

Sistema de clasificación de las setas de crustáceos Stygocarididae y Patagonaspididae (Anaspidacea)

Peralta, Marcela A.

Instituto de Invertebrados, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina, e-mail: maperalta@csnat.unt.edu.ar

► **Resumen** — Se clasificaron las extensiones cuticulares de especies de las familias Stygocarididae Noodt, 1963, y Patagonaspididae Grosso y Peralta, 2002 (Anaspidacea), en base a observaciones con microscopía óptica y electrónica. A partir de la clasificación presentada por Watling en 1989, en la que se aplica el concepto de homología a la morfología de las setas, se pueden distinguir 3 tipos de setas. Las setas de tipo I (con *annulus*, con sétulas) incluyen 2 grupos, las de articulación infracuticular (categorías: plumosa, paposa, setulada y setulodenticulada) y las de articulación supracuticular. Las de tipo II (con *annulus*, sin sétulas, con articulación infracuticular) comprenden a las que carecen de denticulos (categorías: simple, cuspidada y estetasco) y las que poseen denticulos (categorías: serrada y carda). Las setas tipo III (sin *annulus*, sin sétulas, con articulación infracuticular) incluyen dos grupos, las que carecen de denticulos (categoría: simple) y las dentadas (categorías: rastrillo y de acople). Además de las setas, se identificaron otras dos extensiones cuticulares: procesos espiniformes y microsetas. Se describen los arreglos de setas comunes a todas las especies, destacando los que podrían ser caracteres informativos en estudios filogenéticos: tipos y número de setas de complejos sensitivos en pleómeros, antenas, maxilas, mandíbulas, urópodos y telson, y presencia de setas con articulación supracuticular.

Palabras clave: Stygocarididae, Patagonaspididae, homología, clasificación de setas.

► **Abstract** — “Setal Classification System for Stygocarididae and Patagonaspididae Crustacea (Anaspidacea)”. The cuticular extensions of species of the families Stygocarididae Noodt, 1963, and Patagonaspididae Grosso and Peralta, 2002 (Anaspidacea), were classified based on observations using optic and electronic microscopy. Considering the classification proposed by Watling (1989), in which the homology concept is applied to the setal morphology, 3 types of setae are recognized. Type I (setae with *annulus*, with setules), includes 2 groups, those of infracuticular articulation (categories: plumose, pappose, setulate, and setulodenticulate) and those of supracuticular articulation. Type II (setae with *annulus*, without setules, with infracuticular articulation) includes those that lack denticules (categories: simple, cuspidate, and aesthetasc) and those with denticules (categories serrate and teazel). Type III (setae without *annulus*, without setules, with infracuticular articulation) includes two groups, those that lack denticules (category: simple) and those with denticules (categories tooth, and coupling setae). Spiniform processes and two microsetae varieties are also recognized. Besides the setae, two other cuticular extensions were identified: spiniform processes and microsetae. Setae arrangements common to all species are described, indicating those that could be informative as characters in phylogenetic studies: types and number of setae in pleomeres, antennae, maxillae, jaws, uropods and telson, and presence of setae with supracuticular articulation.

Keywords: Stygocarididae; Patagonaspididae, homology, setal classification.

INTRODUCCIÓN

El orden Anaspidacea Calman, 1904 es un linaje evolutivo basal de crustáceos Malacostraca (Richter y Scholtz, 2001; Camacho *et al.*, 2002; Jenner *et al.*, 2009) que se ha

bría diferenciado a comienzos del Mesozoico, como lo demuestran sus registros fósiles (Brooks, 1962; Schram, 1984). Está conformado actualmente por un número reducido de especies circunscriptas a las aguas dulces, tanto en ambientes epigeos como subterráneos y sólo en el hemisferio sur. Todos los Anaspidacea que se conocen de América del

Sur son especies exclusivamente estigobiontes (hipogeos) y en su gran mayoría no superan los 2 mm de longitud. En este continente, solo están representadas las familias Stygocarididae Noodt, 1963, y Patagonaspididae Grosso y Peralta, 2002, esta última monotípica.

Desde épocas geológicas antiguas, los Anaspidacea colonizaron ambientes subterráneos (Coineau, 1998) como cavernas, aguas intersticiales, etc., adoptando ciertos rasgos comunes a toda la fauna hipogea, como la falta de pigmentación y de ojos. La reconstrucción de los vínculos de parentesco filogenético con enfoque cladístico hace posible conocer los cambios evolutivos de los caracteres, como así también evaluar si dichos cambios estarían relacionados con la adquisición de hábitos subterráneos. Es por ello que se requiere incorporar al análisis cladístico el máximo número de caracteres potenciales con información filogenética, tanto a nivel macroscópico como microscópico. No es usual el empleo de caracteres quetotáxicos en estudios filogenéticos de crustáceos. Esto podría deberse a la enorme variedad de setas que existen y a que es necesario aplicar el criterio de homología para determinar si son comparables setas de similar topología y morfología.

Considerando que las setas en los crustáceos, son extensiones cuticulares conspicuas, de tamaño y forma variable, independientemente de sus funciones (quimiosensoriales, osmosensoriales, mecanosensoriales y fundamentalmente mecánicas), Watling (1989) estudió la homología entre las setas y propuso un sistema de clasificación válido para todos los crustáceos que, a pesar de las particularidades de cada grupo, es adoptada en numerosos estudios carcinológicos recientes (e.g., Williams, 2007; Ferreira *et al.*, 2009; Zimmer *et al.*, 2009). Esta clasificación está basada en 4 caracteres estructurales, denominados estructuras primarias, con alta probabilidad de que sean indicadores de homología. Estos son la presencia o ausencia de un anillo o *annulus* alrededor del eje, la presencia o ausencia de sétulas, el modo de articulación a la pared del cuerpo y (proba-

blemente) la presencia de un poro terminal sensorial. La presencia de *annulus* indica que la seta se ha formado por invaginación de la epidermis, es decir que el *annulus* refleja un modo característico de formación de la seta.

Independientemente de los criterios de homología, los distintos tipos de setas fueron descritos en especies de Decapoda, Amphipoda y Thermosbaenacea, entre otros (e.g., Drach y Jacques, 1977; Oshel y Steele, 1988; Wagner, 1994; Garm, 2004a, b; Horn y Buckup, 2004). En Bathynellacea, anteriormente considerado el grupo hermano de Anaspidacea, solo se tipificaron las setas en unas pocas especies (Serban, 1972; Schminke, 1973). En Anaspidacea no se han estudiado los diferentes tipos de setas, aunque sí se ha empleado la presencia/ausencia de setas en los apéndices bucales, torácicos y telson para establecer el ordenamiento sistemático actual.

El empleo del microscopio electrónico de barrido ha contribuido a discernir la subestructura de las setas de largo inferior a 20 μm (Oshel y Steele, 1988) y a describir las proyecciones cuticulares en ejemplares de menos de 2 mm de largo total. Sin embargo, los estudios sistemáticos en Anaspidacea en los que se incluyen observaciones con microscopía electrónica son escasos (Grosso y Peralta, 2002; Perrier *et al.*, 2006).

En base al criterio de homología de Watling (1989) y como resultado de observaciones de las setas con microscopía óptica y electrónica de barrido, a continuación se propone un esquema de clasificación de las setas y procesos espiniformes de Anaspidacea Stygocarididae y Patagonaspididae. Además se enumera un conjunto de caracteres quetotáxicos con probable valor filogenético para Anaspidacea.

