáceos en los trópicos es relativamente mayor para las familias Pseudotanaidae y Tanaidae (Sieg, 1983). El análisis comparativo entre cuencas tropicales registró de 164 especies en el océano Atlántico a 102 en el océano Pacífico. Sin embargo, es importante reconocer el esfuerzo de muestreo realizado para ambas zonas, adicional a la diversidad de hábitats,

como lo muestra el trabajo de Gardiner (1975) para la familia Neotanaidae, en la cual se reconocen 28 especies en un intervalo de 223 m (Antártida) a 8300 m en la trinchera Kermedec.

## ESPECIALISTAS, ESTUDIANTES Y COLECCIONES

En la comunidad internacional se reconoce a R.W. Heard, Ocean Springs Mississippi; T. Hansknecht, Florida; K. Larsen, College Station, Texas; G. D. F. Wilson, Victoria Australia; M. Gutu, Bucarest, Rumania; Y. Wakabara, Brasil; M. Bácescu, Bucarest Rumania; S. Gamo, Japón; y S.M. Shiino, Japón. En la comunidad nacional se reconoce a E. Escobar y J. L. Villalobos; y los estudiantes S. García Madrigal, Quintana Roo; D. R. Hernández, México, D.F.; e I. Winfield Aguilar, México, D.F.

En México, la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la UNAM tiene recolectas de tanaidáceos obtenidos de diferentes localidades en el Golfo de México y parte del Mar Caribe. Asimismo, la colección de invertebrados de ECOSUR en Chetumal alberga el número más elevado de tanaidáceos costeros para la región.

## DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO Y PAÍSES LIMÍTROFES

El Golfo de México pertenece a un complejo de cuencas marinas intercomunicadas por corrientes marinas, que permiten la existencia de condiciones hidrográficas comunes que benefician biogeográficamente el repoblamiento genético de las poblaciones en la región. El estudio realizado por Escobar & Hernández (en prensa) ha reconocido que las especies listadas en el Apéndice 19.2 potencialmente pudieran encontrarse en la costa y fondos marinos de la zona económica exclusiva mexicana del Golfo de México y del Mar Caribe.

## IMPORTANCIA Y PERSPECTIVAS

El taxón tiene importancia económica indirecta, ya que en aguas someras es uno de los componentes faunísticos que puede ser abundante y sos-

tener a diversas especies de invertebrados y peces de importancia comercial.

A la fecha no se ha reconocido que existan especies en peligro de extinción o amenazadas. En aguas mexicanas es tal vez la calidad de las aguas costeras y el impacto que se genere en ellas el que localmente pueda llegar a tener un efecto en las abundancias y la composición de las asociaciones de especies de crustáceos en general.

La relevancia de este grupo en el marco ecológico, a pesar de la ignorancia respecto a las diferentes especies, se sugiere que los estudios a futuro se aboquen a reconocer la composición taxonómica en diferentes hábitats que permitan incrementar el conocimiento de la riqueza de especies, seguido por un análisis de las características ecológicas de las poblaciones y las asociaciones con otros crustáceos e invertebrados. Los aspectos funcionales, fisiológicos y etológicos tal vez son los menos estudiados en el grupo y requieren considerarse en el futuro.

## AGRADECIMIENTOS

A T. Hansknecht, R. Heard y K. Larsen por el apoyo en la actualización de este capítulo, sobre todo por información que actualmente se encuentra en prensa. A D. R. Hernández por su entusiasmo y apoyo en contribuir con textos que ayudaron a estructurar una primera versión de este manuscrito. A los proyectos DGAPA UNAM IN211200, e IN217298, CONACyT 050PÑ-1297 y G-27777B.

## REFERENCIAS

- ABELE, L.G. 1982. Biogeography. In: Bliss D.E. (ed.). *The biology of Crustacea*, Vol. I, New York Academic Press, Nueva York.
- BĂCESCU, M. 1978. Contributions to the knowledge of Monokophora (Crustacea, Tanaidacea) from the Indian Ocean. *Memoriile Sectiilor Stiintifice*, (ed.), Academie Republicii Socialiste Romane, Serie IV. 1: 197-220.
- BAMBER, R.N. 2000. Additions to the Apseudomorph tanaidaceans (Crustacea: Peracarida) of Hong Kong, pp. 37-52. In: B. Morton (Ed.) *The marine flora and fauna of Hong Kong and southern China IV*. Proceedings of the Tenth International Marine Biological workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong, 2-26 April 1998. Hong Kong University Press, 2000. Hong Kong.
- BATE, C.S. & J.O. WESTWOOD 1868. Fam. Tanaidae. En: *A history of the British sessile-eyed Crustacea*, 2: 117-154.
- BOWMAN, T.E. & L.G. ABELE. 1982. Classification of the recent Crustacea, pp. 1-27. In: Abele, L.G. (ed.). *Systematics, the fossil record, and biogeography*. vol. 1, The biology of Crustacea, D.E. Bliss (ed.) New York Academic Press, Nueva York.
- BRUSCA, R. C. & G. BRUSCA. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Assoc. Inc. Pub., Sunderland, MA. 922 p.
- & M.E. HENDRICKX. 2003. Crustacea 4: Lophogastrida, Mysida, Amphipoda, Tanaidacea & Cumacea. Chpt. 12. pp. 101-115. *Crustacea from the Pacific Ocean*.
- BÜCKLE-RAMÍREZ, L.F. 1965. Untersuchungen über die biologie von *Heterotanais oerstedti* (Krøyer). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 55: 711-782.
- CLAUS, C. 1888. II Über *Apseudes latreillii* M. Edw. und Tanaiden. *Arb. Zool Inst. Univ. Wien*, 7: 139-220.
- COSSON, N., M. SIBUET & J. GALERON. 1997. Community structure and spatial heterogeneity of the deep-sea macrofauna at three contrasting stations in the tropical northeast Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 44(2): 247-269.
- DANA, J.D. 1849. Consectus crustaceorum quae in orbis terrarium circumnavigatione, Carolo Wilkes e classe Reipublicae, Foederate Duce, lexit et descripsit. *Amer. J. Sci. Arts*, 8(2): 424-428.
- . 1952. On the classification of Crustacea Choristopoda or Tetradecapoda. *Amer. J. Sci. Arts*, 14(2): 297-316.
- DAWSON, C.E. 1966. Additions to the known marine fauna of Grand Isle, Louisiana. *Proc. Louisiana Acad. Sci.*, 29: 175-180.
- DELILLE, D., L.D. GUIDI & J. SOYER. 1985. Nutrition of *Allo-tanais hirsutus* (Crustacea, Tanaidacea) at Kerguelen Islands, pp. 378-380. In: Siegfried, W.R., P.R. Condy & R.M. Laws (eds.), *Antarctic nutrient cycles and food webs*, Springer-Verlag, Berlin.
- DOJIRI, M. & SIEG, J. 1997. The Tanaidacea, pp. 181-276. In: *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel, Vol. II, The Crustacea Part 2*, Blake, J.A. & Scott, P.H. (eds.), Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Bárbara.
- ESCOBAR, E., F. ÁLVAREZ & G. SALGADO. 1999. *Discapseudes holthuisi* (Crustacea: Tanaidacea) as an intermediate host of *Caballerorhynchus lamothei* (Acanthocephala: Fessisentiidae). *J. Parasitol.*, 85(1): 134-137.
- ESCOBAR-BRIONES, E. & D.R. HERNÁNDEZ ROBLES, (En prensa). Checklist of the Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) from the Intra-Americas Sea. *Belg. J. Zool.*
- GARDINER, L.F. 1975. The systematics, postmarsupial development and ecology of the deep-sea family Neotanaidae (Crustacea: Tanaidacea). *Smiths. Contrib. Zool.*, 170: 1-265.
- GLAESSNER, M.F. & E. MALZAHN. 1962. Neue Crustaceen aus dem Niederrheinischen Zechstein. *Fertschr. Geol. Rheinld. U. Westf.*, 6: 245-263.
- GUTU, M. 1996. The synoptic table and key to the superspecific taxa of recent Apseudomorpha (Crustacea: Tanaidacea). *Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa"*, 36: 135-146.
- & J. SIEG. 1999. Ordre des tanaidacés (Tanaidacea Hansen, 1895), pp. 353-389. In: Grassé, P. (Ed.). *Traité de Zoologie*, Tome VII, Fascicule IIIA, Crustacés Peracarides. *Memoires de l'Institut Oceanographique*, No. 19.

- HANSEN, H.J. 1895. Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden del Plankton Expedition. Erg. Atlant. Ozean Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung, 1889, 2: 1-105.
- HANSKNECHT, T. & R.W. HEARD. 2001. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. IX. Geographical occurrence of *Aapseudes olimpia* Gutu, 1986 with a review of previous records for the genus *Aapseudes* in the Gulf. *Gulf Carib. Res.*, 13: 67-73.
- HERNÁNDEZ, D. 1999. Riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la infauna macrobéntica a lo largo de un gradiente batimétrico en el sector occidental del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México. 43 p.
- LARSEN, K. 2001. Morphological and molecular investigation of polymorphism and cryptic species in tanaid crustaceans: implications for tanaid systematics and biodiversity estimates. *Zool. J. Linn. Soc. London*, 131: 353-379.
- . 2002. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. X. The question of being male. *Gulf Carib. Res.*, 14: 53-66.
- & D.F. WILSON. 1998. Tanaidomorphan systematics-is it obsolete?. *J. Crust. Biol.*, 18(2): 346-362.
- MAKKAVEEVA, E.B. 1968. Species composition and distribution of Tanaidacea and Isopods in the coastal region of Cuba, pp. 99-104 In: ISSLED TZENTR. Amerikansk. Morei, Vol. 2, Kiev, Nauk. Dumka.
- MARKHAM, J.C., F.E. DONATH-HERNÁNDEZ, J.L. VILLALOBOS-HIRIART & A. CANTU. 1990. Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. *An. Inst. Biol. UNAM. Ser. Zool.*, 61(3): 405-446.
- MARTIN, J.W. & G.E. DAVIS. 2001. An updated classification of the Recent Crustacea. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.*, 39: 124 p.
- MENZIES, R.J. 1953. The Apeusid Chelifera of the Eastern Tropical and North temperate Pacific Ocean. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College*, 107(9): 443-496.
- MEYER, G.H. & R.W. HEARD. 1989. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. VII. *Atlantapseudes lindae*, n. sp. (Apeusidae) from the continental slope of the northern Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 8(2): 97-115.
- MONTAGU, G. 1808. Description of several animals found on the South Coast of Devonshire. *Trans. Linn. Soc.*, 9: 81-114.
- OGLE, J.T. 1977. Tanaidacea from the Gulf of Mexico: Preliminary summary. Abstract. *J. Mississippi Acad. Sci.*, Vol. XXII: 105.
- , HEARD, R.W. & J. SIEG. 1982. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. I. Introduction and an annotated Bibliography of Tanaidacea previously reported from the Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 7(2): 101-104.
- RICHARDSON, H. 1905. Descriptions of a new genus of Isopoda belonging to the family Tanaiidae and of a new species of *Tanais*, both from Monterey Bay, California. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 28(1400): 367-370.
- SCHRAM, F.R. 1974. Paleozoic Peracarida of North America. *Fieldiana Geol.*, 33(6): 95-124.
- . 1983. *Crustacean issues 1. Crustacean Phylogeny*. A.A. Balkema Press. Rotterdam. 372 p.
- . 1986. Tanaidacea, Ch. 15. *Crustacea*. Oxford University Press.
- SHIINO, S.M. 1978. Tanaidacea collected by French scientists on board the survey ship Marion Dufresne in the regions around the Kerleguen Islands and other subantarctic Islands in 1972, 1974, 1975, 1076. *Sci. Rep. Shima Marineland*, 5: 1-122.
- SIEG, J. 1973. Ein Beitrag zum Natürlichen System der Dikonophora Lang. Ph. D. Dissertation, University of Kiel, 298 p.
- . 1980. Sind die Dikonophora eine polyphyletische Gruppe? *Zool. Anz.*, 205: 405-416.
- . 1982. Tanaidacea, pp. 245-249. In: Parker, S.P. (ed.), *Synopsis and classification of living organisms*, McGraw Hill, Co.
- . 1983. Evolution of Tanaidacea, pp. 229-254. In: Schram, F. (ed.), *Crustacean phylogeny*, [Crustacean Issues I], A.A. Balkema.
- . 1984. Neuere Erkenntnisse zum natürlichen System der Tanaidacea: Eine phylogenetische Studie. *Zoologica*, 136: 1-132.
- . 1986. Distribution of the Tanaidacea: synopsis of the known data and suggestions on possible distribution patterns, pp. 165-194. In: Gore, R.H. and Heck K.L. (eds.), *Crustacean biogeography*, [Crustacean Issues 4], A.A. Balkema, Rotterdam.
- & R.W. HEARD. 1983. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. III. On the occurrence of *Teleotanais gerlachi* Lang, 1956 (Nototanaidae) in the eastern Gulf. *Gulf Res. Rep.*, 7(3): 267-271.
- & ———. 1985. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. IV. On *Nototanaoides trifurcatus* gen. nov., sp. nov., with a key to the genera of the Nototanaidae. *Gulf Res. Rep.*, 8(1): 51-62.
- & ———. 1988. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. V. The family Pseudotanaidae from less than 200 meters, with description of *Pseudotanais mexikolpos* sp. nov. and a key to the known genera and species of the world. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 101(1): 39-59.
- & ———. 1989. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. VI. On the genus *Mesotanais* Dollfus, 1897, with descriptions of two new species, *M. longisetosus* and *M. vadicola*. *Gulf Res. Rep.*, 8(2): 73-95.
- , ——— & J.T. OGLE. 1982. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. II. The occurrence of *Halmyrapseudes bahamensis* Băcescu and Gutu, 1974 (Apeusidae) in the eastern Gulf with redescription and ecological notes. *Gulf Res. Rep.*, 7(2): 105-113.
- VISKUP, B.J. & R.W. HEARD. 1989. Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. VIII. *Pseudosphyrapus siegi* n. sp. (Sphyrapidae) from the continental slope of the Northern Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 8(2): 107-115.
- WATLING, L. 1983. Peracaridan disunity and its bearing on Eumalacostracan phylogeny with redefinition of Eumalacostracan superorders. pp. 213-228. In F.R. Schram (Ed.) *Crustacean issues 1. Crustacean phylogeny*. A. A. Balkema Press. Rotterdam.
- . 1998. On perecarid unity: who goes, who stays? Proceedings and Abstracts of the 4<sup>th</sup> International Crustacean Congress, Amsterdam: 71.

- . 1999. Towards understanding the relationships of the peracaridan orders: The necessity of determining exact homologies, 73-89 pp. In *Crustaceans and the biodiversity crisis*. Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Crustacean Congress, Amsterdam vol. 1 Schram, F.R. & J.C. von Vaupel Klein (eds.) Leiden Brill.
- WINFIELD, I., E. ESCOBAR & F. ÁLVAREZ. 2001. Crustáceos peracáridos asociados a praderas de *Ruppia maritima* (Ruppiales) en la laguna de Alvarado, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Mexico., Ser. Zoología*, 72(1): 29-42.
- WOLF, T. 1956. Crustacea Tanaidacea from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Rep.*, 2: 187-241.
- . 1979. Macrofaunal utilization of plant remains in the deep sea. *Sarsia*, 64: 117-136.

## APÉNDICE 19.1.

### Clasificación del orden Tanadidea, de acuerdo con Dojiri & Sieg (1997).

- Orden Tanaidacea Dana, 1849  
 Suborden Tanaidomorpha Sieg, 1980  
 Superfamilia Tanaoidea Dana, 1849  
 Tanaidae Dana, 1849  
 Superfamilia Paratanaoidea Lang, 1949  
 Anarthruridae Lang, 1971  
 Leptocheliidae Lang, 1973  
 Nototanaidae Sieg, 1976  
 Paratanaidae Lang, 1949  
 Pseudotanaidae Sieg, 1976  
 Pseudozeuxidae Sieg, 1982  
 Typhlotanaidae Sieg, 1986  
 Suborden Neotanaidomorpha Sieg, 1980  
 Neotanaidae Lang, 1956  
 Suborden Apseudomorpha Sieg, 1980  
 Superfamilia Apseudoidea Leach, 1814  
 Anuropodidae Băcescu, 1980  
 Apseudellidae Gutu, 1972  
 Apseudidae Leach, 1814  
 Gigantaseudidae Kudinova-Pasternak, 1978  
 Kalliapseudidae Lang, 1956  
 Metapseudidae Lang, 1970  
 Pagurapseudidae Lang, 1970  
 Parapseudidae Gutu, 1981  
 Sphyrapidae Gutu, 1980  
 Tanapseudidae Băcescu, 1978  
 Tanzanapseudidae Băcescu, 1975  
 Whiteleggiidae Gutu, 1972

## APÉNDICE 19.2.

### Especies que potencialmente pudieran encontrarse en la costa y fondos marinos del Golfo de México y el Mar Caribe.

- Apseudomorpha  
 Apseudidae

- Apseudinae  
*Apseudes intermedius* Hansen, 1895  
*A. olimpia* Gutu, 1986  
*A. propinquus* Richardson, 1905  
*A. spinosus* Sars, 1858  
*Atlantapseudes lindae* Meyer & Heard, 1989  
*Paradoxapseudes cubensis* Gutu, 1991  
 Leviapseudinae  
*Leviapseudes demerarae* Băcescu, 1984a  
*L. drachi* Băcescu, 1984b  
*L. preamazonica* Băcescu, 1984a  
 Kalliapseudidae  
 Kalliapseudinae  
*Kalliapseudes soniadawnae* Bamber, 1993  
*Psammokalliapseudes floridensis* Gardiner, 1973  
 Tanapseudinae  
*Tanapseudes gutui* Hansknecht, Heard & Bamber, 2002  
 Metapseudidae  
 Metapseudinae  
*Calozodion multispinosus* Gutu, 1984  
*C. wadei* Gardiner, 1973  
 Pagurapseudidae  
 Pagurapseudinae  
*Pagurotanais largoensis* (McSweeney, 1982)  
*P. guitarti* Gutu & Gómez, 1976  
 Parapseudidae  
*Discapseudes belizensis* Gutu & Heard (en prensa)  
*D. surinamensis* Băcescu & Gutu, 1975  
*Halmyrapseudes bahamensis* Băcescu & Gutu, 1974  
*H. cubanensis* Băcescu & Gutu, 1974  
*H. spaansi* Băcescu & Gutu, 1975  
*Parapseudes latifrons* Grube, 1864  
*Saltipedis navassensis* Hansknecht, Heard & Martin, 2001  
 Sphyrapidae  
 Pseudosphyrapinae  
*Kudinopasternakia siegi* Viskup & Sieg, 1989  
 Neotanaidomorpha  
 Neotanaidae  
*Neotanais armiger* Wolf, 1956  
*N. curvimanus* Larsen & Hansknecht, 2003  
*N. minimus* Larsen & Hansknecht, 2003  
*N. persephone* Messing, 1977  
 Tanaidomorpha  
 Tanaidae  
 Sinelobinae  
*Sinelobus stanfordi* Richardson, 1901  
 Tanainaie  
*Tanais robustus* Moore, 1894  
 Pancolinae  
*Zeuxo coralensis* Sieg, 1980  
*Z. kurilensis* Kussakin & Tzareva, 1974  
*Z. maledivensis* Sieg, 1980  
*Hexapleomera robusta* (Moore, 1894)  
 Anarthruridae  
 Akanthophoreinae  
*Parafilitanais mexicana* Larsen, 2002  
 Anarthrurinae  
*Paragathotanais medius* Larsen, 2002  
 Colletteidae  
*Cetiopyge mira* Larsen & Heard, 2002

*Colletea elongata* Larsen, 2002  
*Isopodidus janum* Larsen & Heard, 2002  
Nototanaidae  
Nototanaeiinae  
*Nototanoides trifurcatus* Sieg & Heard, 1985  
*Teleotanais gerlachi* Lang, 1956  
*Tanaissus psammophilus* (Wallace, 1919)  
Leptocheliidae  
*Leptochelia dubia* Kröyer, 1842  
*L. tenuicula* Makkaveeva, 1968  
*Mesotanais longisetosus* Sieg & Heard, 1989  
*M. vadicola* Sieg & Heard, 1989  
*Pseudonototanais werthi* (Vanhöffen, 1914)

*Paratanais elongatus* Dana, 1849  
Pseudotanaidae  
Cryptocopinae  
*Iungentitanais primitivus* Sieg, 1976  
*Pseudotanais (Akanthinotanais) mortenseni* Sieg, 1973  
*P. (Pseudotanais) baresnauti* Bird, 1999  
*P. (P.) mexikolpos* Sieg & Heard, 1989  
Pseudozeuxidae  
*Pseudozeuxo belizensis* Sieg, 1982  
Tanaellidae  
*Tanaella mclellandi* Larsen & Heard, 2003  
*T. prolixicauda* Larsen & Heard, 2003  
*Araphura higginsi* Sieg & Dojiri, 1989



---

## 20

# OSTRACODA

F. Raúl Gío-Argález<sup>1</sup>, Ma. Luisa Machain-Castillo<sup>1</sup> & Adriana Gaytán Caballero<sup>1</sup>

**ABSTRACT.** Ostracoda are microscopic arthropods (0.5 to 2 mm), characterized by a bivalve carapace and seven pairs of appendices. Life cycles consist generally of 5-8 molting stages. Ostracoda inhabit all aquatic environments, from open sea to small ponds in rainforests made by the rain. Most of the species are freeliving, both planktonic and benthic; however, many species are restricted to specific environmental parameters and therefore they are widely used as ecological indicators. Their calcareous exoskeleton allows fossilization and therefore can be used to reconstruct the geological and climatic history of the planet. In Mexico, 42 papers have been published on fossil ostracods and 57 on recent ones. In the Mexican seas, 883 species have been reported, 506 for the Gulf of Mexico - Caribbean, and 418 for the Pacific Ocean, although 45% are probably synonymies. Research on Ostracoda is conducted in UNAM at the Instituto de Geología, Instituto de Geofísica, and Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

### INTRODUCCIÓN

Durante muchos años el hombre se ha interesado por conocer el ambiente que lo rodea, no solo para utilizar los recursos renovables y no renovables que están a su disposición, sino para conocer la variedad de formas de vida (biodiversidad) que se encuentran en él. La biodiversidad se estudia desde cuatro grandes puntos de vista: (1) genético: variación de unidades funcionales de la herencia dentro de los organismos vivos, esto es, las diferencias genéticas entre las poblaciones de la mis-

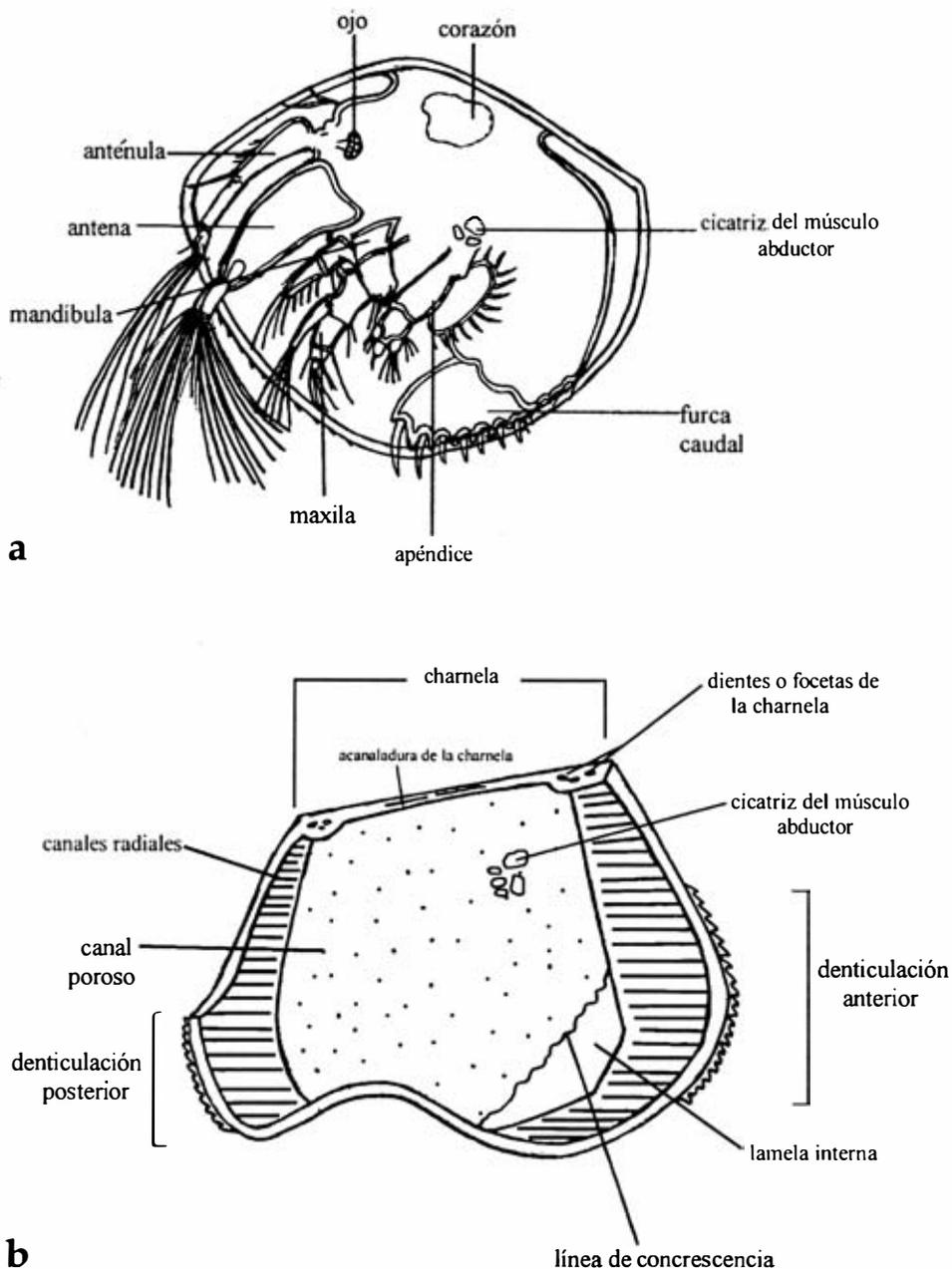
ma especie y entre los individuos de dichas poblaciones, permitiendo la adaptación de las especies a las presiones ambientales que enfrenta con el tiempo (Glowka *et al.*, 1996); (2) comunidades: conjuntos de poblaciones (organismos de la misma especie) diferentes que interactúan en espacio y tiempo; ejemplos de ellas son las comunidades arrecifales, lagunares, tundra y taiga, entre otras (Glowka *et al.*, 1994); (3) ecosistemas: interpretados como la variedad y frecuencia de las diferentes interacciones que determinan la morfofisiología de los individuos, la distribución y abundancia de las poblaciones, y la estructura y el funcionamiento de las comunidades (Glowka *et al.*, 1996); y (4) inventario y monitoreo de especies: con el fin de conocer la variedad que existe entre las especies de los diferentes grupos taxonómicos; también es conocida como riqueza de especies (Conabio, 2000).

Los ostrácodos, llamados también gambas mejillón (Ruppert & Barnes, 1996), son microcrustáceos que se caracterizan por la presencia de un caparazón bivalvo de origen epidérmico y de cinco a ocho pares de apéndices (Fig. 20.1). Su tamaño varía de 0.5 a 2 mm en promedio (Horne *et al.*, 2002). El ciclo de vida incluye ocho estados larvales (siendo el estado adulto el noveno), producto de la reproducción sexual, aunque algunas hembras presentan partenogénesis (Pokorný, 1978).

Se encuentran en todos los medios acuáticos, siendo la mayoría de vida libre. Aproximadamente un tercio de las especies son de agua dulce (Ward & Whipple, 1959), en ríos, lagos, lagunas, cenotes, aguas de cavernas y esteros. En el medio marino se encuentran desde la línea de costa hasta la profundidad de compensación de carbonatos; son bentónicos y planctónicos formando parte del zooplancton, junto con medusas y peces pequeños. En el medio terrestre se encuentra *Mesocypris*, de

---

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias de Mar y Limnología, UNAM, Apdo. postal 70-310, 04510 México, D.F., México. gaytan@icmnl.unam.mx



**Fig. 20.1.** Características generales de un ostrácodo: a, parte interna (*Polycope orbicularis*), modificado de Howe *et al.* (1961); b, caparazón.

Nueva Zelanda y Sudáfrica; en el bosque húmedo tropical, también se encuentran en charcas de temporal y pueden ser habitantes de las plantas epífitas (Ruppert & Barnes, 1996). Algunos ostrácodos son comensales, el género *Entocythere* vive más o menos parasitando o como comensal en las branquias de varias especies de langostinos de agua dulce (Ward & Whipple, 1959), Rioja (1941,

1942a, b, 1943, 1944, 1945, 1949) estudió a este género en la Cuenca Chica de San Luis Potosí, México. Así, considerando la diversidad de ambientes en los que se encuentran y en función del número de investigadores que los estudian, cuando el inventario concluya será de por lo menos un millón de especies para todo el planeta (Whatley, 2002, com. pers.).

En México se ha estudiado a los ostrácodos desde hace 144 años (Río de la Loza & Craverti registran la presencia del género *Cypris* en 1858). Posteriormente se han publicado diversas investigaciones por autores extranjeros y mexicanos, la mayoría de estos estudios encaminados a conocer las características morfológicas de los organismos. Algunos temas relacionados con su biología y hábitos ecoetológicos, posición en la trama alimenticia, patrones de migración y distribución, aplicación en problemas cronoestratigráficos, así como las relaciones filogenéticas probables distan mucho de haber sido tratados extensamente.

El presente capítulo tiene como objeto dar un panorama general sobre este grupo de microcrustáceos, dando al final y en el texto mismo, una serie de referencias que pueden ser de utilidad para el conocimiento en detalle de los temas específicos. Asimismo, se hace énfasis en el conocimiento del grupo en México y en el trabajo desarrollado por investigadores de nuestro país.

## MORFOLOGÍA

Los ostrácodos pueden confundirse superficialmente con los conchostráceos, ya que tienen el cuerpo encerrado por completo en un caparazón

bivalvo (Ruppert & Barnes, 1996), pero estos organismos no pertenecen al grupo de los branquiópodos, pertenecen al phylum Arthropoda, y precisamente se caracterizan por un caparazón bivalvo comprimido lateralmente. El cuerpo está dividido en dos regiones: la cabeza o cefalon y el tórax, éste se encuentra comprimido lateralmente y se observa una segmentación ligera, termina en una estructura birrameada llamada furca caudal que se dobla hacia el interior en la región ventral; esta estructura es una ayuda a la locomoción hacia delante en muchas especies bentónicas. La región cefálica está mal diferenciada y presenta cuatro pares de apéndices articulados: antenas, anténulas, maxilas y mandíbulas. Los apéndices locomotores principalmente son las antenas, que se encuentran modificadas de forma muy diversa dependiendo de los hábitos de los microcrustáceos. Las anténulas funcionan como órganos sensoriales natatorios o cavícolas y en los machos para asir a la hembra durante la cópula; con las mandíbulas capturan su alimento y lo llevan a la boca, y con las maxilas lo degluten al interior del tracto digestivo. Los apéndices restantes se localizan en el tórax donde encontramos tres pares de apéndices que varían tanto en estructura como en función; el abdomen está libre de apéndices (Fig. 20.2) y termina en furca caudal impar (McKenzezy *et al.*, 1999).

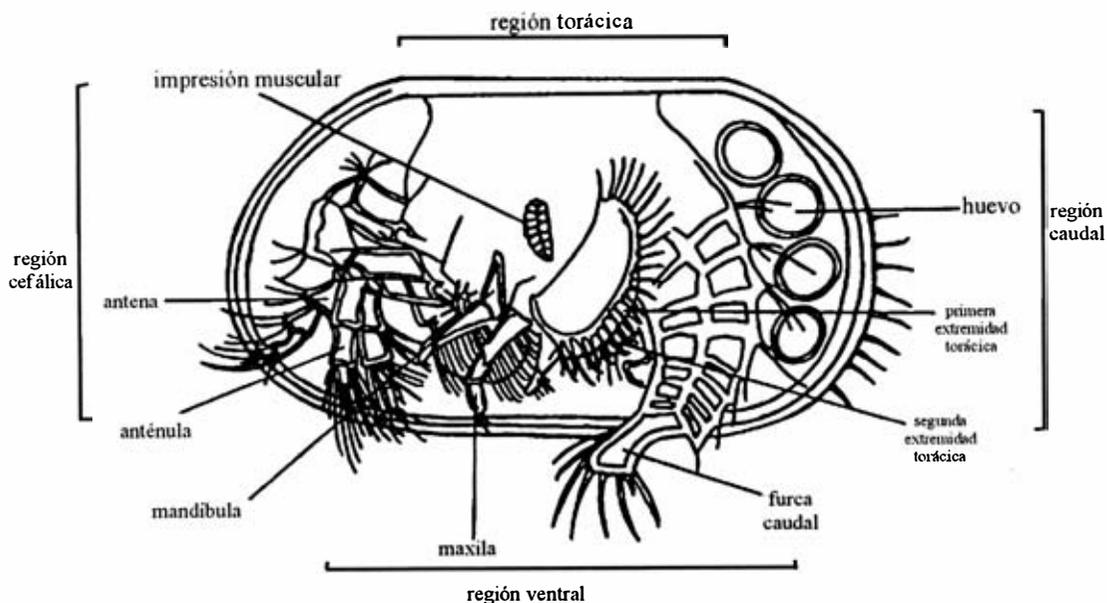


Fig. 20.2. Anatomía de un ostrácodo (*Chyterella*). Modificado de Howe *et al.*, 1961.

Podría pensarse que el caparazón es independiente del cuerpo, pero es un claro ejemplo de la relación morfofuncional presente en estos organismos, ya que las valvas son de origen epidérmico y cubren en su totalidad al cuerpo, la sangre circula entre ellas y se articulan en la región dorsal por la charnela; generalmente ésta se encuentra formada por dientes y alvéolos, la parte del caparazón que se extiende por encima del segmento basal en la antena, con frecuencia con forma abovedada, es llamada 'bóveda del hombro'. Las valvas pueden estar cerradas herméticamente por la acción del músculo aductor que atraviesa el cuerpo en la región central; son parte integral del cuerpo y en la mayoría de estos microcrustáceos se presenta calcificación con poros normales (orificios a través de la valva de diversos tamaños y formas según la especie) y de canales marginales o radiales, ubicados paralelamente en la zona marginal. Los bordes ventrales del caparazón están asociados a glándulas productoras de moco; también pueden encontrarse glándulas que retienen o liberan secreciones bioluminiscentes (Angel, 1996).

En cuanto a su tamaño, los ostrácodos lo presentan respecto a su dimorfismo sexual, siendo el macho más pequeño y en general más alargado y activo. Según Henningsmoeu (1954), algunas especies son trimórficas; esto es importante ya que ciertas formas modifican su tipo de reproducción al ser cambiadas de área geográfica. El tamaño en promedio es de 0.5 a 2 mm, pero las especies dulceacuícolas llegan a presentar una talla de 7 mm (Tressler, 1959). El gigante del grupo es *Gigantocypris mulleri*, especie pelágica de profundidad que puede alcanzar una longitud de 3 cm (Ruppert & Barnes 1996); algunas especies del Paleozoico tenían una talla de 80 mm (Pokorný, 1978), mientras que *Nannokliella dictyoconcha* (Schöfer) solo llega a 0.14 mm, probablemente ésta es la especie más pequeña de ostrácodos que existe (Morkhoven, 1982).

Algunas especies pasan por dos o tres generaciones de crecimiento rápido durante el verano y luego desaparecen al iniciarse el invierno (Gío-Argáez, 1980). El tiempo de vida varía de pocos meses a casi cuatro años (Podocopidae), dependiendo del hábitat en el que se encuentran los organismos. Según Palacios-Fest (1997), el tiempo

que llega a vivir un ostrácodo dulceacuícola es de un mes. Otros ostrácodos no marinos, como los Cypridocopina que habitan en charcas temporales, tienen un desarrollo corto y sus ciclos de vida se miden en semanas, pero sus huevos son muy resistentes a la desecación. *Darwinula stevensoni* vive de dos a cuatro años.

En el caparazón, según Turpen & Angell (1971) la captura de iones resulta del equilibrio termodinámico entre la concha nueva con el agua y no de la concentración del ion en el medio. Sin embargo, la captura de iones podría ser una respuesta bioquímica y no termodinámica, es decir, el agua y la concha no necesitan estar en este equilibrio para que el ostrácodo capture magnesio. Es muy posible que los ostrácodos, como otros crustáceos, reabsorban parte del calcio de su concha vieja en el organismo y solo tomen del medio los iones que les hacen falta; sin embargo, otros que sin tener valor metabólico entrarían en la concha del ostrácodo como impurezas, pueden ser empleados como indicadores de contaminación, el magnesio entraría como respuesta a necesidades fisiológicas dependientes de la temperatura ambiente.

Según Palacios-Fest (com. pers.) el proceso de calcificación de las valvas de los ostrácodos dura entre siete y 24 horas, ya que presentan un metabolismo más rápido que otros crustáceos. Concretamente, se puede decir que la calcificación en los ostrácodos es un proceso instantáneo ya que el organismo queda desprotegido por poco tiempo.

Para llegar al estado adulto su desarrollo ontogenético consta de ocho mudas, las diferencias entre los estadios larvarios son marcadas. La superficie de ornamentación, incluyendo los nódulos tiende a aumentar como producto del crecimiento. Otros cambios afectan la talla y forma del caparazón, la estructura de la charnela, las impresiones musculares y el sistema de canales.

Frecuentemente se observa una relación entre la morfología de los ostrácodos y su ambiente, la ostracofauna marina integrante del bentos muestra estructuras que simulan alas con el fin de no hundirse en el sustrato limoso y disminuir su peso específico, las setas recolectoras se sitúan en uno de los pares de maxilas. Su caparazón se engrosa hasta presentar una morfología tosca respecto a las formas planctónicas. En las especies epifaunales que viven sobre el fango, la ornamentación

suele ser más abundante y el caparazón más grueso, mientras que las infaunales que viven enterradas en los fondos presentan caparazones menos ornamentados y alargados. En general, las especies mayores son bentónicas o se encuentran en sustratos arenosos, y las menores en sustratos finos (Morkhoven, 1982).

Los ostrácodos pelágicos nadan batiendo los exopoditos de las segundas antenas, que se extienden a lo largo de la incisión rostral con velocidad de desplazamiento de hasta 20 cm/seg. En el laboratorio, especímenes de *Conchoecia* giran rápidamente en espiral cuando son molestados y parece crear la ilusión óptica de poseer tamaño mayor, en condiciones más estables, el comportamiento normal consiste en un patrón oscilatorio de nado y hundimiento pasivo. El movimiento hacia arriba es seguido por un periodo de hundimiento en el que el animal se orienta con la cabeza hacia abajo. Se ha observado que la mayoría de los organismos planctónicos oceánicos pertenecen al orden Myodocopina. En aguas de plataforma continental, en particular en aguas someras cerca de la playa, se pueden encontrar géneros de miocópodos en el plancton, principalmente durante la noche cuando migran del fondo hacia la columna de agua cerca de la superficie. Al analizar el espectro de tallas de los halocípridos en la columna de agua en las Bermudas, Angel (1979) encontró que durante el día se agregaba una categoría de talla mayor en los límites de cada zona batimétrica. En la noche, esta distribución fraccionaria se hacía más homogénea debido a la actividad migratoria. Las especies que viven en los fondos se encuentran enterradas en el cieno o fango acuático, o bien se desplazan, reptan o se entierran en las arenas y lodos de grano fino (Gío-Argáez, 2000). *Mesocypris* es un ostrácodo terrestre que puede hacer surcos a través del humus del bosque (Ruppert & Barnes, 1996).

Lo más común en la coloración de estos organismos es a base de sombras de color gris, castaño-marrón o verde. Como ocurre en todos los grupos pelágicos, la coloración de los ostrácodos habitantes de este sitio ha sido correlacionada con la profundidad que habitan durante las horas diurnas. Las especies de aguas someras generalmente son translúcidas e incoloras. Muchas especies mesopelágicas presentan tonos amarillentos, ana-

ranjados o rojizos asociados con las partes bucales y con algunas glándulas del caparazón. El tubo digestivo a menudo es de color naranja-café opaco hasta negro y es la característica más evidente durante el día. En las especies grandes que viven a mayores profundidades, la pigmentación roja es más acentuada; sin embargo, los juveniles tienden a ser más transparentes. Esta coloración rojiza es producida por pigmentos carotenoides originados a partir del fitoplancton. El caso de *Macrocypridina* es excepcional, pues en estado adulto son de color café-chocolate, una característica que comparten con otros crustáceos pelágicos (por ejemplo, el misidáceo *Longithorax fuscus*). *Gigantocypris mulleri* también presenta coloración, apareciendo como una pelota anaranjada; su congénere de aguas más profundas, *G. dracontovalis*, es de coloración más pálida y de tonalidades más púrpuras. Respecto a los colores de los organismos de agua dulce, estos tienden hacia el verde, amarillo o blanco matizado, algunos son cafés y otros tienden al azulado (Ward & Whipple, 1959). La importancia de los pigmentos carotenoides es que absorben tanto la longitud de onda azul durante el día, como las longitudes de onda de la bioluminiscencia. A profundidades mayores a los 700 m, la bioluminiscencia probablemente tiene más influencia en la coloración y en las respuestas y estímulos visuales que los residuos de la luz solar, se debe considerar que no existe luz detectable por debajo de los 1000 m de profundidad; así, estos colores, en apariencia tan vívidos a la luz del sol, funcionalmente son un antireflejante negro a tales profundidades (Angel, 1996).

Algunas especies de ostrácodos marinos tienen luminiscencia, se sabe que viven en todas las latitudes, profundidades, de hábitats pelágicos y benthicos (por lo menos hasta los 3400 m). En los halocípridos, esta emisión de luz en los tejidos finos, se encuentra distribuida extensamente en las valvas (Angel, 1979), mientras que los cipridínidos luminiscentes tienen un órgano en el labio superior de la boca, del cual la luminiscencia se secreta fuera del cuerpo (e.g. Morin, 1986).

El cambio de color presente en los ostrácodos fósiles a nivel de su caparazón (el cual va de blanco a negro, pasando por rojo, café y otros) principalmente se debe a la alteración de la materia orgánica presente en ésta, causada por cambios en

la temperatura y presión de las rocas donde éstos se encuentran. Dicho cambio de color consiste en el oscurecimiento gradual de los caparazones; la gama de colores ha sido estandarizada y dividida en siete niveles de alteración de color y es interpretado como una respuesta al calentamiento (Silva-Tamayo, 2001).

En cuanto a su estructura interna, el intercambio gaseoso es intrategumentario; las corrientes locomotoras y alimentarias son las que proporcionan la ventilación. Solo aparece un corazón y vasos sanguíneos en el orden Myodocopa. La cuerda nerviosa ventral se presenta como una masa única y en algunos grupos dividida en dos o tres masas. Algunos ostrácodos poseen glándulas antenales, otros tienen glándulas maxilares y un grupo limitado está entre los pocos crustáceos que tienen ambos tipos de órganos excretores en el adulto. Tienen un ojo simple en la región anterodorsal, algunos pueden carecer de él y otros más presentan ojos compuestos con verdaderas cúpulas que maximizan la fuente luminosa; en la larva nauplio puede presentarse un ojo único, *Gigantocypris* presenta ojos naupliares grandes y complejos, con reflectores (Land, 1978).

Los caracteres que se toman en cuenta para clasificar a los ostrácodos actuales principalmente se refieren a sus partes blandas, con énfasis en las modificaciones de apéndices. Por ejemplo, la distinción de los halocípridos de otros Myodocopida de aguas someras se efectúa con base en la presencia o ausencia de receptores de luz. En cuanto a los fósiles, donde estas estructuras no se observan, las clasificaciones se basan en las siguientes características (Morkhoven, 1982) para género: forma (contorno, presencia de protecciones laterales o depresiones), tipo de ornamentación, tipo de charnela, ausencia o presencia de mancha ocular, detalles de impresiones musculares, curso de la línea de concrecencia, número, tipo y distribución general de los canales y poros marginales o laterales, anchura y estructura de la zona marginal, área de coincidencia entre las valvas, y presencia en las valvas de manchas opacas. Para la especie, detalles de ornamentación (como la presencia de espinas, costillas, nódulos, surcos), posición y número de poros marginales, variación de forma, desarrollo, talla y detalles de charnela, distribución y número de poros laterales, distri-

bución y patrón de áreas opacas en la valva, presencia o ausencia, así como el número de denticulaciones o espinas antero y/o postero-marginales, y área de coincidencia entre las valvas. Otras características que deben ser tomadas en cuenta para la identificación de ostrácodos son la estructura microscópica del material que compone la valva, la convexidad de éstas y posición de los engrosamientos (Fig. 20.3).

## BIOLOGÍA Y HÁBITOS

El crecimiento de un ostrácodo (como en todo artrópodo) es discontinuo. El cuerpo encerrado o envuelto por las valvas va cambiando, sumándose a éste los diferentes apéndices. En cada muda o ecdisis, el caparazón del animal adquiere una talla distinta, los apéndices viejos pueden cambiar la forma y función, mientras que los nuevos son sumados rápidamente antes de que el nuevo caparazón sea secretado. En *Conchoecia serrulata*, la longitud tiende a incrementarse en una proporción de 1.3-1.4: 1 durante cada muda (Ramírez & Pérez-Seijas, 1981).

Los ostrácodos presentan sexos separados, pero la partenogénesis es común en muchos géneros. En algunos la reproducción sexual ocurre a intervalos determinados, pero en algunas especies de *Cypris* la reproducción de la colonia en condiciones de laboratorio fue por partenogénesis (Kesling, 1951). Los órganos sexuales están pareados. En las hembras consisten en ovarios, útero, vagina y receptáculos seminales; los ovarios están situados en la cavidad de la valva. Los genitales masculinos son complicados y voluminosos, debido a lo largo de los espermatozoides, los que comparados con el tamaño del macho son los más grandes en el reino Animal. Los órganos reproductores masculinos consisten en testículos, vasos deferentes y pene (Fig. 20.4). En algunos ostrácodos se pueden observar cuatro gónadas en cada lado de la cavidad de la valva (Morkhoven, 1982).

El dimorfismo sexual es totalmente aparente, siendo los machos de tamaño menor y más alargados que las hembras. Esto puede deberse a que en algunos casos se presentan las llamadas cámaras de incubación dentro del espacio vital de la valva, donde la hembra retiene los huevos hasta que éstos llegan

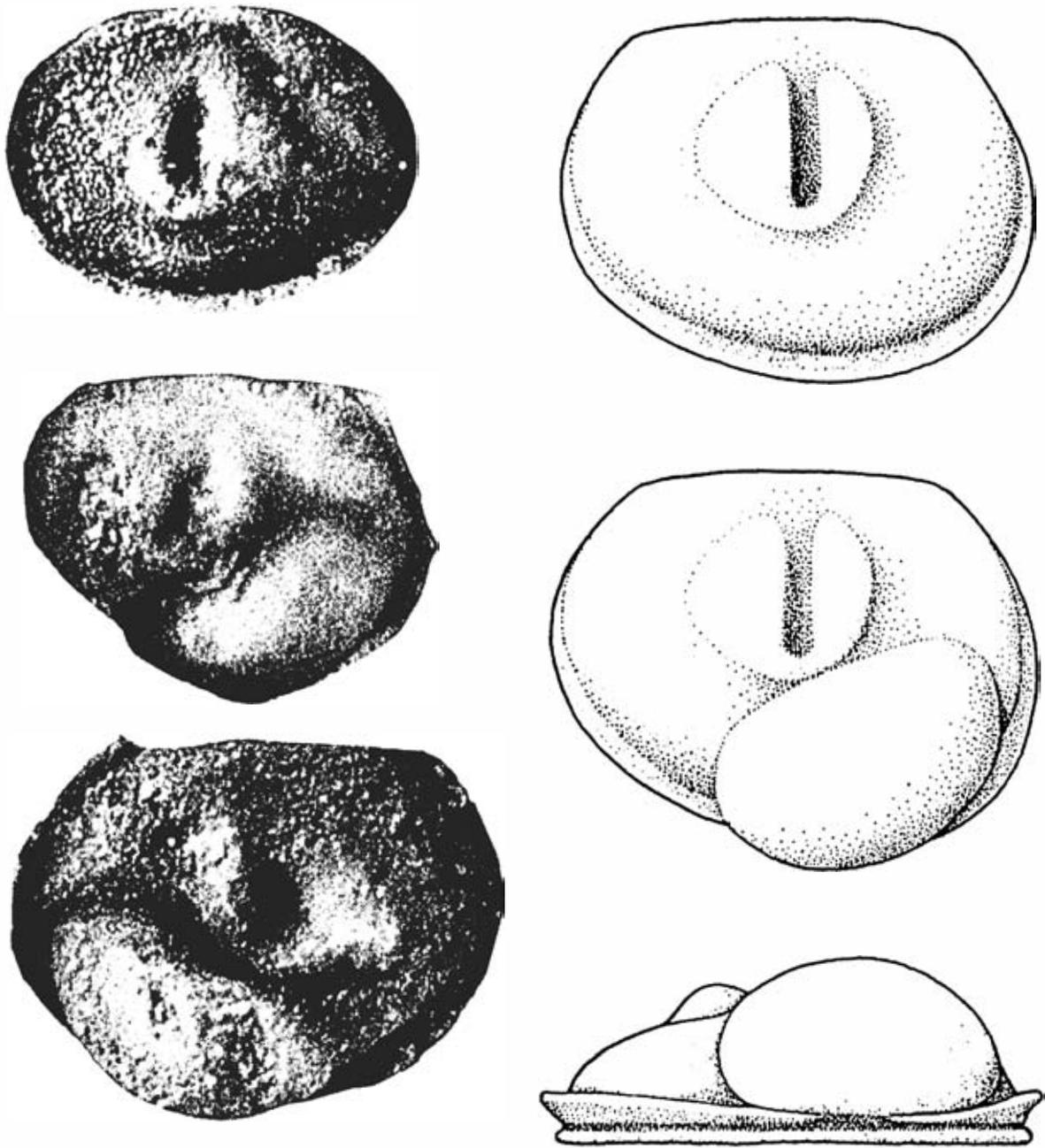


Fig. 20.3. Especie fósil *Bolbibollia*, Paleozoico (Silúrico Medio). Modificado de Benson *et al.* (1961).

a la primera etapa larval de nauplio (otros llevan sus huevos sobre los apéndices, entre las valvas). Este abultamiento en las especies vivientes y aun en las fósiles se localiza en la parte posterior ventral del caparazón. Sin embargo, algunos autores afirman que tales estructuras corresponden a modificaciones de un reborde de la valva, llamado velo, y que

por lo tanto este aspecto no podría considerarse como un carácter de dimorfismo sexual.

En cuanto a los sistemas de apareamiento, en los ostrácodos pueden encontrarse actividades luminiscentes de cortejo, éstas se han documentado para más de 50 especies de ciprínidos en el Caribe (Morin, 1986; Cohen & Morin, 1986; 1989;

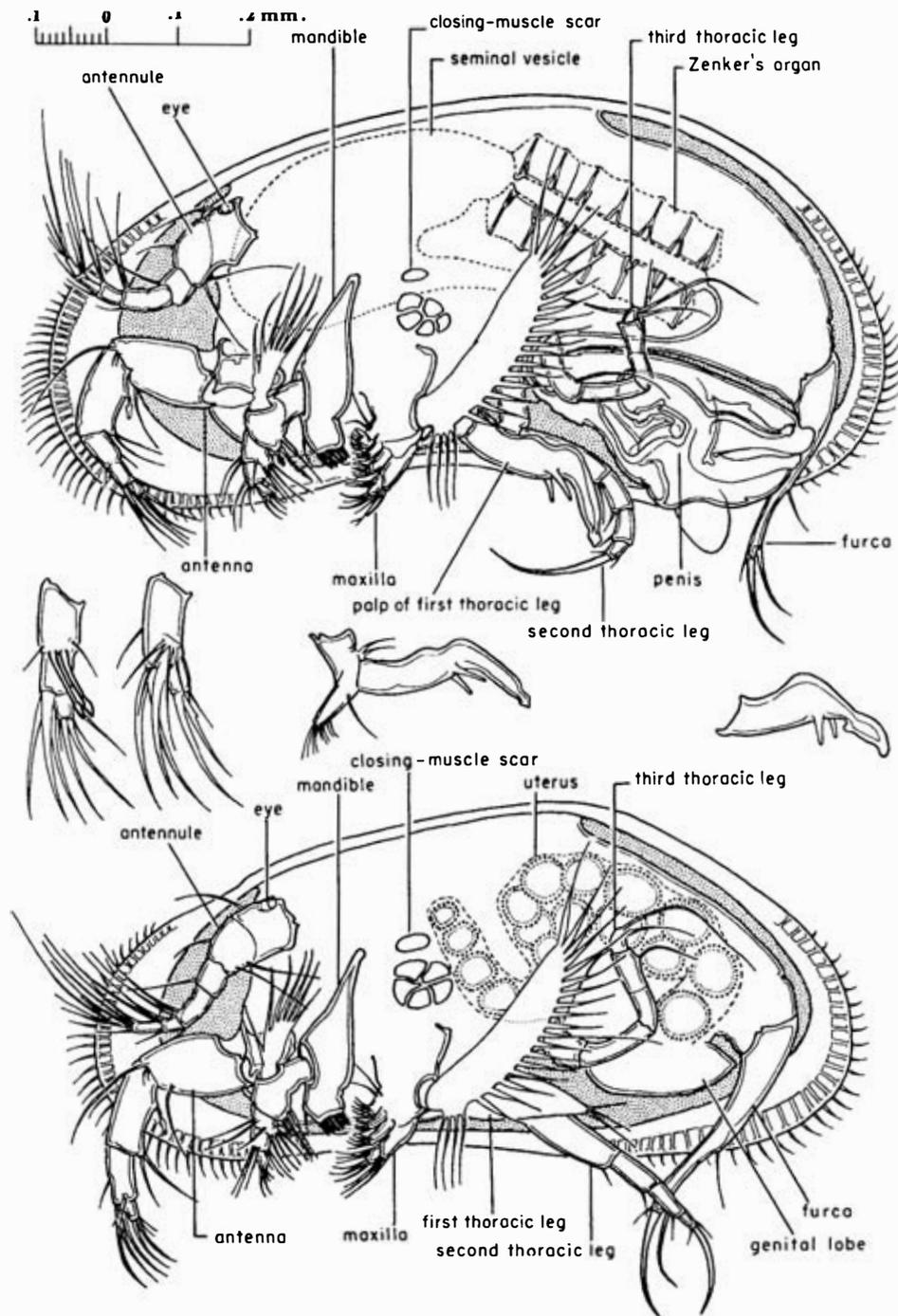


Fig. 20.4. Morfología de *Candona suburbana*. a, Macho; b, hembra. Tomado de Howe *et al.* (1961).

Morin & Cohen, 1988). El género *Cypridia* y algunos de las Halocypridae utilizan la bioluminiscencia como atrayente sexual. Así, en un arrecife, los machos del género *Vargula* pueden sincronizar sus relampagueos, produciendo un despliegue espectacular (Ruppert & Barnes, 1996). Esta luz es

producida por la oxidación química de un sustrato llamado luciferina en la presencia de oxígeno. Los animales se encienden, pero cuando se exhala la sustancia, deja una estela luminosa del mismo tamaño que el caparazón (Angel, 1996). Químicamente su luminiscencia aparece para diferenciar-

se de otros ostrácodos además de las actividades precopulatorias o de cortejo. En realidad estos organismos son responsables del despliegue de luminiscencia masiva que ocurre en el oeste Indo-Pacífico (Herring, 1978). Se ha propuesto que la selección sexual en las exhibiciones luminiscentes del cortejo y la reducida dispersión son responsables de su especiación rápida, evidente en el Caribe. También se ha observado que tales destellos parecen estar asociados con virajes repentinos de los animales, es posible que esta acción bioluminiscente represente una adaptación para confundir a los depredadores visuales. En otros grupos es producida por la acción de bacterias simbióticas; en general se ha comprobado que todos producen su propia luminiscencia, existiendo evidencia de que algunos depredadores adquieren las sustancias bioluminiscentes de las presas (Herring, 1978).

Las hembras preñadas colocan huevos, la mayoría de las Halocypridae son iteróparas (pueden poner un grupo de huevos más de una vez en su vida). En condiciones de laboratorio algunas hembras adultas sobrevivieron cinco años con siete meses y produjeron cuatro puestas de huevos viables en intervalos de 20-40 días. El esperma almacenado de un apareamiento parece ser suficiente para fecundar a todos los huevos que produzca la hembra durante su vida; esta capacidad para almacenar el esperma podría explicar la desproporción en la cantidad de machos y hembras observados en varias especies (Angel, 1996).

Según Morkhoven (1982) los estados ontogénicos que se presentan en el desarrollo de estos microcrustáceos son los siguientes:

- a. Desarrollo del embrión.
- b. Periodo de incubación.
- c. Periodo de crecimiento (formación de larva nauplio o primer estadio).
- d. A partir de la concha del huevo se forman las valvas. Se inicia la 1a. y 2a. antenas y mandíbula.
- e. La primera muda (segundo estadio), en que las partes duras son remplazadas. Se suman las maxilas y la furca.
- f. Segunda muda (tercer estadio): se remplazan las partes duras, las maxilas totalmente desarrolladas, no se suman estructuras nuevas.
- g. Tercera muda (cuarto estadio): se remplazan las partes duras, aparece la huella o trazo de la primera pata torácica.

- h. Cuarta muda. La primera pata torácica y furca totalmente desarrollada, trazo de la segunda pata torácica.
- i. Quinta muda. Segunda pata torácica totalmente desarrollada, trazo de la tercera pata torácica.
- j. Sexta muda. Tercera pata torácica, músculo mandibular y aductor bien desarrollados.
- k. Séptima muda. Continúan el crecimiento, las partes duras son remplazadas. Todos los apéndices adoptan la forma final, la boca se cambia hacia delante. Trazos de los órganos genitales presentes.
- l. Octava muda, ya se presenta el estado adulto. Estructuras genitales desarrolladas. Las características de las valvas se completan (laminillas, charnelas, etc.).

La alimentación de los ostrácodos se da por un canal recto, excepto en la parte anterior donde se presenta una curvatura. El alimento pasa a través de un canal dividido en tres partes: región media de la boca, esófago y recto. La digestión es facilitada por glándulas salivales abiertas en la parte final del tubo digestivo, y por el hígado, este último se encuentra situado en la cavidad de la valva bajo los órganos reproductores (Morkhoven, 1982). Es difícil establecer un eslabón trófico para estos microcrustáceos. La mayoría son omnívoros y atrapan presas más pequeñas como foraminíferos y otros artrópodos; se ha observado que se alimentan de algas (rodofitas, clorofitas y diatomeas); algunos extraen los líquidos de plantas fanerógamas acuáticas, por medio de modificaciones de los dos primeros pares de artejos; otros ingieren materia en descomposición: algas u organismos diminutos. En ciertas especies batipelágicas se han encontrado restos de fitoplancton, lo que puede deberse a la lluvia de sedimentos de los agregados detríticos (Alldredge & Silver, 1988) o a los contenidos estomacales de sus presas. Algunas especies contienen grandes cantidades de membranas dobladas que parecen ser quitinosas; es posible que sean mudas de caparazones de crustáceos. En otros más, los contenidos son duros y resinosos, su fuente alimenticia aún es desconocida. Según Angel (1996), todos los Myodocopida que han sido estudiados son carnívoros. El análisis de los contenidos estomacales ha mostrado que éstos capturan una amplia variedad de presas microscópicas, incluyendo misidáceos, quetognatos, copépo-

dos o medusas. En muestras de red, es posible observar a estos ostrácodos alimentándose activamente de otros zoopláncteres gelatinosos, organismos dañados y de otras partículas; incluso son capaces de manejar partículas más grandes que ellos. No es muy claro cuan representativo resulta este comportamiento observado en las muestras de red, sin embargo, debido a que se siguen alimentando en ella, su contenido digestivo puede ser reflejo de su dieta verdadera. En general, es posible indicar que los ostrácodos juegan un papel relevante en el reciclamiento de materia orgánica en el ambiente pelágico. Los halocípridos mantenidos en condiciones de laboratorio se alimentan de casi cualquier material muerto que se les proporcione, sin que tengan una depredación activa (Angel, 1996).

En cuanto a los depredadores de ostrácodos, existen varios organismos planctívoros no selectivos que incluyen a estos organismos en sus dietas. Así, los halocípridos constituyen la presa más abundante después de los copépodos en los contenidos estomacales de los peces gonostomátidos del género *Cylothone*, los peces más abundantes de los estratos mesopelágicos. También existen organismos del zooplankton que se especializan en el consumo de los ostrácodos. El pez hacha (*Argyropelecus aculeatus*) predominantemente se alimenta del ostrácodo *Conchoecia curta*, (Merret & Roe, 1974). Se sabe poco acerca de los depredadores de los ostrácodos en los estratos batipelágicos, pero la descripción original del género *Bathychonchoecia* se hizo a partir de especímenes recuperados de los contenidos estomacales de un pez béntico. Queda aún poco claro si esta depredación es selectiva hacia los ostrácodos o es una consecuencia accidental de otras actividades de alimentación. De los parásitos de ostrácodos se conocen pocos datos publicados, en los halocípridos se han observado nemátodos aislados enroscados en el estómago de *Conchoecia spinirostris*, y más frecuentemente en *Archiconchoecia ventricosa*. Ambas especies son relativamente transparentes y sus parásitos resultan más evidentes para el observador casual, que los de las especies opacas. Algunos ostrácodos vivos de una amplia variedad de especies presentan organismos pequeños con forma redondeada adheridos a su caparazón; es posible que sean protozoarios del grupo de los suctores,

que serían epibiontes más que verdaderos parásitos (López-Ochoterena 2002, com. pers.). Finalmente, es posible citar el caso de un acantocéfalo encontrado en el contenido estomacal de *Gigantocypris muelleri* (Moguilevsky & Goodlay, 1977).

## ECOLOGÍA

Los ostrácodos son organismos que se encuentran relacionados íntimamente con su entorno y son sensibles a cambios en diversos parámetros de su ambiente.

**Salinidad.** Es un factor que influye determinadamente en la distribución de los ostrácodos debido a sus requerimientos fisiológicos (Morkhoven, 1982; Neale, 1988). Esta característica los hace ser buenos indicadores de diferentes ambientes acuáticos, la concentración salina produce efectos obvios en el caparazón de los ostrácodos, tales como: el tamaño y forma del caparazón, el espesor y la composición, presencia/ausencia de nódulos fenotípicos y las modificaciones en los poros de los canales marginales. En algunos pueden ser causa de polimorfismos, mientras que otras especies pueden tener respuestas adaptativas a los cambios graduales a la salinidad.

Sandberg (1964) resaltó la importancia de tubérculos en el género *Cyprideis*; tales protuberancias se encuentran en especímenes que viven en salinidades bajas, la relación entre la salinidad y tubérculos no es simple ya que ambos pueden coexistir. Se ha propuesto que la composición química del agua (Bold, 1976; Forester & Brouwers, 1985) así como las características de drenaje y turbidez influyen en su relación (Carbonel, 1988).

Casi todos los ostrácodos de agua dulce viven en ambientes someros o aguas estancadas, y solo algunas especies dominan las partes profundas de lagos grandes. Existe cierto número registrado en ambientes subterráneos como *Candona*, *Cypridopsis* y *Shaenomicola*. Otros habitan manantiales (como *Ilyocypris*, *Iyodromus*, *Eucypris*, etc.) y aguas corrientes. Hay cierta dificultad para encontrar información ecológica de los géneros de agua dulce, ya que se encuentran en medios muy variados. Un ejemplo es el género *Candona*, las especies vivientes abarcan aguas profundas, lagos, medios subterráneos,

oligohalinos y mesohalinos. Las formas de agua salobre son un poco más ornamentadas y gruesas. En el pantano de Cobweb, Belice (Machain-Castillo *et al.*, 1992) se registra una asociación de ostrácodos característica de aguas salobres, la especie *Cyprideis ovata* es la más abundante y presenta dos morfotipos: la forma 'lisa' y la 'nodosa'. Las formas 'lisas' viven predominantemente en condiciones salobres o marinas, mientras que las formas 'nodosas' caracterizan condiciones dulceacuícolas. Especies fuertemente ornamentadas (con poros de canales marginales visibles) y pequeñas, son de aguas marinas, principalmente de la familia Cytheridae (Morkhoven, 1982); esta ornamentación es común en las especies del litoral y ambientes neríticos (Fig. 20.5).

Ejemplo de esta relación entre morfología y hábitat la podemos encontrar en la Laguna de Términos, Campeche. De esta zona, Morales (1966) mencionó algunos géneros de ostrácodos que son

indicadores del ambiente en el que se encuentran, específicamente por condiciones de salinidad:

- Los ostrácodos del banco de ostras (ubicadas en las desembocaduras de afluentes dulceacuícolas) se encuentran en un área de baja salinidad y se caracterizan por las especies *Acuticythereis* sp. B, *Cyprideis castus*, *Perissocytheridea bicelliforma*.
- El grupo lagunar es, por encontrarse más lejos, el más variado de los tres y la salinidad se encuentra en el intervalo de 22 a 31 ‰ *Cytherella* aff. *C. haroago*, *Cytheromorpha paracastanea*, *Cytherura swaini*, *Hulingsina* aff. *rugipustulosa*, *Leptocythere nikraveshae*, *Loxoconcha* aff. *sarasotanta*; forman parte de este grupo.
- Finalmente, el grupo de ostrácodos que se encuentra en la boca de influencia marina tiene un área de alta salinidad (31 a 39‰), siendo *Bairdia brady*, *Orionina brady* y *Panacytheridea vandenboldi* específicos para esta zona.

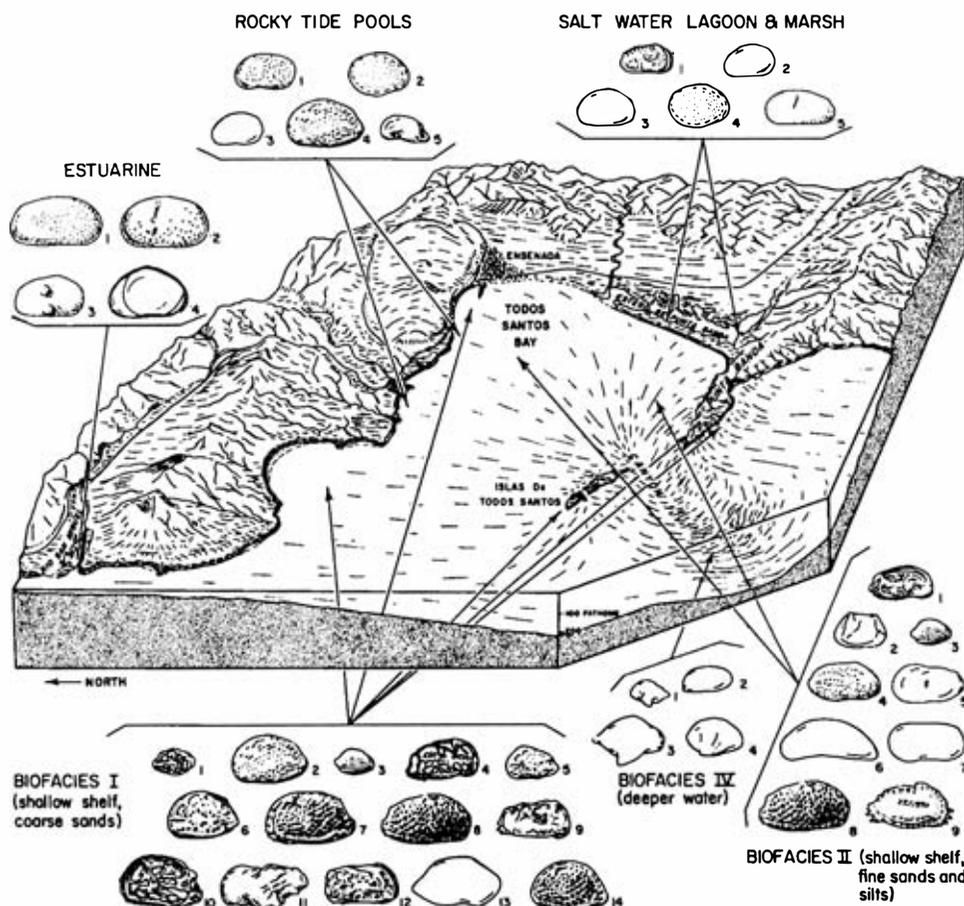


Fig. 20.5. Ornamentación y tamaño de algunos ostrácodos según el hábitat, en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Modificado de Benson, 1961.

En el Banco de Campeche, al sur del Golfo de México, la especie *Cytherella vermilionensis* es indicadora de la masa de agua de alta salinidad (Machain-Castillo, 1989). Para la evaluación o reconstrucción de la paleosalinidad con ostrácodos Neale (1988) mencionó que se debe considerar la composición química del caparazón; los estudios geoquímicos juegan un papel importante para monitorear los niveles de contaminación que se reflejan en la composición química del caparazón, ya que la salinidad afecta varios atributos de éste. Además se deben tomar en cuenta factores de re-trabajo y transporte. Por ejemplo, los ostrácodos del Reciente de aguas dulces, después de morir son fácilmente transportados por ríos a aguas salobres, y posteriormente a medios marinos (deposición sincrónica).

**Temperatura.** La tolerancia al calor o frío difiere en las especies de ostrácodos, algunos se reproducen en el comienzo de la primavera y otros durante el verano. La tolerancia al frío de ciertas especies que se pueden reproducir en temperaturas bajas es muy grande, ya que pueden estar incluidas en hielo por varios días sin efectos aparentes; otras formas se reproducen durante los meses calurosos del verano en zonas templadas y mueren en aguas frías pero mantienen sus procesos vitales normales en temperaturas muy altas. Existe una clasificación dada por la temperatura del hábitat, dividiéndose en fauna boreal (temperaturas bajas) y fauna tropical (temperaturas altas). Esto parece definir una temperatura óptima para cada especie, al igual que se nota un incremento en la diversidad en climas cálidos (Gío-Argáez & Machain-Castillo, 1998). Tal como muchos otros organismos marinos, los ostrácodos que se encuentran en zonas poco profundas y bajas latitudes son considerados más diversos taxonómicamente que los grupos de altas latitudes. Los ostrácodos euritérmicos son aquellos que soportan una gama amplia de temperaturas, mientras que los estenotérmicos se encuentran restringidos a pocos cambios de esta. Las especies que habitan el frío fondo marino son llamadas psicoféricas, ejemplos de éstas son: *Bradleya dictyon*, *Abyssocythereis sulcatoperforata*, *Krithe reversa* y *Cytheropteron testudo*. Las criofílicas son aquellas que también 'prefieren' el frío pero en aguas poco profundas;

las especies que 'prefieren' aguas cálidas son llamadas termofílicas, como son la mayoría de las especies de las superfamilias Puncioidea y Cypridoidea (Holmes & Chivas, 2002). En las zonas climáticas de latitudes altas se forman barreras térmicas, no solo horizontales sino también en un sentido vertical y contribuyen a la presencia de provincias faunísticas de ostrácodos en aguas poco profundas (Pokorný, 1978).

**Contenido de O<sub>2</sub> disuelto en el agua.** En algunos estudios (Swain, 1967; Swain & Gilby, 1967; Gío-Argáez *et al.*, 1995) se considera que el oxígeno disuelto en el agua puede ser un factor limitante en la distribución de los ostrácodos, así como ocurre con la profundidad. Las concentraciones menores de 1.0 - 0.5 ml/l de O<sub>2</sub> no son propias para el desarrollo y/o preservación de los ostrácodos (Machain-Castillo *et al.*, 1995). En el Golfo de Tehuantepec se presentan zonas marcadas con oxígeno mínimo desde profundidades de 75 m (Pérez-Cruz & Machain-Castillo, 1990), lo cual parece ser un factor limitante para la distribución de los ostrácodos en esta zona. Sin embargo, ostrácodos como *Basslerites sonorensis* y *Cytherella ovularia* pueden vivir con una concentración de O<sub>2</sub> de 0.5 ml/L (Palacios-Fest & Dettman, 2001).

**Luz.** Por lo general, cuando los ostrácodos son expuestos a la luz intensa, se mueven hacia las áreas sombreadas; por otro lado, cuando son expuestos a la oscuridad por algún tiempo inmediatamente se dirigirán a la luz más intensa. Se ha observado que si en el camino se coloca una barrera de ácido, la influencia de la luz es suficiente para que se dirijan a su destrucción. En general, diversos experimentos han demostrado que el crecimiento individual es más lento con un decremento de luz y muy lento en la oscuridad total; además, en estados larvarios el crecimiento es más lento en luz roja y más alto en luz azul. Pero este factor actúa de diferente manera según el hábitat de la especie, ya sea de agua dulce o subterránea (Angel, 1996).

**pH.** Debido a la composición de carbonato de calcio de las valvas, éstas tienden a diluirse al aumentar la acidez del medio, así que la mayoría de las especies vive en un pH neutro o básico. En experimentos con ostrácodos de agua dulce se ha encontrado

que *Cypria* y *Cyprinotus* viven de uno a dos días con un pH de 4 (ácido) y uno a siete días con un pH de 10 (básico). Ninguno muere a un pH de 6 a 8.

**Sustrato.** Los ostrácodos pueden vivir sobre diferentes sustratos, incluyendo el sedimento de cuerpos de agua dulce, salobre y marino, en el humus del bosque o sobre plantas (Ruppert & Barnes, 1996). La mayoría de las especies que viven sobre plantas presenta un caparazón delgado, hialino, alargado y más o menos comprimido. Las especies que horadan al sustrato (infauna) muestran el doble de porcentaje de formas lisas que las especies que están viviendo sobre el sedimento en donde el caparazón tiene mayor calcificación. Las especies que reptan sobre la superficie de los sedimentos con frecuencia presentan un aplanamiento en la superficie ventral del caparazón (Gío-Argáez, 1980).

En el sur del Golfo de México, Gío-Argáez & Machain-Castillo (1996) determinaron la presencia de biofacies de ostrácodos relacionados con el tipo de sustrato y la profundidad. En la Plataforma interna al oeste de la Laguna de Términos, Campeche, entre los 15 y 60 m de profundidad en sustrato terrígeno, arenoso y areno limoso, con alto contenido de materia orgánica, se encuentra una asociación de ostrácodos caracterizada por: *Loxoconcha moraleis*, *Chyterella vermilionensis* y varias especies del género *Cytherura*. En el Banco de Campeche, con presencia de sedimento calcáreo arenoso y areno-limoso, las especies típicas son *Bairdia* spp., *Loxoconcha* spp., *Quadracythere producta* y *Xestoleberis* spp., éstas caracterizan ambientes carbonatados y arrecifales. En la zona transicional (entre los dos ambientes mencionados), desde la boca marina de la Laguna de Términos hasta la región frente a la ciudad de Campeche, se encuentra una mezcla de las especies citadas anteriormente y especies de ambientes carbonatados tales como: *Bairdia bardy*, *Neonesidea longisetosa*, *Orionina brady*, *Jugossocythereis panosa* y *Puriana krutaki*.

Aunque la composición del sedimento es el factor que más claramente se relaciona con la distribución de estas asociaciones, se debe tener en cuenta que las dos áreas en el sur del Golfo de México representadas por sedimentos terrígenos y carbonatados, son de ambientes con una serie de factores físico-químicos y biológicos estrecha-

mente relacionados. La zona terrígena al oeste de la Laguna de Términos, se encuentra influenciada por descargas de ríos lo cual modifica estacionalmente la salinidad, la cantidad de nutrientes y de material suspendido en la columna de agua, la turbulencia y la penetración de luz. Por otra parte, la zona carbonatada presenta condiciones más estables con poca influencia fluvial, aguas con mayor transparencia y salinidad, así como menor cantidad de materia orgánica. Es posible que la combinación de uno o más de estos factores sea la responsable de la distribución de estos organismos (Machain-Castillo, 1989).

Carreño (1984) encontró que en el estero Pargo, de la Laguna de Términos, Campeche, la producción más alta de ostrácodos también parece estar influenciada, más por el tipo de sedimentos que por parámetros como la temperatura (con promedio de 30 °C) y la salinidad (36%). De esta forma, el 54.51% de los ostrácodos se encuentra en sedimentos limosos medios o finos, de granos mal clasificados, muy asimétricos hacia los finos y mesocúrtidos a leptocúrtidos. Especies como *Actinocythereis subquadrata*, *Aurila conradi floridiana*, *Cytherura aff. furulata*, *Loxoconcha purisubrhomoni-dea*, *Megacythere stephensoni*, son características. Al este de México, entre Isla Mujeres y Puerto Juárez, en el estado de Quintana Roo, Krutak & Gío-Argáez (1994) encontraron 27 especies de ostrácodos, las cuales ayudan a determinar la presencia de dos litotopos: uno formado por partículas carbonatadas con recubrimiento oolítico e indicativos de alta energía que caracterizan el estrecho marino, aquí predominan las especies: *Paranesidea gigacantha*, *P. cancanensis* y *Neonesidea longisetosa*. El otro, ubicado en la Laguna de Nichupté, está formado por fango de baja energía con alto contenido de magnesiocalcita y las especies dominantes son: *Hemicyprideis nichuptensis*, *Xestoleberis aff. margaritea* y *Paranesidea cf. bensoni*.