MATERIALES Y MÉTODOS

TERMINOLOGÍA Y ESTRUCTURA DE LAS SETAS

Debido a la confusión de términos usados como sinónimos para describir extensiones cuticulares en crustáceos (espinas, escamas,

setas, etc.), es necesario aclarar que, siguiendo el criterio de Watling (1989) consideramos seta a toda extensión cuticular que se articula con la cutícula del cuerpo, independientemente de su tamaño y forma. Según su origen, se diferencian dos tipos de setas: las que tienen origen multicelular y las que se forman solo a partir de las células de la epidermis (unicelular). Siguiendo el criterio de Wagner (1994), denominamos a estas últimas "microsetas".

Frecuentemente las setas presentan una base ancha y su eje posee un canal interno o lumen, que en algunos casos se abre al exterior, por un poro apical en el extremo de la seta. El *annulus* puede ubicarse cerca de la base o a lo largo del eje. En lo que respecta al tipo de articulación con la cutícula, es posible distinguir dos modalidades: en las setas de articulación infracuticular (Fig. 1b), el punto de unión consta de un alveolo hundido en el exoesqueleto mientras que en las setas con articulación supracuticular (Fig. 1c), la cutícula presenta una evaginación, a modo de receptáculo, en el cual se articula la base de la seta transformada en una estructura de conexión condilar.

Las setas son lisas o presentan distintos tipos de proyecciones que se clasifican en dentículos, sétulas y setuletas (Fig. 1b, c). Los dentículos no están articulados con el eje (Watling, 1989), por el contrario las sétulas sí lo están. A partir de las sétulas pueden formarse setuletas (Fig. 1b) es decir extensiones no articuladas de las sétulas.

En las especies estudiadas, las microsetas son diminutas, delgadas, carecen de *annulus* y pueden ser lisas o con proyecciones del eje. Además de las setas y microsetas, se reconocen los procesos espiniformes que son proyecciones cuticulares no articuladas con la cutícula y de largo mayor al ancho de la base (Fig. 1a).

Las abreviaturas que se utilizan para los apéndices son: antena 1 (A1), antena 2 (A2), maxila 1 (Mx1), maxila 2 (Mx2), mandíbula (Md), maxilípedo (Mxp), pleópodo (Pl), urópodo (Ur).

MATERIAL ESTUDIADO

Los especímenes estudiados corresponden a 7 especies de la familia Stygocarididae (*Stygocaris hugofernandezi* Grosso y Peralta, 1999; *Parastygocaris schminkei* Grosso y Peralta, 1997; *P. clapsi* Grosso y Peralta, 1997; *P. andina* Noodt, 1963 y tres especies más aún no descritas de *Parastygocaris*, Fig. 3) y a la única especie conocida de Patagonaspidae, *Patagonaspides sandroruffoi* Grosso y Peralta, 2002 (Fig. 2). El material estudiado fue depositado en las colecciones de Invertebrados de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, y del Museo Cívico de Verona, Italia.

MICROSCOPIA ÓPTICA

Para el estudio morfológico se transfirieron los ejemplares desde el líquido conservante (formol 4 % o alcohol etílico 70 %) a la solución de glicerina y alcohol etílico al 50 % en partes iguales. Las disecciones se realizaron bajo lupa y los apéndices se tiñeron con negro de clorazol. Las observaciones y dibujos se realizaron con un microscopio Leitz (Dialux) con cámara clara.

MICROSCOPIA ELECTRÓNICA

Ejemplares de *Parastygocaris andina* y *Patagonaspides sandroruffoi* fueron observados con microscopía electrónica de barrido. El tratamiento previo consiste en la limpieza del material en medio líquido en un "Ultrasonic Cleaner", la transferencia a una solución buffer de cacodilato por 2 a 4 horas y la post-fijación con 2 % de tetróxido de osmio de 2 a 4 horas. A continuación, se deshidrataron las muestras en alcohol etílico y se secaron en un aparato de punto crítico de secado DCP-1 con CO₂. Por último, se cubrieron los especímenes con oro y se examinaron en un microscopio electrónico de barrido Jeol-35 CF.

RESULTADOS

CLASIFICACIÓN DE LAS SETAS

Existe una gran diversidad de tipos morfológicos y patrones de distribución de setas y procesos espiniformes en Stygocarididae y

Patagonaspididae. En Tabla 1 (ver al final del trabajo), se clasifican y describen los distintos tipos de proyecciones cuticulares en base a sus caracteres primarios. Dada la gran diversidad de morfologías se ha empleado la clasificación jerárquica de: Tipo-Subtipo-Categoría. En algunos pocos casos, una categoría cuenta a su vez con subdivisio-

nes, siendo las setas las proyecciones con mayor diversidad pues es posible diferenciar 3 tipos, cada uno con 2 subtipos. En Tabla 1, se incorporó también una columna con dibujos esquemáticos de los diferentes tipos de setas y además, en la tercera columna, aparecen ejemplos de los apéndices que poseen cada tipo de seta o proceso espiniforme. La