**Batimetría.** De acuerdo con Pokorný (1978), cuando se incrementa en la profundidad la estabilidad del ambiente generalmente aumenta: decrece el tamaño de los granos de sedimentos, la penetración de la luz, la cubierta vegetal, la cantidad de alimento y la temperatura, entre otros; las observaciones sugieren que el conjunto de estos factores influyen en la distribución de los ostrácodos

más que la profundidad *per se*. Se han realizado diversos trabajos que relacionan la distribución de ciertas especies y/o asociaciones con la batimetría, tanto en el presente como en el pasado (Kontrovitz, 1976; Cronin, 1988; Machain-Castillo *et al.*, 1990). En el Golfo de México, Machain-Castillo (1989) y Gío-Argáez & Machain-Castillo (1996) registraron que a profundidades mayores de 1000 m (temperatura de 5 °C o menos y sedimento arcilloso) se presenta una asociación que se distribuye en todo el Golfo de México. Esta asociación dominada por *Krithe* spp. en abundancias hasta del 85% y ejemplares esporádicos de *Ambocythere caudata*, *Bradyella dictyon*, *Echinocythereis* sp. A y *Parakrithe* spp. Entre los 110 y 900 metros de profundidad en la plataforma externa y el talud continental, se encuentra una asociación de diversas especies de *Krithe*, *Argilloecia posterotruncata*, *Ambocythere* sp., *Parakrithe alta*, *Pedicythere varibilis* y *Phlyctocythere* spp. Finalmente, entre las isobatas de 60 a 110 metros, con temperaturas de 27 °C y sedimento limoso, se distribuye una asociación de ostrácodos caracterizada por la presencia de: *Echinocythereis margaritifera*, *E. spinireticulata*, *Cytheropteron hamatum sensu* Kontrovitz, *C. morgani*, *C. yorktownensis*, *Eucytherura* spp. *Munseyella louisianensis*, *Buntonia tacheri*, *Pterigocythereis alophia*, *P. inexpectata* y *Pseudopsamocythere* ex. gr. *vicksburgensis* (Fig. 20.6).

## BIOGEOGRAFÍA

La distribución de los ostrácodos alrededor del mundo se ha estudiado tanto desde el punto de vista reciente como fósil. A nivel local, se han reportado las faunas de América del Norte y del Sur (Hazel, 1970; Maddoks, 1974; Kontrovitz, 1976; Bold, 1977; Brouwers, 1990; Coimbra *et al.*, 1999 y otros), de Europa (Benson & Sylvester-Bradley, 1971; Bonaduce *et al.*, 1975; Wood & Watley, 1994 y otros), África (Dingle *et al.*, 1990; 1996 y otros), el Pacífico occidental (Wang & Zhou, 1991; Zhou, 1995; Boomer & Whatley, 1996; Boomer & Lord, 1999 y otros) y el Ártico (Joy & Clarke, 1977; Cronin, 1991; Brouwers, 1994 y otros). De América del Norte se han citado (Hazel, 1970; Valentine, 1976; Bold, 1977) provincias de ostrácodos de acuerdo con sendas zonas climáticas marinas: polar o ártica, subpolar (correspondiente a la península de

Labrador), fría-templada (en la zona de Nueva Escocia), templada (Virginiana), subtropical (Caroliniana) y tropical (Caribeña). Asimismo, a nivel regional se ha detectado la relación de estos organismos con diferentes masas de agua (por ejemplo, Dingle & Lord, 1990; Corregge, 1993; Cronin *et al.*, 1993; Ayress *et al.*, 1997; Jones *et al.*, 1999, entre otros).

El estudio de ciertos factores contribuye al conocimiento biogeográfico en gran medida, ejemplo de ello es el estudio a fondo de los sistemas de circulación oceánica, que colaboró con la creación de hipótesis tales como atribuir que algunos ostrácodos de aguas poco profundas del Caribe durante el Cenozoico, tuvieran una extensión tal que alcanzan las remotas islas Galápagos. Dos de estos linajes experimentaron una radiación evolutiva insular espectacular en las islas Galápagos (Pokorný, 1978). Una colonización similar de larga distancia y oportunista es llamada 'sweepstakes' (rutas al azar). Según McKenzie (1969), varios géneros desaparecen progresivamente cuando se entra por el este al Pacífico de Caledonia, de Fiji a Samoa y, finalmente, a Bora Bora cerca de Tahití. Precisamente el endemismo de la fauna de Nueva Zelanda ha sido afectado por el establecimiento de una ruta al azar.

En el Mioceno tardío la evolución de la fauna de ostrácodos marinos en el Mediterráneo fue interrumpida cuando el mar fue aislado del Atlántico. Esto provocó ambientes salobres más estables durante cientos de años, de modo que las comunidades diversificadas se convirtieron en comunidades endémicas de ostrácodos. Estos endemismos son indicadores excelentes del cambio de comunicación entre los estanques ó lagunas y son usados como marcadores estratigráficos en el registro de aceite y carbón dentro de estos depósitos. Como la conexión entre la provincia del Mediterráneo y la región Indo-Pacífica fue interrumpida desde la mitad del Mioceno, los ostrácodos del Mediterráneo reciente, en su mayoría son de origen Atlántico y substancialmente difieren de su precursor terciario. Hacia fines del Terciario la región poco profunda en el Estrecho de Gibraltar previno la entrada de aguas oceánicas profundas y frías dentro del Mediterráneo que conduciría la eliminación psicrosférica (de aguas frías) y por lo tanto de la fauna de aguas profundas en esta área.

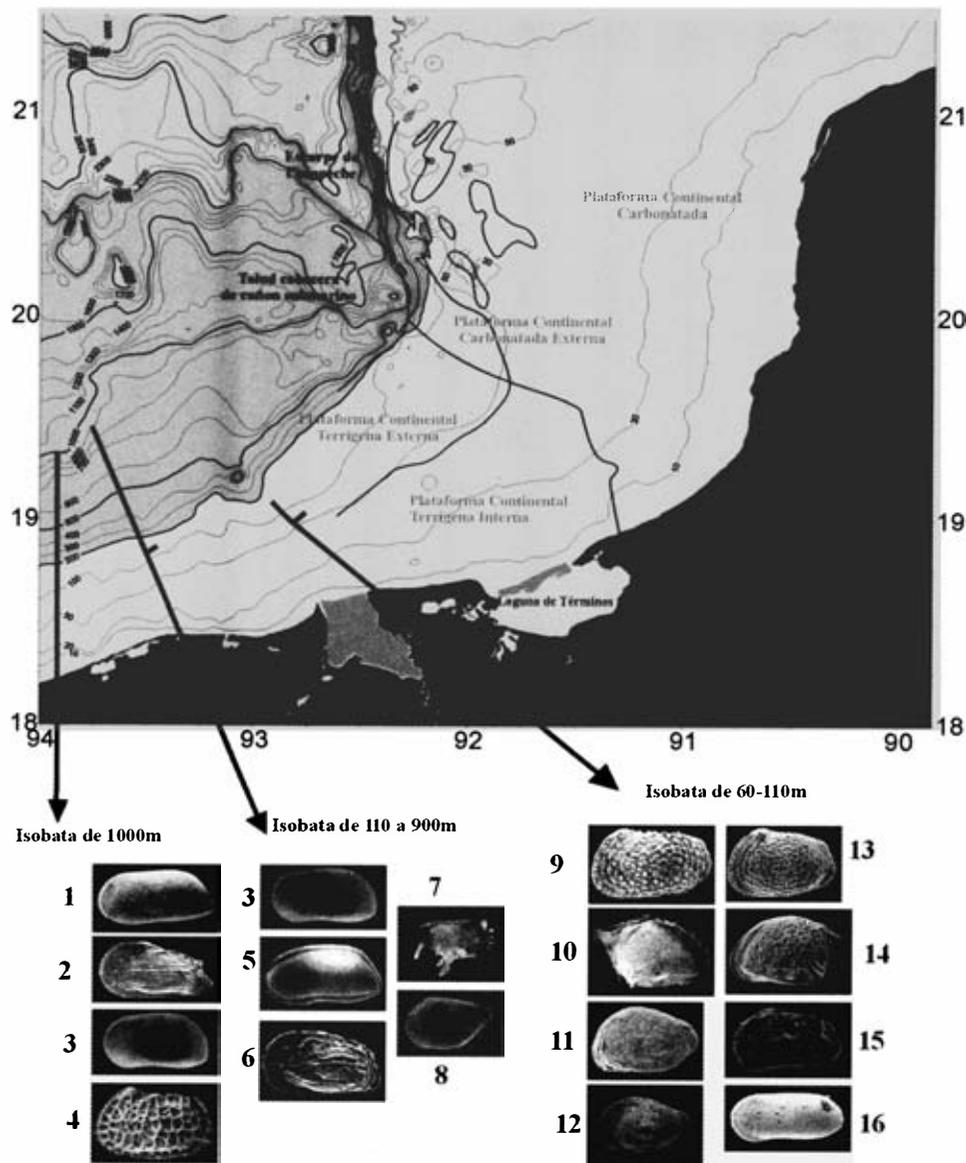


Figura 7. Asociaciones de ostrácodos en el Golfo de México según la batimetría.

**Isobata de 1000m en adelante:** 1. *Krithe trinidadensis*; 2. *Ambocythere caudata* Bold, 1965; 3. *Parakrithe alta* Bold, 1988; 4. *Bradleya dictyon* Brady, 1899.

**Isobatas entre los 110 y 900m:** 5. *Argilloecia posterorimcata* Bold, 1966; 6. *Ambocythere* sp. A. Cronin, 1983; 7. *Pedicythere varibilis* Bold, 1988; 8. *Phlyctocythere stricta* Bold, 1988.

**Isobatas entre 60 y 110m:** 9. *Echinocythereis margaritifera* Puri, 1954; 13. *E. spinireticulata* Kontrovitz, 1971; 14. *Cytheropteron hanatum* sensu Kontrovitz 1976; Sars 1866; 10. *C. morgani* Kontrovitz, 1976; 11. *C. yorktownensis* Bold, 1946; 15. *Amseyela louisianensis* Kontrovitz, 1976; 12. *Buntonia tacheri* Machain-Castillo, 1990; 16. *Pseudopsanocythere* ex. gr. *vicksburgensis* Howe y Law, 1936.

Fig. 20.6. Asociaciones de ostrácodos en el Golfo de México según la batimetría y tipo de sustrato.

La fauna actual del Mediterráneo es enteramente termofílica (de aguas cálidas) ya que la temperatura en la profundidad abisal es de cerca de 13 °C. El Mediterráneo presenta otro aspecto de gran interés para la biogeografía de estos organismos, con la apertura del Canal de Suez hace más de 100

años, y en especial por esta reconstrucción en los siguientes años después de la Segunda Guerra Mundial, se ha establecido una ruta marítima entre dos grandes provincias: la del Indo-Oeste Pacífico y el Mediterráneo. La corriente principal de inmigrantes va por el Mar Rojo al Mediterráneo e

incluye ostrácodos de aguas poco profundas (Pokorný, 1978). McKenzie (1973) observó que en colecciones del Mediterráneo algunos elementos están ausentes de los observados en colecciones recientes, así, éstos podrían tener su origen en el Mar Rojo. Éste es un caso especial del efecto antropogénico en la composición de la distribución natural de los organismos, ya que las rutas marítimas y el tráfico del mar tienden a introducir nuevos elementos dentro de esta fauna indígena.

En la región del Caribe y Golfo de México, Puri (1967) estableció cuatro subprovincias con organismos recientes: la del Golfo de México, la de las Bahamas, la del sur de Florida y la de Venezuela. En 1981, W. Poag dividió, a su vez, el noreste y suroeste del Golfo de México en dos provincias que se extienden de Cabo Rojo (Veracruz, México) a Cabo Romano (Florida, E.U.A.), denominando a la provincia noroeste 'Provincia Caroliniana' (subtropical) y la del sureste 'Provincia Caribeana' (tropical). Bold (1977) distinguió tres provincias faunísticas: la del Golfo y el Caribe, y una zona de transición entre estas dos áreas, en las plataformas carbonatadas poco profundas que bordean Florida, las Bahamas, el flanco de Yucatán y Cuba. Las especies de *Loxocorniculum*, *Quadracythere producta*, *Orionina* y Bairdididae, particularmente las formas ornamentadas, son características de la fauna caribeña (Bold, 1977). Muchas de las especies encontradas en el Caribe tiende su distribución hacia el norte, en las plataformas carbonatadas poco profundas de Yucatán, las Bahamas, Florida y los arrecifes del Golfo de México. Tal es el caso de los géneros *Bairdia*, *Bairdoppilata*, *Caribella*, *Hermanites*, *Jugosocythereis*, *Loxocorniculum* y *Morkhovenia*, entre otros, y las especies *Actinocythereis laevosoina*, *Actinocythereis bahamensis*, *Cytherella arostrata* y *C. pumicosa*. Palacios-Fest *et al.* (1983) analizaron la composición faunística en la zona comprendida entre Isla Mujeres e Isla Cozumel, Quintana Roo; determinaron 89 especies (tales como *Havardardia sohni*, *Hermanites hornibrooki*, *Cytherella arostrata* y *Caudites angulata*, entre otras) pertenecientes a 44 géneros de ostrácodos, los cuales se ubican en la fauna pertenecientes a la Zona de Transición entre las provincias faunísticas del Caribe y del Golfo de México. Así, 60% de esas especies ha sido registrado en la provincia del Caribe, 18.23% de las especies corresponde a la 'Zona de Transi-

ción', y 38.40% para la provincia del Golfo. Por lo tanto, los autores coinciden con Bold (1977) al establecer que esta área de mezcla faunística entre las provincias del Golfo y el Caribe (con una marcada influencia de esta última), se extiende desde Florida y Bahamas al norte hasta la Península de Yucatán al sur.

En el arrecife Alacranes, en el norte de la Plataforma de Yucatán, se encuentra una fauna diversa caracterizada por numerosas especies de Bairdiidae y Xestoleberididae en el arrecife propiamente dicho, y localmente por especies de *Acuticythereis*, *Caudites*, *Cytheretta*, *Cytherura*, *Jugosocythereis*, *Loxocorniculum*, *Macrocyprina*, *Paracytheridea*, *Propontocypris*, *Proteoconcha*, *Quadracythere* y *Radiomella* (Bold, 1988). La fauna del arrecife Alacranes tiene un 55% de similitud con la plataforma carbonatada de Belice registrada por Teeter (1975).

La ostracofauna de los arrecifes de Veracruz es menos diversa. Krutak (1974, 1982), Rickless (1977), Krutak & Rickles (1979) y Krutak *et al.* (1980) registraron 85 especies, de las cuales solo 17 se presentan en abundancias relativas superiores a 1%. Las especies dominantes en esta zona son: *Loxocorniculum tricordatum*, *Loxocorniculum aff. postdorsoalata* y *Morkhovenia inconspicua*, con abundancia superior a 10%.

El Golfo de México presenta dos subprovincias claramente definidas: la fauna de afinidades 'terrágenas' y la de afinidades 'carbonatadas'; los límites de distribución de estas dos zonas se encuentran en una amplia y dinámica zona alrededor de la Laguna de Términos, Campeche. Al oriente, se encuentran la plataforma del Banco de Campeche, donde los sedimentos son carbonatados y existe poca influencia fluvial; el agua es transparente con poco contenido de materia orgánica y alta salinidad (superior a 36%). La ostracofauna característica de esta zona es parte de la fauna transicional entre el Caribe y el Golfo de México que se describió anteriormente (Machain-Castillo *et al.*, 1990). Al oeste de la Laguna de Términos se encuentra una influencia fluvial marcada, con sedimentos terrígenos, mayor cantidad de materia orgánica, turbidez, menor salinidad y, en general, mayor variabilidad estacional. En la parte mexicana de esta zona se encuentran 175 especies; 90 de las cuales se han citado para el norte del Golfo de México (plataforma continental de Texas y Louisiana) y 20 para el Caribe.

En el Pacífico la distribución es relativamente bien conocida en la Plataforma de Baja California y el Golfo de California; sin embargo, la ostracofauna de la mayor parte de la provincia Panámica, al sur de Baja California es poco conocida y en gran medida parece estar influenciada por la presencia de condiciones hipóxicas en esta zona. Se han realizado estudios de sedimentos de los ostrácodos del océano Pacífico desde el Golfo de Panamá hasta California, tales como los de Rothwell (1949), Skogsber (1950), Benson (1959), Mackenzie & Swain (1967), Swain & Gilby (1974), Ishizaki *et al.* (1974, 1976). Valentine (1976) citó 341 especies de ostrácodos para las costas del Pacífico de Washington a Baja California. Dichas especies se agrupan en cuatro provincias faunísticas principales: Oregoniana, Californiana, Suriana y Panámica. La distribución de la ostracofauna de acuerdo con este autor principalmente se debe a la temperatura y a la influencia de las corrientes y la circulación oceánica en general, encontrando discontinuidad entre las provincias Oregoniana y Californiana y entre la Suriana y la Panámica. Para el Golfo de California se han citado ostrácodos del Terciario y Cuaternario por LeRoy (1943), Crouch (1949), Bold (1963, 1977), Finger (1983), Carreño *et al.* (1979) y Carreño (1985), desde las costas de Guatemala hasta California. Gío-Argáez *et al.* (1995) registraron 345 especies para las costas del Pacífico y del Golfo de California.

De acuerdo con Machain-Castillo *et al.* (1995) la ostracofauna en el Golfo de Tehuantepec es escasa y poco diversa. La distribución de las especies en el área está influenciada principalmente por la profundidad y la cantidad de oxígeno disuelto en el agua que intercepta el fondo; así, a profundidades mayores de 100m y contenidos menores de 0.5 ml/l de oxígeno disuelto no se encontraron valvas de ostrácodos. Dentro de esta zona se presentan dos asociaciones principales de ostrácodos; una asociación de plataforma interna, dominada por *Cytherella ovularia*, *Monoceratina* sp., *Palmococoncha laevimarginata*, *Basslerites sonorensis*, *Puriana pacifica* y *Cytherella parapunctata*; y una asociación de plataforma media, caracterizada por *Cytheropteron? ventrokurtosa*, *Cativella unitaria*, *C. arostrata*, *Eucytherura* sp. 1 y *Phlyctocythere* sp. Por tanto la microfauna de ostrácodos en el Golfo de Tehuantepec está conformada por una mezcla de

especies de las provincias Californiana, Suriana y Panámica. Esta conformación refleja la dinámica oceánica compleja y la estacionalidad de las masas de agua presentes en la zona de estudio.

Molina-Cruz & Martínez-López (1994) citaron que durante las estaciones de invierno y primavera la Corriente de California desciende hasta aproximadamente 15° N y penetra en la parte occidental del Golfo de Tehuantepec a profundidades de 30 y 60 m. En la región oriental, esta corriente se mezcla con agua de surgencia formando un frente oceánico. En el verano y otoño, la Corriente Costera de Costa Rica se despalza hasta el Golfo y prevalece en este tiempo agua tropical con temperatura mayor a 25°C y salinidad menor a 34%.

En el norte, en la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit, se han encontrado dos asociaciones en la ostracofauna. Una caracterizada por *Trachyleberidea? sp.*, *Pterygocythereis delicata*, *Cativella dispar*, *Eucytherura* sp. 1, *Eucytherura* sp. 2, *Loxococoncha tamarindoidea*, *Cytherella ovularia*, *Costa? sanfelipensis*, *Cytheropteron pacificum*, *C. caboensis* y *C. altatensis*, que presenta especies que viven a mayor profundidad. La segunda asociación caracterizada por *Cytherella ovularia*, en mayor abundancia; *Kangarina ancyla*, *Megacythere punctocostata*, *Orionina serrulata* y *Trachyleberis* sp A representan una asociación a menor profundidad. Se considera que el oxígeno disuelto en el agua pueda ser un factor limitante en la distribución de los ostrácodos (Gío-Argáez *et al.*, 1995).

## IMPORTANCIA PALEOECOLÓGICA Y ESTRATIGRÁFICA

Las paleorreconstrucciones son de gran importancia, ya que ayudan al conocimiento de las condiciones ambientales en que se encontraba algún lugar, hace años o miles de años. Los ostrácodos son útiles en estas reconstrucciones ambientales y, junto con otros organismos como los foraminíferos, son indicadores biológicos, es decir, son organismos sensibles a cambios ambientales; fácilmente estos cambios pueden detectarse por medio de las asociaciones que presentan los organismos, así como en su morfología y/o composición química. Como se ha visto, los ostrácodos presen-

tan un esqueleto calcáreo susceptible de fosilizarse, los bajos contenidos de magnesio y la presencia de calcita en la composición de las valvas permite su preservación en ambientes donde otros indicadores biológicos no pueden hacerlo. Asimismo, pueden utilizarse en análisis geoquímicos y de isótopos, ya que la formación de las valvas es rápida y preservan las características geoquímicas y de temperatura del ambiente en el que se calcificaron (Holmes & Chivas, 2002).

Tom Cronin *et al.* (1993) confirmaron la elevación de temperatura en el océano Ártico durante el Plioceno (3.5 y 2 Ma), por el estudio ecológico y zoogeográfico de ostrácodos marinos termofílicos (*Cythere*, *Hemicythere* y *Neomonoceratina*) en muestras del Atlántico Norte, Pacífico Norte y del Océano Ártico; indicando que en invierno y en verano la temperatura del Ártico era alrededor de 0°C y mayor a 3°C, respectivamente. Esto sugiere así la reconstrucción paleoceanográfica con condiciones de hielo libre permanente en ciertas regiones del océano Ártico.

Briggs (1983), Reimnitz *et al.* (1983, 1992), McDougall *et al.* (1986), Clark *et al.* (1990), Brouwers *et al.* (1991), Pak *et al.* (1992), Cronin *et al.* (1993, 1994, 1995), Penney (1993a, b) y Nurnberg *et al.* (1994) también han estudiado a los ostrácodos para dar a conocer una historia más completa del Océano Ártico. Mourguiart & Montenegro (2002) describen la aplicación de los ostrácodos para la reconstrucción y evolución de los niveles de agua en el lago Titicaca (América del Sur) durante el Holoceno.

Así, el estudio de los ostrácodos fósiles permite conocer sus tendencias evolutivas, adaptaciones a la forma de vida, sus líneas filogenéticas, así como su resistencia a través de las eras geológicas permitiendo el registro fósil continuo y más exacto entre los crustáceos (Ruppert & Barnes, 1996); ejemplo de ello es que su evolución a través del Fanerozoico es una de las mejores documentadas (Benson & Kaesler, 1963).

De acuerdo con Pokorný (1978) el uso de los ostrácodos para el análisis paleoecológico se basa en las características morfofuncionales del caparazón, en la comparación con el modo de vida y estructura poblacional de las especies actuales, la diversidad-dominancia y patrones de distribución en tiempo, así como el espacio de la estructura de las comunidades. La distribución estratigráfica de

los ostrácodos abarca desde el Ordovícico Inferior al Reciente, y son muy abundantes en varias formaciones. Muchos géneros y especies tienen distribución vertical corta, pero en cambio abarcan una amplia zona geográfica constituyendo así indicadores bioestratigráficos, que son utilizados para correlaciones a grandes distancias. Los ostrácodos planctónicos, a diferencia de los bentónicos, poseen un grado de calcificación bajo en sus valvas, por lo que su representación en el registro fósil es pobre. Es posible una reconstrucción de facies, dentro de ciertos límites, en condiciones de formación de sedimentos; sin embargo, debe considerarse a la fauna en su conjunto y la naturaleza de los sedimentos. También es necesario distinguir la biocenosis de la tanatocenosis, debido a los límites extensos y rápida variación de los tipos de sustrato en el litoral y zonas marinas poco profundas.

En México una de las formaciones terciarias marinas más estudiadas, desde el punto de vista micropaleontológico, es la denominada Cuenca Tampico-Misantla, por ser una de las fuentes principales de yacimientos de hidrocarburos. Con el estudio de la microfauna, como los ostrácodos, se ha contribuido al conocimiento de las características ambientales de depósito y edad de la formación antes mencionada.

Alcalá-Herrera (1978) realizó su estudio en la Formación Chapopote (Cuenca Tampico-Misantla), donde la litología es característica de aguas profundas y se comprueba al analizar que los ostrácodos fueron poco diversos al igual que los foraminíferos bentónicos. La presencia de ostrácodos como *Krithe*, *Ambocythere* y *Paracypris*, *Bairdia jabacoensis* y *B. cassida*, corrobora un ambiente profundo, nerítico externo, pero la presencia de *Xestoleberis aff. X. vicksburguensis* infiere que debe ser la parte interna de la región infranerítica. En cuanto a la edad, *Paracypris licica* y *P. cf. P. franqueeis*, *Krithe cubensis* y *Actinocythereis (?) aff. grygshy* son especies registradas al Eoceno Tardío y *Cytherella havelensis* y *Cytheropteron aff. motgumeryensis* desaparecen en el Eoceno Tardío.

Por su parte, Pérez-Guzmán (1978) corroboró, con ayuda de los ostrácodos y foraminíferos planctónicos, el ambiente de depósito y edad de la localidad tipo de la Formación Horcones (Cuenca sedimentaria Tampico-Misantla). Basándose en el análisis faunístico (abundancia relativa y absolu-

ta), utilizando el índice de semejanza faunística (Simpson, 1947) y características granulométricas del sedimento (Folk, 1969), estableció el ambiente de depósito y la determinación de edad de los cuerpos de roca (cronoestratigráfica). Así, los organismos identificados hasta especie tienen un alcance que va del Eoceno al Oligoceno Temprano, otras desde el Paleoceno al Mioceno, y las asociaciones microfaunísticas presentan un ambiente de depósito marino de aguas profundas.

Las especies encontradas son planctónicas de paredes frágiles y la mayoría lisas, como el género *Krithe*, *Parakrithe*, *Bythocypris*, *Coccolitha* y *Xestoleberis*. También se identificaron formas ornamentadas: *Leguminocythereis*, *Cythereis*, *Actinocythereis* y *Trachyleberis*; su asociación caracteriza una cuenca de profundidad considerable, como podría ser un ambiente marino infranerítico o bien batial.

Además Pérez-Guzmán (1978) encontró que las especies de *Krithe* y *Parakrithe* presentan un vestíbulo amplio y una lamela interna poco desarrollada, lo cual concuerda con lo que dio a conocer Peypouquet (1975) en sus investigaciones realizadas en cuencas de la costa del Atlántico de Europa. Este autor concluyó que la profundidad y el porcentaje de oxígeno disuelto en el mar son decisivos para el desarrollo de la lamela interna y del vestíbulo en los géneros *Krithe* y *Parakrithe*, así, un vestíbulo amplio, ocupando la mayor parte de la región anterior, y una lamela interna poco desarrollada, revelan un medio deficiente de oxígeno y de profundidad no mayor a 1500 m. Un vestíbulo estrecho y una lamela muy desarrollada verifican un ambiente bien oxigenado (más de 4 ml/l) y una profundidad mayor a 1500 m.

En la Formación Alazán y Coatzintla se caracteriza un ambiente epibatial con edad del Oligoceno Medio, por la presencia del género *Krithe*, así como *Krithe hiwannansis* (Oligoceno Inferior) y *Henryhowella ex gr asperrima*, respectivamente.

Carreño (1979) mencionó que en la Formación Mesón, diferentes estudios demuestran su desarrollo en facies de aguas someras, constatándose una serie de fenómenos transgresivos y regresivos, que tuvieron lugar durante el Oligoceno Medio-Mioceno Inferior. Las especies características de esta zona litoral (nerítica interna) son *Cytheretta tyusensis* y *Haplocytheridea aff. retifera*.

La edad de la Formación Escolín ha sido tópicamente de varios estudios, primeramente se la consideró

pertenciente al Oligoceno tardío con base a la similitud faunística con la formación Coatzintla del Oligoceno y su posición estratigráfica por debajo de la formación Tuxpan, al relacionar esta formación Escolín con las capas Tampa de Florida pertenecientes al Aquitaniano, se sugiere que la formación pudiera ser más joven (Barker, 1936; Limón-Gutiérrez, 1950).

La fauna de ostrácodos estudiada por Machain-Castillo (1978) es indicativa del Mioceno temprano; la asociación de las especies encontradas *Procythereis? deformis* y *Triebelina crumena* ha sido citados por Bold (1972) para el Mioceno Temprano de la región del Caribe, Centroamérica y norte de América del Sur. Las especies encontradas, así como los sedimentos de la formación, sugieren que ésta se depositó en un ambiente cálido de aguas someras. Hacia la cima la fauna se vuelve más escasa, los ostrácodos *Perissocytheridea subovata* y *P. spp.* sugieren que la parte superior de la formación fue depositada en un ambiente más cercano a la línea de costa que la parte inferior.

Gío-Argáez (1982), también con el análisis de microfauna de ostrácodos, observó que en la Formación Tuxpan, las especies *Hulingsina ashermanni*, *H. wilberti*, *Puriana rugipunctata*, *Peratocytheridea subovata*, *Pterygocythereis howei*, *P. americana*, *Procytheretta karlana*, *P. jeffersonensis*, *Cytherelloidea vernoni*, *Leguminocythereis edwardsae*, *Trachyleberis bermudezi* son características de zona nerítica media y nerítica externa, con una edad del Mioceno Inferior-Mioceno Medio, en esta época se presentó una calma tectónica relativa y los cambios de nivel medio del mar han permitido encontrar estos afloramientos.

## TÉCNICAS DE RECOLECTA Y ESTUDIO

Las técnicas de laboratorio para el estudio de los ostrácodos son muy similares a las que se aplican a los organismos carbonatados de talla semejante, tales como los foraminíferos. Para la captura de ostrácodos planctónicos se utilizan redes de plancton; la más adecuada de un metro, consta de una red formada por un cono de tela cuya base se fija un aro de metal que la mantiene abierta y en él se sujetan tres cabos que se unen al cabo restante; su extremidad posterior puntiaguda se cierra con un

bocal formado por un cilindro metálico o frasco de vidrio sujeto a una abrazadera metálica apretada por un tornillo. La abertura de malla generalmente es de 0.119 mm (de malla No. 12). El arrastre se realiza de preferencia a una velocidad de 2.5 nudos. El material se recupera y se preserva con formaldehído al 4% amortiguado con borato de sodio aforando con agua hasta llegar al tope. Finalmente se guarda con los datos de recolecta para su estudio posterior.

Para ostrácodos epífitos se utiliza el procedimiento descrito por Kamiya (1988), que consiste en cubrir hojas de la planta acuática (por ejemplo *Zostera marina* y *Thalassia testudinum*) con una bolsa de plástico y removiendo con las tijeras, los ostrácodos son fijados con formalina a 60% de alcohol y los ejemplares que se obtienen son observados bajo el microscopio donde se determinan taxonómicamente y se cuentan (Fig. 20.7).

Para muestras del sedimento próximo a los pastos, se introduce un tubo de poliuretano hasta penetrar la capa de óxido-reducción del sedimento (+/- 15 cm), el tubo de 3.5 cm de diámetro será muestreado cada centímetro para obtener un volumen equivalente a 10 cm<sup>3</sup> de sedimento, se coloca la muestra en formalina y se agrega rosa de bengala con el fin de teñir los organismos, sus apéndices y sus tejidos intersticiales; posteriormente se filtra para quitar los líquidos y se seca el papel filtro en estufas a temperaturas no mayores de 40°C, finalmente se realizan observaciones bajo el microscopio estereoscópico (Fig. 20.7).

Para ostrácodos bentónicos que viven a profundidades mayores se utilizan dragas, nucleadores de caja, de gravedad y el buceo autónomo para obtener las muestras de sedimento, dependiendo de la profundidad de estudio.

Las muestras recolectadas se guardan en frascos de vidrio, previamente rotulados; para evitar la descomposición de la materia orgánica, se puede utilizar formol al 10%; se agrega colorante (rosa de bengala) que tiñe a los organismos que se encuentran vivos y borato de sodio, que neutraliza la acidez del conservador y evita la disolución parcial o total del carbonato de calcio de los caparazones.

**Datos físicos.** Adicionalmente a la recolecta de sedimento, en cada una de las estaciones se obtienen datos de los parámetros ambientales tales

como temperatura, salinidad y profundidad, por medio de sensores, que van registrando cambios en los valores que se quieren medir. Los datos se almacenan en una computadora, para su uso posterior e interpretación.

**Trabajo de laboratorio.** El material recolectado, de sedimentos deleznable se procesa de la siguiente forma: se lavan las muestras con agua corriente a baja presión en un tamiz con abertura de malla de 0.149, con la finalidad de disgregar los materiales y eliminar limos y arcillas, quedando solamente las partículas de mayor tamaño, entre las que se encuentran testas de microfauna calcárea (foraminíferos, ostrácodos y micromoluscos). Para evitar la contaminación de muestras, después de haber usado el tamiz, se lava con azul de metileno para teñir los restos carbonatados que pudiesen haber quedado de la muestra anterior. Posteriormente se vacían las muestras lavadas en cápsulas de porcelana para secarse en un horno a 40°C. Secas las muestras, se recuperan los ostrácodos de las partículas de sedimento restantes, así como de otros organismos, para lo cual se utilizan microscopios estereoscópicos con objetivos de 20 x y 40 x.

**Trabajo de gabinete.** Phleger (1954), Krutak *et al.* (1980) y Sen Gupta (1980) consideran que el número mínimo representativo para el análisis de comunidades de microorganismos presentes en el sedimento es de 300 individuos. En las investigaciones realizadas en ostrácodos de los mares mexicanos, se ha encontrado que muestras con menos de 100 organismos no son representativas para aplicar análisis estadísticos. Obtenidas las fracciones, se separan los ostrácodos de otros microfósiles, se cuentan y se determina taxonómicamente a los ejemplares con ayuda de la bibliografía especializada.

El uso de ciertas técnicas matemáticas multivariadas ayuda a organizar, simplificar y manejar objetivamente grandes matrices de datos, además de apoyar el desarrollo de modelos ecológicos mejores. Culver & Buzas (1981) citaron la conveniencia de solo usar especies comunes, ya que éstas proporcionan resultados más precisos, coherentes y sin enmascarar (lo que se origina por la presencia de especies poco frecuentes). La información de las especies se registra, la forma de

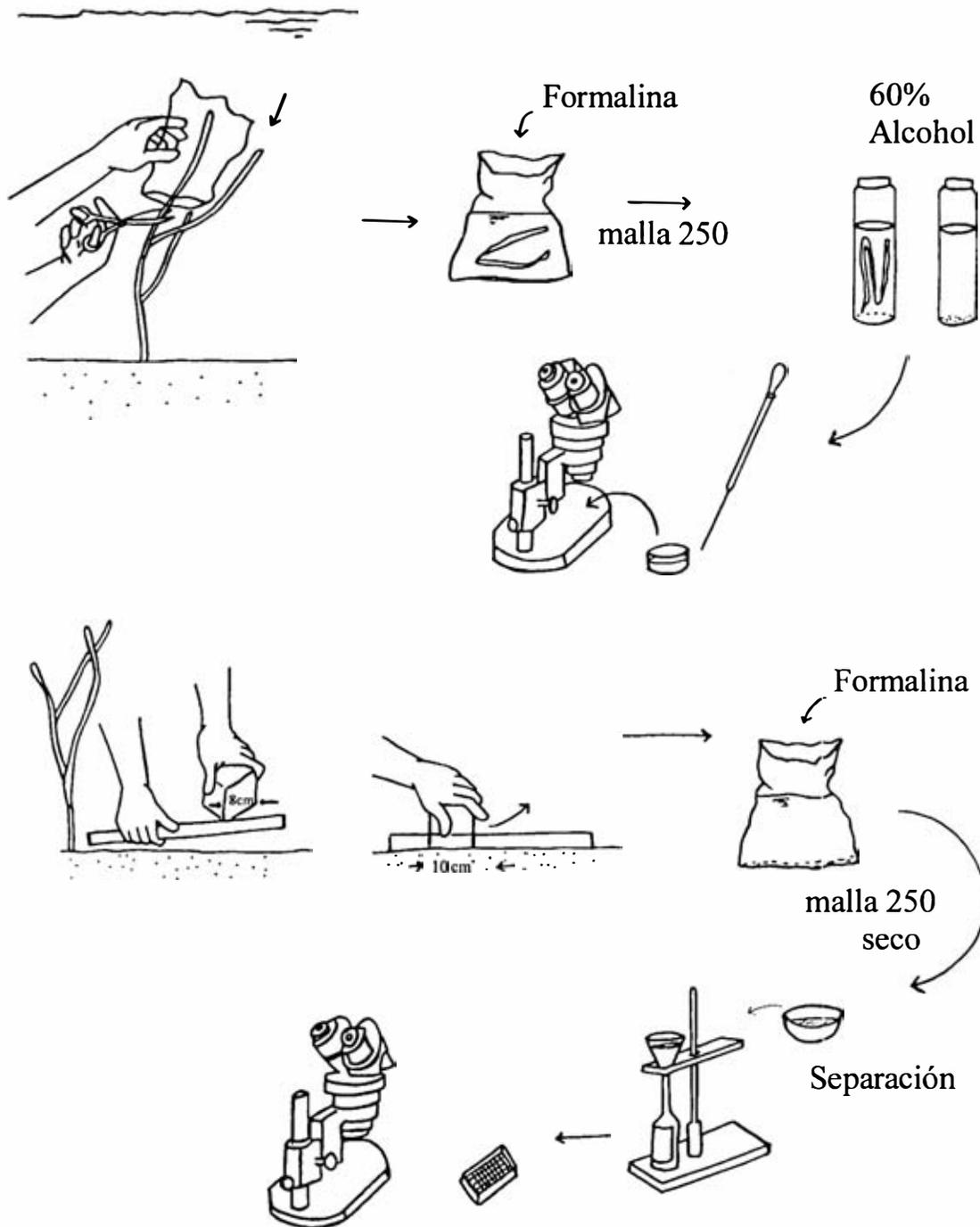


Fig. 20.7. Métodos de recolecta para ostrácodos epífitos y epi e infauna. Modificado de Kamiya (1988).

hacerlo varía, por ejemplo se puede considerar: presencia / ausencia, número de individuos por especie (abundancia absoluta) y proporción de especies (abundancia relativa).

Para ostrácodos fósiles primero se reconocen las unidades litológicas megascópicamente en

los afloramientos, se recolectan cerca de dos kilogramos de sedimento por cada modelo, con el propósito de tener suficiente material para efectuar el análisis faunístico. Pevio a la toma de muestras, se limpia la superficie del afloramiento, con el fin de evitar material intemperizado o

contaminado. Para efectuar el análisis faunístico, se pesa cada muestra (100 g de sedimento) al que se le añade detergente, que actúa como un dispersante. En cuanto al método, las muestras pueden lavarse de acuerdo con los métodos clásicos para microfósiles (Newman, 1967), con especial atención en los siguientes puntos:

1. El caparazón de muchos ostrácodos está herméticamente cerrado, de modo que el agua no puede sustituir al aire interior y consecuentemente el caparazón flota en la superficie del cedazo. También las valvas abiertas de caparazón delgado y liso, son observadas en la superficie. Se debe tomar especial cuidado en el agua para que ésta no se derrame en la orilla del cedazo, ya que esto puede causar la pérdida de la fauna.

2. El lavado debe llevarse a cabo cuidadosamente, ya que cualquier movimiento brusco, en especial en las de fracción de malla de 40.00, el cedazo puede romper las valvas. El vibrador ultrasónico es un equipo que permite quitar los excesos de sedimento dentro de la valva.

Del material fósil, el carácter hialino de las valvas frecuentemente es perdido; una técnica para recuperar los especímenes opacos o translúcidos es descrita por Sohn (1964). El método está basado en el remplazo del carbonato de calcio por fluoruro de calcio, el cual es translúcido, se obtienen buenos resultados colocando el espécimen en agua y algunas gotas con un 20% de ácido hidrofúrico, después de dos a cuatro horas, el organismo se torna translúcido, así, detalles importantes como la huella del músculo abductor son visibles.

La preparación en secciones delgadas de muestras de rocas duras ocasionalmente contienen ostrácodos silicificados, los cuales pueden sacarse de la matriz calcárea por una preparación de residuos insolubles. La recristalización oscurece detalles del caparazón, por tanto es arriesgado definir un género, aunque el método algunas veces es prácticamente bueno para obtener un cuadro general del tipo de asociación embebida en tales rocas duras.

En los métodos de estudio, ciertos rasgos del caparazón (forma exterior y ornamentación) de los ostrácodos son estudiados bajo el microscopio binocular con un aumento de 40-150x, mientras que otros detalles de las valvas son observados en una luz óptica buena (300x o más), los detalles estruc-

turales, tales como la naturaleza, el número y posición de los poros de canales marginales y laterales, así como la estructura del borde de la valva y detalles finos de la charnela, se observan con microscopía electrónica. Para investigaciones detalladas relacionadas con la porción interna de estos organismos se lleva a cabo la separación de las valvas; la manera más segura y rápida (cuando el caparazón no está relleno con matiz) es usar una aguja puntiaguda para insertarla entre las valvas en el lugar donde se cause menos daño, por ejemplo a la mitad del margen ventral. El espécimen debe colocarse en una gota de agua o glicerina previniendo que no salte, por lo que se le hace una ligera presión en la parte dorsal, separando las valvas, las cuales después pueden abrirse del lado ventral. Cuando la técnica anterior es insuficiente pueden emplearse métodos diferentes. La superficie lateral de una de las valvas se engoma cuidadosamente en un portaobjetos con una pequeña gota de bálsamo de Canadá. Un segundo portaobjetos se engoma en forma similar en la otra valva, después al enfriar los dos cubreobjetos son cuidadosamente separados, por lo cual las valvas se separan.

## POSICIÓN TAXONÓMICA Y CLASIFICACIÓN

Müller (1976) fue el primero que reconoció y describió a los ostrácodos como tales, al descubrir la especie de *Cypris* en lagos de Europa. El primer ostrácodo fósil fue descrito en 1813. Un tratado amplio de trabajos en ostrácodos fósiles fue hecho por Jones entre 1849 y 1901. Posteriormente, Sars (1866) propuso la subdivisión de los ostrácodos en cuatro subórdenes con base en el estudio de apéndices. Jones (1858) y sus colaboradores, así como Crosskey & Stewardson (1871), trabajaron con materiales del Terciario y Cretácico de Canadá y Nueva Inglaterra, y contribuyeron bastante al conocimiento del grupo. No menos importantes son los trabajos de Ulrich & Basseler (1923), quienes propusieron una nueva clasificación de los ostrácodos paleozoicos. Una contribución valiosa al conocimiento de los ostrácodos no marinos es la de Furtos (1936), quien realizó la descripción de numerosas especies y Tribel (1941), quien escribió sobre la morfología y ecología de los ostrácodos fósiles. Los primeros manuales de

ostrácodos en catálogos aparecen entre 1950 y 1960 (Morkhoven, 1982).

Solo hasta hace unos cincuenta años el estudio de estos organismos se ha intensificado, debido a su aplicación en los trabajos estratigráficos y de correlación en las ciencias de la Tierra y por su ayuda en la resolución de problemas medio-ambientales y ecológicos. En la actualidad existen más de 450 ostracodólogos en todo el mundo; y hasta 1988 se tenían 50,000 especies de ostrácodos nombradas (Maddocks, 1992).

A lo largo de su estudio se han propuesto numerosas clasificaciones para estos organismos, algunos autores consideran a los ostrácodos como subclase y otros como orden. La clasificación más aceptada es la propuesta por Scott (1961) en su obra "Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q", la cual está basada en características morfológicas de los caparazones; pero debe tomarse en cuenta que fue elaborada hace más de 40 años. Una de las cuestiones más controvertidas actualmente en la sistemática de los ostrácodos es la pertenencia a este grupo de los Phospatocopida y Bradoriida, que clásicamente se han considerado como los representantes cámbricos de los ostrácodos. Algunos autores (e.g. Hou *et al.*, 1996; Hou & Bergstrsm, 1997) los consideran ajenos a este grupo, e incluso fuera de los crustáceos. Más recientemente se ha propuesto un nuevo orden (Reticulocopida), en el que se han incluido varias familias que habían sido asignadas, con reservas, a distintos órdenes. La clasificación más moderna la dieron a conocer Whatley *et al.* (1993) y consta de seis órdenes y seis subórdenes:

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea (Pennant, 1777)

Clase Ostracoda (Latreille, 1806)

Orden Bradoriida (Rymond, 1935)

Orden Phospatocopida (Müller, 1964)

Suborden Vestrogothina (Müller, 1982)

Suborden Hesslandonina (Müller, 1982)

Orden Leperditicopida (Scott, 1961)

Orden Eridostracoda (Adamczak, 1961)

Orden Palaeocopida (Henningsmoen, 1953)

Suborden Cladocopina (Sars, 1866)

Orden Podocopida (Müller, 1894)

Suborden Platycopina (Sars, 1866)

Suborden Metacopina (Silvestre-Bradley, 1961)

Suborden Podocopina (Sars, 1866)

Los ostrácodos recientes son recolectados vivos y con sus partes blandas incluidas, de manera que su taxonomía ha sido establecida por zoólogos y está basada en la morfología de los apéndices. Esto contrasta con los criterios de clasificación de las partes de las valvas calcáreas en que la taxonomía, bajo la fuerte influencia de los paleontólogos, casi enteramente esta basada en los caracteres del caparazón. No obstante que esto da gran continuidad entre la sistemática de los organismos fósiles y los actuales, puede generar confusiones entre especies que muestran una convergencia marcada.

## ANTECEDENTES DE ESTUDIOS EN MÉXICO

En México fueron Río de la Loza & Craveri (1858) los primeros en citar la presencia de ostrácodos del género *Cypris* (*in* Téllez-Girón, 1950). Este material fue encontrado al revisar muestras tomadas durante la perforación de un pozo artesiano de la Ciudad de México. En ese mismo año, Saussure (1858, *in* Almeida-Leñero, 1973), descubrió la especie *Cypris* (*Clamidoteca*) *azteca*, que se recolectó en el estado de Veracruz. Posteriormente se han publicado otras investigaciones realizadas en México por autores extranjeros y mexicanos (Gío-Argáez, 1980).

Desde 1985 se desarrolla en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, un programa tendiente a conocer de manera sistemática a los ostrácodos de los mares mexicanos, lo que ha permitido muestrear el Golfo de México en más de 15 campañas oceanográficas a profundidades que van de 15 a más de 3500 m (Machain-Castillo & Gío-Argáez, 1993).

En el Instituto de Geofísica de la UNAM se realizan estudios de paleolimnología, ecología y taxonomía de ostrácodos. Los proyectos se enfocan en paleoclimas y paleoambientes del norte y centro de México, con sus implicaciones interhemisféricas. Estos proyectos tienen como objetivo reconstrucciones paleoambientales, mediante el estudio taxonómico y tafonómico. En algunos de estos estudios se llevan a cabo análisis geoquímicos de los caparazones de estos microcrustáceos (Palacios-Fest *et al.*, 2002).

También, junto con el Instituto de Geología, se realiza investigación paleogeográfica de la Penín-

sula y del Golfo de California durante el Terciario, donde a partir del estudio sistemático, taxonómico, bioestratigráfico y paleoecológico de un conjunto de microfósiles calcáreos, entre ellos los ostrácodos, ha sido posible establecer patrones paleobiogeográficos y su relación con la evolución de la península y del Golfo de California.

En la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (UNAM) se llevan a cabo cursos que se enfocan al estudio ecológico y paleontológico de ostrácodos en aguas continentales y sus implicaciones en reconstrucciones paleoambientales.

Los primeros estudios sobre ostrácodos en el Pacífico mexicano fueron elaborados por Benson (1959) y Benson & Kaesler (1963), en la Bahía de Todos Santos y el Estero de Tastiota, en Baja California y Sonora respectivamente. Swain *et al.* (1964) y Swain (1967) realizaron un muestreo más amplio en el Golfo de California, registrando la distribución de 91 especies. En 1967 Swain & Gilby estudiaron los ostrácodos de la Bahía Corinto, en Nicaragua, con base en los datos anteriores Swain (1969) y Swain & Gilby (1974) hicieron una descripción de los ostrácodos de Baja California a Nicaragua, sin mencionar al Golfo de Tehuantepec; Vernis-Segura & Carreño (1991) analizaron la microfauna de foraminíferos y ostrácodos de la Laguna de la Paz, Baja California Sur (Machain-Castillo *et al.*, 1995). En el Caribe se cuenta con cinco trabajos publicados (Krutak & Gío-Argáez, 1994). Solo el sur del Golfo de México se ha muestreado sistemáticamente; por tanto, el inventario faunístico de éste puede ser el más apegado a la realidad. Tan solo para la Bahía de Campeche se tienen 127 especies diferentes de ostrácodos agrupados en 67 géneros y 19 familias (Gío-Argáez & Machain-Castillo, 1998).

Los ostrácodos no marinos en México han recibido muy poca atención y, por tanto, son prácticamente desconocidos. Solo se han mencionado unos cuantos de diferentes partes de México, correspondiendo la mayoría a ostrácodos recientes y muy pocos referidos a los depósitos cuaternarios (Carreño, 1990). Forester (1985) describió de sedimentos recientes del Lago de Pátzcuaro (Michoacán) una especie nueva, *Limnocythere bradburyi*, y discutió sus características limnológicas y climatológicas en las que ésta tiene un óptimo desarrollo, con el objeto de aportar elementos indispensables para interpretar el paleoambiente.

Es necesario continuar y fomentar la investigación así como la formación de recursos humanos hacia el conocimiento de este grupo de organismos, ya que la ostracofauna de México no ha sido lo suficientemente estudiada como para tener una visión completa y detallada de su distribución y aplicación.

## LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN Y ESPECIALISTAS EN MÉXICO

**Carreño, Ana Luisa.** Instituto de Geología, UNAM; trabaja con los ostrácodos recientes de la costa ecuatorial de Brasil. Continúa con su investigación a largo plazo sobre la microfauna y microflora calcáreas terciarias (Ostracoda, Foraminifera y nanoplankton calcáreo) de Baja California. [anacar@servidor.unam](mailto:anacar@servidor.unam).

**Gío-Argáez, F. Raúl.** Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM; trabaja con ostrácodos recientes, con un trabajo tendiente a conocer las especies de la zona económica exclusiva de México, donde la primera parte de este proyecto fue en la Bahía de Campeche. [raulg@mar.icmyl.unam.mx](mailto:raulg@mar.icmyl.unam.mx).

**Machain-Castillo, Ma. Luisa.** Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, trabaja con los ostrácodos del cuaternario de los mares mexicanos, especialmente en los patrones de la diversidad y de la distribución de la plataforma continental de áreas costeras de la Bahía de Campeche. [machain@mar.icmyl.unam.mx](mailto:machain@mar.icmyl.unam.mx).

**Palacios-Fest, Manuel. R.** La contribución más reciente ha sido utilizar microcrustáceos (principalmente ostrácodos) como indicadores de contaminación e impacto antropogénico. [MRPalacios@TNEsr.com](mailto:MRPalacios@TNEsr.com).

## ÁREAS INCIPIENTES DE INVESTIGACIÓN

Como se ha visto, por las características que presenta este grupo de microcrustáceos no solo son importantes ocupando un nicho dentro de un ecosistema, sino muchas de estas características los hacen muy valiosos en ciertas áreas científicas, como son:

**Biología:** su desarrollo embriológico pasa por estados larvales con cambios notables, el conocimiento de dichos estados es importante para establecer relaciones filogenéticas entre los diferentes taxones.

**Biología experimental:** son útiles en este campo principalmente porque las especies de agua dulce son fáciles de cultivar en el laboratorio, lo que permite realizar diferentes tipos experimentales como tropismos, fototaxis, tolerancia al pH, bioluminiscencia y otros. Después de los foraminíferos, los ostrácodos son de los organismos más abundantes, por lo que se pueden aplicar métodos estadísticos.

**Ecología:** ya que son sensibles a los cambios del medio han sido considerados como buenos indicadores de ambientes (ecológicos). Algunas estructuras ornamentales son de tipo fenotípico y estudiar su formación es de gran importancia. Permiten interpretar diversos parámetros ambientales, masas de agua y patrones de circulación. Así como diversos tipos de contaminación natural (por influencia de chapopoterías, salmueras y otros) o antropogénica (desechos orgánicos o industriales).

**Genética:** los avances que se han dado a nivel molecular y genético tienen repercusión en el estudio de los ostrácodos; como se ha mencionado, su morfología y hábitos facilitan su conocimiento, así, se pueden realizar comparaciones entre la evolución morfológica y molecular; en Bélgica hay estudios con *Cytherissa* del lago Baikal y de *Cyprideis* del lago Tanganyika (Koen Martens). Otros trabajos que actualmente se realizan son: el desarrollo de las herramientas moleculares para conocer la diversidad genética en *Darwinula stevensoni*. También la reparación del DNA y genotipo en ostrácodos darwinúlidos, así como la filogenia molecular de Darwinulidae (Koen Martens, Karine van Doninck y Giampaolo Rossetti) (CYPRIS, 2000). En el Reino Unido, Alicia Moguilevsky (alm@aber.ac.uk) del Instituto de la Unidad de Investigación Micropalaeontológica, en la Universidad de País de Gales, ha publicado artículos acerca de citogénesis de ostrácodos marinos (Moguilevsky, 1985, 1990, 1995; Moguilevsky & Whatley, 1988) y diferencias genéticas (Sywula *et al.*, 1995). Asimismo hay estudios genéticos en estos microcrustáceos para diseñar, comparar y correlacionar la taxonomía en los niveles celulares y moleculares con

taxonomía tradicional alfa. Cariotipos, el análisis de isoenzimas y los estudios de PCR de DNA de ostrácodos se diseñan para determinar relaciones evolutivas, distancia genética, relaciones inter e intraespecíficas y patrones de especiación.

**Bioestratigrafía:** los ostrácodos pueden ser utilizados en estudios bioestratigráficos locales y regionales (Bold, 1967, 1974), debido a su presencia en ambientes marinos, salobres y de agua dulce (aunque con diferentes asociaciones). La correlación de los sedimentos marinos con depósitos salobres o de agua dulce puede ser posible, cuando por efecto de la tanatocenosis hay mezcla de dichas faunas.

**Geología del petróleo:** con el conocimiento de la sistemática, distribución geográfica y estratigráfica veremos la importancia y aplicación de estos crustáceos a los problemas de geología petrolera (Téllez-Girón, 1950). La utilización de los microfósiles a nivel geológico, no se restringe solo a los aspectos crono y bioestratigráficos, sino también a muchas otras aplicaciones entre las que se encuentra la determinación de paleotemperaturas de enterramiento. El índice de alteración del color en los ostrácodos puede utilizarse para muchas aplicaciones a nivel geológico; entre ellas se encuentran la determinación de la maduración de la materia orgánica, la determinación de paleotemperaturas, la definición de procesos diagenéticos, entre otras. Sin embargo, no es la única herramienta utilizada para estos fines y se recomienda que sea acompañada por otras técnicas como la reflectancia de la vitrinita (Ro) y el índice de alteración termal en esporas (SAI). (Ainsworth *et al.*, 1990).

**Antropogénico:** los ostrácodos son utilizados para reconstruir la historia de la operación de varios sistemas prehistóricos (Palacios-Fest, 1989, 1994, 1997). Estudios anteriores a estos se llevaron a cabo por Bradbury *et al.* (1987), Machain-Castillo *et al.* (1992) y Alcalá-Herrera *et al.* (1994), donde los ostrácodos dulceacuícolas se usaron como indicadores de la actividad agrícola por la cultura Maya en Belice.

Otros estudios también han demostrado lo excelentes que son los ostrácodos en relación con la actividad de la agricultura (Curtis *et al.*, 1995; Goman & Byrne, 1998); pero ninguno de estos estudios estableció una conexión directa entre el canal de operación y las poblaciones de ostrácodos. En

el estudio de Palacios-Fest & Dettman (2001), los ostrácodos son usados como indicadores de modelos de control de agua para la agricultura en el valle de Santa Cruz en el sur de Arizona. En todas estas áreas aún falta mucho por explorar la contribución que este grupo puede ofrecer.

Información general: Grupo de Investigación Internacional de Ostracoda (IRGO). Es una organización interdisciplinaria internacional de cerca de 400 científicos que estudian la forma de vida y los fósiles de la Clase Ostracoda. Su propósito es avanzar en el conocimiento de los ostrácodos y facilitar la comunicación entre investigadores (<http://www.uh.edu/~rmaddock/IRGO/irgohome.html>).

Cabe mencionar que cada dos o cuatro años, a partir de 1963 (en Nápoles, Italia), se realiza El Simposio Internacional sobre Ostrácodos (ISO). Estas reuniones permiten incorporar mucha información nueva que contribuye al conocimiento de los microcrustáceos:

1. NÁPOLES 1963. Simposio sobre "Ostrácodos como Indicadores Ecológicos y Paleoecológicos", llevado a cabo en la Estación Zoológica de Nápoles, Italia, en 1963, con la invitación del Dr. Harbans S. Puri.

2. HULL 1967. Simposio sobre "Taxonomía, Morfología y Ecología de Ostrácodos Recientes", llevado a cabo en la Universidad de Hull, Inglaterra, en 1967, organizado por Dr. John W. Neale.

3. PAU 1970. "Colloque sur la Paleoecologie des Ostracodes/Coloquio en Paleoecología de Ostrácodos" fue organizado en Pau, Francia, en 1970, por el Dr. Henri J. Oertli.

4. NEWARK, DELAWARE 1972. Simposio sobre "Biología y Paleoecología de Ostrácodos", organizado por Dr. Frederick M. Swain en la Universidad de Delaware en Newark, E.U.A., en 1972.

5. HAMBURG, 1974. Quinto Simposio Internacional sobre Ostrácodos "La Evolución Post-Paleozoica de Ostracoda" organizado por Dr. Gerhard Hartmann de la Universidad de Hamburg, Alemania, en 1974.

6. SAALFELDEN 1976. IV Simposio Internacional sobre Ostrácodos, llevado a cabo en Saalfelden, Austria, por Dr. Heinz Loeffler, en 1976.

7. BELGRADE 1979. VII Simposio Internacional sobre Ostrácodos, llevado a cabo en Belgrado, Yugoslavia, por Dr. Nadezda Krstic, patrocinado por la Academia de Ciencias y Artes de Serbia, en 1979.

8. HOUSTON 1982. VIII Simposio Internacional sobre Ostrácodos, llevado a cabo en la Universidad de Houston en el campus central Houston, Texas, E.U.A., por Dr. Rosalie F. Maddocks en 1982.

9. SHIZUOKA 1985 IX Simposio Internacional sobre Ostrácodos, llevado a cabo en Shizuoka, Japón, en 1985 por Dr. Noriyuki Ikeya.

10. ABERYSTWYTH 1988. X Simposio Internacional sobre Ostrácodos, organizado en Aberystwyth, País de Gales, Reino Unido, en 1988, por Dr. Robin Whatley.

11. WARRNAMBOOL 1991. XI Simposio Internacional sobre Ostrácodos, llevado a cabo en Warrnambool, Victoria, Australia, por Dr. Kenneth G. McKenzie en 1991.

12. PRAGUE 1994. XII Simposio Internacional sobre Ostrácodos, organizado por Dr. Jaroslav Riha en Praga, República Checa, en 1994.

13. CHATHAM 1997. XIII Simposio Internacional sobre Ostrácodos, organizado por Dr. David Horne en la Universidad de Greenwich Meway Campus Chatham, Kent, Inglaterra, en 1997.

14. SHIZUOKA 2001. XIV Simposio Internacional sobre Ostrácodos, organizado por Dr. Katsumi Abe en Shizuoka, Japón, en 2001.

15. BERLIN 2005. XV Simposio Internacional sobre Ostrácodos, organizado por Michael y Ulla Schudack, y por Steffen Mischke.

## REFERENCIAS

- AINSWORTH, N. R. 1990. Uppermost Rhaetian to lower Bajocian Ostracoda from the Porcupine, Slyne, Erris and Donegal Basin, offshore west Ireland. *Bull. Geol. Surv. Ireland*, 4-3: 169-200.
- ALCALÁ-HERRERA, J. 1978. Contribución al conocimiento de los ostrácodos de la Formación Chapopote Eoceno Tardío en su localidad tipo. Tesis de Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias. 73 p.
- , J. S. JACOB, M. L. MACHAIN-CASTILLO, & R. W. NECK. 1994. Holocene Palaeosalinity in a Maya Wetland, Belize, Inferred from the Microfaunal Assemblage. *Quaternary Research*, 41: 121-130.
- ALLDREDGE, A. L. & M. W. SILVER. 1988. Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.*, 20: 41-82.
- ALMEIDA-LEÑERO. L. 1973. La fauna de ostrácodos en los sedimentos recientes del Lago de Tequesquitengo, Morelos, Mex. Tesis Profesional, Biología. Facultad de Ciencias UNAM. 45 p.
- ANGEL, M. L. 1979. Studies on Atlantic halocyprid ostracods: Their vertical distributions and community structure in

- the central gyre region along 30°N latitude from off Africa to Bermuda. *Prog. Oceanogr.*, 8: 3-124.
- . 1996. Ostracoda, pp. 213-247. En: Gasca, R. & E. Suárez. *Introducción al Estudio de Zooplankton Marino*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/CONACYT, México.
- AYRESS, M., H. NEIL, V. PASSLOW & K. SWANSON. 1997. Benthonic ostracods and Deep Watermasses: A Qualitative Comparison of Southwest Pacific, Southern and Atlantic Oceans. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 131: 287-302.
- BARKER, R. W. 1936. Micropaleontology in Mexico with special reference to Tampico Embayment. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 20(4): 433-456.
- BENSON, R. H. 1959. Ecology of recent ostracodes of the Todos Santos Bay region, Baja California, México, Kansas Univ. Pleont. Contr., *Arthropoda*, Art. 1, 80 p. 11 pls.
- . 1961. Ecology of the ostracode assemblages. En: Moore, R. C. (ed.). *Treatise on invertebrate Paleontology*. Part Q Arthropoda 3 Crustacea. Geol. Soc. Am. Univ. Kan. Press. P. 2. 443 p.
- , J. M. BERDAN, W. A. VAN DEN BOLD, TETSURO HANAI, IVAR HESSLAND, H. V. HOWE, R. V. KES-LING, S. A. LEVINSON, R. A. REYMENT, R. C. MOORE, H. W. SCOTT, R. H. SHAVER, I. G. SHON, L. E. STOVER, F. M. SWAIN & P. C. SYLVESTER-BRADLEY. 1961. En: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on invertebrate Paleontology*. Part Q Arthropoda 3 Crustacea. Geol. Soc. Am. Univ. Kan. Press. P. 2. 443 p.
- & R. L. KAESLER. 1963. Recent marine and lagoonal ostracodes from the Estero de Tastiota region, Sonora, Mexico (Northeastern Gulf of California) Kansas Univ. Pleont. Contr., *Arthropoda*, Art. 1, 180 p. 11 pls.
- & P. C. SYLVESTER-BRADLEY. 1971. Deep-Sea Ostracodes and the Transformation of Ocean to Sea in the Tethys. In: Paléocéologie d'Ostracodes, edited by H. J. Oertli, *Bull. Centre Rech. Pau-SNPA*, 5 suppl., pp. 63-91.
- BOLD, W. A. VAN DEN. 1963. Ostracods and the Tertiary stratigraphy of Guatemala. *Bull. Amer. Assoc. Pet. Geol.*, 47(4): 696-698.
- . 1967. Distribution of species of the tribe Cyrideidini (Ostracoda, Cytherideinae) in the Neogene of Caribbean. *Micropaleontology*, 22: 1-42.
- . 1972. Contribution of Ostracoda to the Correlation of Neogene Formations of the Caribbean Region, pp. 485-490. En: Memorias VI Conferencia Geológica del Caribe-Margarita. Venezuela.
- . 1974. Ostracode associations in the Caribbean Neogene. *Verhandl. Naturf. Ges. Basel*, 84(1): 214-221.
- . 1976. Distribution of species of the tribe Cypriideidini (Ostracoda, Cytherideidae) in the Neogene of the Caribbean. *Micropaleontology*, 22(1): 1-43.
- . 1977. Distribution of Tertiary and Quaternary ostracoda in Central America and Mexico. En: Ferrusquia-Villafranca (ed.), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica*. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 101: 114-137.
- . 1988. Ostracoda of Alacran Reef, Campeche Shelf, México. *Tul. Stud. Geol. Paleont.*, 21(4): 143-155.
- BONADUCE, G., G. CIAMPO & M. MASOLI. 1975. Distribution of Ostracoda in the Adriatic Sea, *Publicazioni Della Stazione Zoologica di Napoli*, 40: 1-154.
- BOOMER, I. & A. R. LORD (ed.). 1999. Marine Ostracoda and global change. *Marine*
- & R. C. WHATLEY. 1996. Ostracod Endemism on Mid-Pacific Guyots from ODP legs 143 and 144. In: Microfossils and Oceanic Environments, edited by A. Mokuilevsky, and R. Whatley, 403-412. University of Wales, Aberystwyth-Press, Aberystwyth.
- BRADBURY, J. P., R. M. FORSTER, W. A. BRYANT & A. P. COVICH. 1987. Paleolimnology of Laguna de Cocos, Albion Island, Rio Hondo, Belize, Chapter 6, pp. 119-154. En: DeLand Pohl, M. (Ed.). *Ancient Maya wetland agriculture: excavations on Albion Island, Northern Belize*. Westview Press, Boulder.
- BRIGGS, W. M., Jr. 1983. Ice rafting of ostracodes and other microfauna, Beaufort Sea, Alaska. Abstracts with Programs, 96th Annual Meeting, The Geological Society of America: 532.
- & P. MUDIE. En prep. Ostracodes from the Axel Heiberg CESAR cores.
- BROUWERS, E. M. 1990. Systematic Paleontology of Quaternary Ostracode Assemblages from the Gulf of Alaska, Part 1: Families Cytherellidae, Bairdiidae, Cytheridae, Leptocytheridae, Limnocytheridae, Eucytheridae, Krithidae, Cushmaniidae. U.S. Geological Survey Professional Paper 1510.
- . 1994. Systematic Paleontology of Quaternary Ostracode Assemblages from the Gul of Alaska, Part 3: Family Cytheruridae. U.S. Geological Survey Professional Paper 1544.
- , N. O. JORGENSEN & T. M. CRONIN. 1991. Climatic significance of the ostracode fauna from the Pliocene Kap Kobenhavn Formation, north Greenland. *Micropaleontology*, 37(3): 245-267.
- CARBONEL, P. 1988. Ostracods and transitions between fresh and saline waters, pp. 157-173. En: P. de Deckker *et al.* (eds.). *Ostracoda in the earth sciences*. Elsevier Sciences Publishers. N. Y.
- CARREÑO, A. L. 1979. Les ostracodes de la Sous-Province Tampico-Misantla, Mexique. These pour obtenir le titre de Docteur. Université de Paris Sud. Centre d'Orsay. 212 p.
- . 1980. Los ostrácodos de edad oligo-miocénica de la subprovincia Tampico-Misantla, área centrooriental de México. Parte I. Oligoceno: Formación Mesón. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 4(1): 37-45.
- . 1981 (1983). Ostrácodos y foraminíferos planctónicos de la localidad Loma del Tirabuzón, Santa Rosalía, Baja California Sur e implicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 5(1): 55-64.
- . 1984. Ostrácodos Recientes del Estero Prago, Laguna de Términos, Campeche, México, pp. 603-611. En: Perilliat, M. C. ed. *Memoria III Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 14-18 octubre, Oaxtepec, Morelos, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología.
- . 1985. Biostratigraphy of late Miocene to pliocene on the Pacific Island María Madre, Mexico. *Micropaleontology*, 31(2): 135-166.
- . 1986. Los ostrácodos de la edad oligo-miocénica de la subprovincia Tampico-Misantla, áreas centrooriental

- de México. Parte II. Mioceno: Formación Mesón y Tuxpan. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 6(2): 178-192.
- . 1990. Ostrácodos lacustres del Paleolago de Texcoco., *Rev. Soc. Mex. Paleont.*, 3(1): 117-135.
- . 1992. Neogene microfossils from the Santiago Diatomite, Baja California Sur, Mexico. En: Alcayde-Orraca, M. & Gómez-Caballero, A., eds., *Calcareous Neogene microfossils of Baja California Sur, Mexico. Paleontología Mexicana*, 59(1): 1-37, 178-192.
- & T. M. CRONIN. 1993. Middle Eocene Ostracoda from Baja California Sur, México. *J. Micropalaeontol.*, 12(2): 141-153.
- , R. E. CASEY, F. R. GÍO-ARGÁEZ, E. MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, A. M. PÉREZ-GUZMÁN & M. REYES-SALAS. 1979. Estudios micropaleontológicos en la Isla María Madre, Nayarit. Univ. Nal. Autón. México, *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 3(2): 193-194.
- , J. LEDESMA-VÁZQUEZ & R. GUERRERO-ARENAS. 2000. Biostratigraphy and depositional history of the Tepetate Formation, at Arroyo Colorado (early-middle Eocene), Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas*, 26(1): 1-24.
- & L. R. SEGURA-VERNÍS. 1992. Ostrácodos de la formación Trinidad, Baja California Sur, México, pp. 101-110. En: Álvarez-Arellano, A. & Carrillo-Vázquez, A. (eds.). *I International Meeting on Geology of the Baja California Peninsula*, 4-9 de abril 1991, La Paz, Baja California Sur, México.
- CLARK, D. L., L. A. CHERN, J. A. HOGLER, C. M. MENNICKE & E. D. ATKINS. 1990. Late Neogene climate evolution of the central Arctic Ocean. *Marine Geology*, 93: 69-94.
- COHEN, A. C. & J. G. MORIN. 1986. Three new luminescent ostracodes of the genus *Vargula* (Myodocopida, Cypridinidae) from the San Blas region of Panama. *Contrib. Sci. Nat. Hist. Mus. Angeles Co.* 373: 1-23.
- & ———. 1989. Six new luminescent ostracodes of the genus *Vargula* (Myodocopida, Cypridinidae) from the San Blas region of Panama. *J. Crust. Biol.*, 9: 297-340.
- COIMBRA, J. C., I. D. PINTO, N. L. WÜRDIG & D. A. DO-CARMO. 1999. Zoogeography of Holocene Pdocopina (Ostracoda) from the Brazilian Equatorial Shelf. *Marine Micropaleontology*, 37: 365-379.
- CONABIO. 2000. Estrategia Nacional sobre Biodiversidad de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CORREGE, T. 1993. The Relationship between water masses and benthic ostracod assemblages in the Western Coral Sea, Southwest Pacific. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 105: 245-266.
- CRONIN, T. M. 1988. Ostracods and sea, level changes: case studies from the Quaternary of North and South Carolina, U. S. Atlantic Coast. In: Ostracoda in the Earth Sciences. De Deskker, P., J. P. Colin and J. P. Peypouquet (Eds.) pp. 77-88. Elsevier, Amsterdam.
- . 1991. Pliocene shallow water paleoceanography of the North Atlantic Ocean based on marine ostracodes. *Quaternary Science Reviews*, 10(2/3): 175-188.
- , R. WHATLEY, A. WOOD, A. TSOKAGOSHI, N. IKEYA, E. M. BROUWERS & W. M. BRIGGS, JR. 1993. Evidence for elevated mid-Pliocene temperatures in the Arctic Ocean based on marine Ostracoda. *Paleoceanography*, 8(2): 161-173.
- , T. R. HOLTZ JR. & R. C. WHATLEY. 1994. Quaternary paleoceanography of the deep Arctic Ocean based on quantitative analysis of Ostracoda. *Marine Geology*, 119: 305-332.
- , ———, R. STEIN, R. SPIELHAGEN, D. FÜTERER & J. WOLLENBURG. 1995. Late Quaternary paleoceanography of the Eurasian Basin, Arctic Ocean. *Paleoceanography*, 10(2): 259-281.
- CROSSKEY, H. W. & G. B. STEWARDSON, 1871. Notes on fossil Ostracoda from the Post-Tertiary deposits of Canada and New England Geological Magazine 8, p. 60-65. *Can. Nat.* pp. 385-388.
- CROUNCH, R. W. 1949. Pliocene Ostracoda from Southern California. *J. Paleontol.*, 23: 594-599.
- CULVER, S. J. & M. A. BUZAS. 1981. Recent benthic foraminiferal provinces on the Atlantic continental margin of North America, 217.
- CURTIS, J. H., M. BRENNER, D. A. HODELL & R. A. BLASER. 1995. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya lowlands of Peten, Guatemala. *J. Paleolimnol.*, 19: 139-159.
- DINGLE, R. V. & A. R. LORD. 1990. Benthic ostracods and deep water-masses in the Atlantic Ocean. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 80: 213-235.
- , ——— & I. D. BOOMER. 1990. Deep-Water Ostracoda from the Continental Margin off Southwestern Africa (SE Atlantic Ocean). *Ann. South African Mus.*, 99: 245-366.
- , J. M. BREMNER, J. GIRAUDEAU & D. BUHMANN. 1996. Modern and Paleo-Oceanographic Environments under Benguela Upwelling Cells off Southern Namibia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 123: 85-105.
- EDMONSON, W. T. (Ed.) 1959. *Fresh water biology*. Second Edition. Wiley, E.U.A.
- FINGER, R. L. 1983. Ostracoda from the lower Rincon Formation (Oligocene-Mioceno) of Southern California. *Micropaleontology*, 29(1): 78-109.
- FLORES-DÍAZ, A. 1965. Estudios preliminares de ostrácodos y sus relaciones edáficas en los ex Lagos de Zumpango, Xaltocan, Texcoco, México, Xochimilco y Chalco. Tesis Profesional Facultad de Ciencias UNAM, 405 p.
- FOLK, R. L. 1969. *Petrología de las rocas sedimentarias*. Inst. Geol., UNAM, 405 p.
- FORBES, E. 1850. En: Moore, R. C. et al. (eds.) 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q*. Geol. Soc. Am. Univ. Kan. Press. P. 2.
- FORESTER, R. M., 1985. *Limnocythere bradburyi* n. sp.; a Modern Ostracode from Central México and Possible Quaternary Paleoclimatic indicador. *J. Paleontol.*, 59(1): 8-20.
- & E. M. BROUWERS. 1985. Hydrochemical parameters governing the occurrence of estuarine marginal ostracods: and example from Soutcentral Alaska. *J. Paleontol.*, 59: 344-399.
- FURTOS, N. C., 1936. On the Ostracoda from the Cenotes of Yucatán and Vicinity, pp. 457-489. En: Pearse, A. S.; Crea-

- ser, E. P; Hall, F. G., et al. (eds.). *The Cenotes of Yucatan a Zoological and Hydrographic Survey*. Carnegie Inst. Washington Publ.
- GÍO-ARGÁEZ, F. R. 1980. Investigaciones sobre Ostrácodos en México. *Min. Not.*, 4(51): 58-66. Crustáceos (Ostrácodos), Cenozoico.
- . 1982. Formación Tuxpan (Tuxpan Formation), pp. 44-48, 104-107. En: Gío-Argáez, F. R. & P. K. Krutak. Libro guía de la excursión Post-Simposio. Ostrácodos de México, Planicie Costera del Golfo de México. Octavo Simposium Internacional de ostrácodos «Aplicación de ostrácodos en problemas económicos y científicos». Instituto de Geología, UNAM.
- . 2000. Distribución y Sistemática de los Ostrácodos de la Bahía de Campeche, México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Div. de Estudios de Posgrado 107p.
- , J. ALCALÁ-HERRERA & D. RODRÍGUEZ-VÉLEZ. 1995. Ostrácodos de la Plataforma Continental de Sinaloa y Nayarit, México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 46: 55-72.
- & A. GAYTÁN CABALLERO. 2002. Los Ostrácodos de la Zona Económica Exclusiva de México. Parte I: LA BAHÍA DE CAMPECHE. *Artículos en línea JAINA* pp. 1-11.
- & P. K. KRUTAK. 1982. Libro guía de la excursión Post-Simposio. Ostrácodos de México, Planicie Costera del Golfo de México. Octavo Simposium Internacional de ostrácodos "Aplicación de ostrácodos en problemas económicos y científicos". *Instituto de Geología UNAM*.
- & M. L. MACHAIN-CASTILLO. 1996. Contribución al conocimiento de los ostrácodos (Crustacea) del Sur del Golfo de México in: Tomo extraordinario. 125 Aniversario de la RSEHN, Madrid.
- & ———. 1998. La diversidad marina: el caso de los ostrácodos. *Ciencia Ergo Sum*, 5(1): 73-76.
- , J. A. ALCALÁ-HERRERA & D. RODRÍGUEZ. 1995. Ostrácodos de la plataforma de Sinaloa y Nayarit, México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 46: 225-242.
- GLOWKA, L., F. BURHENNE-GUILMIN & H. SYNGE. 1994. A Guide to the Convention on Biological Diversity (IUCN Environmental Policy and Law Paper 30), IUCN, Gland.
- & ———. 1996. Guía del Convenio sobre la Diversidad Biológica. *Gland y Cambridge XII* + 179 pp. WWW: <http://www.iucn.org>
- GOMAN, M. & R. BYRNE. 1998. A 5000-year record of agriculture and tropical forest clearance in the Tuxtlas, Veracruz, México. *The Holocene*, 8(1): 83-89.
- HARTMANN, G. 1966, 1967, 1968, 1975, 1989. Ostracoda. En: H. G. Bronns Klassen and Ordnungen des Tierreichs, Fuenfter Band: Arthropoda, I. Abteilung: Crustacea, 2. Buch, IV. Teil, 1-5. Lieferung, 1-1067 p.
- HAZEL, J. E. 1970. Atlantic Continental shelf and slope of the United States -Ostracode Zoogeography in the southern Nova Scotian and Northern Virginian faunal provinces. *U. S. Geol. Surv., Prof. Pap.* 529-E
- HENNINGSMOEU, G. 1954. Classification of Paleozoic estraighthinged ostracods: *Norsk, Geol. Tidsskr.*, 31: 185-288, pl. 1-2.
- HERRING, P. J. (ed.). 1978. *Bioluminescence in action*. Academic Press. London. 570 p.
- HOLMES, J. A. & A. R. CHIVAS (eds.). 2002. The Ostracoda: Applications in Quaternary Research. *Geological Monograph Series*, 131.
- HORNE, D. J., A. COHEN & K. MARTENS. 2002. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda. En: Holmes, J. A. & A. R. Chivas (eds.). *The Ostracoda: Applications in Quaternary research*. Geological Monograph Series Volume 131.
- HOU XIANGUNG & BERGSTRŠM, J. 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China. *Fossils and Strata*, 45: 1-116
- , D. J., SIVETER, M. WILLIAMS, D. WALOSSEK & J. BERGSTRŠM. 1996. Appendages of the arthropod *Kunmingella* from the early Cambrian of China: its bearing on the systematics position of Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)*, 351: 1131-1145.
- HOWE, H. V., R. V. KESLING & H. W. SCOTT. 1961. Morphology of living ostracoda. En: Moore, R. C. (ed.). *Treatise on invertebrate Paleontology*. Part Q Arthropoda 3 Crustacea. Geol. Soc. Am. Univ. Kan. Press. P. 2. 443 p.
- ISHIZAKI, K. & F. J. GUNTHER. 1974. Ostracoda of the family Cytheridae from the Gulf of Panama. *Tohoku Univ. Sci. Rep. 2nd. Ser. (Geol.)*, 45(1): 1-50.
- & ———. 1976. Ostracoda of the family Loxoconchidae from the Gulf of Panama. *Tohoku Univ. Sci. Rep. 2nd. Ser. (Geol.)*, 46(1): 11-26.
- JONES, R. L., R. WHATLEY, T. M. CROIN & H. J. DOWSETT. 1999. Reconstructing late Quaternary deep-water masses in the eastern Arctic Ocean using benthonic Ostracoda. *Mar. Micropaleontol.*, 37: 251-272.
- JONES, T. R. 1858. A monograph of the Tertiary Entomostraca of England: Same, (1856) 1858, p. 1-68, pl. 1-6.
- JOY, J. A. & D. L. CLARKE. 1977. The distribution, ecology and systematics of the Benthic Ostracoda of the Central Arctic Ocean. *Micropaleontology*, 23: 129-154.
- KAMIYA, T. 1988. Morphological and Ethological Adaptations of Ostracoda to Microhabitats in Zostera Beds, pp. 303-318. En: *Proceedings of the Ninth International Symposium on Ostracoda* (Editors: T. Hanai, N. Ikeya and K. Ishizaki), Kodansha Ltd., Tokio.
- KEMPF, E. K., 1986, 1987, 1988 (and later supplements). Index and Bibliography of Marine Ostracoda, vols. 1-4. *Geologisches Institut der Universitat Koeln, Sonderveroeffentlichungen*, nos. 50-53: 762, 712, 771 y 454 p.
- KENDEIGH, S. C. 1961. *Animal Ecology*. Prince-Hall. Englewood Cliffs, N. J. 468 p.
- KESLING, R. V. 1951. The morphology of the ostracod molt stages, III. *Biol. Mon.*, 21, 1-126.
- KONTOVITZ, M. 1976. Ostracoda from the Louisiana Continental Shelf. *Tulane Studies Geol. Paleont.*, 12(2): 49-100.
- KRUTAK, P. R. 1971. The Recent Ostracoda of laguna Mandinga, Veracruz, México. *Micropaleontology*, 17(1): 1-30.
- . 1974. Standing crops of modern ostracods in lagoonal and reefal environments, Veracruz, Mexico. West Indies Lab. Spec. Fairleigh Dickinson University, St. Croix, U.S. Publ. no. 6, Virgin Islands. 11-14 p.