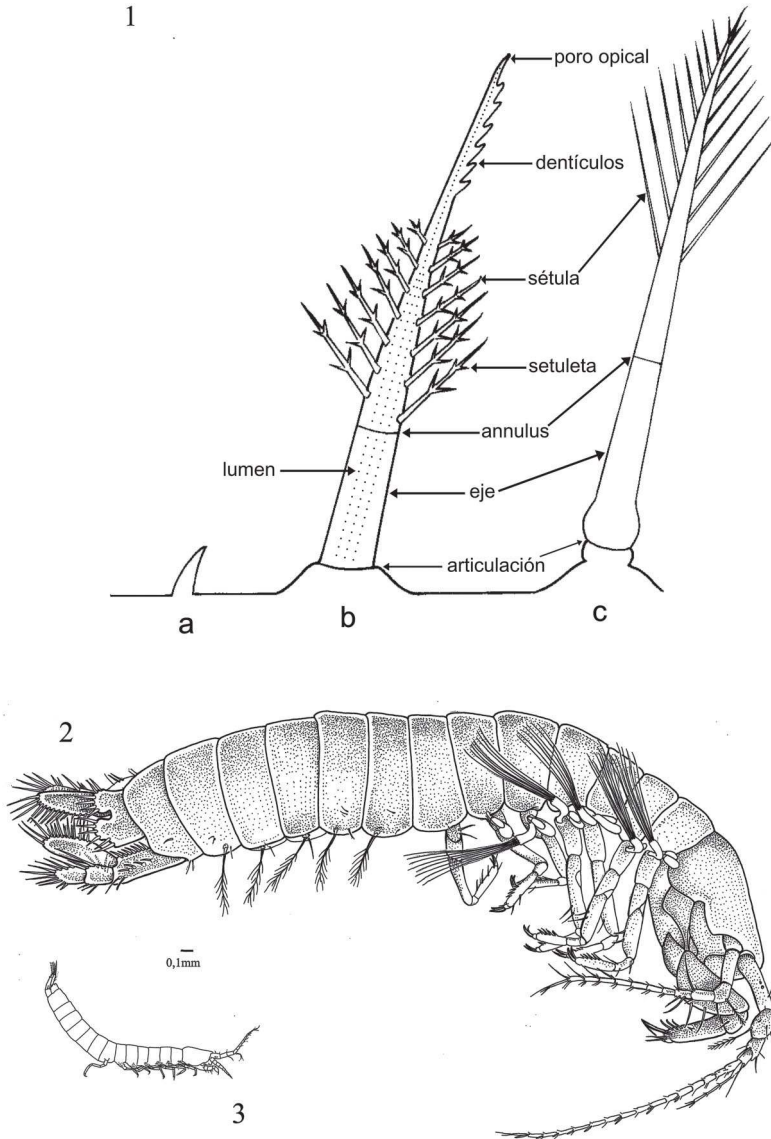


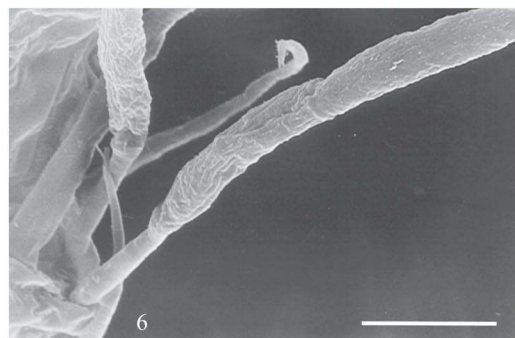
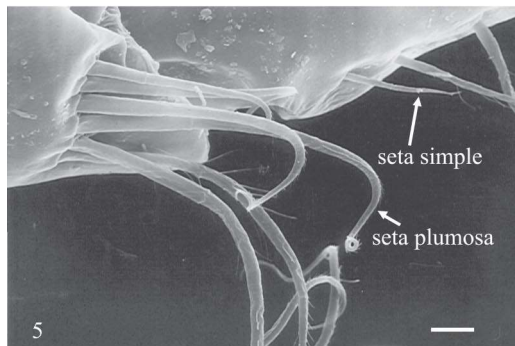
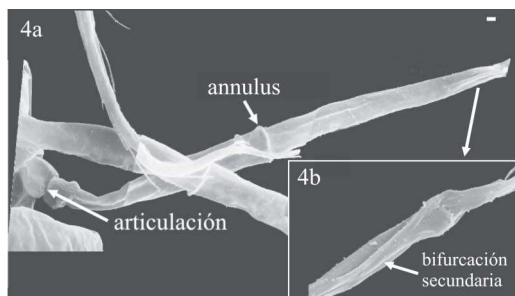
Figura 1: Tipos de extensiones cuticulares. **a)** Proceso espiniforme; **b)** Seta con articulación infracuticular; **c)** Seta con articulación supracuticular. **Figura 2:** Habitus de Anaspidae. *Patagonaspides sandroruffoi*, vista lateral, modificado de Grosso y Peralta (2002). **Figura 3:** Habitus de Anaspidae. *Parastygocaris* sp., vista lateral. Escalas: 0,1 mm.

última columna de la Tabla contiene referencias sobre la nomenclatura empleada por otros autores.

Los 3 tipos principales de setas con origen multicelular son:

Tipo I: con *annulus*, con sétulas, con funciones mecanoreceptoras. Según el tipo de articulación, se clasifican en 2 subtipos:

A) Con articulación infracuticular, cuenta con 4 categorías:



Parastygocaris andina: setas de la antena 1, microfotografías. **Figura 4:** a) Seta plumosa IB1 con *annulus* y articulación supracuticular; b) detalle del ensanchamiento del eje. **Figura 5:** Seta plumosa IA1 y seta simple IIA1. **Figura 6:** Estetasco IIA3. Escalas: 10 μ m.

- i. plumosa
- ii. paposa
- iii. setulada
- iv. setulodenticulada

B) Con articulación supracuticular, con una sola categoría:

- i. plumosa

Tipo II: con *annulus*, eje sin proyecciones o solo con denticulos (sin sétulas), articulación infracuticular, de longitud y robustez variable, con funciones quimiorreceptoras o mecanoreceptoras. Comprende 2 subtipos:

A) Eje aparentemente desnudo (sin denticulos), con 3 categorías:

- i. simple
- ii. cuspidada
- iii. estetasco

B) Eje con denticulos, comprende 2 categorías:

- i. serrada
- ii. carda

Tipo III: sin *annulus*, eje sin proyecciones o solo con denticulos (sin sétulas), articulación infracuticular, son robustas, con funciones quimiorreceptoras o mecanoreceptoras y se ubican por lo general en apéndices con alto estrés mecánico. Comprende 2 subtipos:

A) Dentada con proyecciones no articuladas a manera de dientes, que a su vez abarca 2 categorías:

- i. rastrillo
- ii. de acople

B) Simple sin denticulos

Dentro de las microsetas, es posible diferenciar 2 subtipos:

A) Acuminada: alargada, termina en punta y con la sección transversal circular o subcircular, sin setuletas.

B) Foliácea: deprimida, con setuletas cortas a lo largo del margen.

El otro tipo de proyección cuticular observada, el proceso espiniforme, comprende solo un subtipo, denominado simple pues carece de proyecciones.

TOPOLOGÍA

En el telson y en los diferentes apéndices del cuerpo (antenas, apéndices bucales, torácicos, abdominales y urópodos) es posible reconocer los distintos tipos de setas que ya hemos descrito y que se detallan a continuación.

Antenas.— Son los apéndices con mayor variedad de proyecciones cuticulares. Se observaron setas:

- tipo IA subtipos plumosa (Fig. 5) y setulada;
- tipo IB subtipo plumosa (Figs. 4, 7, 8);
- tipo IIA subtipos simple y estetasco (Figs. 5, 6) y
- microsetas tipo A acuminadas.

En ambas familias los estetascos (Fig. 6) están presentes en el flagelo principal de la A1, en número de 1 ó 2 por artejo. Estos son de mayor longitud relativa en las especies de Stygocarididae, llegando a superar el largo de un artejo. En *Patagonaspides sandroruffoi*, los estetascos no alcanzan la mitad de la longitud del artejo. Las microsetas acuminadas están presentes también en A1 y A2 (Figs. 7-9) en todas las especies.

En el primer artejo del flagelo principal de la A1, se insertan setas dispuestas en una fila distal, en la que se combinan diminutas microsetas y setas tipo IB. El patrón de setas de este artejo en distintas especies, varía entre 2-3 setas y 2-3 microsetas, con diferencias en el largo y grosor de las setas IB (Figs. 8, 9).

En *Parastygocaris andina* (Stygocarididae), se observó dimorfismo sexual en la quetotaxia de las A1. El macho presenta un mayor desarrollo en longitud de las setas plumosas tipo IA1 distales externas de los artejos del flagelo principal y de las distales internas del 1° artejo del flagelo accesorio. También una de las setas simples tipo IIA1 distales internas del 3° artejo del pedúnculo es más larga en relación a las setas homólogas en las hembras.