- . 1982. Modern ostracodes of the Veracruz-Anton Lizardo Reefs, México. *Micropaleontology*, 28(3): 258-288.
- & F. R. GÍO-ARGÁEZ. 1980. Modern ostracod species diversity, dominance, and biofacies patterns Veracruz-Anton Lizardo Reefs, México. *An. Centro Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 7(2): 181-198.
- & ———. 1994. Ecology, taxonomy and distribution of dominant ostracode taxa in modern carbonate sediments, northeastern Yucatan shelf, México.
- & S. E. RICKLES. 1979. Equilibrium in modern coral reefs, Western Gulf of Mexico—Role of ecology and ostracod microfauna. *Gulf Coast. Assoc. Geol. Soc. Trans.*, 29: 269-274.
- , ——— & R. GÍO-ARGÁEZ. 1980. Modern ostracode species diversity, dominance and biofacies patterns, Veracruz-Anton Lizardo Reefs, Mexico. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Autón. Méx.*, 181-198.
- LAND, M. F. 1978. Animal eyes with mirror optics. *Sci. Am.*, 293: 126-134.
- LAURENCICH, L. A. 1969 Some Ostracoda from the Alcazán Formation, Mexico. In: *Micropaleontology. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 15(4): 493-503
- LEROY, L. W. 1943. Pleistocene and Pliocene Ostracoda of the Coastal region of Southern California. *J. Paleontol.*, 17: 354-373.
- LIMÓN-GUTIÉRREZ, L. 1950. Las Capas Sorites del Oligoceno Superior de México y sus Foraminíferos. *Bol. Asoc. Mex. Geol. Petrol.*, 2(10): 617-630.
- LÓPEZ-CHOTERENA, E. 2002. com. pers. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.
- MACHAIN-CASTILLO, M. L. 1978. Los ostrácodos de la Formación Escolín (Mioceno Basal), en la Cuenca Sedimentaria Tampico Misantla, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, 81 p.
- . 1985. Pliocene Ostracoda of Southeastern Mexico Part I Encanto and Concepcion Biofacies. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*
- . 1989. Ostracode assemblages in the southern Gulf of Mexico: An overview. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 16(1): 116-134.
- & F. R. GÍO-ARGÁEZ. 1989 (1991). Comparación faunística de los ostrácodos presentes en la Laguna de Términos y las costas adyacentes de la Bahía de Campeche. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 40: 35-48.
- & ———. 1990 (1992). Ostrácodos de la plataforma occidental de Yucatán. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 41: 15-22
- & ———. 1993. La diversidad de ostrácodos de los mares mexicanos. En: *Diversidad Biológica en México. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. (Vol. Esp.)*, 44: 251-266.
- , ——— & ALCALÁ-HERRERA. 1995 Los ostrácodos del Golfo de Tehuantepec, México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 46: 73-82.
- , A. M. PÉREZ-GUZMÁN & R. F. MADDOKS. 1990. Ostracoda of the terrigenous continental plataforma of the southern Gulf of Mexico, pp. 341-353. En: Whatley, R. & C. Maybury. Eds. *Ostracoda and Global Events. British Micropal. Soc. Pub. Series*. Chapman y Hall, Londres.
- , R. F. GÍO-ARGÁEZ, J. A. ALCALÁ-HERRERA & J. S. JACOB. 1992. Ostrácodos del Holoceno del Norte de Belice y su interpretación paleoambiental. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 43: 87-94.
- MADDOKS, R. F. 1974. Ostracodes, pp. 201-215. En: Bright, T. J. and Pequegnat, L. H. (eds.). *Biota of the west Lower Garden Bank*. Flower Garden Ocean Res. Center., Gulf Publishing Co., Book division. Huston, Texas.
- . 1992. *Ostracoda. Microscopic Anatomy of Invertebrates*. vol. 9, Crustacea, pp. 415-441. Wiley-Liss, Inc., Nueva York.
- MARTÍN-BARAJAS, A., S. VÁZQUEZ-HERNÁNDEZ, A. L. CARREÑO, J. HELENS, F. SUÁREZ-VIDAL & J. ÁLVAREZ-ROSALES. 2001. Late Neogene Stratigraphy and tectonic control of facies evolution in the Laguna Salada Basin, Northern Baja California, México, in: Halfar, J., and Nava-Martínez, E. Eds., *Sedimentation and tectonics along a rift basin margin: The Gulf of California. Sediment. Geol.*, 144: 5-35.
- MCDUGALL, K., E. M. BROUWERS & P. SMITH. 1986. Micropaleontology and sedimentology of the PB borehole series, Prudhoe Bay, Alaska. *US Geol. Sur. Bull.* 1598.
- McKENZIE, K. G. 1967. Recent Ostracoda from Scammon Lagon, Baja California. *J. Paleontol.*, 41(2): 281-305.
- . 1969. Discussion, pp. 484-487. En: J. W. Neale (ed.), *The Taxonomy, Morphology and Ecology of Recent Ostracoda*. Oliver and Boyd, Edinburgo.
- . 1973. Cenozoic Ostracoda, pp. 477-487. En: Hallam, A. (ed.), *Atlas of Paleobiogeography*. Elsevier, Amsterdam. *Micropaleontology*. 37: 227-379.
- , ANGEL, M. V., G. BECKER, I. HINZ-SCHALLREUTER, M. KONTOVITZ, A. R. PARKER, E. L. SCHALLREUTER & K. M. SWANSON. 1999. Ostracods, pp. 459-507. En: Savazzi, E. (ed.). *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*. John Wiley & Sons.
- McKENZIE, K. G. & F. M. SWAIN. 1967. Recent Ostracoda from Scammon Lagoon, Baja California. *J. Paleontol.*, 41(2): 281-305.
- MERRETT, N. R. & H. S. J. ROE. 1974. Patterns and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar. Biol.*, 28: 115-126.
- MOGUILLEVSKY, A. 1985. Estudios citogenéticos en ostrácodos marinos (Crustacea): El cariotipo de *Gigantocypris mulleri* Skogsberg, 1920 (Ostracoda, Myodocopina). *J. Micropaleontol.*, 4(2): 159-164.
- . 1990. Estudios citogenéticos en ostrácodos marinos: el cariotipo de algunas especies de *Vargula* Skogsberg, 1920. de la 10th ISO, Aberystwyth, 1988, pp. 187-208. En: *Ostracoda y Acontecimientos globales*. Whatley, R. & Maybury, C. (eds.).
- . 1995. Estudios citogenéticos en ostrácodos myodocopidos marinos: el cariotipo de algunas especies de halocypridos. *J. Micropaleontol.*, 14: 81-95.
- & A. J. GOODAY. 1977. Some observations on the vertical distribution and stomach contents of *Gigantocypris mulleri* Sogsberg 1920 (Ostracoda, Myodocopida), pp. 263-270. En: Löffler, H. & D. Danielopol (eds). *Proceedings of the Sixth International Ostracod Symposium*, Junk, La Haya.
- & R. WHATLEY. 1988. Cytogenetic studies on marine myodocopid Ostracoda: The karyotypes of *Gigan-*

- tocypis dracontovalis* Cannon, 1940 and *Macrocypridina castanea* (Brady, 1897), pp. 293-300. En: Hanai, T., N. Ikeya, & K. Ishizaki (eds.). *Evolutionary Biology of Ostracoda: Its fundamentals and applications. Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 11 Proceedings of the 9th ISO, Shizuoka, Japan, 1985. Elsevier.
- MOLINA-CRUZ, A. & M. MARTÍNEZ-LÓPEZ. 1994. Oceanography of the Gulf of Tehuantepec, Mexico, indicated by *Radiolaria*. *Revs. Paleogeog., Paleoclimatol.*, 110: 1-17.
- MORALES, G. A. 1966. Ecology, distribution and taxonomy of Recent Ostracoda of the Laguna de Terminos, Campeche, México. *Ins. Geol. UNAM*, 81: 1-103.
- MOORE, R. C. (ed.). 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q. Geol. Soc. Am. Univ. Kan. Press. P. 2.*
- MORIN, J. G. 1986. «Firefleas» of the sea: luminescent signaling in marine ostracode crustacean. *The Florida Ent.*, 69(1): 105-121.
- & A. C. COHEN. 1988. Two ostracodes of the genus *Vargula* (Myodocopida: Cypridinidae) from the San Blas region of Panama. *J. Crust. Res.*, 8: 620-638.
- & ———. 1989. Bioluminescent displays, courtship, and reproduction in ostracodes.
- MORKHOVEN, F. P. C. M. VAN. 1982. *Post-Palaeozoic Ostracoda*, vol.1. Elsevier, Amsterdam. 204 p.
- MOURGUIRAT & MONTENEGRO. 2002. Climate changes in the Lake Titicaca area: evidence from ostracod ecology. En: Holmes, J. A. & A. R. Chivas (eds.). *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research. Geological Monograph Series, Volume 131.*
- MÜLLER, G. W. 1906. Ostracoda. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutsche Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899.* 8: 29-154.
- . 1912. Ostracoden. *Das Tierreich*, 31: 1-434
- MÜLLER, O. F. 1976. *Zoologiae Danicae proddromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et Synonyma imprimis popularium: Haoniae, v. 8, p. 1-xxxII, 1-282 p.*
- . 1894. Die Ostracoden des Goulfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 21, Monogr. 8. Friedländer, Berlín, 404 p.
- NEALE, J. W. 1988. Ostracods and paleosalinity reconstruction. En: De Deckker P., Colin J. P. & Peypouquet J. P. *Ostracoda in the Earth Sciences* Elsevier, Amsterdam, Oxford, Nueva York, Tokio.
- NEWMAN, M. 1967. *Manual de Micropaleontologie des foraminiferes.* Gautjier-Villars, Paris, 297 p.
- NURNBERG, D., I. WOLLENBURG, D. DETHLEFF, H. EICKEN, H. KASSENS, T. LETZIG, E. REIMNITZ & J. THIEDE. 1994. Sediments in Arctic sea ice: implications for entrainment, transport and release. *Marine Geology*, 119: 185-214.
- PAK, D. K., D. L. CLARK & S. M. BLASCO. 1992. Late Pleistocene stratigraphy and micropaleontology of a part of the Eurasian Basin (=Fram Basin), central Arctic Ocean. *Mar. Micropaleontol.*, 20: 1-22.
- PALACIOS-FEST, M. R. Terra Nostra Earth Sciences Research (Tnesr). Copyright2001 © <http://www.tnesr.org>
- . 1989. Late holocene ostracodes as hydrochemical indicators in the Phoenix Basin, pp. 263-278. En: Ackerly, N. W., Henderson, T. K. (eds.). *Prehistoric agricultural activities on the Lehi-Mesa Terrace: perspectives on Hohokam irrigation cycles.* Northland Reserch, Inc, Flagstaff.
- . 1994. Nonmarine ostracode shell chemistry from ancient Hohokam irrigation canals in Central Arizona: a paleohydrochemical tool for the interpretation of Prehistoric human occupation in the North American Southwest. *Geoarchaeology, An Intern. J.*, 9(1): 1-29.
- . 1997. Paleoenvironmental reconstruction of human activity in Central Arizona using shell chemistry of Hohokam canal ostracodes. *Geoarchaeology. An International Journal*, 12(3): 211-226
- & D. L. DETTMAN. 2001. Temperature controls monthly variation in ostracode valve Mg/Ca *Cypridopsis vidua* from a small dam in Sonora, Mexico. *Geochimica Cosmochimica Acta*, 65(15): 2499-2507.
- , F. R. GÍO-ARGÁEZ & P. R. KRUTAK. 1983. Los ostrácodos (Crustacea) Recientes del Caribe mexicano y su significación faunística. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 10(1): 195-208.
- , A. L. CARREÑO, J. R. ORTEGA-RAMÍREZ & G. A. ALVARADO-VALDEZ. 2002. Paleoenvironmental reconstruction of Laguna Babícora, Chihuahua, Mexico based on ostracode paleoecology and trace element shell chemistry. *J. Paleolimnol.*, 27(2): 185-206
- PENNEY, D. N. 1993a. Late Pliocene to early Pleistocene ostracode stratigraphy and paleoclimate of the Lodin Elv and Kap Kobenhavn formations, East Greenland. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 101: 49-66.
- . 1993b. Northern North Sea benthic Ostracoda: modern distribution, palaeoclimatic and palaeoenvironmental significance. *The Holocene*, 3: 241-254.
- PÉREZ-CRUZ, L. L. & M. L. MACHAIN-CASTILLO. 1990. Benthic foraminifera of the oxygen minimum zone, continental shelf of the Goulf of Tehuantepec, México. *J. Foram. Res.*, 20: 312-325.
- PÉREZ-GUZMÁN, A. M. 1978. Contribución al conocimiento de la fauna de ostrácodos en la localidad tipo de la Formación Horcones (Eoceno Oligoceno) en el Estado de Veracruz. Tesis de Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias. 74 p.
- PEYPOUQUET, P. J. 1975. Les variations des caracteres morphologiques internes chez les ostracodes des genres *Krithe* et *Parakrithe*: Relation possible avec la teneur en O<sub>2</sub> dissous dans l'eau. *Bull. Ins. Geol. Bassin Aquitainc*, 17: 81-88.
- . 1977. Les ostracodes et la connaissance des paleomilieux profonds. Application au Cenozoique d'Atlantique Nordoriental. Univ. Bordeaux I, *These d'Etat*: 1-443.
- PHLEGER, F. P. 1954. *Foraminifera and Deep-Sea Research.* 2: 1-23.
- POAG, C. W. 1981. *Ecologic Atlas of Benthic Foraminifera of the Gulf of Mexico.* Marine Science International, Wood Hole, Massachusetts, pp. 1-174. Kesling, R. V. *Reproduction of Ostracoda*. pgs. Q17-19. En: Moore, R. C. (ed.), 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. Q, Arthropoda 3, Crustacea Ostracoda.* New York: Geological Society of America and University of Kansas Press.
- POKORNÝ, V. 1952. The ostracods of the so-called Basal Horizon of the *Subglobosa* Beds at Hodonín (Pliocene, Inner

- Alpine Basin, Czechoslovakia). *Sb. Ústred. Ústav. Geol.*, 19: 229-396.
- . 1978. Ostracodes, pp. 109-149. En: Haq, Bilal U. & Anne Boersma, eds., *Introduction to Marine Micropaleontology*, Elsevier, Nueva York.
- PURI, H. S. 1967. Ecologic distribution of Recent Ostracoda. *Proc. Symo. On Crustacea*, 1: 457-495.
- RAMÍREZ, F. C. & M. PÉREZ-SEIJAS. 1981. Observaciones sobre el desarrollo post naupliar, estructura poblacional y ciclo reproductivo del ostrácodo planctónico *Conchoecia serrulata* Claus. *Phycis*, 40: 15-32.
- REIMNITZ, E., M. MCCORMICK, K. McDOUGALL & E. M. BROUWERS. 1983. Sediment export by ice rafting from a coastal polynya, Arctic Alaska, U.S.A. *Arctic Alpine Res.*, 25: 83-98.
- , L. MARINCOVICH, M. MCCORMICK & W. M. BRIGGS, JR. 1992. Suspension freezing of bottom sediment and biota in the Northwest Passage and implications for Arctic Ocean sedimentation. *Can. J. Earth Sci.*, 29: 693-703.
- RICKLES, S. E. 1977. Ecology, Taxonomy and Distribution of Holocene Reefal Ostracoda, Veracruz, Mexico. M. Sci. Thesis. The University of Nebraska: 1-131(84).
- RÍO DE LA LOZA, L. C. & C. CRAVERTI. 1858. Opúsculo sobre los pozos artesianos y las aguas naturales de más uso en la Ciudad de México, con algunas noticias sobre el corte de Valle y una lista de plantas que vegetan en las inmediaciones del desierto Viejo. *Bol. Soc. Mexicana. Estad., la. Epoca*, VI (Supl.): 9-28.
- RIOJA, E. 1941. Estudio morfológico del esqueleto interno de apodemas quitinosos de *Entocythere heterodonta* Rioja. *An. Inst. Biología Univ. Nac. Autón. México*, 12: 177, 191-194.
- . 1942a. Descripción de una especie y una subespecie nuevas del género *Entocythere* Marshall, procedente de la Cuenca Chica (San Luis Potosí). *Ciencias*, 3: 201-204.
- . 1942b. Consideraciones y datos del género *Entocythere*, de sus especies con descripción de una nueva. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México*, 13: 685, 687.
- . 1943. Nuevos datos acerca de los *Entocythere* de México. *An. Inst. Biol. UNAM*, 14: 553, 556.
- . 1944. Nuevos datos de los *Entocythere* (Crus. Ostracoda) de México. *An. Inst. Biol. UNAM*, 15: 1, 22.
- . 1945. Observaciones acerca de las variaciones de la pieza copulatoria (*Entocythere dobbin*, Rioja). *An. Inst. Biol. UNAM*, 16: 419, 423.
- . 1949. Contribución al conocimiento de las especies del género *Entocythere* de México. *An. Inst. Biol. UNAM*, 20: 315, 329.
- ROTHWELL, W. T. Jr. 1949. Preliminary ecological study of some Recent Pacific Ostracoda. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 59: 1380-1381.
- RUPPERT, E. E. & R. D. BARNES. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. Mc Graw-Hill Interamericana, Sexta Edición, México, D. F.
- SANDBERG, P. A. 1964. The ostracod genus *Cyprideis* in the Americas. *Stockholm Contr. Geol.*, 12: 1-178.
- SARS, G. O. 1866. Oversight af Norges marine Ostracoder. *Förh. Vidensk. Christiania*, 1865: 1-130.
- SAUSSURE, H. M. DE. 1858. Mémoire sur divers crustacés nouveaux de Antilles et du Mexique, *Ginebra, Mém. Soc. Phys. Hist. Nat.*, 14(2): 486-490.
- SCOTT, H. W. 1961. Classification of Ostracoda, pp. Q74-Q414. En: Moore, R. C. (ed). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part Q Arthropoda 3 Crustacea*. Geol. Soc. Am. Univ. Kan. Press. P. 2.
- SEGURA-VERNÍS, L. R. & A. L. CARREÑO. 1991. Foraminíferos y ostrácodos de la Laguna de La Paz, Baja California, México: *Investigaciones-Marinas, CICIMAR*, 6 (1): 195-224.
- SEN-GRUPTA, B. K. 1980. Benthic Foraminifera, pp. 1-23. En: Gío-Argáez, F. R. & N. Escalante. *Apuntes del curso de micropaleontología aplicada*. Instituto de Geología UNAM. México, D. F.
- SOHN, I. G. 1964. Techniques for preparation and study of fossil ostracods. En: Moore, R. C., (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleobiology, Part Q Arthropoda 3 Crustacea*, Geol. Soc. America and University Kansas Press: Q64-Q70.
- SILVA-TAMAYO, J. C. 2001. Ostrácodos, conodontes y esporas marcadores de paleotemperaturas. <http://www.geocities.com/CapeCanaveral/Launchpad/4680/Espanol/Monografias/Ostracodos.html>.
- SIMPSON, G. G. 1947. Holartian mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. *Geol. Sc. Amer. Bull.*, 18: 613-688.
- SKOGSBER, T. 1920. Studies on marine ostracods. Part 1. (Cyprinids, halocyprids and polycopids). *Zoologiska Bidrag fran Uppsala*, supplement 1: 1-784.
- . 1950. Two new species of marine Ostracoda (Podocopa) from California. *Proc. California Acad. Sci. 1a. Ser.*, 26(4): 483-505.
- SWAIN, F. M. 1967. Ostracoda from the Gulf of California. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, 101: 1-139.
- . 1969. Taxonomy and Ecology of nearshore Ostracoda from the Pacific coast of North and Central America, pp. 423-474. En: Neale (ed.). *The Taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda*. Oliver and Boyd, Ltd., Edimburgo.
- & J. M. GILBY. 1967. Recent Ostracoda Cornito Bay, western Nicaragua, and their relationship to some other assemblages of the Pacific Coast. *J. Paleontol.*, 41(2): 306-334.
- & ———. 1974. Marine Holocene Ostracoda from the Pacific Coast of North and Central America. *Micropaleontology*, 20(3): 257-352.
- , P. L. MILLER & E. C. MALDELBAUN. 1964. Ostracoda from the Gulf of California, pp. 103-105. En: *Marine Geology of the Gulf of California*. A Symposium, Amer. Assoc. Petrol. Geol.
- SYWULA, T., I. GLASEWSKA, R. WHATLEY & A. MOGUILEVSKY. 1995. Diferenciación genética en aguas salobres con ostracodos *Cyprideis torosa* (Jones). *Mar. Biol.*, 121(4): 647-654.
- TEETER, J. A. 1975. Belize shelf-Carbonate sediments, clastic sediments, and ecology. The American Association of Petroleum Geologists. Tulsa, Oklahoma. 400-499 p.
- TÉLLEZ-GIRÓN, C. 1950. Ostrácodos fósiles de México. *Bol. Asoc. Mex. Geól. Petr.*, 2(6): 40-412, Crustáceos (Ostrácodos), Cretácico a Holoceno, Veracruz, Puebla, Distrito Federal.
- TRESSLER, W. L. 1959. Ostracoda, pp. 657-734. En: Edmonson (Ed.) *Fresh water biology*. Second Ed. Wiley, E.U.A.

- TRIBEL, E. 1941. Zur Morphologie und Ökologie des fossilen Ostracoden, mit Beschreibung einiger neuer Gattungen und Arten. *Senckenbergiana*, 23: 294-400.
- TURPEN, J. B. & R. W. ANGELL. 1971. Aspects of molting and classification in ostracod heterocypris. *Biol. Bull.*, 140(2): 331.
- ULRICH, E. O. & R. S. BASSELER. 1923. Paleozoic Ostracoda: Their Morphology, Classification and Occurrence: *Maryland Geol. Survey, Silurian*. Vol. 271-391 p.
- VALENTINE, P. C. 1976. Zoogeography of Holocene Ostracoda off Western North America and Paleoclimatic Implications. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 916: 1-47.
- VÁSQUEZ-GARCÍA, L. & A. VILLALOBOS, F. 1963. *Arthropoda II*. Univ. Nat. Autónoma de México, 365 p.
- VERNIS-SEGURA, L. R. & A. L. CARREÑO. 1991. Análisis de la microfauna de foraminíferos bentónicos y ostrácodos de la Laguna de la Paz, Baja California Sur, México. *Inv. Mar. CICIMAR*, 1(1).
- WANG, P. & Q. ZHOU. 1991. Paleobiogeography of Ostracoda nad foraminifera in the China Sea area. *Acta Oceanologica Sinica*, 10: 93-105.
- WARD, H. & G. WHIPPLE. 1959. *Fresh-water Biology*. 2nd. Ed., E. U. A.
- WHATLEY, R. C. 2002 com. pers. Institute of Earth Sciences, University Collage of Wales, Aberystwyth, Dyfed SY23DB, Gran Bretaña.
- , D. J. SILVETER & I. D. BOOMER. 1993. Arthropoda (Crustacea: Ostracoda), pp. 343-356. En: Benton, M. J. (ed.). *The fossil record 2* Chapman & Hall. Londres.
- WOOD, A. M. & R. C. WATLEY. 1994. Northeastern Atlantic and Arctic faunal provinces based on the distribution of Recent ostracod genera. *The Holocene*, 4: 174-192.
- YÁNEZ, A. 1962. Batimetría, salinidad, temperatura y distribución de los sedimentos recientes de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 67(1): 1-47.
- ZHOU, B. 1995. Recent Ostracode Fauna in the Pacific off Southwest Japan. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Ser. Geol. Mineral.*, 107: 21-98.
- ler, 1963; 16. F. M. Swain *et al.*, 1964; 17. F. M. Swain, 1969; 18. K. G. McKenzie & F. M. Swain, 1967; 19. F. M. Swain, 1969; 20. F. M. Swain & M. Gilby, 1974; 21. Valentine, 1976; 22. Segura-Vernis & A. L. Carreño, 1991; 28. A. L. Carreño & Segura-Vernis 1992 (Mioceno); 31. A. L. Carreño *et al.*, 2000 (Eoceno); 32. A. L. Carreño 1981 (Plioceno); 33. Martín-Barajas *et al.*, 2001 (Neogeno); 34. A. L. Carreño & Corin, 1993 (Eoceno); 35. A. L. Carreño 1985 (Mioceno-Plioceno); 36. M. L. Machain-Castillo *et al.*, 1995; 37. F. R. Gío-Argáez 1995; 25. A. L. Carreño, 1990 Paleolago de Texcoco (Cuaternario); 39. A. Flores Díaz, 1965 (Exlagos de Texcoco, Zumpango, Xaitocan, Xochimilco y Chalco); 41. M. R. Palacios-Fest & D. L. Dettman. 2001 (Lago de Sonora).
- Subclase Ostracoda (Latreille, 1806).  
Orden Podocopida (Müller, 1894).  
Suborden Podocopina (Sars, 1866).  
Superfamilia Bairdiacea (Sars, 1888).  
Familia Bairdiidae (Sars, 1888).  
*Bairdia* (Mc Coy, 1844).  
6, 24, 29, *B. sp.*  
12, *B. spp.*  
16, *B. n. sp.* Swain.  
24, *B. sp. A.*  
24, *B. sp. B.*  
1, *B. bradyi* Bold = 8, *Paranesidea bradyi* = 9, *B. sp. A.*  
17, 40, *B. bradyi* Bold.  
18, 19, *B. phlegeri* McKenzie & Swain = 20, *Neonesidea phlegeri*.  
19, *B. tuberculata* Brady.  
22, 35, *B. verdesensis* Le Roy.  
16, 17, *B. verdesensis* LeRoy = 20, *Bairdoppilata* cf. *B? verdesensis* Le Roy.  
14, *B. aff. Bairdopilata sp. aff. victrix*.  
17, *B. cf. fortificata* Brady.  
24, *Bairdoppilata sp. aff. woodwardensis* Howe & Law.  
*B. verdesensis* LeRoy = 17, 18, 19, *Bairdia simuvillosa* Swain = 20, *Neonesidea sirnuvillosa*, *Bairdia sp. aff. longisetosa* Brady.  
*Bairdoppilata* (Coryell, Sample & Jennings, 1935).  
34, *B. spp.*  
31, *B. sp. 1.*  
31, *B. sp. 2.*  
31, *B. sp. 3.*  
6, 8, 12, *B. cushmani* Tessler.  
29, *B. martyni* Coryell, Sample & Jennings.  
24, *B. sp. aff. woodwardensis* Howe & Law.  
*B. sp. aff. victrix* Brady.  
*Bythocypris* (Brady, 1980).  
16, 19, *B. sp.*  
14, *B. actites* Benson.  
17, *B. leroyi* Swain.  
16, *B. cf. elongata* LeRoy.  
*Glyptobairdia* (Stehpenson, 1946).  
5, 6, 8, 13, *G. coronata* Brady.  
6, *G. binodosa* Teeter.  
*Havanardia*.  
6, *H. havanensis* Pokorny.  
6, 8, *H. sohni* Keij.  
*Neonesidea* (Maddocks, 1969).  
35, *N. sp.*  
32, *N. phlegeri* McKenzie & Swain.

## APÉNDICE 20.1.

### Taxones de ostrácodos citados para México. A continuación se listan con números las referencias de los autores que los mencionan.

- Golfo de México y Caribe Mexicano: 1. G. A. Morales, 1966; 2. P. R. Krutak, 1971; 3. P. R. Krutak & S. E. Rickles, 1979; 4. P. R. Krutak, S. E. Rickles & F. R. Gío-Argáez 1980; 5. P. R. Krutak, 1982; 6. M. Palacios-Fest *et al.*, 1983; 7, 25, 42. A. L. Carreño, 1984; 8. W. A. van den Bold, 1988; 9. M. L. Machain-Castillo, 1989; 10. Ma. L. Machain-Castillo & F. R. Gío-Argáez 1989; 11. M. L. Machain-Castillo *et al.*, 1990; 12. M. L. Machain-Castillo & F. R. Gío-Argáez 1990; 13. P. Krutak & F. R. Gío-Argáez, 1994; 23. Ma. L. Machain-Castillo, 1985 (Plioceno); 24. A. L. Carreño, 1980 (Oligoceno); 26. R. M. Forester, 1985; 29. A. L. Carreño, 1986 (Mioceno); 30. W. A. van den Bold, 1977; 38. L. A. Laurencich, 1969 (Oligoceno); 40. F. R. Gío-Argáez, 2000 y F. R. Gío-Argáez *et al.*, 2002; 43. Saussure, H. M., de, 1858.
- Pacífico: 14. R. H. Benson, 1959; 15. R. H. Benson & R. L. Kaes-

- 35, *N. simuvillosa* Swain.  
 13, *N. longisetosa* Brandy.  
 5, 6, 13, *N. longisetosa* Brandy = 8, 12, *Bairdia longisetosa* = 9, *B. cf. longisetosa*.  
*Paranesidea* (Maddocks, 1969).  
 24, *P. sp.*  
 5, *P. sp.1.*  
 6, *P. sp. A.*  
 6, *P. sp. B.*  
 6, 8, *P. arostrata* Kornicker.  
 6, 8, 13, *P. bensoni* Teeter.  
 13, *P. cancionensis* Krutak.  
 8, 12, *P. dimorpha* Bold.  
 6, 13, *P. gigacantha* Kornicker.  
 6, *P. harpago?* Kornicker.  
 13, *P. cf. bensoni* Teeter.  
 8, *P. victrix* Brady = 9, *Bairdia cf. victrix*.  
 6, *P. cf. fracticorallicola* Maddocks.  
 5, *P. cf. sp 1* Maddocks.  
 6, *P. aff. tuberculata* Brady.  
*Neonesidea*.  
 6, *N. sp.*  
 6, *N. dinochelata* Kornicker.  
 40, *N. longisetosa* Brady.  
 6, *N. cf. antonbrunna* Maddocks.  
 6, *N. cf. sp. 2* Maddocks.  
*Triebelina* (van den Bold, 1946).  
 14, 21, *T. reticulopunctata*.  
 8, *T. rugosa* Allison & Holden.  
 5, *T. cf. sertata* Triebel = 8, *T. sertata* Benson = 20, *Triebelina? reticulopunctata*.  
 18, 35, *T. cf. gierloffii* Hartmann =? 21, *T. sp. A.*  
 Familia Macrocyprididae (Müller, 1912).  
*Macrocyprina* (Sars, 1923).  
 8, *M. sp.*  
 22, *M.? sp.*  
 24, *M. gibsonensis* Howe & Chambers.  
 17, 18, 19, 20, 32, 36, *M. pacifica* Le Roy.  
 6, 8, 13, 23, *M. propingua* Triebel.  
 9, 10, 11, 12, 40, *M. skinneri* Kontrovitz.  
 Superfamilia Cypridacea (Baird, 1845).  
 Familia Cyprididae (Baird, 1845).  
 Subfamilia Candoninae (Daday, 1900).  
*Candona* (Baird, 1845).  
 39, *C. sp.* (ex- *L. Texcoco*).  
 25, *C. caudata?* Kaufmann.  
 39, *C. crogmaniana* Turner (ex *L. Xochimilco*).  
 39, *C. distincta* Furtos (ex *Lago Zumpango, de México*).  
 39, *C. elliptica* Furtos (Xaltocan, Xochimilco).  
 39, *C. hipolitensis* Tressler (ex - *L. de México, Xochimilco, Chalco*).  
 25, *C. michoa* Tressler.  
 39, *C. lactea* Baird (Xaltocan, *L. de México, Xochimilco*).  
 39, *C. ohioensis* Furtos (ex *L. Xaltocan, Xochimilco*).  
 25, *C. patzcuaro* Tressler.  
 25, *C. patzcuaro-C. michoa-Limnocythere sappensis*.  
 Subfamilia Cypridinae (Baird, 1845).  
*Chlamydotheca* (Saussure, 1858).  
*C. azteca* Saussure.  
*Cyprinotus* (Brady, 1878).  
 25, *C. gluca* Furtos.  
 16, 17, *C. unispinifera* Furtos.  
 39, *C. sp. aff. inconstans* Furtos (ex - *Lago de México*).  
*Stenocypria* (Müller, 1901).  
 2, *S. sp. A.*  
 17, *S. australia* Swain.  
 Subfamilia Cypridopsinae (Kaufmann, 1900).  
*Cypridopsis* (Brady, 1886).  
 14, 39, 41, *C. vidua* O.F. Muller (ex - *Lago de Xochimilco*).  
*Potamocypris* (Brady, 1878).  
 35, *P. sp.*  
 39, *P. sp.* (*Lago de México*).  
 17, *P. mazatlanensis* Swai.  
 2, *P. mandingensis* Krutak.  
*Stenocypris* (Sars, 1889).  
 16, *S.? sp.*  
 Familia Cyclocyprididae (Kaufmann, 1900).  
*Cyclocypris* (Brady & Norman 1889).  
 39, *C. sharpie* (ex - *Lago de Chalco*).  
*Physocypris* (Vávra, 1898).  
 25, *P. globula* Furtos.  
 Familia Eucandonidae (Swain, 1961).  
*Thalassocypris* (Hartmann, 1955).  
 8, *T. sp.*  
 23, *T.? sp.*  
 Familia Paracyprididae (Sars, 1923).  
*Aglaiocypris* (Sylvester-Bradley, 1946).  
 3, 4, 5, 6, 8, 13, *A. croneisi* Teeter.  
 17, *A. virgenensis* Swain.  
*Paracypris* (Sars, 1866).  
 8, 16, 34, *P. sp.*  
 9, 10, 11, 12, *P. sp. A* Kontrovitz.  
 13, *P. sp.1.*  
 17, 18, 19, *P. franquesoides* Swain.  
 17, 19, 20, 36, *P. politella* Swain.  
 6, *P. franquesoides* Swain = 11, *P.? sp. B.*  
 23, 40 *P. sp. cf. choctawhatcheens*.  
 23, 24 *P. sp. cf. franquesi* Howe & Chambers.  
 14, 16, *P. pacifica* LeRoy = 17, *Macrocyprina pacifica*.  
*Triangulocypris*.  
 6, 8, *Triangulocypris?* sp.  
 6, *T.? keiji* Teeter.  
 8, 10, 12, 40 *T. laeva* (Puri) = 9, *T. cf. laeva* = 11, *T. sp. A.*  
 Familia Pontocyprididae (Müller, 1894).  
*Argilloecia* (Sars, 1866).  
 8, 17, 34, *A. sp.*  
 10, 11, 12, *A. spp.*  
 9, *A. sp. A.*  
 9, *A. sp. B.*  
 9, *A. sp. C.*  
 9, *A. sp. D.*  
 9, *A. sp. F.*  
 9, *A. sp. G.*  
 16, *A. conoidea* Sars.  
 38, *A. hiwannensis* Howe & Lea.  
 9, 23, 40, *A. posterotruncata* Bold.  
*Pontocypris* (Silvestre-Bradley, 1947).  
 29, *P. sp.*  
 9, 11, *P. sp. A.*

- Propontocypris* (Silvestre-Bradley, 1947).  
 29, 40, *P. sp.*  
 9, 11, *P. sp. A.*  
 6, 8, 10, 13, *P. multiporifera* Teeter.  
 9, *P. sp. B* = 12, *P. sp. 2.*  
 Superfamilia Darwinulacea (Brady & Norman, 1889).  
 Familia Darwinulidae (Bardy & Norman, 1889).  
*Darwinula* (Brady & Robertson, 1885).  
 39, *D. stevensoni* Brady & Robertson (ex - L. de Chalco).  
 17, *D. yaquensis* Swain.  
 25, *D.?* sp. gr. *stevensoni* Brady & Robertson.  
 Superfamilia Cytheracea (Baird, 1850).  
 Familia Cytheridae (Baird, 1850).  
*Cythere* (Müller, 1785).  
 11, *C.?* sp. A.  
 20, *C. aff. lutea* O.F. Muller.  
 15, *C.?* cf. *C.?* *yorktownensis* Malkin.  
*Pumilocytheridea*.  
 13, *P. sp. 1.*  
 1, 8, 9, 10, 11, 12, 40, *P. ayalai* Morales.  
 37, *P. realejoensis* Swain & Gilby.  
 8, *P. sandbergi* Bold.  
 Familia Brachycytheridae (Puri, 1954).  
*Brachycythere* (Alexander, 1933).  
 14, *B. sp.*  
 14, *B. driveri* LeRoy.  
 14, *B. lincolnensis* LeRoy = 18, 19, 20, 21, *Aurila lincolnensis*.  
 14, *B. schumannensis* Le Roy = 15, 16, 17, 18, 19, *Aurila conradi californica* Benson & Kaesler.  
*Kingmaina* (Alexander, 1933).  
 18, *K. sp.* = 20, *Kingmaina ? sp.*  
*Pterygocythereis* (Blake, 1993).  
 16, 21, *P. sp. A.*  
 16, *P. sp. B.*  
 16, *P. sp. C.*  
 16, *P. sp. D.*  
*P. sp. 1.*  
 16, *P. americana* Ulrich & Bassler.  
 29, *P. cornuta* Ulrich & Bassler.  
 17, *P.?* *cuevasensis* Swain.  
 36, 37, *P. delicata* Coryell & Fields.  
 40 *P. honduraensis* Teeter 1975.  
 8, 10, 11, 12, 23, 40, *P. inexpectata* Blake.  
 16, *P. westi* Stephenson.  
 24, *P. sp.* cf. *P. howei* Hill.  
 9, *P. sp.* = 10, 12, 17, 19, *P. delicate* Oryell & Fields.  
 14, *P. semitranslucens* Crouch = 21, *Cativella semitranslucens* Crouch.  
 8, 9, 10, 11, 12, 23, 40, *P. alopia* Hazel, *P. honduraensis* Teeter = 11, *P. sp. A.*  
 Familia Bythocytheridae (Sars, 1926).  
*Bythoceratina* (Hornibrook, 1952).  
 16, *B. n. sp.*  
 11, 21, *B. sp. A.*  
 40, *B. monoceros* Bold.  
*Bythocythere* (Sars, 1866).  
 16, *B. n. sp.*  
 16, *B.?* sp.  
 9, 11, *B. sp. A.*  
*Jonesia* (Brady, 1866).  
 8, *J. sp.*  
 19, 20, *J. rostrata* Lucas.  
*Luvula* (Coryell & Fields, 1937).  
 23, *L. gigarton* Bold.  
 29, *L. hawei* Puri.  
*Miracythere* (Hornibrook, 1952).  
 17, 19, *M. sp.* = *Miunseyella* sp.  
*Monoceratina* (Roth, 1928).  
 8, 29, 36, *M. sp.*  
 32, *M. bifurcata* Puri.  
 16, *M. cf. bifurcata* Puri = 17, *M. bifurcata* Puri.  
 19, *M. sp.* = 20, *M.?* sp.  
*Proteoconcha*.  
*P. sp. A.*  
 40, *P. gigantea* Edwards.  
 40, *P. tuberculata* Puri.  
*P. sp. A* = 10, 1, *Acuticythereis* sp. B = *P. gigantea* Edwards = ? 2, *P. edwardsi* Plusquellec & Sandberg.  
*Pseudocythere* (Sars, 1866).  
 11, *P. sp. A.*  
 Familia Cytherettidae (Triebel, 1952).  
*Cytheretta* (Müller, 1894).  
 19, 24, 29, 36, *C. sp.*  
 21, *C. sp. B.*  
 2, *C. ambifaria* Krutak.  
 23, *C. anderseni* Butler.  
 21, *C. corrugata* LeRoy.  
 23, *C. choctawhatcheensis* Howe & Taylor.  
 23, *C. basleri* Howe.  
 32, *C. danaiana* Brady.  
 30, 18, *C. jeffersonensis* Stephenson.  
 30, 18, *C. karlana* Howe & Pyeatt.  
 24, *C. sp.* cf. *alexanderi* Howe & Chambers.  
 19, *C. aff. danaiana* Brady.  
 6, 8, *C. pumicosa* Brady = 10, 11, 12, 13, *Protocytheretta pumicosa* Brady = 9, *P. sp.*  
*Protocytheretta* (Puri, 1958).  
 29, *P. inaequivalvis* Ulrich & Bassler.  
 29, *P. jeffersonensis* Stephenson.  
 29, 40, *P. karlana* Howe & Pyatt.  
 40, *P. louisianensis* Kontrovitz.  
 23, *P. pumicosa* Brady.  
 23, *P. sp.* cf. *montezuma* Brady.  
 Familia Cytherideidae (Sars, 1925).  
 Subamilia Cytherideinae (Sars, 1925).  
*Clithrocytheridea* (Stephenson, 1936).  
 38, *C. caldwellensis* Howe & Chambers.  
 38, *C. grigsbyi* var. *vicksburgensis* Stephenson.  
 15, *C. sonora* Benson & Kaesler.  
*Cyprideis* (Jones, 1857).  
 11, 14, *C. sp.*  
 13, *C. sp. 1.*  
 14, 18, *C. castus* Benson.  
 17, *C. currayi* Swain.  
 1, 7, 23, 42, *C. mexicana* Sandberg.  
 14, *C. miguelensis* Benson.  
 24, *C.?* *obscura* Butler.  
 6, 11, *C. ovata* Mincher.  
 23, *C. salebrosa* Bold.