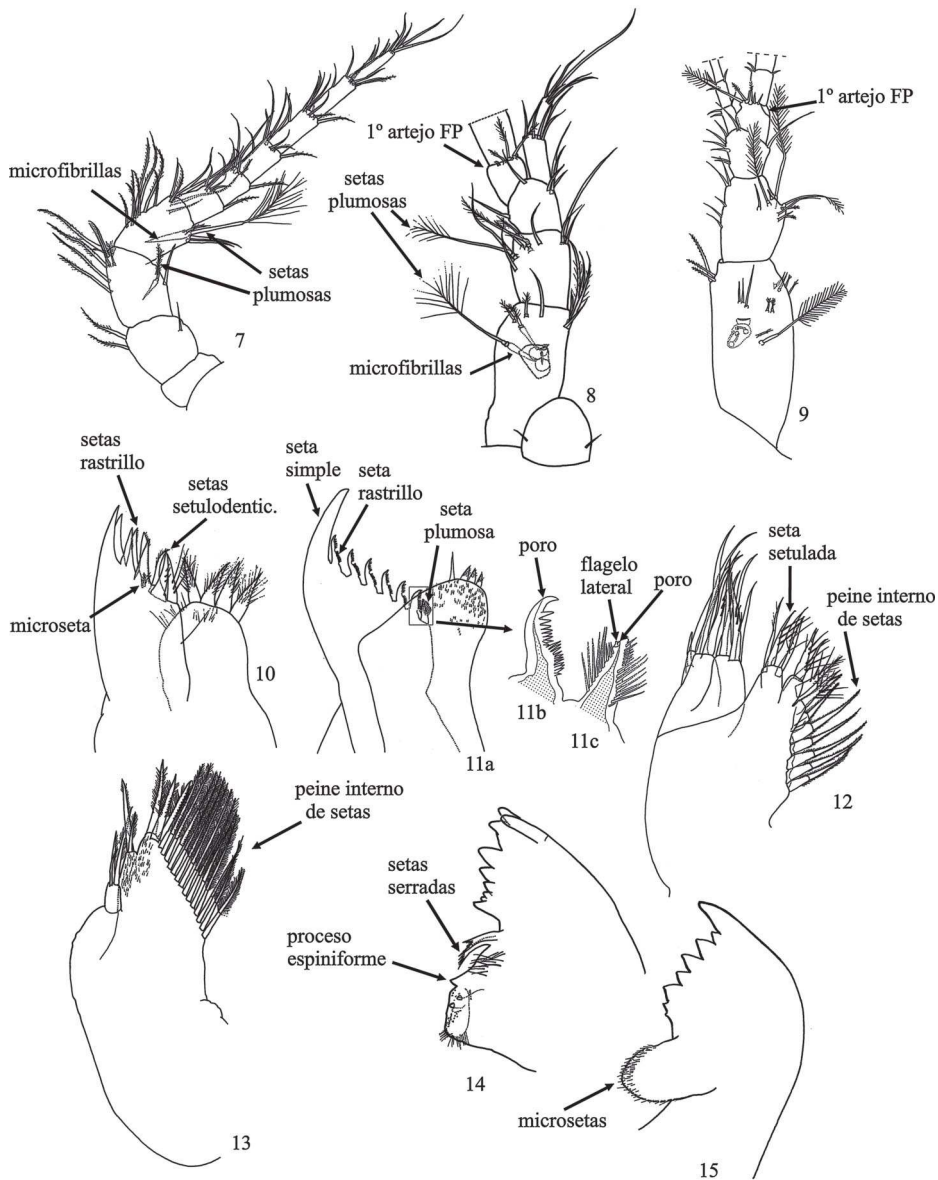
Apéndices bucales - El labro y el labio solo presentan determinadas zonas totalmente cubiertas de microsetas acuminadas. En los restantes apéndices bucales de Anaspida-

cea, el patrón de setas es complejo. Se describirán a continuación solo los arreglos de importancia para identificar grupos sistemáticos.

– Md: el área molar de todos los Stygocarididae es elevada, truncada y provista de procesos espiniformes (Fig. 14). En *Patagonaspides sandroruffoi*, el área molar está cubierta por microsetas foliáceas de aproximadamente 10 μ de largo (Figs. 15, 19a-b); no se observan procesos espiniformes en dicha área molar. En todas las especies de Anaspidacea, el proceso incisivo de la Md izquierda está compuesto por un mayor número de dientes cónicos que en la Md derecha, los que pueden ser mono, bi o tricuspidados. En de la mayoría de las especies de Stygocarididae estudiadas, la asimetría entre ambas mandíbulas, está dada además, por la presencia en el borde del área molar de la Md izquierda de un proceso espiniforme simple (Fig. 14), de desarrollo variable, ausente en Patagonaspididae. En las mandíbulas de los Stygocarididae, otro carácter quetotácico que marca la asimetría entre ambas mandíbulas es la constitución y el patrón de setas serradas tipo IIB1 en el diastema entre el área molar y el proceso incisivo (Fig. 14) (carácter exclusivo de esta familia). Estas setas presentan filas de finos y largos dentículos y en algunos casos son bífidas. Por lo general, la Md derecha posee 1 seta serrada, mientras que la Md izquierda posee 2 de estas setas ó 1 seta bífida.

– Mx1: en Stygocarididae el margen distal del lóbulo externo está bordeado de 2 filas de 6 ó 7 setas rastrillo tipo IIIA1 muy quitinizadas y 1 ó 2 setulodenticuladas tipo IA4a (Fig. 10). Además, contigua a la fila ventral y en su parte media, *Parastygocaris andina* presenta 7 microsetas foliáceas asociadas a un único punto de unión en el exoesqueleto (Fig. 16), mientras que dos de las especies no descritas de *Parastygocaris* presentan en dicha posición una microseta foliácea (Fig. 10).

En *Patagonaspides sandroruffoi* (Figs. 11, 17), el margen del lóbulo externo de la Mx1 está provisto de una sola fila de 8 setas, de las cuales la externa es simple tipo IIIB y



Primer par de antenas y apéndices bucales. **Figura 7:** *Parastygocaris andina* (macho), A2. **Figura 8:** *Parastygocaris* sp., (hembra) rostro, pedúnculo, flagelo accesorio y parte basal del flagelo principal (FP) y accesorio de A1. **Figura 9:** *Patagonaspides sandroruffoi* (macho), rostro, pedúnculo y parte basal de los flagelos principal (FP) y accesorio de A1. **Figura 10:** *Parastygocaris* sp., lóbulo externo de Mx1 con setas rastrillo IIIA1, otras setulodenticuladas IA4a y una microseta subdistal y ventral. **Figura 11:** *Patagonaspides sandroruffoi*, a) Mx1; b) detalle de la seta de una rastrillo IIIA1 del lóbulo externo con poro apical; c) detalle de la seta plumosa IA1 interna del lóbulo externo con poro apical y flagelo lateral. **Figura 12:** *Parastygocaris* sp., Mx2 con peine interno de setas plumosas IA1 y seta setulada IA3. **Figura 13:** *Patagonaspides sandroruffoi*, Mx2 con peine interno de setas plumosas IA1. **Figura 14:** *Parastygocaris andina*, Md izquierda con setas serradas IIB1 entre proceso incisivo y molar y con procesos espiniformes en el área molar. **Figura 15:** *Patagonaspides sandroruffoi*, Md izquierda con microsetas en el área molar.

mayor que el resto, la interna es plumosa tipo IA1 y las restantes son rastrillo tipo IIIA1 (Fig. 11a). Con excepción de la seta interna plumosa (Fig. 11a, c), las restantes están fuertemente quitinizadas. Estas setas del lóbulo externo, excepto la externa, presentan un poro apical que corresponde al extremo del lumen de las setas (Fig. 11b-c). Además, la seta plumosa interna presenta un flagelo lateral contiguo al poro apical (Fig. 11c). Estas observaciones fueron realizadas en el microscopio óptico (1250x). Las setas rastrillo tipo IIIA1 presentan una leve curvatura interna de su eje y los dentículos se disponen a lo largo de su lado cóncavo. En Stygocarididae, estos dentículos están alineados en una fila continua (Fig. 16). En *Patagonaspides sandroruffoi*, en la mayor parte de dichas setas, es posible reconocer un diastema entre los sectores denticulados proximal y distal (Fig. 17).

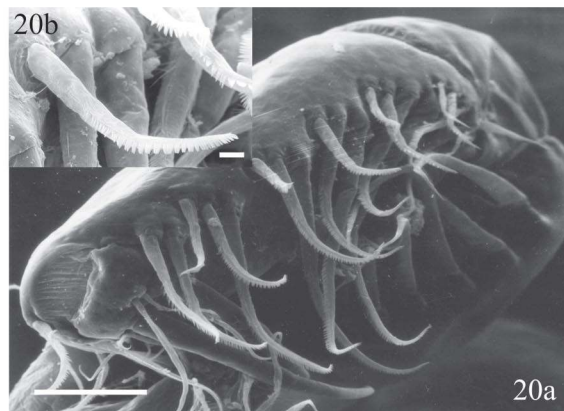
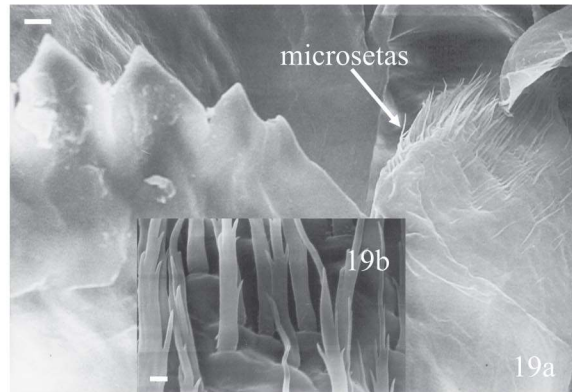
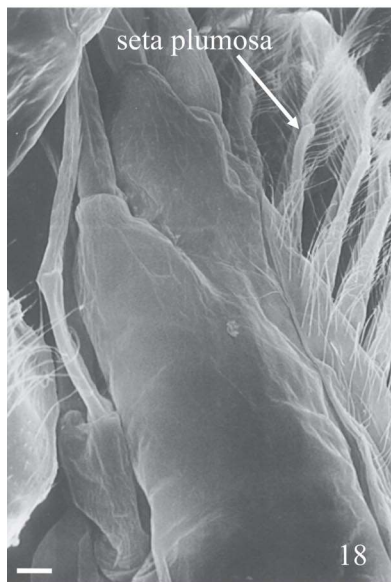
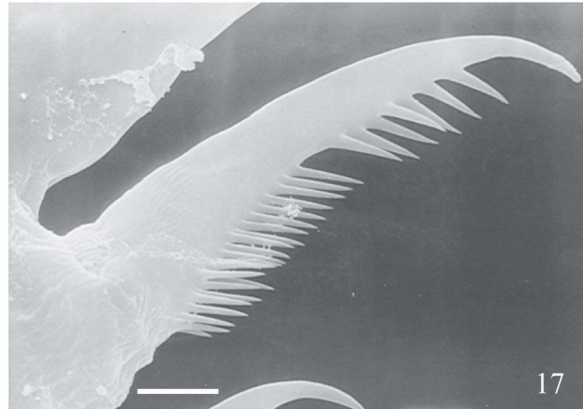
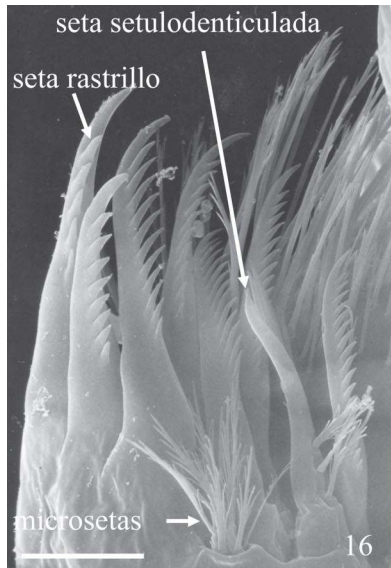
– Mx2: los lóbulos de la Mx2 (3 ó 4) poseen un número variable de setas distales de tipo IA (paposas o setuladas) y setas tipo IIA1 simples (Figs. 12, 13). El margen lateral interno de la Mx2 en todas las especies de Stygocarididae y en *Patagonaspides sandroruffoi* está ornamentado con un peine de setas con *annulus* muy marcado, de tipo IA1 plumosas o tipo IA2 paposas (Figs. 12, 13, 18). El número de setas de este peine lateral interno es un carácter específico y varía entre 3 y 13 en las especies conocidas.

Maxilípedos y pereiópodos.— Los Mxp son fuertes y carecen de exopodito y epipoditos (Fig. 21, 22a). Todos sus artejos están ensanchados y provistos de setas tipo IA, paposas o plumosas, y otras simples tipo IIA1, principalmente distribuidas en el margen interno de los artejos. La coxa y el basis-preisquion forman lóbulos internos bordeados de setas paposas y plumosas que en las especies de Stygocarididae (Fig. 21) son más numerosas y largas que en *Patagonaspides sandroruffoi* (Fig. 22a). Esta última especie presenta en el margen interno del propodo setas setulodenticuladas tipo IA4a (Fig. 20) con la parte proximal del eje provisto de finas sétulas que se continúan con numerosos dentículos cor-

tos y romos, carácter exclusivo de estas setas. Los Mxp y los pereiópodos terminan en 1-3 fuertes setas serradas tipo IIB1 o simples (denominadas comúnmente “uñas”). En *P. sandroruffoi* (Fig. 22b), los dentículos de la uña del Mxp se disponen en un área semielíptica incompleta en la superficie cóncava de la seta.

Pleópodos.— En todas las especies de Anaspidacea, los endopoditos de los P11 y P12 de los machos están modificados conformando el petasma. En Stygocarididae, estos apéndices están provistos de procesos espiniformes, rectos y curvos, en áreas medias y marginales bien definidas, en la parte membranosa distal del apéndice (Fig. 28). La conexión entre los endopoditos derecho e izquierdo de cada par de pleópodos se establece mediante setas especializadas en los márgenes internos. En Stygocarididae, estas setas están en número de 1 a 3 y son de acople tipo IIIA2 o simples tipo IIIB. En Patagonaspididae, son también tipo IIIA2 pero están dispuestas en grupos numerosos (más de 8) en áreas circulares en forma de roseta (Fig. 23). En ninguna especie de Stygocarididae hay vestigios de pleópodos, con excepción del petasma. En Patagonaspididae, los P13-5 son pequeños lóbulos, en cada uno de los cuáles se inserta una larga seta plumosa tipo IB1 (Fig. 24).

Urópodos.— En Stygocarididae y Patagonaspididae, la presencia del peine de setas del margen interno del simpodito de los Ur es un carácter de valor taxonómico. La diferencia entre ambas familias está dada por el tipo de setas que forman este peine: plumosas tipo IA1 en Stygocarididae (Fig. 30) y cuspidadas tipo IIA2 en Patagonaspididae (Fig. 25). En cuanto a la quetotaxia de las ramas del Ur, también se observan patrones generales pues en la superficie dorsal de las ramas de todas las especies estudiadas, se insertan setas plumosas tipo IB1 en número variable (Figs. 25a, 26). Las especies de Stygocarididae se diferencian de *Patagonaspides sandroruffoi* en la quetotaxia de los márgenes de las ramas del Ur: en los Stygocarididae el exo y el endopodito están bordeados de setas paposas IA2



Apéndices bucales, microfotografías. **Figura 16:** *Parastygocaris andina*, lóbulo externo de Mx1 con setas setulodenticulada IA3b, rastrillo IIA1 y microsetas foliáceas. **Figura 17:** *Patagonaspides sandroruffoi*, seta rastrillo IIIA1 del lóbulo externo de Mx1. **Figura 18:** *Patagonaspides sandroruffoi*, Mx2 con peine interno de setas plumosas IA1. **Figura 19:** *Patagonaspides sandroruffoi* a) Md con proceso incisivo y área molar; b) detalle de microsetas foliáceas del área molar. **Figura 20:** *Patagonaspides sandroruffoi*, Mxp; a) propodo con setas setulodenticuladas IA4a; b) detalle de la seta setulodenticulada IA4a. Escalas: figs.16, 17, 18, 19a, 20b: 10 μm ; fig. 19b: 1 μm ; fig. 20a: 100 μm .