- 14, *C. stewarti* Benson.  
 23, *C. sp. cf. mexicana* Sandberg.  
 28, *C. sp. aff currayi* Swain.  
 28, *C. sp. aff castusi* Benson.  
 1, *C. castus* Benson = 2, *C. bensoni* Sandberg.  
*Haplocytheridea* (Stephenson, 1936).  
 30, 8, *H. sp.*  
 30, 8, 38, *H. blanpledi* Stephenson.  
 42, *H. bradi*.  
 14, *H. palda* Benson.  
 42, *H. setipunctata*.  
 24, 29, *H. sp. cf. multicrostata* Poag.  
 1, 2, 7, 13, *H. setipunctata* Brady = 9, 11, 23, *Peratocytheridea sp.*  
 A=10, *P. sp.*  
 14, *H. maia* Benson = 20, *Cythere alveolivalva* Smith (parte) =  
 21, *C. maia*  
 1, 3, 4, 7, *H. bradyi* Stephenson = 5, *H. cf. bradyi* = 2, 6, *H.?*  
*bradyi* = 8, 12, *Peratocytheridea bradyi*.  
 30, 8, *H. subovata* Ulrich & Bassler.  
*Hemicyprideis* (Malz & Treibel, 1970).  
 13, *H. nichuptensis* Krutak.  
*Perissocytheridea* (Stephenson, 1938).  
 38, *P. sp.*  
 11, 12, 16, 28, *P. spp.*  
 2, *P. anterodenticulata* Krutak.  
 1, 2, 23, *P. bicelliforma* Swain.  
 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 42, *P. brachyforma* Swain.  
 1, *P. excavate*.  
 15, 17, 18, 22, 28, 33, 35, *P. meyerabichi* Hartmann.  
 1, 2, 7, 42, *P. rugata* Swain.  
 23, *P. subrugosa* Brady.  
 15, *P. swainae* Benson & Kaesler.  
 5, *P. cf. bicelliforma* Swain.  
*Peratocytheridea*.  
 29, *P. floridiana* Howe & Hough.  
 29, *P. subovata* Ulrich & Bassler.  
 29, *P. subovata* (forma típica).  
 29, *P. subovata* (forma atípica).  
 Subfamilia Eucytherinae (Puri, 1958).  
*Eucythere* (Brady, 1868).  
 23, *E. sp. aff. triangulata* Puri.  
 Subfamilia Krithinae (Mandelstam in Bubikan, 1958).  
*Kritha* (Brady, Crosskey & Robertson, 1874).  
 9, *K. sp.*  
 9, 10, 11, 12, *K. spp.*  
 9, *K. sp. A.*  
 9, *K. sp. C.*  
 38, *K. hiwannensis* Howe & Lea.  
 40, *K. producta* Brady.  
 23, 40, *K. tridadensis* Bold.  
 25, *K. sp. cf. hiwannensis* Howe & Lea.  
 24, Género ident. 1 forma a Carreño.  
 24, Género ident. 1 forma b Carreño.  
*Parakritha* (van den Bold, 1958).  
 9, 17, 23, 32, *P. sp.*  
 11, 12, *P. spp.*  
 9, 23, *P. alta* Bold.  
*Parakrithella* (Hanai nomb. sustit. *Neocyprideis* Hanai, 1959).  
 17, 37, *P. oblonga* Swain.  
 15, *P. perspicilla* Benson & Kaesler = 17, 19, *Paracytheroideis*  
*perspicilla* = 20, *Perspicocytheroideis perspicilla* Benson & Kaesler.  
*Pseudopsammocythere*.  
 40, *P. ex. gr. vicksburgensis* Howe & Law.  
*Pumilocytheridea*.  
 17, *P. sp.*  
 18, 21, *P. pseudoguardensis* McKenzie & Swain.  
 19, 20, *P. realejoensis* Swain & Gilby.  
 17, 19, *P. vermiculoide* Swain.  
 Subfamilia Neocytherideidinae (Puri, 1957).  
*Copytus* (Skogsberg, 1939).  
 6, *C. baculoides* Brady.  
*Cushmanidea* (Blake, 1933).  
 9, 12, *C. spp.*  
 6, 19, 32, *C. sp.*  
 16, *C. n. sp.*  
 9, 11, 16 *C. sp. A.*  
 9, *C. sp. B.*  
 17, *C. guardensis* Swain.  
 24, 29, *C. oblongata* Butler.  
 17, 18, 19, *C. pauciradialis* Swain.  
 24, 29, *C. phalangides* Poag.  
 15, 23, 36, *C. sagera* Benson & Kaesler.  
 5, 6, 8, 10, 12, *C. cristifera* Teeter = 9, *C. sp.*  
 16, *C. aff. elongata* Brady.  
 3, 4, *C. cf. ashermani* = 11, *Pontocythere sp. C.*  
*Cytherissa* (Sars, 1925).  
 16, 39, *C. n. sp.* (ex - Lago de México).  
*Hemicytherideis* (Ruggien, 1952).  
 14, *H. sp.*  
*Hulingsina* (Puri, 1958).  
 12, 40 *H. spp.*  
 23, *H. sp. 1.*  
*H. ahermani* Ulrich & Bassler.  
 29, *H. cilindrica* Ulrich & Bassler.  
*H. fibula* Howe & Dhom.  
 23, *H. gioi* Machain-Castillo.  
 29, *H. rugipustulosa*.  
 23, 29, *H. semicircularis* Ulrich & Bassler.  
 40, *H. tuberculata* Puri.  
 29, *H. wilberti* Puri.  
 1, *H. aff. rugipustulosa* Edwards = 5, *Cushmanidea cf. sandersi*  
 Puri=8, 9, 12, *H. tuberculata* Puri = 10, *Pontocythere tuberculata*=  
 11, *P. sp. A.*  
*Neocytherideis* (Puri, 1952).  
 20, *N.?* sp.  
 11, *N. spp.*  
 20, *N. surensis* Swain & Gilby.  
 10, *N. cf. subcylindrica* Brady.  
 19, *N. cf. subulata* Brady.  
*Pontocythere* (Dubowsky, 1939).  
 7, 10, 42, *P. sp.*  
 11, *P. spp.*  
 11, *P. sp. B.*  
 21, *P. sp. D.*  
*Sahnia* (Puri, 1952).  
 21, *S. sp. A.*  
 Familia Cytheruridae (Müller, 1894).  
*Cytheropteron* (Sars, 1866).

- 17, 19, *C. sp.*  
 16, 40, *C. n. sp.*  
 9, 10, 11, 16, *C. sp. A.*  
 16, *C. sp. B.*  
 16, *C. sp. C.*  
 16, *C. sp. D.*  
 17, 37, *C. altatensis* Swain.  
 17, *C. assimiloides.*  
 23, *C. barkeri* Teeter.  
 17, 37, *C. caboensis* Swain.  
 17, 21, 32, *C. dobladoensis* Swain.  
 14, *C. ensenadense* Benson.  
 21, 37, *C. johnsonoides.*  
 28, *C. mexicanum* Laurencich.  
 9, 10, 11, 12, 23, 40, *C. morgani* Kontrovitz.  
 14, *C. newportense* Crouch.  
 14, 35, 37, *C. pacificum* Le Roy.  
 40, *C. palton* Bold.  
 23, 40, *C. yorktownensis* Malkin.  
 9, 10, 12, 23, *C. hammatum* Sars *sensu* Kontrovitz = 11, *C. aff. hammatum* Kontrovitz.  
 16, *C. aff. alatum* Sars.  
 6, *C. subreticulatum* Bold = ? 8, *C. aff. dominicanum* Bold = ? 9,  
 10, 11, 12, *C. yorktownensis* Malkin.  
 23, *C. sp. aff. hammatum* Kontrovitz.  
 8, *C. aff. guraboense* Bold = ? 9, *C. palton* Bold = 10, *C. barkeri*  
 Teeter = 11, *C. sp. B.*  
 17, 19, 35, 36, *C. ? ventrokurtossa* Swain, = 18, *Tetracytherura?*  
*ventrokurtosa* Swain.  
*Cytherura* (Sars, 1866).  
 1, 9, 10, *C. sp.*  
 9, 10, 11, 12, *C. spp.*  
 16, *C. n. sp.*  
 40, *C. n. sp. 1.*  
 40, *C. n. sp. 2.*  
 40, *C. n. sp. 3.*  
 6, 10, 11, 40, *C. sp. A* Kondrovitz.  
 6, 9, 10, 11, 12, 19, 20, *C. sp. B* Kontrovitz.  
 16, *C. n. sp. B.*  
 9, 10, 11, 12, 16, *C. sp. C.*  
 11, 16, *C. sp. D.*  
 14, 17, 19, 20, *C. bajacala* Benson.  
 5, *C. cybaea* Garbett & Maddocks  
 1, 3, 4, 7, 10, 42, *C. elongata* Edwards.  
 2, *C. erugata* Krutak.  
 15, *C. johnsoni* Mincher.  
 17, 19, 20, 22, 35, *C. johnsonoides.*  
 17, 36, *C. johnsonoides* subsp. A?  
 40, *C. maya* Teeter.  
 17, 18, 19, 36, *C. paracostata* Swain.  
 40, *C. pseudoestriata* Hullings.  
 1, 7, 42, *C. radialirata* Swain.  
 40, 42, *C. sadbergi* Hullings.  
 40, *C. sablensis* Benson & Coleman.  
 1, 10, 12, *C. swaini* Bold.  
 12, *C. valentini* Garbett & Maddocks.  
 23, 29, *C. wardensis* Howe & Brown.  
 7, *C. aff. formulata* Edwards.  
 8, *C. aff. reticulata* Edwads.  
 11, *C. aff. sandbergi* Morales.  
 14, 19, *C. cf. gibba* O.F.Muller.  
 1, 2, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 23, *C. sandbergi* Morales = 9, *C. cf. sandbergi* Hullings.  
 5, 10, 11, 12, *C. sablensis* Benson & Coleman = 6, *Semicytherura sablensis?* = 8, *S. sablensis* = 9, *Hemicytherura sablensis.*  
 9, *C. cf. maya* Teeter = 10, 11, *C. aff. maya* = 12, *C. maya* Teeter.  
 5, *C. cf. maya* Teeter = *C. pseudoestriata* Hullings.  
 1, *C. aff. formulata* Edwards = *C. fiscina* Garbett & Maddocks.  
 17, *C. laconica* Swain = 18, *Semicytherura laconica* Swain.  
*Eucytherura* (Müller, 1894).  
 11, *E. spp.*  
 23, 37, *E. sp. 1* Howe & Bold.  
 23, 36, 37, *E. sp. 2* Howe & Bold.  
 21, *E. sp. A.*  
 23, *E. encantoensis* Machain-Castillo.  
 23, *E. howei* Machain-Castillo.  
 9, *E. sp. = 10, 12, E. howei* Machain-Castillo.  
*Hemicytherura* (Elofson, 1941).  
 21, *H. sp. C.*  
 21, *H. sp. F.*  
 21, 22, *H. sp. G* Valentine.  
 21, *H. sp. H.*  
 21, *H. sp. I.*  
 21, *H. sp. J.*  
 21, *H. sp. K.*  
 21, *H. sp. L.*  
 6, 8, 10, 12, 40, *H. bradyi* Puri.  
 1, 6, 13, *H. cranekeyensis* Puri  
 20, 36, *H. lankfordi* Swain & Gilby.  
 20, *H. santosensis* Swain & Gilby.  
 18, 19, *H. cranekayensis* Puri = 21, *H. sp. C.*  
 14, *H. cf. clathrata* (Sars) = ? 19, *H. sp. = ? 20, H. lankfordi* Swain  
 & Gilby  
*Kangarina* (Coryell & Fields, 1937).  
 6, 36, 37, *K. sp.*  
 21, *K. sp. A.*  
 21, *K. sp. B.*  
 21, *K. sp. C.*  
 21, *K. sp. D.*  
 21, *K. sp. E.*  
 21, *K. sp. F.*  
 23, *K. ancyla* Bold.  
 8, *K. depressa* Bold.  
 35, *K. aff. quellita* Coryell & Fieldo.  
 16, *K. aff. chipolensis* Puri.  
 16, *K. quellita* Coryell & Fields = 17, 18, *K. Cf. K. Quellita = ?*  
 21, *K. aff. quellita.*  
 10, 11, *K. cf. Ancyla* Bold.  
*Microcytherura* (Müller, 1894).  
 11, 23, *M. choctawhatcheensis.* Puri.  
*Paracytheridea* (Müller, 1894).  
 6, 8, 9, 30, 31, 34, 35, 36, *P. sp.*  
 8, 21, 23, *P. sp. A* Bold.  
 21, 35, *P. sp. B* Valentine.  
 21, *P. sp. C.*  
 21, *P. sp. D.*  
 21, *P. sp. E.*  
 21, *P. sp. F.*

- 21, *P. sp. G.*  
 12, *P. sp. 2.*  
 8, 11, *P. altilla* Edwards.  
 23, 29, 38, *P. byramensis* Howe & Law.  
 14, 16, 17, 21, *P. granti* LeRoy.  
 35, *P.? pichilinguensis.*  
 11, *P. rugosa* Edward.  
 17, *P. simplex* Swain.  
 3, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 23, 40, *P. tschoppi* Bold.  
 1, *P. vandenbo.*  
 29, *P. woodwardensis* Howe & Law.  
 29, *P. sp. cf. chipolensis* Howe & Stephenson.  
 29, *P. sp. cf. shalriverensis* Puri.  
 5, *P. cf. tschoppi* Bold.  
 6, *P. aff. washingtonensis* Puri? = 12, *P. sp. 3.*  
 17, 19, 37, *P. pichilinguensis* Swain =? 21, *Coquimba pichilinguensis.*  
 18?, *P. cf. chilensis* Hartmann.  
*Paracytheropteron* (Ruggieri, 1952).  
 16, *P. n. sp.*  
*Semicytherura* (Wagner, 1957).  
 6, 8, 24, *S. sp.*  
 8, 23, *S. n. sp.*  
 Familia Entocytheridae (Hoff, 1942).  
*Heterocytheris* (Elofson, 1941).  
 36, *H. sp.*  
 Familia Hemicytheridae (Puri, 1953).  
*Aurila* (Pokorný, 1955).  
 6, 9, 16, *A. sp.*  
 21, 35, *A. sp. A.*  
 21, *A. sp. B.*  
 21, *A. sp. C.*  
 21, *A. sp. D.*  
 1, 11, 24, *A. amygdala* Stephenson.  
 6, 8, *A. auricula* Teeter.  
 42, *A. conradi floridiana.*  
 3, *A. chetmalensis* Teeter.  
 1, *A. floridana* Benson & Coleman.  
 32, 35 *A. jollaensis* Le Roy.  
 24, *A. kniffeni* Howe & Law.  
 35, *A. lincolnensis* Le Roy.  
 8, *A. macropunctata* Bold  
 7, 37, *A. conradi floridana* = 9, *Malzella cf. floridana.*  
 23, *A. sp. aff. A. laevicula* Edwards.  
 19, *A. sp. B = 20, A. hemisphaerica* Swain & Gilby.  
 3, 4, 5, *Aurila cf. sp. Maddocks.*  
 17, *A. convergens* Swain = 21, *Radimella convergens.*  
*Caudites* (Coryell & Fields, 1937).  
 21, *C. sp. B.*  
 21, 19, *C. sp. C.*  
 21, *C. sp. D.*  
 21, *C. sp. E.*  
 21, *C. sp. F.*  
 21, *C. sp. G.*  
 21, *C. sp. H.*  
 21, *C. sp. I.*  
 21, *C. sp. J.*  
 21, *C. sp. K.*  
 21, *C. sp. L.*  
 14, 16?, 18, 21, *C. fragilis* LeRoy.  
 5, 6, 13, *C. highi* Teeter.  
 6, 8, 23, *C. nipeensis* Bold.  
 23, *C. rectangularis* Brady.  
 17, 18, 19, 20, 22, 35, 37, *C. rosaliensis* Swain.  
 15, *C. serrata* Benson & Kaesler.  
 6, *C. cf. howei* Puri=8, *C. howei* Puri.  
 19, 21, *C. sp. A = 20, Anterocythere sp. A.*  
 19, *C. sp. B = 20, C. hipolitoensis* Swain & Gilby.  
 29, *C. sp. aff. sellardsi* Howwe & Neil.  
 19, *C. aff. leguminosus* Bold.  
 6, 8, *C. angulatus* Puri = 11, *C. spp. (parte).*  
*Hemicythere* (Sars, 1925).  
 38, *H. sp.*  
 17, 16, 21, *H. sp. A.*  
 17, *H. sp. B.*  
 16, 23, *H.? n. sp. B.*  
 16, 21, *H. sp. C.*  
 21, *H.? sp. C.*  
 21, *H. sp. E.*  
 21, *H. sp. F.*  
 14, 16, 17, 18, 19, 21, *H. californiennensis* LeRoy.  
 14, *H. jollaensis* LeRoy =19, 20, *Aurila jollaensis* = 21, *Radimella jollaensis.*  
 14, *H. palosensis* LeRoy =20, 21, *Radimella paloensis.*  
*Malzella.*  
 10, 12, *M. sp.*  
 11, *M. spp.*  
 23, *M. bellegradensis.*  
 23, *M. conradi* Howe & McGuirt.  
 22, *M. c. californica* Benson & Kaesler.  
 8, *M. euexa* Hazle.  
*Mutilus* (Neviani, 1928).  
 23, *M.? Sp.*  
 17, 19, 23, *Mutilus confragosa* Edwards.  
*Neocaudites.*  
 12, *N. spp.*  
 30, 8, *N. macertus* Stephenson.  
 1, *N. nevianii* Puri.  
 6, 23, *N. scottae* Teeter.  
 23, *N. subimpresus* Edwars.  
 6, *N. pulchra?* Teeter = 8, *N. pulcher.*  
*Pokornyella* (Oertli, 1956).  
 31, 34, *P. sp.*  
*Procytheris* (Stogsberg, 1928).  
 16, *P. confragosa* Edwards.  
*P.? deformis* Reuss.  
*P. sp. aff. saginata* Stephenson.  
*Pseudopsammocythere.*  
 8, *P. peterseni* Teeter.  
 23, *P. vicksburgensis* Howe & Law.  
 9, 10, 11, 12, 23, *P. ex. gr. vicksburgensis* Howe & Law.  
*Radimella.*  
 35, *R. sp.*  
 21, *R. sp. A.*  
 21, *R. sp. B.*  
 12, *R. sp. 2.*  
 8, *R. sp. 3* Bold.  
 35, *R. auriata* Skogserg.  
 23, *R. confragosa* Edwards.

- 35, *R. labyrinthus* Carreño.  
 35, *R. mariane* Carreño.  
 21, *R. pacifica* Benson.  
 22, *R. palosensis*.  
 6, 8, *R. wantlandi* Teeter  
 6, *R. confragosa* gp. Edwards = 8, *R. confragosa*.  
 Familia Leguminocythereididae (Howe, 1961).  
*Acuticythereis* (Edwards, 1944)  
 8, 12, *A. laevisima* Edwards = 1, *A. sp. A* = 2, 9.  
*Basslerites* (Howe in Coryell & Fields, 1937).  
 17, 23, 32, 36, *B. sp.*  
 37, 20, *B.?* sp.  
 16, *B. n. sp.*  
 21, *B. sp. B.*  
 21, *B. sp. C.*  
 14, 16, 17, 18, 19, 21, *B. delreyensis* LeRoy.  
 1, 8, 9, 10, 11, 12, 23, 40, *B. minutus* Bold.  
 15, 18, 19, 20, 22, 36, 37, *B. sonorensis* Benson & Kaesler.  
 17, 19, 21, *B. thlipsuroidea* Swain.  
*Campylocythere* (Edwards, 1944).  
 37, *C. sp. B.*  
 18, *C. hartmanni* McKenzie & Swain.  
*Leguminocythereis* (Howe, 1936).  
 8, 24, 30, *L. sp.*  
 29, *L. sp. A.*  
 29, *L. sp. B.*  
 24, *L. alato* Hazel.  
 14, 17, *L. corrugata* LeRoy.  
 24, *L. edwardsae* Hazel.  
 24, *L. scarobeaus?* Howe & Law.  
*Tringlymus* (Blake, 1950).  
 34, *Tringlymus sp.*  
 Familia Leptocytheridae (Hanai, 1957).  
*Callistocythere* (Ruggieri, 1953).  
 5, 9, *C. cranekeyensis* Puri.  
*Gangamocytheridea*.  
 6, 8, 12, 23, 40, *G.?* *plicata* Bold 1968.  
*Kejia*.  
 5, 8, *K. demissa* Brady.  
*Leptocythere* (Sars, 1925).  
 16, 37, *L. sp.*  
 1, *L. nikraveshae* Morales.  
*Morkhovenia*.  
 3, 4, 5, 6, 8, 10, 12, *M. inconspicua* Brady.  
*Tanella* (Kingma, 1948).  
 1, *T. gracilis* Kingma.  
 Familia Limnocytheridae (Klie, 1938).  
*Limnocythere* (Brady, 1868).  
 11, *L. spp.*  
 25, *L. bradburyi* Forester.  
 25, *L. itasca*.  
 39, *L. reticulata* Sharpe (ex - *L. Zumpango*, Xaltocan, Texcoco, de México).  
 39, *L. sanctipatricii* Brady & Robertson (ex - *L. Zumpango*, Xaltocan, de México).  
 27, *L. sappaeis* Staplin.  
 39, *L. verrucosa* Hoff (Xaltocan, Texcoco).  
 16, 17, *L. sanctipatricii* Brady & Robertson = 18, *L. cf. sanctipatricii*.  
 Familia Loxoconchidae (Sars, 1925).  
*Cytheromorpha* (Hischmann, 1909).  
 26, 29, 38, *C. sp.*  
 2, *C.?* *anceps* Krutak.  
 8, *C. apheles* Bold.  
 40, *C. paracastanea* Swain.  
 23, 29, *C. warneri* Howe & Supurgeon.  
 17, 23 *C. aff. warneri* Howe & Supurgeon.  
 1, 9, 10, 11, 12, *C. paracastanea* Swain = 2, *C. aff. paracastanea* Swain.  
*Loxoconcha* (Sars, 1866).  
 11, *L. spp.*  
 8, 16, 30, 39, *L. n. sp.*  
 9, 10, 11, 12, 40, *L. sp. A* Machain-Castillo.  
 9, 10, 11, 12, 40, *L. sp. B* Machain-Castillo.  
 21, *L. sp. B.*  
 9, 11, 21, *L. sp. C* Machain-Castillo.  
 21, *L. a sp. D.*  
 21, *L. sp. E.*  
 11, 21, *L. sp. F.*  
 6, 8, 10, 12, *L. avellana* Brady.  
 10, 12, 40, *L. bananensis* Bold.  
 17, 20, 21 *L.?* *emaciata* Swain.  
 11, 12, 40 *L. fisheri minima* Teeter.  
 23, *L. hazeli* Machain.  
 19, 37, *L. lapidiscola* Hartmann.  
 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21, *L. lenticulata* LeRoy.  
 1, 10, 23, *L. matagordensis* Swain.  
 40, *L. moralesi* Kontrovitz.  
 42, *L. purisubrhombidea*.  
 29, *Lo. reticularis* Edwards.  
 6, *L. suboculocrista* Teeter.  
 17, 18, 19, 20, *L. tamarindoidea* Swain.  
 8, 12, 23, *L. wilberti* Puri.  
 23, *L. sp. aff. helenae* Crouch.  
 31, *L. aff. perdecora* Alexander.  
 1, *L. aff. sarasotana*.  
 38, *L. sp. aff. woodwardsensis* Howe-Law.  
 6, *L. postdorsoalata* gp. Puri = 8 *L. postdorsoalata*.  
 19, *L. sp. = 20, Palmoconcha laevimarginata* Swain & Gilby.  
 6, *L. fisheri* Brady = 8, *Loxocorniculum fisheri* Brady.  
 6, 10, *L. dorsotuberculata* Brady = 8, 12, *L. dorsotuberculata*.  
 1, 7, 8, 29, *L. purisubrhomboida* Edwards Benson & Coleman = 9, 10, 11, 12, *L. moralesi* Kontrovitz.  
*Loxocorniculum*.  
 16, 28, 35, *L. sp.*  
 21, *L. sp. A.*  
 19, 21, *L. sp. B.*  
 17, 18, 19, 20, 21, 22, 35, *L. sculptoides* Swain.  
 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 12, 13, 23, 40, *L. tricoratum* Krutak.  
 3, 4, 5, *L. cf. postdorsoalata* Puri.  
*Phlyctocythere* (Keij, 1938).  
 37, 36, *P. sp.*  
 10, 12, 40, *P. sp. 2* Bold.  
 8, *P. sp. = ? 9, P. sp.*  
*Touroconcha*.  
 23, *T. lapidiscola* Hartmann.  
 Familia Paradoxostomatidae (Bredy & Norman, 1889).  
 Subfamilia Paradoxostomatinae (Brady & Norman, 1889).  
*Paracytherois* (Müller, 1894).  
 18, 36, *P. mexicana* McKenzie & Swain.

- Paracytheroma* (Juday, 1907).  
6, *P. sp.*  
40, *P. stephensoni* Puri 1954.  
9, 10, 11, 12, 40, *P. texana* Garbett & Maddocks.  
16, *P. pedrensis* Juday = *Schlerochilus nasus* Benson.  
*Paradoxostoma* (Fisher, 1855).  
8, 9, 40, *P. sp.*  
10, 11, 12, *P. spp.*  
6, 11, 16, *P. sp. A.*  
6, 16, *P. sp. B.*  
6, *P. sp. C.*  
18, *P. sp. 1.*  
18, *P. sp. 2.*  
9, 10, 11, 12, *P. ensiforme* Brady.  
18, *P. micropunctata* Swain.  
6, *P. pequegnati* McKenzie.  
17, 19, *P. cf. hodgei* Brady.  
16, *P. cf. rarum* Muller.  
*Xiphichilus* (Brady, 1870).  
16, *X. tenuissimum* Norman = 17, 19, 20, *X. tenuissimoides* Swain.  
Subfamilia Cytheromatinae (Elofson, 1939).  
*Cytheroma* (Müller, 1894).  
17, 19, *C. aff. "Microcythere" gibba* Muller = 16, 21, *M. cf. gibba*  
*Pellucistoma* (Coryell & Fields, 1937).  
8, 30, *P. sp.*  
21, *P. sp. A.*  
21, *P. sp. B.*  
18, 21, *P. bensoni* McKenzie & Swain.  
36, 37, 40, *P. magniventra* Edwards.  
14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 36, 37, *P. scrippsi* Benson.  
8, *P. aff. howei* Coryell & Fields.  
1, 5, 9, 10, 11, 12, 23, 29 *P. magniventra* Edwards = 8, *P. aff. magniventra*.  
*Schlerochilus*.  
17, 19, 20, *S.? contortellus* Swain.  
14, 19, *S. nasus* Benson.  
6, *S. sp. =? 8, 10, 12, S. sp.*  
Subfamilia Microcytherina (Klie, 1938).  
*Microcythere* (Müller, 1894).  
16, *M. n. sp.*  
8, *M. howei* Puri = 9, *M. sp.*  
18, *M. cf. subterranea* Hartmann.  
*Megacythere*.  
15, 42, *M. johnsoni* Mincher.  
17, 18, 36, 37, *M. punctocostata* Swain.  
23, *M. repexa* Garbett & Maddocks.  
42, *M. stphensoni*.  
1, 2, 7, *M. johnsoni* Mincher = 11, *M. repexa* Garbett & Maddocks.  
1, 7, *M. stephensoni* Puri = 9, 10, 11, 12, *Paracytheroma stephensoni* Puri.  
Familia Pectocytheridae (Hanai, 1957).  
*Munseyella* (van den Bold, 1957).  
21, *M. sp. B.*  
23, 40, *M. bermudezi louisianensis* Kontrovitz.  
21, *M. pedroensis* Triebel.  
3, 4, *M. cf. minuta* =? 9, 10, *M. bermudezi louisianensis* Kontrovitz = 11, *M. louisianensis* Kontrovitz.  
Familia Psammocytheridae (Klie, 1938).  
*Psammocythere* (Kile, 1936).  
16, *P. n. sp.*  
Familia Schizocytheridae (Howe, 1961).  
*Neomonoceratina* (Kingma, 1948).  
40, *N. n. sp.*  
1, 10, 11, 12, *N. mediterranea* Ruggieri = 9, *N. sp.*  
*Paijenborchella* (Kingma, 1948).  
34, *P. mezquitalensis* Carreño & Croin.  
34, *P. trigona* Marianos & Valentine.  
*Palmenella* (Hirschmann, 1916).  
20, *P.? sp.*  
21, *P. californica* Triebel.  
14, *P. carida* Benson.  
Familia Trachyleberididae (Silvestre-Bradley, 1948).  
*Acanthocythereis*.  
29, 34, *A. sp.*  
29, *A. sp. A.*  
29, *A. sp. B.*  
29, *A. exanthemata* gr. Ulrich & Bassler.  
29, *A. floriensis* Howe & Chambers.  
29, *A. gomillionensis* Howe & Ellis.  
29, *A. waynensis* Butler.  
34, *A. washburni* Stephenson.  
*Actinocythereis* (Puri, 1953).  
40, *A. n. sp.*  
11, 12, *A. sp. A.*  
11, 12, *A. sp. B.*  
40, *A. bahamensis* Brady.  
24, *A. dacyi* Howe & Law.  
24, *A. grigsbyi* Howe & Cahmbers.  
30, 8, *A. gomillionensis* Howe & Ellis.  
24, *A. quadratosphata* Howe & Law.  
24, *A. rosefieldensis* Howe & Law.  
42, *A. subquadrata*.  
24, 38, *A. thomsoni* Howe & Lea.  
*Actinocythereis vineyardensis* Cushman.  
24, 30, 8, *Ac. waynensis* Butler.  
23, *A. sp. cf. gomillionensis* Howe & Ellis.  
*A. bahamensis* = 7, *A. subquadrata* = 9, 10, 11, 24, *A. grigsbyi* Howe & Chambers.  
1, *A. triangularis* = 6, 8, 12, 13, 24, *A. quadrutaspinata* Howe & Law.  
*Ambocythere* (van den Bold, 1957).  
31, 22, *A. sp.*  
9, 10, 11, 12, 40, *A. caudata* Bold.  
38, *A. subreticulata* Bold.  
38, *A. sp. aff. elongata* Bold.  
23, *A. cf. sp. A* cronin, 1983.  
*Ambostracon*.  
16, 19, 20, *A. sp.*  
21, *A. sp. G.*  
21, *A. sp. I.*  
21, *A. sp. J.*  
21, *A. sp. K.*  
21, *A. sp. L.*  
21, *A. sp. P.*  
21, *A. sp. O.*  
17, 18, *A. hulingsi* McKenzie, Swain.  
22, *A. glauca* Skogsberg.  
21, *A. microreticulatum* Le Roy.  
17, 22, *A. vermillionensis* Swain.

- 17, *A. sp.* = 18, *Anterocythere purii* McKenzie, Swain = 21, *Caudites puri*.  
 35, *A. aff. costatum* Hazael.  
*Anterocythere*.  
 22, *A. sp.*  
*Archicythereis* (Howe, 1936).  
 32, *A. holmani* Le Roy.  
*Bajacythere*.  
 34, *B. bajaensis* Carreño & Cronin.  
*Buntonia* (Howe, 1935).  
 31, 34, 38, *B. sp.*  
 23, *B. boldi* Machain-Castillo.  
 24, *B. shubutaensis* Howe.  
 40, *B. tracheri* Machain-Castillo.  
 9, 23, *B.?* *sp.* A = 11, *B. spp.*  
 9, *B. boldi* Machain-Castillo = 10, 11, 12 *B. n. sp.* = *B. tacheri* Machain & Gío.  
*Bradleya* (Hornibrook, 1952).  
 9, *B. dictyon* Brady.  
 23, *B. normani* Brady.  
 14, 21, *B. pennata* LeRoy.  
 14, *B. aurita* Skogsberg = 18, 19, *Mutilus aurita* Benson = 20, 21, *Radimella aurita*.  
 14, 16 *B. diegoensis* LeRoy = 21, *Ambostracon diegoensis*.  
 14, *B. cf. schencki* LeRoy = 18, *Hemicytherideis sp.* = 21, *Coquimba schencki*.  
*Cativella* (Coryell & Fields, 1937).  
 16, 29, *C. n. sp.*  
 9, 11, 21, *C. sp. A.*  
 21, *C. sp. B.*  
 37, *C. dispar* Hartmann.  
 23, *C. navis* Coryell & Fidels.  
 32, 35, *C. semitransruscens* Crouch.  
 17, 19, 21, 35, 36, *C. unitaria* Swain.  
 8, *C. yoni* Puri.  
 15, *C. cf. dispar* Hartmann = 17, 18, *C. dispar*.  
*Coquimba*.  
 8, *C. congestocostata* Bold = 11, *Puriana sp. A.*  
*Costa* (Neviani, 1928).  
 31, *C. sp.*  
 17, 21, 33, 36, 37, *C.?* *sanfelipensis* Swain.  
 16, *C. cf. seminuda* Bold = 17, *C. cf. variabilicostata seminuda*.  
*Cythereis* (Jones, 1849).  
 14, *C. glauca* Skogsberg.  
 38, *C. hysonensis* Howe & Chambers var. *dohmi*.  
*Echinocythereis* (Puri, 1954).  
 10, 23, *E. sp.*  
 2, 9, *E. sp. A.*  
 9, *E. sp. B.*  
 29, *E. garretti* Howe & Mc Guirt.  
 6, 8, 9, 10, 11, 12, 23, 24, 40, *E. margaritifera* Brady.  
 30, 8, 38, *E. meguirti* Howe.  
 9, 10, 11, 12, 40, *E. spinireticulata*, Kontrovitz.  
*Hazelina*.  
 34, *H. sp.*  
*Henryhowella* (Puri, 1957).  
 25, 40, *H. sp. ex. gr. asperrima* Reuss IGM-5042-Mi.  
 8, 10, 11, 12, 23, *H. ex. gr. asperrima* Reuss.  
*Hermanites*.  
 16, 29, 38, *H.?* *sp.*  
 21, 24 *H. sp. A* Hazel, Mumma & Huff.  
 21, 24 *H. sp. B* Hazel, Mumma & Huff.  
 21, 24 *H. sp. C* Hazel, Mumma & Huff.  
 21, 24 *H. sp. D* Hazel, Mumma & Huff.  
 21, *H. sp. E.*  
 21, *H. sp. F.*  
 24, *H. sp. 1* Carreño.  
 34, *H. batequensis* Carreño & Croin.  
 6, 8, 10, 12, *H. hornibrooki* Puri.  
 3, 4, 5, 8, *H. transoceanicus* Teeter.  
 24, 30, 8, *H. tschoppi* Bold.  
*Jugosocythereis* (Puri, 1957).  
 34, *J. bermejoensis* Carreño & Cróin.  
 31, 34, *J. monrealensis*.  
 4, 40, *J. pannosa* Brady.  
 24, 30, 38, 8, *J. vicksburgensis* Howe & Law.  
*Murrayina* (Pruri, 1954).  
 29, *M. sp.*  
 29, *M. gunteri* Howe & Cambers.  
 29, *M. howei* Puri.  
 29, *M. martyni* Ulrich & Bassler.  
*Occultocythereis* (Howe, 1951).  
 8, *O. angusta* Bold.  
 34, *O. gioargaezi* Carreño & Cronin.  
 24, *Occultocythereis kewpi* Howe & Law.  
 16, *O. kewi* LeRoy = 18 *Hermanites?* cf. *kewi* H. =? 21, *H. kewi* Howe & Law.  
*Orionina* (Puri, 1954).  
 40, *O. brady* Bold.  
 14, 19, *O. lienenklausi* Müller.  
 17, 19, 21, 22, 36, *O. pseudovaughani* Swain.  
 6, 8, 37, *O. serrulata* Brady.  
 16, 23, *O. vaughani* Ulrich & Bassler.  
 1, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 12, 13, *O. bradyi* Bold = 11, *O. sp. A.*  
*Phacorhabdotus* (Howe & Laurencich, 1953).  
 24, *P. wrians* Bomirnaon.  
*Puriana* (Coryell & Fields, 1953).  
 6, 8, 32, *P. sp.*  
 2, 7, 11, 21, 42, *P. sp. A* Krutak.  
 21, *P. sp. B.*  
 5, *P. sp. 1.*  
 23, *P. carolinensis* Hazael.  
 6, 8, 9, 10, 11, 12, *P. convoluta* Teeter.  
 23, *P. gatunensis* Coryell & Fields.  
 15, *P. horrida* Benson & Kaesler.  
 10, 12, *P. matthewsi*.  
 23, *P. moles*.  
 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 35, 36, 37, *P. pacifica* Benson.  
 29, *P. sugipunctata* Ulrich & Bassler.  
 5, *P. cf. krutaki* Kontrovitz.  
*P. sp. cf. bajaensis* Cronin.  
 40, *P. krutaki* Kontrovitz 1976.  
 3, 4, 9, 10, 11, 12, *P. krutaki* Kontrovitz = ? 2, *P. sp. A* = ? 6, *P. rugipunctata*.  
*Quadracythere* (Hornibrook, 1952).  
 8, 30, *Q. sp.*  
 16, *Q.?* *n. sp.*  
 3, 4, *Q. sp. 1.*  
 23, *Q. compacta* Brady.

- 8, *Q. lankfordi* Teeter.  
 5, 6, 8, 12, 13, *Q. producta* gp. Brady.  
 14, *Q. regalia* Benson = 17, *Hemicythere* sp. A = 18, *Procythereis?* *regalis*.  
 16, *Q.?* cf. *regalia* Benson.  
*Trachyleberidea* (Bowen, 1953).  
 16, 17, *T.* sp.  
 9, 37, *T.* spp.  
 16, *T.?* n. sp.  
 16, *T.?* sp. b.  
 16, *T.?* sp. c.  
 16, *T.?* sp. d.  
 38, *T. blanpledi* Howe var. *meluinensis*.  
 18, 19, *T. henryhowei*, McKenzie & Swain = 21, *Neocaudites henryhowei*.  
 17, 19, *T. tricornis* Swain (parte) = 20, *Lucasocythere tricornis*.  
 19, *T. tricornis* Swain (parte) = 20, *Lucasocythere sanmartinensis* Swain & Gilby.  
*Trachyleberis* (Brady, 1898).  
 8, 30, 31, 36, *T.* sp.  
 21, 37, *T.* sp. A Valentine.  
 21, *T.* sp. B.  
 29, *T. bermudezi* sp 1 Bold.  
 35, *T. henryhowei* McKenzie & Swain.  
 35, *T. tricornis* Swain.  
 Familia Xestoleberidae (Sars, 1928).  
*Microxestoleberis* (Müller, 1894).  
 35, *M. willemi* Carreño.  
*Uroleberis* (Triebe, 1958).  
 6, *U. angulata* Brady.  
*Xestoleberis* (Sars, 1866).  
 6, 8, *X.* sp.  
 12, 23, *X.* spp.  
 23, *X.* sp. 1 Maddocks.  
 23, 6, *X.* sp. 2 Teeter.  
 14, *X.s banda* Benson.  
 6, 12, 40, *X. curassavica* Klie.  
 40, *X. duo* Bold.  
 22, 28, 35, *X. hopkinsi* Skogsberg.  
 17, *X. parahowei* Swain.  
 40, *X. punctata* Tressler.  
 40, *X.s rigbyi* Morales.  
 18, *X. scammonensis* McKenzie & Swain.  
 24, 38, *X. vicksburgensis* Hawe.  
 6, *X. aff. curassavica* Klie.  
 9, *X. cf. duo* Bold.  
 3, 4, 5, *X. cf. sp 1* Maddocks.  
 17, *X. cf. nana* Brady.  
 16, 8, 12, *X. punctata* Tressler = 11, *X. sp. A.*  
 1, 7, 9, 10, *X. rigbyi* Morales = 11, *X. sp. B.*  
 3, 4, 5, *X. cf. sp. 2* Teeter.  
 13, *X. aff. margaritea* G.S. Brady.  
 18, *X. eulitoralis* Hartmann = 20, *X. cf. eulitoralis*.  
 14, 19, *X. aurantia* (Baird) (parte)=17, 18, 19, 20, *X. hopkinsi* Skogserbeg.  
 8, 12, *X. antillea* Bold = 9, *X. cf. antillea*.  
 Suborden Platycopina (Sars, 1866).  
 Familia Cytherellidae (Sars, 1866).  
*Cytherella* (Jones, 1849).  
 6, 8, 22, 23, 29, 36, *C.* sp.  
 9, 34, *C.* spp.  
 2, 9, 11, 16, 21, 40, *C. sp. A.*  
 40, *C. sp. B.*  
 31, *C. sp.1* IGM-663-Mi.  
 31, *C. sp.2* IGM-664-Mi.  
 31, *C. sp.3* IGM-665-Mi.  
 4, *C. anceps* Krutak.  
 40, *C. arostrata* Kornicker.  
 14, 21, *C. banda* Benson.  
 24, *C. hannai* Howe & Law.  
 6, *C. harpago* Kornicker.  
 36, *C. grossmani*.  
 24, *C. navetensis* Bold.  
 17, *C. ovularia*.  
 17, 22, 35, 36, 37, ? *C. parapunctata* Swain.  
 8, 9, 10, 11, 12, 23, 40, *C. vermilionensis* Kontrovitz.  
 24, *C. sp. aff. sylverinica* Howe & Law.  
 23, *C. sp. aff. pulchra* Brady.  
 23, 24, *C. sp. aff. hanni* var.  
 1, 7, 42, *C. aff. harpago* Kornicker.  
 6, 8, 12, *C. arostrata* Kornicker=10, *C. cf. arostrata* Kornicker.  
 8, *C. aff. pulchra* Brady =9 *C. sp. A*=11, *C. sp. B.*  
 23, 24, 29, *C. sp. aff. hannai* Howe & Lea.  
 38, *C. sp. aff. danuillensis* Howe.  
 18, *C. vizcainoensis* McKenzie, Swain = 19, *C. cf. vizcainoensis* McKenzie, Swain.  
*Cytherelloidea* (Alexander, 1929).  
 6, 8, 17, 19, 29, 30, *C.* sp.  
 16, *C. n. sp.*  
 21, 37, *C. sp. A* Swain.  
 21, 37, *C. sp. B* Swain.  
 21, *C. sp. C.*  
 16, *C. n. sp. A.*  
 16, *C. n. sp. B.*  
 14, 17, 19, 21, *C. californica* LeRoy.  
 35, *C. dobladoensis*.  
 24, *C. hiwannensis*.  
 23, *C. leonensis* Howe.  
 20, *C. moccasinensis* Sexton.  
 36, *C. parate*.  
 17, *C. sanlucasensis* Swain.  
 8, 12, 23, 40, *C. umbonata* Edwards.  
 20, *C. vernoni* Sexton.  
 37, *C.a waril*  
 16, *C. cf. umbonata* Edwards  
 24, *C. sp. cf. alexanderi*  
 8, 13, *C. praecipua* Bold? =11, 12, *C. spp.* (parte) 6, *C. umbonata* Edwards =8, *C. sp. B* Bold =9, *C. sp. A* =10, 12, *Cytherelloidea* cf. *umbonata*.  
 22, *C. sp. aff. praecipua* Bold.  
 40, *C. cf. umbonata* Edwards 1944.  
 8, 23, *C. aff. leonensis* Howe.  
 9, *C. sp. aff. astleberreyensis* = 11, *C. spp.*  
 22, *C. aff. paratewarii* Swain & Gilby.  
 19, *C. praecipua* Bold = 20, 35, *C. aff. praecipua*.  
 Orden Mydocopida (Sars, 1865).  
 Suborden Mydocopida (Sars, 1866).  
 Superfamilia Cypridinacea (Baird, 1850).

Familia Cypridinidae (Baird, 1850).

*Tetragonodon* (Brady & Norman, 1896).

6, *T. ctenorhynchus* Brady.

Especies no ubicadas

8, 30, *Cocoaia grigsbyi chicasawayana* Stephenson.

8, 30, *C. grigsbyi* Howe & Chambers.

8, 30, *Konarocythere* sp.

35, *Pteroloxa guaymasensis* Swain.

37, *Perspicycytheris perspicilla*.

37, *Palmoconcha laevimarginata*.

Número total de especies citadas para México: 883.

## APÉNDICE 20.2.

### Bibliografía de ostracofauna de México (1858-2001).

#### Fósiles

AGUILAR-PIÑA, M. 1992. Aspectos bioestratigráficos y paleoecológicos de los ostrácodos y moluscos de los pozos Xicalango-101 y Pol-1 de la planicie costera del Golfo de México (res.), 11a Convención Geológica Nacional S. G. M. Resúmenes: 9-5, Crustáceos (Ostrácodos) y moluscos, Cenozoico, Golfo de México.

ALCALÁ-HERRERA, J. A. 1978. Contribución al conocimiento de los ostrácodos de la Formación Chapopote, Eoceno tardío, en su localidad tipo. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 59 p., Crustáceos (Ostrácodos), Eoceno, Veracruz.

BOLD, W. A. VAN DEN. 1977. Distribution of Tertiary and Quaternary ostracoda in Central America and Mexico. En: Ferrusquía-Villafranca, ed., Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 101: 114-137.

———. 1978. Distribution of Tertiary and Quaternary Ostracoda in Central America and Mexico. *Bol. Inst. Geol.*, 101: 114-137, Crustáceos (Ostrácodos), Eoceno-Plioceno, Veracruz, Tamaulipas.

BRUNNER, P. 1992. Ostrácodos y micromoluscos del pozo Salsipuedes no. 1, Tabasco, sureste de México. Implicaciones paleoecológicas y cronoestratigráficas (res.), 11a. Convención Geológica Nacional S. G. M. Resúmenes: 38-39, Crustáceos (Ostrácodos) y moluscos, Terciario, Tabasco.

CARREÑO, A. L. 1974. Fauna de ostrácodos de la Formación Mesón (Oligoceno) en su localidad tipo, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, Crustáceos (Ostrácodos), Oligoceno, Veracruz.

———. 1979. Les Ostracodes de la Sous-Province Tampico-Misantla, Mexique. Université de Paris, These de Docteur, 205 p., Crustáceos (Ostrácodos), Mioceno, Tamaulipas y Veracruz.

———. 1980. Los ostrácodos de edad oligomiocénica de la subprovincia Tampico- Misantla, área centrooriental de México. Parte I. Oligoceno: Formación Mesón. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 4(1): 37-45, Crustáceos (Ostrácodos), Oligoceno, Tamaulipas y Veracruz.

———. 1981 (1983). Ostrácodos y foraminíferos planctónicos de la localidad Loma del Tirabuzón, Santa Rosalía, Baja California Sur e implicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 5(1): 55-64.

———. 1983. Ostrácodos y foraminíferos planctónicos de la Loma del Tirabuzón, Santa Rosalía, Baja California Sur, e implicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 5(1): 55-64, Crustáceos (Ostrácodos) y foraminíferos, Plioceno, Baja California Sur.

———. 1984. Los ostrácodos de edad oligomiocénica de la subprovincia Tampico- Misantla, área centrooriental de México. Parte III. Oligoceno: Formación Alazán. 3er Congr. Lat. de Paleontología, Memorias, pp. 480-487, Crustáceos (Ostrácodos), Oligoceno, Tamaulipas.

———. 1985. Biostratigraphy of the Late Miocene to Pliocene on the Pacific island María Madre, Mexico. *Micropaleontology*, 31(2): 139-166, Foraminíferos, ostrácodos y nanoplancton, Mioceno-Plioceno, Islas Mariás.

———. 1986. Los ostrácodos de la edad oligo-miocénica de la subprovincia Tampico-Misantla, áreas centrooriental de México. Parte II. Mioceno: Formación Mesón y Tuxpan. *Rev. Inst. Geol. UNAM*, 6, (2): 178-192.

———. 1990. Ostrácodos lacustres del Paleolago de Texcoco. *Rev. Soc. Mex. Paleont.*, 3(1): 117-135, Crustáceos (Ostrácodos), Cuaternario, Cuenca de México.

———. 1992. Neogene microfossils from the Santiago Diatomite, Baja California Sur, México. En: Alcayde-Orraca, M. & Gómez-Caballero, A., (eds.) Calcareous Neogene microfossils of Baja California Sur, México. *Paleontol. Mex.*, 59(1): 1-37, 178-192.

———. 1992. Calcareous Neogene microfossils of Baja California Sur, Mexico; Part 2, Early Neogene foraminifera and associated microfossils of the Cerro Tierra Blanca Member (El Cien Formation), Baja California Sur, Mexico. *Paleontol. Mex.*, 59: 39-93, Foraminíferos, algas y ostrácodos, Oligoceno-Mioceno, Baja California Sur.

——— & T. M. CRONIN. 1993. Middle Eocene Ostracoda from Baja California Sur, México. *J. Micropaleontology*, 12(2): 141-153.

——— & R. GÍO-ARGÁEZ. 1976. Los ostrácodos de la Formación Mesón y su correlación. 3er Congreso Latinoamericano de Geología, Resúmenes: 31, Crustáceos (Ostrácodos), Oligoceno, Tamaulipas y Veracruz.

CELIS-GUTIÉRREZ, S. & V.M. MALPICA-CRUZ. 1976. Estudio del Pleistoceno en Bahía Kino, Sonora, México. 3er. Congreso Latinoamericano de Geología, Resúmenes: 32, Foraminíferos, ostrácodos y micromoluscos, Pleistoceno, Sonora.

——— & ————. 1983. Contribución al estudio del Cuaternario marino en el Arroyo Camaléon, Baja California Sur. 7a Convención Geológica Nacional S.G.M. Resúmenes: 48, Moluscos, foraminíferos y ostrácodos, Cuaternario, Baja California Sur.

CUSHMAN, 3.A. 1925. An Eocene fauna from the Moctezuma River, Mexico. *Bulletin of the A. A. P. G.*, 9(2): 298-303, Crustáceos (Ostrácodos) y foraminíferos, Eoceno, Veracruz.

DÍAZ-LOZANO, E. 1936. Estratigrafía de un yacimiento fosilífero encontrado en la Colonia de "Los Alamos", D. F. *Boletín de la S.G.M.*, 9(5): 289-293, Crustáceos (Ostrácodos) y diatomeas, Pleistoceno, Distrito Federal.

FLORES-DÍAZ, A. 1965. Estudios preliminares de ostrácodos y sus relaciones edáficas en los ex lagos de Zumpango, Xaltocan, Texcoco, México, Xochimilco y Chalco., Tesis

- de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 60 p., Crustáceos (Ostrácodos), Cuaternario, Distrito Federal y Estado de México.
- GÍO-ARGÁEZ, R. 1982. Formación Tuxpan. 8th Int. Symposium on Ostracoda Application to, Field Guide: 44-48, Crustáceos (Ostrácodos), Mioceno, Veracruz.
- & M. L. MACHAIN. 1978. Microfauna de ostrácodos de la Formación Escolín. *Boletín de la S. G. M.*, 39(1): 20, Resúmenes IV Conv. Geol. Nal. Crustáceos (Ostrácodos), Mioceno, Veracruz.
- & A. M. PÉREZ-GUZMÁN. 1978. La ostracofauna de la Formación Horcones y su correlación. *Bol. S. G. M.*, 39(1): 20-21, Resúmenes IV Conv. Geol. Nal., Crustáceos (Ostrácodos), Oligoceno, Veracruz.
- GUERRERO-ARENAS, R. 1998. Foraminíferos y ostrácodos de la localidad tipo de la Formación Tepetate en Baja California Sur, México: Implicaciones bioestratigráficas y paleoambientales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, Foraminíferos y ostrácodos, Eoceno, Baja California Sur.
- HOLDEN, J. C. 1969. Paleocene ostracods from Baja California, Mexico. *Geol. Soc. Amer. Special Papers*, 121: 140-141, Crustáceos (Ostrácodos), Paleoceno, Baja California.
- LAURENCICH, L. A. 1969. Some Ostracoda from the Alazán Formation, Mexico. *Micropaleontology*, 15(4): 493-503, Crustáceos (Ostrácodos), Oligoceno, Tamaulipas.
- LEROY, L. W. 1943. Pleistocene and Pliocene Ostracoda of the coastal region of Southern California., *J. Paleontol.*, 17, Crustáceos (Ostrácodos), Plioceno y Pleistoceno, Baja California.
- LOZANO-GARCÍA, S. & A.L. CARREÑO. 1987. Indicadores micropaleontológicos de condiciones climáticas y lacustres de la Cuenca de México: ex Lago de Texcoco. *Rev. Soc. Mex. Paleont.*, 1(1): 192-202, Polen, algas, ostrácodos, Pleistoceno, Cuenca de México.
- LOZO, Jr., F. E. 1943. Aptian (Lower Cretaceous) Foraminifera and Ostracoda from San Juan Raya, Puebla, Mexico (abs.). *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 54(12): 1831, Foraminíferos y ostrácodos, Cretácico, Puebla
- MACHAIN-CASTILLO, M. L. 1978. Los ostrácodos de la Formación Escolín, Mioceno basal, Cuenca Sedimentaria Tampico. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Crustáceos (Ostrácodos), Mioceno, Tamaulipas
- . 1985. Pliocene Ostracoda of Southeastern Mexico Part I Encanto and Concepcion Biofacies. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*
- . 1986. Pliocene Ostracoda of southeastern Mexico, Part I. Encanto and Concepcion biofacies. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 38: 81-1R2, Crustáceos (Ostrácodos), Plioceno, Veracruz.
- MARTÍN-BARAJAS, A., S. VÁZQUEZ-HERNÁNDEZ, A. L. CARREÑO, J. HELENS, F. SUÁREZ-VIDAL & J. ÁLVAREZ-ROSALES. 2001. Late Neogene Stratigraphy and tectonic control of facies evolution in the Laguna Salada Basin, Northern Baja California, México. En: Halfar, J. and Nava-Martínez, E. Eds., Sedimentation and tectonics along a rift basin margin: *The Gulf of California. Sedimentary Geology*, 144: 5-35.
- MARTÍNEZ-GRANADOS, M.A. 1978. Glosario ilustrado de términos relacionados con el estudio de los Ostrácodos post-paleozoicos. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, 5", Crustáceos (Ostrácodos), Mesozoico y Cenozoico.
- PALACIOS-FEST, M. R. 1989. Late holocene ostracodes as hydrochemical indicators in the Phoenix Basin. En: Ackerly N. W. & T. K. Henderson (eds.). Prehistoric agricultural activities on the Lehi-Mesa Terrace: perspectives on Hohookam irrigation cycles. *Northland Research, Inc., Flagstaff*, pp. 263-278.
- PÉREZ-GUZMÁN, A. M. 1978. Contribución al conocimiento de la fauna de ostrácodos en la localidad tipo de la formación Horcones (Eoceno-Oligoceno) en el Estado de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, Crustáceos (Ostrácodos), Eoceno-Oligoceno, Veracruz.
- STEPHENSON, M. B. 1942. Some Claiborne Eocene ostracoda of the genus *Cytheridea* from the Gulf Coast., *J. Paleontol.*, 16(1): 105-115, Crustáceos (Ostrácodos), Eoceno, Veracruz.
- TÉLLEZ-GIRÓN, C. 1950. Ostrácodos fósiles de México. *Bol. Asoc. Mex. Geól. Petr.*, 2(6): 40-412, Crustáceos (Ostrácodos), Cretácico a Holoceno, Veracruz, Puebla, Distrito Federal.

#### Recientes

- ALMEIDA-LEÑERO. L. 1973. La fauna de ostrácodos en los sedimentos recientes del Lago de Tequesquitengo, Morelos, Méx. Tesis Profesional, Biología. Facultad de Ciencias UNAM. 45 p.
- BENSON, R. H. 1959. Ecology of recent ostracodes of the Todos Santos Bay region, Baja California, México, Kansas Univ. Paleont. Contr. *Arthropoda, Art. 1*, 80 p. 11 pls.
- & R. L. KAESLER. 1963. Recent marine and lagoonal ostracodes from the Estero de Tastiota region, Sonora, México (Northeastern Gulf of California) Kansas Univ. Pleont. Contr. *Arthropoda, Art. 1*, 180 p. 11 pls.
- BOLD, W. A. VAN DEN. 1988. Ostracoda of Alacran Reef. Campeche Shelf, México. *Tul. Stud. Geol. Paleont.*, 21(4): 143-155.
- CARREÑO, A. L. 1984. Ostrácodos Recientes del Estero Prago, Laguna de Términos, Campeche, México, pp. 603-611. En: Perilliat, M. C. (ed.) *Memoria III Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 14-18 octubre, Oaxtepec, Morelos, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología.
- & J. HELENES. En prensa. Geology and ages of the islands. En: Case, T. J.; Cody, M. L. & Excurra, E., (eds.). *Island biogeography in the Sea of Cortez*. Oxford Press.
- & L. R. SEGURA-VERNÍS. 1992. Ostrácodos de la formación Trinidad, Baja California Sur, México, pp. 101-110. En: Álvarez-Arellano, A. & Carrillo-Vázquez, A. (eds.). *I International Meeting on Geology of the Baja California Peninsula*, 4-9 de abril 1991, La Paz, Baja California Sur, México.
- , J. LEDESMA-VÁZQUEZ & R. GUERRERO-ARENAS. 2000. Biostratigraphy and depositional history of the Tepetate Formation, at Arroyo Colorado (early-middle Eocene), Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas*, 26(1): 1-24.
- FORESTER, R. M. 1985. *Limnocythere bradburji* n. sp.: A Modern Ostracode from Central México and Possible Quaternary Paleoclimatic indicator. *J. Paleontol.*, 59(1): 8-20.

- FURTOS, N. C. 1936. On the Ostracoda from the Cenotes of Yucatán and Vicinity, pp. 457-489. En: Pearse, A. S.; Creaser, E. P.; Hall, F. G. et al. (eds.). *The Cenotes of Yucatan a Zoological and Hydrographic Survey*. Carnegie Inst. Washington Publ.
- GÍO-ARGÁEZ, F. R. 1980. Investigaciones sobre Ostrácodos en México. *Min. Not.*, 4(51): 58-66. Crustáceos (Ostrácodos), Cenozoico.
- . 2000. Distribución y Sistemática de los Ostrácodos de la Bahía de Campeche, México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Div. Estudios de Posgrado 107 p.
- & P. K. KRUTAK. 1982. Libro guía de la excursión Post-Simposio. Ostrácodos de México, Planicie Costera del Golfo de México. Octavo Simposium Internacional de ostrácodos "Aplicación de ostrácodos en problemas económicos y científicos". Instituto de Geología UNAM.
- & M. L. MACHAIN-CASTILLO. 1996 Contribución al conocimiento de los ostrácodos (Crustacea) del Sur del Golfo de México. En: Tomo extraordinario. 125 Aniversario de la RSEHN, Madrid.
- & ———. 1998 La diversidad marina: el caso de los ostrácodos. *Ciencia Ergo Sum*, 5(1): 73-76.
- & A. GAYTÁN CABALLERO 2002. Los Ostrácodos de la Zona Económica Exclusiva de México. Parte I: LA BAHÍA DE CAMPECHE. *Artículos en línea JAINA* pp. 1-11.
- , ———, J. ALCALÁ-HERRERA & D. RODRÍGUEZ-VÉLEZ. 1995. Ostrácodos de la Plataforma Continental de Sinaloa y Nayarit, México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 46: 55-72.
- KRUTAK, P. R. 1971. The Recent Ostracoda of laguna Mandinga, Veracruz, México. *Micropaleontology*, 17(1): 1-30.
- . 1972. Laguna de Mandinga, Veracruz.
- . 1982. Modern ostracodes of the Veracruz-Anton Lizardo Refs, México. *Micropaleontology*, 28(3): 258-288.
- & F. R. GÍO-ARGÁEZ. 1980. Modern ostracod species diversity, dominance, and biofacies patterns Veracruz-Anton Lizardo Refs, México. *An. Centro Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 7(2): 181-198.
- & ———. 1994. Ecology, Taxonomy and distribution of dominant ostracode taxa in modern carbonate sediments, northeastern Yucatan shelf, Mexico.
- & S. E. RICKLES. 1979. Equilibrium in modern coral reefs, Western Gulf of Mexico-Role of ecology and ostracod microfauna. *Gulf Coast. Assoc. Geol. Soc. Trans*, 29: 269-274.
- MACHAIN-CASTILLO, M. L. 1989. Ostracode assemblages in the southern Gulf of México: An overview. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 16(1): 116-134.
- & F. R. GÍO-ARGÁEZ. 1989 (1991). Comparación faunística de los ostrácodos presentes en la Laguna de Términos y las costas adyacentes de la Bahía de Campeche. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 40: 35-48.
- & ———. 1990 (1992). Ostrácodos de la plataforma occidental de Yucatán. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 41: 15-22.
- & ———. 1993. "La diversidad de ostrácodos de los mares mexicanos", en *Diversidad Biológica en México*. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* (Vol. Esp.), 44: 251-266.
- & ALCALÁ-HERRERA. 1995. Los ostrácodos del Golfo de Tehuantepec, México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 46: 73-82.
- , A. M. PÉREZ GUZMÁN & R. F. MADDOCKS. 1990. Ostracoda of the terrigenous continental plataforma of the southern Gulf of México, pp. 341-353. En: Whatley, R. & C. Mayburry (eds.). *Ostracoda and Global Events*. British Micropal. Soc. Pub. Series. Chapman & Hall, Londres.
- MARTÍN-BARAJAS, A., S. VÁZQUEZ-HERNÁNDEZ, A. L. CARREÑO, J. HELENES, F. SUÁREZ-VIDAL & J. ÁLVAREZ-ROSALES. En prensa. Late Neogene Stratigraphy and tectonic control on facies evolution in the Laguna Salada Basin, Northern Baja California, Mexico. En: Halfar, J. & Nava-Martínez, E. (eds.). *Sedimentation and tectonics along a rift basin margin: The Gulf of California*. *Sedimentary Geology*.
- MARTÍNEZ M. A. 1978. Glosario ilustrado de Términos relacionados con el Estudios de los Ostrácodos Post-Paleozoicos.
- McKENZIE, K. G. 1967. Recent Ostracoda from Scammon Lagoon, Baja California. *J. Paleontol.*, 41(2): 281-305.
- MORALES, G. A. 1966. Ecology, distribution and taxonomy of Recent Ostracoda of the Laguna de Terminos, Campeche, México. *Ins. Geol. UNAM*, 81: 1-103.
- PALACIOS-FEST, M. R. & D. L. DETTMAN. 2001. Temperature controls monthly variation in ostracode valve Mg/Ca *Cypridopsis vidua* from a small dam in Sonora, Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 65, no. 15, pp. 2499-2507.
- , F. R. GÍO-ARGÁEZ & P. R. KRUTAK. 1983. Los ostrácodos (Crustacea) Recientes del Caribe mexicano y su significación faunística. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 10(1): 195-208.
- , A. L. CARREÑO, J. ORTEGA-RAMÍREZ & G. ALVARADO-VALDEZ. Aceptado, Ostracode trace element shell chemistry: a high resolution paleoenvironmental reconstruction of Laguna Babícora, Chihuahua, Mexico. *J. Limnol.*
- POAG, C. W. 1981. Ecologic Atlas of Benthic Foraminifera of the Gulf of Mexico. Marine Science International, Wood Hole, Massachusetts, 174 pp. Kesling, R. V. Reproduction of Ostracoda. pp. Q17-19. En: Moore, R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. Q, Arthropoda 3, Crustacea Ostracoda*. New York: Geological Society of America and University of Kansas Press, 442 p.
- RÍO DE LA LOZA, L. C. & C. CRAVERTI. 1958. Opúsculo sobre los pozos artesianos y las aguas naturales de más uso en la Ciudad de México, con algunas noticias sobre el corte de Valle y una lista de plantas que vegetan en las inmediaciones del desierto Viejo. *Bol. Soc. Mex. Estad.*, 1a. Época, VI (Suplem): 9-28 p. lám. 1.
- RIOJA, E. 1940a. Proyecto Biológico del Lago de Pátzcuaro. *An. Inst. Biol. UNAM*, 11: 469-475.
- . 1940b. Morfología de un ostrácodo epizoario observado sobre *Cambarus* sp. *An. Inst. Biol. UNAM*, 11: 593-609.
- . 1941. Estudio morfológico del esqueleto interno de apodemas quitinosos de *Entocythere heterodonta* Rioja. *An. Inst. Biol. UNAM*, 12: 177, 191-194.
- . 1942a. Descripción de una especie y una subespecie nuevas del género *Entocythere* Marshall, procedente de la Cuenca Chica (San Luis Potosí). *Ciencias*, 3: 201-204.

- . 1942b. Consideraciones y datos del género *Entocythere*, de sus especies con descripción de una nueva. *An. Inst. Biol. UNAM*, 13: 685, 687.
- . 1943. Nuevos datos acerca de los *Entocythere* de México. *An. Inst. Biol. UNAM*, 14: 553, 556.
- . 1944. Nuevos datos de los *Entocythere* (Crus. Ostracoda) de México. *An. Inst. Biol. UNAM*, 15: 1, 22.
- . 1945. Observaciones acerca de las variaciones de la pieza copulatoria (*Entocythere dobbin*, Rioja). *An. Inst. Biol. UNAM*, 16: 419, 423.
- . 1949. Contribución al conocimiento de las especies del género *Entocythere* de México. *An. Inst. Biol. UNAM*, 20: 315, 329.
- SAUSSURE, H. M. DE. 1858. Mémoire sur divers crustacés nouveaux de Antilles et du Mexique, *Ginebra, Mém. Soc. Phys. Hist. Nat.*, 14(2): 486-490.
- SEGURA-VERNÍS, L. R. & A. L. CARREÑO. 1991. Foraminíferos y ostrácodos de la Laguna de La Paz, Baja California, México: *Investigaciones-Marinas, CICIMAR*, v. 6, núm. 1 p. 195-224.
- SWAIN, F. M. 1967. Ostracoda from the Gulf of California. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, 101: 1-139.
- & J. M. GILBY. 1967. Recent Ostracoda Cornito Bay, western Nicaragua, and their relationship to some other assemblages of the Pacific Coast. *J. Paleontol.*, 41(2): 306-334.
- , P. L. MILLER & E. C. MANDELBAUM. 1964. Ostracoda from Gulf of California. In: *Marine Geology of the Gulf of California. A symposium. Mem. No. 3. Amer. Assoc. Pet. Geol.* 103-105.
- VÁSQUEZ-GARCÍA, L. & A. F. VILLALOBOS. 1963. Artrópoda II. Univ. Nat. Autónoma de México, 365 p.
- VERNIS-SEGURA, L. R. & A. L. CARREÑO. 1991. Análisis de la microfauna de foraminíferos bentónicos y ostrácodos de la Laguna de la Paz, Baja California Sur, México. *Inv. Mar CICIMAR*, 1(1).

---

# 21

## BRANCHIURA

Estela C. Lopretto<sup>1</sup>

**ABSTRACT.** The subclass Branchiura includes one genus (*Argulus*) and six species in Mexico. Four (67%) of these species are endemic to the country. Taxonomic studies on Mexican taxa, as well as on the Neotropical ones are scarce, and neither modern revisionary studies nor phylogenetic analyses are available for them.

### INTRODUCCIÓN

La subclase Branchiura Thorell, 1864, integrada por el único orden Arguloidea, incluye crustáceos antiguamente considerados como pertenecientes a las subclases Copepoda y Branchiopoda. Aunque el nombre suele acreditarse a Rafinesque (1815), el primer autor que lo usó para designar al orden fue Yamaguti (1963, como Argulidea). La subclase contiene una sola familia, Argulidae, cuya autoría es atribuida a Leach en 1819 (Yamaguti, 1963; Bowman & Abele, 1982; Gruner, 1996) y no a Rafinesque en 1815. En esta contribución, siguiendo el criterio de los citados y a Martin & Davis (2001), se atribuye a Leach la familia y a Yamaguti el orden. Este último autor también estableció una segunda familia (Dipteropeltidae Yamaguti, 1963), criterio seguido por varios especialistas (Cressey, 1982; Overstreet *et al.*, 1992; Malta, 1998), pero que no se comparte en la presente contribución.

### MORFOLOGÍA GENERAL

Los argúlidos, cuyo tamaño oscila entre 0.5 y 30 mm, se reconocen por estar provistos de un capa-

razón a modo de coraza dorsal bilobada, un par de ojos sésiles compuestos y 1-3 ojos nauplius persistentes en el adulto, de posición media (Fig. 21.1). Anténulas (A1) reducidas (a veces ausentes) y antenas (A2) unirramosas, reducidas o ausentes. Mandíbulas muy modificadas, que en *Argulus* están contenidas en una proboscis succionadora medial; maxilulas para la sujeción en forma de discos pedunculados (ventosas, Figs. 21.2-3), excepto en *Dolops*, que presenta un gancho terminal; maxilas por lo común con ganchos o espinas.

Con cuatro somitas torácicas, cada uno con un par de apéndices (toracópodos) birramosos y setosos, empleados en la natación, y por lo común sexualmente dimórficos; abdomen no segmentado, situado por detrás de las aberturas genitales (pares en las hembras, única y medial en los machos) y bilobado posteriormente; entre ambos lóbulos se ubica un par de diminutas ramas caudales que flanquean el ano terminal. Los espermatozoides son transferidos a las espermatecas de las hembras sin órgano copulatorio especial, si bien en *Dolops* se han observado espermátóforos (Fryer, 1958, 1960). Una vez maduros los óvulos, las hembras abandonan sus huéspedes en busca de un sustrato (vegetal, rocoso) donde depositarlos, siendo fertilizados a medida que emergen del oviducto. *Argulus* puede poner varios cientos de huevos minúsculos en una sola hilera sobre una superficie dura, pero a veces lo hace en dos o más hileras o en forma de racimo; los huevos eclosionan de dos semanas a un mes después. En *Argulus japonicus* se ha encontrado, empleando microscopía electrónica de transmisión, un modo peculiar de formación de la envoltura de los huevos que se considera único entre los crustáceos (Ikuta *et al.*, 1997). Las larvas liberadas se adhieren rápidamente a un huésped nuevo, si bien pueden sobrevivir uno o dos días sin él (los adultos, por su parte, pueden

---

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina. Correo electrónico: lopretto@museo.fcnym.unlp.edu.ar.

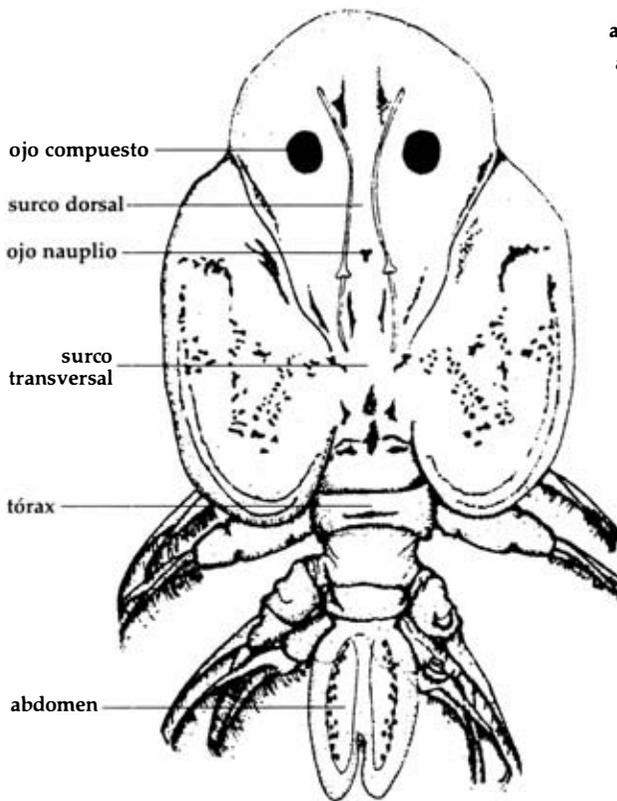


Fig. 21.1. *Argulus spinulosus*, hembra, vista dorsal.