(Fig. 29) o plumosas IA1, mientras que en *Patagonaspides sandroruffoi* son plumosas IA1, simples IIA1 y cuspidadas IIB2.

Telson.— En Patagonaspididae es bilobulado con lóbulos subcuadrangulares y en cada lóbulo se insertan 5 setas terminales cuspidadas tipo IIA2 y otras 2 subterminales paposas tipo IA2 (Fig. 25). En Stygocarididae (Fig. 27), el telson es una placa poco diferenciada que lleva a cada lado un lóbulo caudal poco prominente, redondeado y con setas. Todas las especies de Stygocarididae presentan 3 setas fuertes en cada lóbulo. En *Parastygocaris andina*, se observó con microscopía electrónica que la seta interna posee dentículos y corresponde al tipo carda IIB2 (Fig. 32), mientras que las otras 2 setas son setulodenticuladas tipo IA4b con sétulas, setuletas y dentículos (Fig. 31).

MODOS DE ARTICULACIÓN Y SUBESTRUCTURAS

La observación con microscopía óptica al máximo aumento (1250x) en general es suficiente para definir el modo de articulación de las setas (infra o supracuticular). Esto es de destacar teniendo en cuenta que la longitud media de casi la totalidad de los ejemplares estudiados de Stygocarididae no superan los 2 mm. En la gran mayoría de las setas, la articulación es infracuticular. Las setas con articulación supracuticular comprenden: las setas laterales del pleon de Stygocarididae, las setas de los P11-5 de Patagonaspididae y las setas de A1, A2 y ramas del Ur en especies de ambas familias.

En la Mx1 de todas las especies, con las técnicas empleadas (microscopía óptica y electrónica de barrido) no fue posible definir el modo de articulación de las setas dentadas tipo IIIA del lóbulo externo. A nivel de la inserción de estas setas con la cutícula, se observa una estructura membranosa rugosa que no permite diferenciar exactamente la base de la seta y en otras directamente la articulación es inexistente.

En el pedúnculo de las A1 de *Parastygocaris* sp. se observaron setas con 2 *annuli* a lo largo del eje.

En las antenas de especies de Stygocarididae, las setas plumosas tipo IB1 presentan un ensanchamiento del eje en su zona proximal. El examen con microscopía electrónica de estas setas, permite distinguir una bifurcación del eje, en la zona distal al *annulus*, dando origen a una rama secundaria (ver bifurcación secundaria en Fig. 4b), muy delgada, que se extiende por un corto trayecto junto al eje principal, hasta que se fusiona a éste formando el ensanchamiento mencionado anteriormente (Fig. 4).

En especies de Stygocarididae, mediante microscopía óptica se observaron microfibrillas internas que conectan la inserción de las setas IB1 de los artejos basales de las antenas (Figs. 7, 8) y de los Ur con fibras musculares.

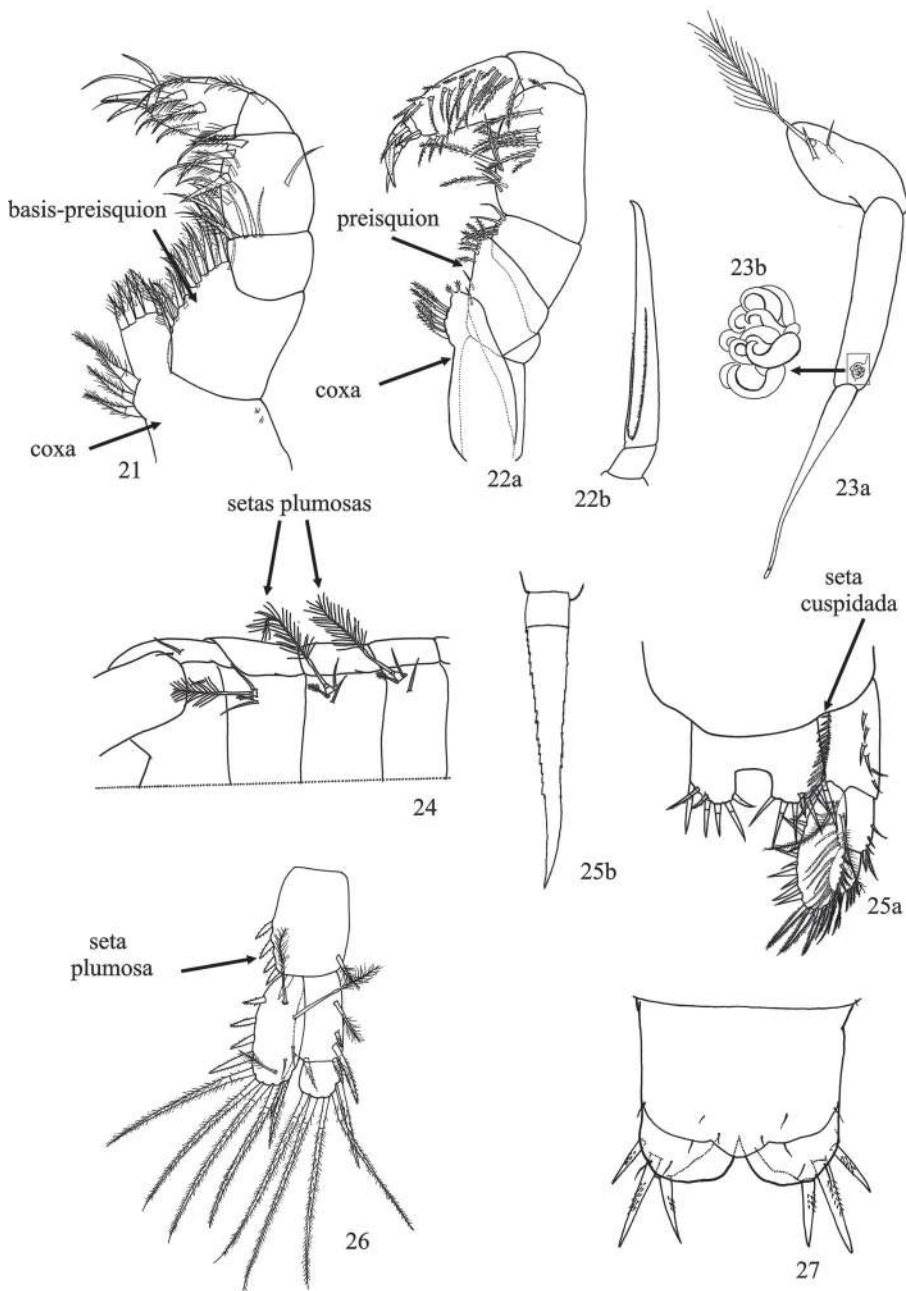
DISCUSIÓN

QUETOTAXIA DE LAS ANTENAS

En los Anaspidacea, las antenas son los apéndices con mayor variedad de proyecciones cuticulares, ya que poseen numerosos tipos de setas y procesos espiniformes. En estos apéndices se observan setas tipo IA (plumosas, setuladas), tipo IB plumosas, tipo IIA (simples y estetascos) y microsetas.