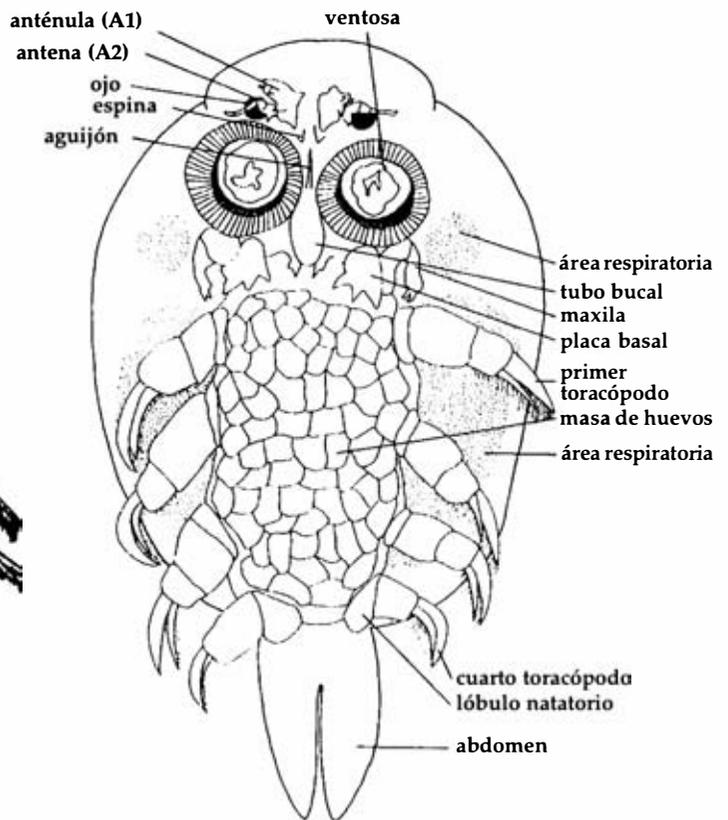


Fig. 21.2. *Argulus spinulosus*, hembra, vista ventral.

prescindir de su huésped unas dos semanas). El número de estadios larvales oscila entre siete y nueve.

## BIOLOGÍA

Los branquiuros son parásitos hematófagos eurixenos de diversas especies de peces dulceacuícolas y marinos. Eventualmente se los puede hallar sobre otros taxones, como anfibios, reptiles y crustáceos decápodos. Las especies de este grupo se encuentran sobre la superficie del cuerpo, en las branquias y la cavidad bucal, hallándose ocasionalmente en el intestino de sus huéspedes (Cressey, 1982). Causan una serie de daños por acción exfoliadora y traumática de los tejidos con sus órganos de fijación. *Argulus*, que se fija a los peces con ayuda de sus maxílulas (transformadas en ventosas o acetábulos) y de abundantes espinas pequeñas ubicadas en la superficie ventral, tiene un aguijón preoral largo y delgado (Fig. 21.2) que usa para

perforar el tegumento de los peces e inyectar enzimas digestivas, utilizando tanto las mandíbulas como la proboscis para ingerir sangre, mucus, células epiteliales y fluidos extracelulares en los lugares que ha perforado. El daño en los peces también se produce por las infecciones secundarias bacterianas y fungales que proliferan en esos mismos sitios, contándose con información de centenares de *Argulus* sobre un mismo pez (Fryer, 1982). Cuando parasitan las cavidades bucales y branquiales disminuyen la capacidad respiratoria de los huéspedes, provocando hemorragias, destrucción de tejidos, interrupción de la circulación sanguínea, oclusión de vasos aferentes, formación de coágulos e hipertrofia de los filamentos branquiales, con lo que causan perjuicios serios en los criaderos de peces (Ringuelet, 1943; Lemos de Castro, 1950; Kabata, 1985; Malta, 1982a, b, 1983, 1984; Malta & Varella, 1983, 2000). El comportamiento de los argúlidos que lleva a la detección de sus huéspedes potenciales y su posterior establecimiento, es una línea de investigación en pleno desarrollo



Fig. 21.3. *Argulus funduli*, vista cefálica ventral (SEM x 50).

a fin de reducir los índices de infección en criaderos ictícolas (Mikheev *et al.*, 1998, 2000, 2001), como también lo es el estudio de las reacciones tisulares que provocan y su posible tratamiento (Ruane *et al.*, 1999; Nolan *et al.*, 2000; van der Salm *et al.*, 2000; Yildiz & Kumantas, 2002).

## SISTEMÁTICA

No se conocen registros fósiles de Branchiura. Basándose en la morfología de los espermatozoides así como en caracteres relacionados con la embriología y muda de la cutícula, varios autores han sugerido la relación de este grupo con los Pentastomida (Wingstrand, 1972, 1978; Riley *et al.*, 1978; Grygier, 1983, Storch & Jamieson, 1992; Nielsen, 2001; Zrzavý, 2001), un taxón parásito de las vías respiratorias de vertebrados que tradicionalmente ha sido considerado como un phylum de 'proartrópodos' y cuya inclusión entre los Crustacea todavía es motivo de debate.

La Smithsonian Institution, National Museum of Natural History (Department of Systematic Biology: Invertebrate Zoology) mantiene un sitio Web con una base de datos en la que se consignan todos

los géneros y especies de Branchiura conocidos (Walter, 2002). Allí están registradas 169 especies, las que se agrupan en cuatro géneros: *Argulus* (Figs. 21.1-7), de distribución cosmopolita (140 especies); *Dipteropeltis* (Fig. 21.8), neotropical, con una única especie; *Dolops* (Fig. 21.9), casi exclusivamente neotropical (14 especies); y *Chonopeltis*, afrotropical, con otras 14 especies (Calman, 1912; Ringuélet, 1943; Heegaard, 1962; Yamaguti, 1963; Fryer, 1968, 1982; Hewitt & Hine, 1972; Lemos de Castro, 1981; Cressey, 1982; Rushton-Mellor, 1994a-c).

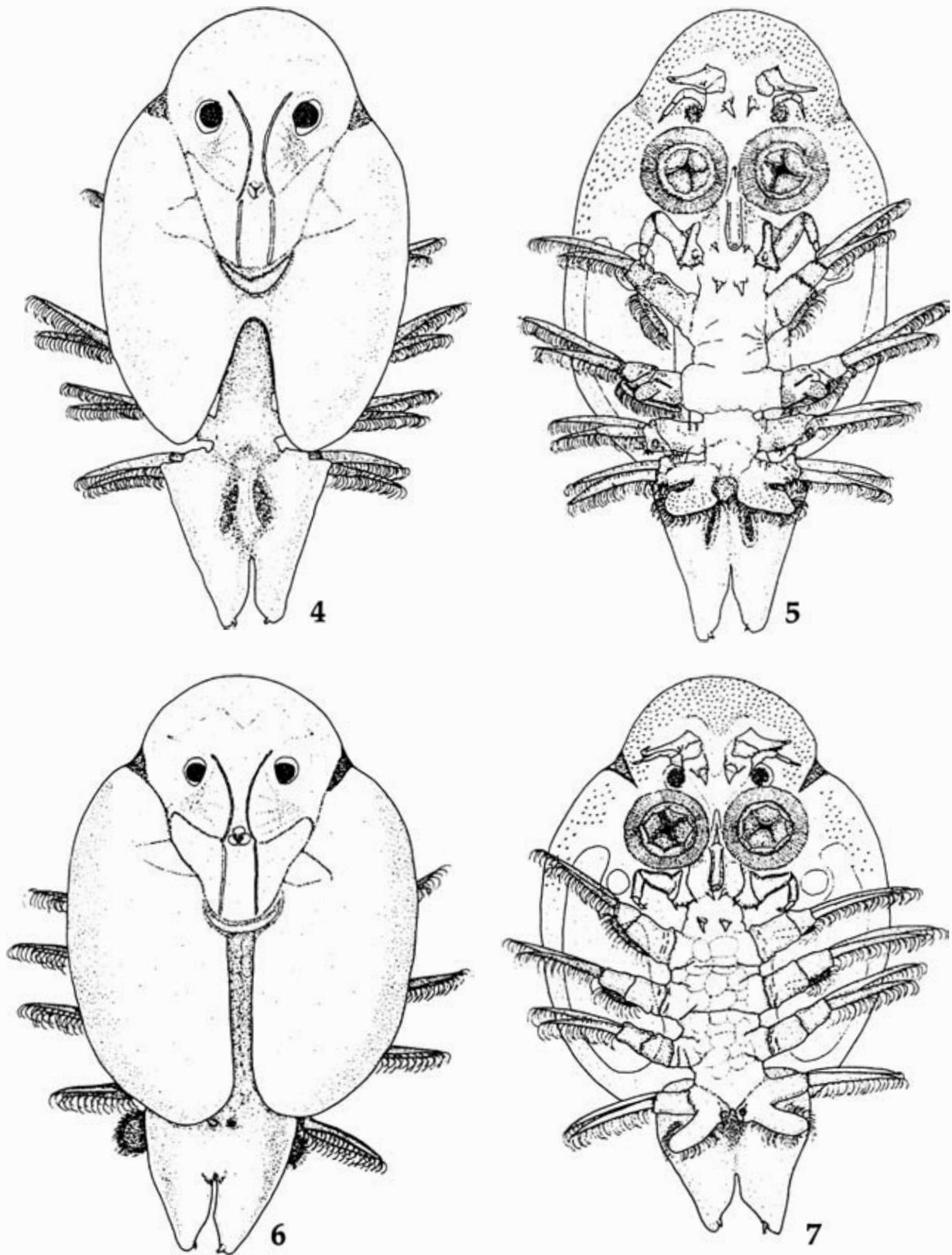
Pese a su importancia, las especies de branquiuros son poco conocidas y no fácilmente identificables (Kabata, 1985). Existen descripciones controvertidas que causan dificultades en la identificación, a lo que se suma que varias especies han sido descritas más de una vez. El grupo contiene, además, muchas especies nominales con un estatus taxonómico cuestionable (Malta & Varella, 2000).

## FAUNA NEOTROPICAL Y MEXICANA

Las 32 especies presentes en la región Neotropical (ver Apéndice 21.1) han sido asignadas a los géneros *Argulus* (21 especies y una introducida, *A. japonicus*), *Dipteropeltis* (una especie) y *Dolops* (10 especies), la mayoría de las cuales se distribuyen en la Argentina y el Brasil (Bouvier E., 1899, 1910; Bouvier G., 1953; Wilson, 1936b; Carvalho, 1939, 1941; Ringuélet, 1942, 1943, 1948; Thomsen, 1942; Brian, 1947; Lemos de Castro, 1949, 1950, 1951; Schuurmans-Stekhoven, 1951; Weibezahn & Cobo, 1964; Barzanti, 1976; Pezzani, 1977; Silva, 1978, 1980; Malta, 1982a, b, 1983, 1984; Malta & Varella, 1983, 2000; Malta & Santos-Silva, 1986; Prieto, 1991; Peralta *et al.*, 1998, 2001a, b; Gomes & Malta, 2002).

Los géneros presentes en la región Neotropical se pueden distinguir de la siguiente manera:

1. Con un par de ganchos esclerosados..... *Dolops*
- 1' Con un par de ventosas o acetábulos..... 2
2. Con un aguijón preoral; anténulas y antenas bien desarrolladas; anténulas con gancho lateral agudo y varias espinas; ventosas con varillas radiales de sostén; con papilas abdominales... *Argulus*
- 2' Con una papila preoral; anténulas y antenas reducidas; anténulas con gancho lateral romo, sin



Figs. 21.4-7. *Argulus mexicanus*. 4, Macho, vista dorsal; 5, macho, vista ventral; 6, hembra, vista dorsal; 7, hembra, vista ventral.

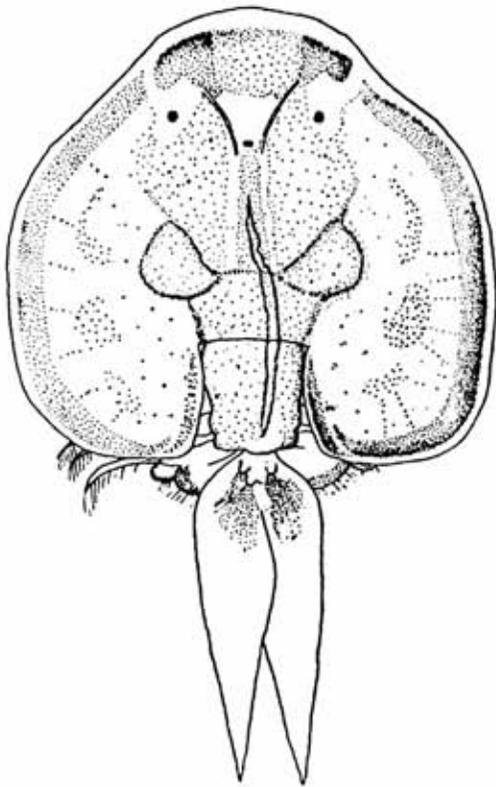


Fig. 21.8. *Dolops longicauda*, hembra, vista dorsal.

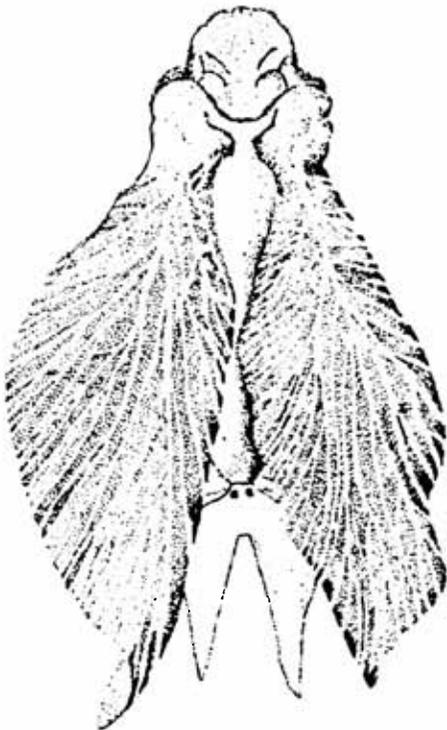


Fig. 21.9. *Dipteropeltis hirundo*, hembra, vista dorsal.

espinas; ventosas sin varillas radiales de sostén; sin papilas abdominales.....*Dipteropeltis*

En México se registran seis especies de Branchiura, pertenecientes al género *Argulus*; cuatro de ellas son, hasta la fecha, endémicas del país. Su conocimiento se debe a las contribuciones de Wilson (1916, 1936a), Pearse (1936), Cressey (1971), Resendez & Salvadores (1983), Pineda *et al.* (1985, 1995), Fucugauchi *et al.* (1988), Suárez-Morales & Gasca (1997), Suárez-Morales *et al.* (1998) y Poly (2003).

### AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina, al que pertenece la autora.

### REFERENCIAS

- BARZANTI, J. M. 1976. Algunos crustáceos branchiuros de los peces de ríos litoraleños. *Mem. Mus. Entre Ríos Cienc. Nat. Antrop., ser. n., Zool.*, 1: 5-31.
- BOUVIER, E. L. 1899. Les crustacés parasites du genre *Dolops* Audouin. *Bull. Soc. Philomat. Paris*, (sèr. 8) 10(2-3): 53-81; (sèr. 9) 1(1): 12-40.
- . 1910. Un «Argulide» nouveau de l'Argentine. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 2: 92-95.
- BOUVIER, G. 1953. De quelques crustacés parasites des poissons d'eau douce de Suisse et du Brésil. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, 65(283): 423-428.
- BOWMAN, T. E. & L. G. ABELE. 1982. Classification of the recent Crustacea, pp. 1-27. En: L. G. Abele (ed.). *The biology of Crustacea. 1. Systematics, the fossil record, and biogeography*. Academic Press, Nueva York.
- BRIAN, A. 1947. Los argúlidos del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Crustacea Branchiura). *An. Mus. Nac. Cienc. Nat.*, 42: 353-370.
- CALMAN, W. T. 1912. On *Dipteropeltis*, a new genus of the crustacean order Branchiura. *Proc. Zool. Soc. London*, 3: 763-767.
- CARVALHO, J. P. 1939. Sobre dois parasitos do gênero *Dolops* encontrados em peixes de água doce. *Rev. Ind. Anim.*, 2(4): 109-116.
- . 1941. Sobre *Dipteropeltis hirundo* Calman, crustáceo (Branchiura) parasito de peixes d'água doce. *Bol. Fac. Filos., Cienc. Letras, Univ. São Paulo*, 22(5): 265-275.
- CRESSEY, R. F. 1971. Two new argulids (Crustacea: Branchiura) from the eastern United States. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 84(31): 253-258.
- . 1982. Branchiura, 196-197 pp. En: S. H. Hurlbert & A. Villalobos-Figueroa (eds.). *Aquatic biota of Mexico, Cen-*

- tral America and the West Indies. San Diego State University, San Diego, California.
- FRYER, G. 1958. Occurrence of spermatophores in the genus *Dolops* (Crustacea: Branchiura). *Nature*, 181: 1011-1012.
- . 1960. The spermatophores of *Dolops ranarum* (Crustacea: Branchiura): Their structure, formation and transfer. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 101: 407-432.
- . 1968. The parasitic Crustacea of African freshwater fishes: Their biology and distribution. *J. Zool. London*, 156(1): 45-95.
- . 1982. *The parasitic Copepoda and Branchiura of British freshwater fishes: A handbook and key*. Freshwater Biological Association, Scientific Publication 46, 87 p.
- FUCUGAUCHI, M., L. GARCÍA & B. BRITO. 1988. Análisis previo de la parasitofauna de peces de la Laguna del Rosario, Huimanguillo, Tabasco. *Divulg. Cient.*, diciembre 1988: 319-335.
- GOMES, A. L. S. & J. C. O. MALTA. 2002. Postura, desenvolvimento e eclosão dos ovos de *Dolops carvalhoi* Lemos de Castro (Crustácea, Branchiura) em laboratório, parasita de peixes da Amazônia Central. *Rev. Bras. Zool.*, 19 (Supl. 2): 141-149.
- GRUNER, H. E. 1996. Classe de Branchiures (Branchiura Thorell, 1864), 739-754 pp. En: J. Forest (ed.). *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Crustacés. Tome VII, Fascicule II. Généralités (suite) et Systématique*. Masson, Paris.
- GRYGIER, M. J. 1983. Ascothoracida and the unity of Maxillopoda, 73-104 pp. En: F. R. Schram (ed.). *Crustacean issues 1. Crustacean phylogeny*. Balkema, Rotterdam.
- HEEGAARD, P. 1962. Parasitic Copepoda from Australian waters. *Rec. Austr. Mus.*, 25(9): 149-234.
- HEWITT, G. C. & P. M. HINE. 1972. Checklist of parasites of New Zealand fishes and of their hosts. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.*, 6(1/2): 69-114.
- IKUTA, K., T. MAKIOKA & R. AMIKURA. 1997. Eggshell ultrastructure in *Argulus japonicus* (Branchiura). *J. Crust. Biol.*, 17(1): 45-51.
- KABATA, Z. 1985. *Parasites and diseases of fish cultured in the tropics*. Taylor & Francis, Filadelfia. 318 p.
- LEMOS DE CASTRO, A. 1949. Contribuição ao conhecimento dos crustáceos argulídeos do Brasil (Branchiura Argulidae), com descrição de uma espécie nova. *Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro, n.s., Zool.*, 93: 1-7.
- . 1950. Contribuição ao conhecimento dos crustáceos argulídeos do Brasil. II. Descrição de duas espécies novas. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 22(2): 245-252.
- . 1951. Descrição do alótipo macho de *Argulus multicolor* Stekhoven, 1937 (Branchiura, Argulidae). *Arq. Mus. Nac. Rio de Janeiro*, 42: 159-166.
- . 1981. Branchiura, 20-22 pp. En: S.H. Hurlbert, G. Rodríguez & N. D. Santos (eds.). *Aquatic biota of tropical South America. Part 1. Arthropoda*. San Diego State University, San Diego, California.
- MALTA, J. C. O. 1982a. Os argulídeos (Crustacea: Argulidae) da Amazônia brasileira. Aspectos da ecologia de *Dolops discoidalis* Bouvier, 1899 e *D. bidentata* Bouvier, 1899. *Acta Amaz.*, 12(3): 521-528.
- . 1982b. Os argulídeos (Crustacea: Argulidae) da Amazônia brasileira, 2. Aspectos da ecologia de *Dolops geayi* Bouvier, 1899 e *Argulus juparanaensis* Lemos de Castro, 1950. *Acta Amaz.*, 12(4): 701-705.
- . 1983. Os argulídeos (Crustacea: Argulidae) da Amazônia brasileira, 4. Aspectos da ecologia de *Argulus multicolor* Stekhoven, 1937 e *A. pestifer* Ringuelet, 1948. *Acta Amaz.*, 13(2): 489-496.
- . 1984. Os peixes de um lago de varzea da Amazônia Central (Lago Janauaca, rio Solimões) e suas relações com os crustáceos ectoparasitas (Branchiura: Argulidae). *Acta Amaz.*, 14(3-4): 355-372.
- . 1998. Maxillopoda-Branchiura, 67-74 pp. En: P. S. Young (ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- & E. N. SANTOS-SILVA. 1986. *Argulus amazonicus* n. sp., um crustáceo parasita de peixes da Amazônia brasileira (Branchiura: Argulidae). *Amazoniana*, 9(4): 485-492.
- & A. M. B. VARELLA. 1983. Os argulídeos (Crustacea: Argulidae) da Amazônia brasileira. Aspectos da ecologia de *Dolops striata* Bouvier, 1899 e *D. carvalhoi* Lemos de Castro, 1949. *Acta Amaz.*, 13(2): 299-306.
- & ———. 2000. *Argulus chicomendesi* sp. n. (Crustacea: Argulidae) parasita de peixes da Amazônia brasileira. *Acta Amaz.*, 30(3): 481-498.
- MARTIN, J. W. & G. E. DAVIS. 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Ser.*, 39: 1-124.
- MIKHEEV, V. N., A. V. MIKHEEV, A. F. PASTERNAK & E. T. VALTONEN. 2000. Light-mediated host searching strategies in a fish ectoparasite, *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura). *Parasitology*, 120(4): 409-416.
- , A. F. PASTERNAK, E. T. VALTONEN & Y. LANKINEN. 2001. Spatial distribution and hatching of overwintered eggs of a fish ectoparasite, *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura). *Dis. Aquat. Org.*, 46: 123-128.
- , E. T. VALTONEN & P. RINTAMÄKI-KINNUNEN. 1998. Host searching in *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura): The role of vision and selectivity. *Parasitology*, 116: 425-430.
- NIELSEN, C. 2001. *Animal evolution: Interrelationships of the living phyla*, 206-225 pp. 2nd edition. Oxford University Press, Nueva York.
- NOLAN, D. T., A. L. VANDER SALM & S. E. WENDELAAR-BONGA. 2000. The host-parasite relationship between the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) and the ectoparasite *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura): Epithelial mucous cell response, cortisol and factors which may influence parasite establishment. *Contrib. Zool.*, 69(1-2): 57-63.
- OVERSTREET, R. M., I. DYKOVÁ & W. E. HAWKINS. 1992. Branchiura, 385-413 pp. En: F. W. Harrison & A. G. Humes (eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 9. Crustacea*. Wiley-Liss, Inc., Nueva York.
- PEARSE, A. S. 1936. Parasites from Yucatan. *Carnegie Inst. Washington*, 457: 45-59.
- PERALTA, A. S. L., J. R. CARVALHO Jr. & E. MATOS. 2001a. Registro do parasitismo do aruanã (*Osteoglossum bicirrhosum*) (Osteoglossidae, Osteoglossiformes) por *Dolops kollari* Heller, 1857 (Branchiura, Argulidae). *Resumos XIV Encontro Brasileiro de Ictiologia* (7-11 janeiro 2001), São Leopoldo, Rio Grande do Sul.

- , — & —. 2001b. Registro do parasitismo de acará-chorão (*Acarichthys heckellii*) (Cichlidae, Perciformes) por *Argulus ichesi* Bouvier, 1910 (Branchiura, Argulidae). *Resumos XIV Encontro Brasileiro de Ictiologia* (7-11 janeiro 2001), São Leopoldo, Rio Grande do Sul.
- & N. M. SERRA-FREIRE. 1998. Ocorrência de *Argulus juparanaensis* Lemos de Castro, 1950 (Branchiura: Argulidae) em arraia de fogo *Potamotrygon motoro* (Müller & Henlé, 1841) (Rajiforme [sic]: Potamotrygonidae) no Igarapé do Salito, Município de Cachoeira do Arari, Marajó, Estado do Pará, Brasil. *Ent. Vect.* 5(1): 49-54.
- PEZZANI, S. 1977. Branchiura, 144-145 pp. En: S.H. Hurlbert (ed.). *Biota acuática de Sudamérica austral*. San Diego State University, San Diego, California.
- PINEDA, R., V. CARBALLO, M. FUCUGAUCHI & L. GARCÍA. 1985. Metazoarios parásitos de peces de importancia comercial de la Región de los Ríos Tabasco, México. *Usamacinta* (Gobierno del Estado de Tabasco), 1: 196-270.
- , S. PÁRAMO & R. DEL RÍO. 1995. A new species of the genus *Argulus* (Crustacea: Branchiura) parasitic on *Atractosteus tropicus* (Pisces: Lepisosteidae) from Tabasco, Mexico. *Syst. Parasitol.*, 30(3): 199-206.
- POLY, W. J. 2003. *Argulus ambystoma*, a new species parasitic on the salamander *Ambystoma dumerilii* from México (Crustacea: Branchiura: Argulidae). *Ohio J. Sci.*, 103(3): 52-61.
- PRIETO, A. 1991. *Manual para la prevención y el tratamiento de enfermedades en peces de cultivo en agua dulce*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Santiago, Chile. 65 p.
- RESENDEZ, A. & L. SALVADORES. 1983. Contribución al conocimiento de la biología del pejelagarto *Lepisosteus tropicus* (Gill) y la tenguayaca *Petenia splendida* Gunther, del Estado de Tabasco. *Biotica*, 8: 413-426.
- RILEY, J., A. A. BANAJA & J. L. JAMES. 1978. The phylogenetic relationships of the Pentastomida: The case for their inclusion within the Crustacea. *Int. J. Parasitol.*, 8: 245-254.
- RINGUELET, R. A. 1942. Sobre dos especies de argúlidos (Crustacea Branchiura) en las colecciones del Museo de Entre Ríos. *Mem. Mus. Entre Ríos, Zool.*, 16: 1-14.
- , 1943. Revisión de los argúlidos argentinos (Crustacea [sic]. Branchiura) con el catálogo de las especies neotropicales. *Rev. Mus. La Plata (n.s.), Zool.*, 3(19): 43-99.
- , 1948. Argúlidos del Museo de La Plata. *Rev. Mus. La Plata (n.s.), Zool.*, 5(33): 281-296.
- RUANE, N.M., D.T. NOLAN, J. ROTLLANT, L. TORT, P. H. M. BALM & S.E. WENDELAAR-BONGA. 1999. Modulation of the response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) to confinement by an ectoparasitic (*Argulus foliaceus* L.) infestation and cortisol feeding. *Fish Physiol. Biochem.*, 20(1): 43-51.
- RUSHTON-MELLOR, S.K. 1994a. The genus *Argulus* (Crustacea: Branchiura) in Africa: two new species, *A. fryeri* and *A. gracilis*, the previously undescribed male of *A. brachypeltis* Fryer and the identity of the male described as *A. ambloplites* Wilson. *Syst. Parasitol.*, 28(1): 23-31.
- , 1994b. The genus *Argulus* (Crustacea: Branchiura) in Africa: redescrptions of type-material collected by W. A. Cunnington during the Lake Tanganyika Expedition in 1913, with notes on *A. giganteus* Lucas and *A. arcassonensis* Cuénot. *Syst. Parasitol.*, 28(1): 33-49.
- , 1994c. The genus *Argulus* (Crustacea: Branchiura) in Africa: identifications keys. *Syst. Parasitol.*, 28(1): 51-63.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J. H. 1951. Investigaciones sobre argúlidos argentinos. *Acta Zool. Lilloana*, 12: 479-494.
- SILVA, N. M. M. DA. 1978. Uma nova espécie de crustáceo argulideo no Rio Grande do Sul, Brasil (Branchiura, Argulidae). *Iheringia, sér. Zool.*, 52: 3-29.
- , 1980. *Argulus spinulosus* sp. n. (Branchiura, Argulidae), em peixes de água doce do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, sér. Zool.*, 56: 15-23.
- STORCH, V. & B. G. M. JAMIESON. 1992. Further spermatological evidence for including the Pentastomida (tongue worms) in the Crustacea. *Int. J. Parasitol.*, 22(1): 95-108.
- SUÁREZ-MORALES, E. & R. GASCA. 1997. *Argulus flavescens* (Crustacea: Arguloidea), parasite of *Sphoeroides testudineus* (Osteichthyes: Tetraodontidae) in Quintana Roo, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3): 1270-1271.
- , E., I. H. KIM & I. CASTELLANOS. 1998. A new geographic and host record for *Argulus flavescens* Wilson, 1916 (Crustacea, Arguloidea), from southeastern Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 62(1): 293-296.
- THOMSEN, R. 1942. Notas críticas acerca de dos argúlidos (Branchiura) del Brasil. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 14(1): 37-45.
- VAN DER SALM, A. L., S. E. WENDELAAR-BONGA & D. T. NOLAN. 2000. Effects of infection with the ectoparasite *Argulus japonicus* (Thiele) and administration of cortisol on cellular proliferation and apoptosis in the epidermis of common carp *Cyprinus carpio* (L.) skin. *J. Fish Dis.*, 23: 173-184.
- WALTER, CHAD (database manager). 2002 (activo agosto 2003). The World of Copepods. <http://www.nmnh.si.edu/iz/copepod/>
- WEIBEZAHN, F. H. & T. COBO. 1964. Seis argúlidos (Crustacea: Branchiura) parásitos de peces dulceacuícolas en Venezuela, con descripción de una nueva especie del género *Argulus*. *Acta Biol. Venez.*, 4(2): 119-144.
- WILSON, C.B. 1916. Copepod parasites of freshwater-fishes and their economic relations to mussel glochidia. *Bull. U.S. Bur. Fisheries* (1914), 34: 331-374.
- , 1936a. Copepods from the cenotes and caves of the Yucatan Peninsula, with notes on cladocerans. *Carnegie Inst. Washington*, 457: 77-88.
- , 1936b. Two new parasitic copepods from Cuban fish. *Mem. Soc. Cub. Hist. Natural*, 10(2): 107-112.
- WINGSTRAND, K. G. 1972. Comparative spermatology of a pentastomid, *Raillietiella hemidactyli*, and a branchiuran crustacean, *Argulus foliaceus*, with a discussion of pentastomid relationships. *Kong. Danske Vidensk. Selskab Biol. Skrifter*, 19(4): 1-72.
- , 1978. Comparative spermatology of the Crustacea Entomostraca. 1. Subclass Branchiopoda. *Kong. Danske Vidensk. Selskab Biol. Skrifter*, 22: 1-66.
- YAMAGUTI, S. 1963. *Parasitic Copepoda and Branchiura of fishes*. Wiley Interscience Publishers, Nueva York. 1104 p.
- YILDIZ, K. & A. KUMANTAS. 2002. *Argulus foliaceus* infection in a goldfish (*Carassius auratus*). *Israel Vet. Med. Assoc.*, 57(2): 3-6.

ZRZAVÝ, J. 2001. The interrelationships of metazoan parasites: A review of phylum- and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses. *Folia Parasitol.*, 48(2): 81-103.

## APÉNDICE 21.1.

**Especies de Branchiura presentes en la región Neotropical, con indicación de los países en que se encuentran. H= huéspedes conocidos (en el caso de los peces, solo se indica la familia).**

*Argulus* Müller, 1785

*A. amazonicus* Malta & Santos-Silva, 1986. Brasil. H= *Cichla ocellaris* y *C. temensis* (Cichlidae); y *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae).

*A. ambystoma* Poly, 2003. México. H= *Ambystoma dumerilii* (Amphibia: Caudata: Ambystomatidae).

*A. annae* Schuurmans-Stekhoven, 1951. Argentina. H= *Salminus maxillosus* (Characidae).

*A. carteri* Cunningham, 1931. Brasil y Paraguay. H= *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) (descripción basada en un solo ejemplar).

*A. chesapeakeensis* Cressey, 1971. México y Venezuela. H= *Callinectes sapidus* (Crustacea: Brachyura: Portunidae); y *Philypnus dormitor* (Eleotridae).

*A. chicomendesi* Malta & Varella, 2000. Brasil. H= *Brycon erythropterus*, *Colossoma macropomum* y *Pygocentrus nattereri* (Characidae); *Hypophthalmus edentatus* y *Pseudoplatystoma tigrinum* (Pimelodidae); *Prochilodus nigricans* (Prochilodontidae); y *Schizodon fasciatum* (Anostomidae).

*A. chromidis* Kröyer, 1863. México y Nicaragua. H= *Chromis* sp. (posiblemente una especie de Cichlidae del género *Heros*) y *Rhamdia* sp. (Pimelodidae).

*A. cubensis* Wilson, 1936. Cuba. H= *Cichlasoma tetraacanthus* (Cichlidae).

*A. elongatus* Heller, 1857. Brasil. Huésped desconocido.

*A. flavescens* Wilson, 1916. México. H= *Sphoeroides testudineus* (Tetraodontidae).

*A. ichesi* Bouvier, 1910 (= *A. violaceus* Thomsen, 1925). Argentina, Brasil y Uruguay. H= *Acarichthys heckelii* (Cichlidae); *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae); *Hypostomus commersoni* y *Loricariichthys anus* (Loricariidae); *Odontesthes bonariensis* (Atherinopsidae); *Parapimelodus valenciennesi*, *Pimelodus albicans*, *Rhamdia quelen* y *R. sapo* (Pimelodidae); *Rhaphiodon vulpinus* (Characidae); y *Salmo irideus* (Salmonidae).

*A. japonicus* Thiele, 1900. Cuba y Puerto Rico (introducida). H= *Barbus* sp., *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* y *Ctenopharyngodon idella* (Cyprinidae); *Ictalurus punctatus* (Ictaluridae); y *Oreochromis* sp. (Cichlidae).

*A. juparanaensis* Lemos de Castro, 1950. Brasil. H= *Astyanax bimaculatus* (Characidae); *Megalodoras* sp. (Doradidae); *Pachyrus squamipennis* (Sciaenidae); *Potamotrygon motoro* (Potamotrygonidae); y *Pseudoplatystoma fasciatum* (Pimelodidae).

*A. mexicanus* Pineda, Páramo & Del Río, 1995. México. H= *Atractosteus tropicus* (Lepisosteidae).

*A. multicolor* Schuurmans-Stekhoven, 1937. Brasil y Venezuela. H= *Cichla temensis*, *Geophagus jurupari* y *Satanoperca jurupari* (Cichlidae); y *Colossoma macropomum*, *Pygocentrus nattereri* y *Rhaphiodon vulpinus* (Characidae).

*A. nattereri* Heller, 1857. Argentina y Brasil. H= *Pimelodus*

*albicans*, *Pseudoplatystoma coruscans* y *P. fasciatum* (Pimelodidae); y *Salminus brevidens* y *S. maxillosus* (Characidae).

*A. paranensis* Ringuelet, 1943. Argentina. H= *Salminus maxillosus* (Characidae).

*A. patagonicus* Ringuelet, 1943. Argentina. H= *Percichthys trucha* (Percichthyidae).

*A. pestifer* Ringuelet, 1948. Argentina y Brasil. H= *Pseudoplatystoma coruscans*, *P. fasciatum* y *P. tigrinum* (Pimelodidae); y *Salminus maxillosus* (Characidae).

*A. rhamdiae* Wilson, 1936. México. H= *Rhamdia* sp. (Pimelodidae).

*A. salminei* Kröyer, 1863. Argentina, Brasil y Paraguay. H= *Pimelodus albicans*, *P. clarias* y *Pseudopimelodus zungaro* (Pimelodidae); y *Salminus brevidens* y *S. maxillosus* (Characidae).

*A. spinulosus* Silva, 1980. Brasil. H= *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae).

*A. vieirai* Pereira-Fonseca, 1939 [spec. inquir.]. Uruguay. H= *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae).

*Dolops* Audouin, 1837

*D. bidentata* (Bouvier, 1899). Brasil y Guyana Francesa. H= *Astronotus ocellatus* (Cichlidae); *Colossoma bidens* y *Pygocentrus nattereri* (Characidae); *Prochilodus nigricans* (Prochilodontidae); *Rhytiodus microlepis* y *Schizodon fasciatum* (Anostomidae); y *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae).

*D. carvalhoi* Lemos de Castro, 1949. Brasil y Venezuela. H= *Colossoma macropomum*, *Pygocentrus nattereri* y *Rhaphiodon vulpinus* (Characidae); *Pellona castellneana* (Clupeidae); y *Phractocephalus hemiliopterus*, *Pseudoplatystoma tigrinum* y *P. fasciatum* (Pimelodidae).

*D. discoidalis* (Bouvier, 1897). Argentina, Brasil, Paraguay y Venezuela. H= *Arapaima gigas* (Osteoglossidae); *Astronotus ocellatus* (Cichlidae); *Hemisorubim* sp., *Leiarius marmoratus*, *Phractocephalus hemiliopterus*, *Platystoma* sp., *Pseudoplatystoma tigrinum* y *P. fasciatum* (Pimelodidae); y *Hoplerlythrinus unitaeniatus* (Erythrinidae).

*D. geayi* (Bouvier, 1897). Argentina, Brasil, Guyana Francesa, Paraguay y Venezuela. H= *Aequidens pulcher*, *Astronotus ocellatus*, *Crenicichla geayi* y *Crenicichla* sp. (Cichlidae); *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae); *Megalodoras* sp. (Doradidae); y *Salminus maxillosus* (Characidae).

*D. intermedia* Silva, 1978. Brasil. H= *Crenicichla* sp. (Cichlidae); y *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae).

*D. kollari* (Heller, 1857). Brasil. H= *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossidae).

*D. longicauda* (Heller, 1857). Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay. H= *Potamotrygon* sp. (Potamotrygonidae); *Pygocentrus nattereri*, *Salminus brevidens*, *S. cuvieri* y *S. maxillosus* (Characidae); *Pseudoplatystoma coruscans* y *P. fasciatum* (Pimelodidae); y *Pterodoras granulosus*, *Oxydoras kneri* (Doradidae).

*D. nana* Lemos de Castro, 1950. Brasil. H= *Salminus* sp. (Characidae) (descripción basada en un solo ejemplar).

*D. reperta* (Bouvier, 1899). Guyana Francesa. H= *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae).

*D. striata* (Bouvier, 1899). Argentina, Bolivia, Brasil, Guyana Francesa, Paraguay y Venezuela. H= *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae); *Leporinus fasciatus*, *Leporinus* sp. y *Schizodon fasciatum* (Anostomidae); *Rhaphiodon vulpinus* y *Salminus maxillosus*, (Characidae); y *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae).

*Dipteropeltis* Calman, 1912

*D. hirundo* Calman, 1912. Argentina, Brasil y Venezuela. H= *Acestrorhynchus* sp., *Brycon melanopterus*, *Pygocentrus piraya*, *Salminus brevidens*, *S. maxillosus*, *Serrasalmus spilopleura*, *Tetragonopterus aureus* y *T. rutilus* (Characidae); *Curimatus* sp. (Curimatidae); y *Luciopimelodus pati* (Pimelodidae).