Parastygocaris andina (Stygocarididae) presenta dimorfismo sexual en la quetotaxia de las A1. Los machos poseen setas en el pedúnculo y el flagelo principal más largas que las de las hembras. En especies no sudamericanas de Anaspidacea (Anaspididae y Koonungidae) también las A1 de los machos presentan dimorfismo sexual, con setas llamativamente modificadas (ej. Thompson, 1894; Zeidler, 1985).

En el primer artejo del flagelo principal de las A1 de todos los Anaspidacea (epigeos e hipogeos), se inserta una fila distal de setas (ver Figs. 8, 9) a la que Schminke (1974) denominó "Sinnesorgan". En las especies estudiadas aquí (hipogeas), esta serie está constituida por setas tipo IB y diminutas microsetas simples. Estas últimas también fueron observadas en especies de Bathynellacea y recibieron la denominación de "Stummelborsten" (Schminke, 1973).



Maxilípedos, apéndices abdominales y telson. **Figura 21:** *Parastygocaris* sp., Mxp con basis fusionado al preisquion. **Figura 22:** *Patagonaspides sandroruffoi*, a) Mxp con basis no fusionado al basis; b) detalle de seta serrada IIB1 terminal del dactilo. **Figura 23:** *Patagonaspides sandroruffoi*, a) PI2 del petasma con endopodito bisegmentado; b) detalle de la roseta de setas de acople IIIA2 del segmento basal del endopodito. **Figura 24:** *Patagonaspides sandroruffoi* (vista ventral), pleómeros 3-6 con setas plumosas IB1 en los PI3-5 vestigiales. **Figura 25:** *Patagonaspides sandroruffoi* (vista dorsal), a) Ur y telson; b) detalle de las setas cuspidadas IIA2, laterales internas del simpodito. **Figura 26:** *Parastygocaris* sp. (vista dorsal), Ur con setas plumosas IA1 laterales internas del simpodito. **Figura 27:** *Parastygocaris andina*, Telson.

PARTICULARIDADES
DE LAS SETAS DE MX1

Un rasgo particular de las setas tipo III distales del lóbulo externo de la Mx1, es que por lo general no se logra reconocer su articulación con la cutícula. Esta falta de articulación también fue observada en las setas de las Mx1 de decápodos y podría estar relacionada a la función mecánica de este apéndice que requiere setas muy robustas y firmes (Garm y Høeg, 2000).

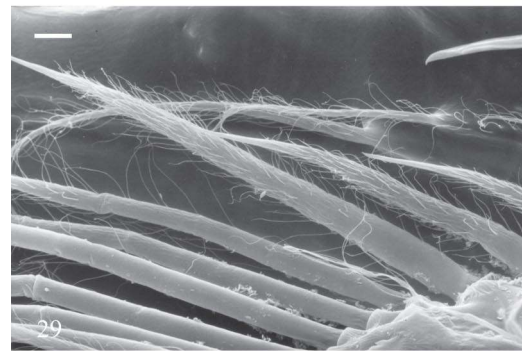
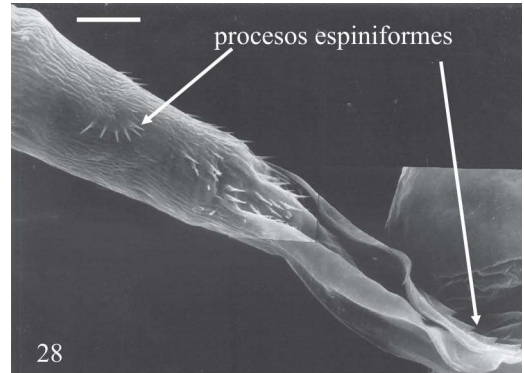
En Anaspidacea, se describen por primera vez en este estudio a las setas con poro apical. Se trata de la seta tipo plumosa IA1 y las 6 setas rastrillo tipo IIIA1 del extremo del lóbulo externo de la Mx1 de *Patagonaspides sandroruffoi*. Estas observaciones fueron realizadas con microscopía óptica. Se relaciona la presencia de este poro apical con una función quimiosensorial, pero esto deberá ser confirmado con estudios específicos.

CARACTERES DE VALOR SISTEMÁTICO
Y EVOLUCIÓN

La variación en número, disposición y tipo de setas del complejo sensitivo del primer artejo del flagelo principal de las A1 es un carácter específico que no fue tenido en cuenta en las descripciones de la mayoría de las especies de Anaspidacea (Noodt, 1963; Morimoto, 1977; Knott y Lake, 1980; Grosso y Peralta, 1997, entre otros). De las observaciones realizadas en el presente trabajo, surge que la constitución de este complejo de setas podría constituir un carácter diagnóstico de grupos monofiléticos, lo cual hace necesario un estudio más exhaustivo.

Las setas plumosas tipo IB de antenas, pleon, pleópodos y urópodos, son las únicas que tienen articulación supracuticular. Esto las hace extremadamente flexibles (Garm, 2004a) relacionándolas primariamente con funciones natatorias. Con microscopía óptica se observan microfibrillas internas (quizás sensoriales o nerviosas) que conectan directamente estas setas plumosas de antenas y urópodos con tejidos internos, lo cual indicaría que, además de su función natatoria, estas setas podrían constituir un complejo sensorial.

En todas las especies de Anaspidacea aquí estudiadas, es constante la presencia de una conspicua seta plumosa tipo IB1 en posición externa distal en el 4° artejo de la A2 (Fig. 7). *Patagonaspides sandroruffoi* presenta además de ésta, otras setas del mismo tipo en posición interna en el 3° artejo y en otros 3 artejos distales de la misma antena.



Parastygocaris andina: petasma, urópodos, microfotografías. **Figura 28**: Pl2 del petasma con procesos espiniformes. **Figura 29**: Ur setas paposas IA2 externas del exopodito. **Figura 30**: Ur setas plumosas IA1 del simpodito. Escalas: figs. 28-30: 10 μ m.

Otros 2 caracteres quetotáticos son exclusivos de *P. sandroruffoi*:

– Mx1 (Figs. 11, 17), lóbulo externo con setas rastrillo tipo III A1 con una fila discontinua de dentículos (en los restantes Anaspidacea, la fila de dentículos es continua).

– Ur (Fig. 25), margen interno del simpodito con setas cuspidadas tipo IIA1 (setas plumosas en Stygocarididae).

Solo cuando se descubran otras especies de Patagonaspididae se podrá dilucidar si estos caracteres corresponden a autapomorfías o sinapomorfías de familia o de género.

La adaptación a los ambientes subterráneos intersticiales por parte de los crustáceos está asociada a cambios en los caracteres morfológicos externos conspicuos como la ausencia de ojos y otros menos llamativos como cambios en la quetotaxia. Es de destacar que las especies intersticiales comprendidas en este estudio, presentan un menor número

de las proyecciones cuticulares que especies epigeas de Anaspidacea.

De acuerdo a los estudios filogenéticos de Anaspidacea, Patagonaspididae es basal con respecto a Stygocarididae (Grosso y Peralta, 2002). A partir de esa hipótesis filogenética, al comparar los rasgos de la quetotaxia a nivel de familia, es posible generalizar ciertos rasgos que caracterizan a Stygocarididae y que podrían ser informativos en futuros análisis filogenéticos de Anaspidacea. Así en Stygocarididae se observa:

– disminución del número o longitud de las setas plumosas en las antenas y mayor desarrollo en longitud de los estetascos de las A1,

– disminución de la diversidad de las setas de las Mx1,

– disminución del número de setas del peine interno de las Mx2,

– aparición de nuevas estructuras cuticulares en las Md,

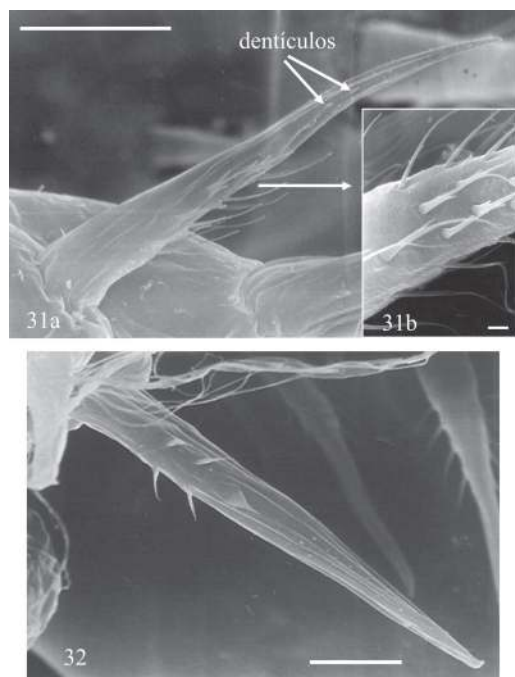
– aumento del número y longitud de las setas del endito de la coxa y basis-preisquion del Mxp,

– disminución del número de setas del peine interno del simpodito y ramas del Ur,

– disminución del número de las setas tipo III internas en los apéndices que forman el petasma y disminución del número de setas en el telson.

SISTEMA DE CLASIFICACIÓN DE LAS SETAS

El sistema de clasificación propuesto por Watling (1989) pretende abarcar la enorme variedad de setas de todos los grupos de crustáceos conocidos hasta el presente. Sin embargo, el estudio detallado de cada grupo monofilético hace inevitable la aparición de nuevas variaciones dentro de algunos de los principales tipos de setas de Watling y/o cambios en la terminología. La Tabla 2 resume las diferencias entre la clasificación de setas de Anaspidacea propuesta en el presente estudio y la elaborada por Watling (1989). En Anaspidacea, los estetascos se asignan a la categoría IIA3 siguiendo el criterio de Wagner (1994).



Parastygocaris andina: telson, microfotografías. **Figura 31**: Telson, a) setas setulodenticuladas IA4b; b) detalle de las sétulas y setuletas de la seta setulodenticulada. **Figura 32**: Telson, seta carda IIB2. Escalas: figs. 31a, 32: 10 μ m; fig. 31b: 1 μ m.

Tabla 1. Tipos de proyecciones cuticulares de crustáceos Anaspidacea Stygocarididae y Patagonaspididae: categorías, esquemas, ejemplos de ubicación y referencias de otros autores.






Tipo	Subtipo	Categoría	Esquema	Ejemplos	Equivalencias
<p>Macroseta Tipo I: Con annulus y infracuticular. sétulas. Son mecanoreceptores.</p>	<p>A) Con articulación supracuticular. estarian relacionadas primariamente a funciones natatorias.</p>	<p>1) Plumosa: sétulas dispuestas en 2 filas opuestas [como en una pluma]; sétulas de distinto desarrollo.</p>		<p>Stygocarididae y Patagonaspididae: A1 y A2 pedúnculo y flagelo (Fig. 5); Mx2 lóbulos y peine interno (Figs. 12, 13, 18); Mxp laterales en el endito de la coxa, basis-preisquion y restantes artejos del endopodito (Figs. 21, 22a); Pereiópodos en endopodito y exopodito; Ur ambas ramas (Fig. 26). Stygocarididae: Mx2 distales en los lóbulos; Ur filas laterales del simpodito (Fig. 30).</p>	<p>"Fiederborste" (Schminke). "Setas plumosas" (Grosso y Peralta). "Feathered setae", "Spine-like setae" (Morimoto).</p>
		<p>2) Paposa: las sétulas emergen de todo el eje sin diferenciación de filas.</p>		<p>Stygocarididae, y Patagonaspididae: Mx1 (Figs 10, 11a) y Mx2 distales en los lóbulos; Mxp distales del endito interno de la coxa (Figs. 21, 22a); Ur distales de ambas ramas (Figs. 26, 29). Patagonaspididae: subterminales del Tl.</p>	<p>"Setas pilosas o plumosas" (Grosso y Peralta). "Ciliated spines" (Morimoto). "Befiederte Borste" (Schminke).</p>
<p>3) Setulada: con una fila de sétulas en la parte distal del eje.</p>		<p>Stygocarididae: A1 flagelo accesorio; Mx2 distales en los lóbulos (Fig. 12).</p>	<p>"Setas pilosas" (Grosso y Peralta).</p>		
<p>4) Setulodenticulada: las sétulas se disponen próximas a la inserción y los denticulos en la parte distal del eje. Clasificación: a) una fila de sétulas (con o sin setuletas) y denticulos en 1 fila o 2 filas opuestas. b) sétulas y denticulos que emergen de todo el eje sin diferenciación de filas.</p>		<p>a) Patagonaspididae: Mxp en propodo (Fig. 20). Stygocarididae: Mx1 en lóbulo externo (Figs. 10, 16). b) Stygocarididae: Tl (Fig. 31)</p>	<p>"Dornen" (Schminke)</p>		
<p>B) Con articulación supracuticular: estarían relacionadas primariamente a funciones natatorias.</p>	<p>1) Plumosa: la parte distal del eje con sétulas dispuestas en 2 filas opuestas. Por su desarrollo pueden ser: notoriamente largas y conspicuas (las más largas del espécimen) con la mitad proximal del eje desnudo y cilíndrico y parte distal plumosa y acintada, con una zona media dilatada o cortas con todo el eje cilíndrico, sin dilatación media.</p>	<p>Stygocarididae y Patagonaspididae: A1 y A2 pedúnculo y flagelo (Figs. 4, 8, 9); Ur ambas ramas. Stygocarididae: laterales del pleon. Patagonaspididae: Ur exopodito; P11-5 en exopoditos (Fig. 24).</p>		<p>"Sockelborsten" (Schminke). "Setas pedunculadas"; "Pedunculated plumose setae"; "Feathered setae" (Grosso y Peralta).</p>	

Tabla 1 (cont.). Tipos de proyecciones cuticulares de crustáceos Anaspidacea Stygocarididae y Patagonaspididae: categorías, esquemas, ejemplos de ubicación y referencias de otros autores.






Tipo	Subtipo	Categoría	Esquema	Ejemplos	Equivalencias
Macroseta Tipo II: Con annulus, eje desnudo o con denticulos, sin sétulas, articulación infracuticular. Quimiorreceptores o mecanorreceptores de longitud y robustez variable.	A) Eje aparentemente desnudo.	1) Simple: puntiaguda, de eje angosto, sin denticulos.		Stygocarididae y Patagonaspididae: A1 y A2 pedúnculo y flagelo (Fig. 5); Mxp (Fig. 21); pereiópodos. Stygocarididae: Mx2 distales en los lóbulos (Fig. 12). Patagonaspididae: ramas del Ur.	
		2) Cuspidada: rígida y fuerte, semejante a una púa. En algunos casos, con 2 filas de denticulos (observados a gran aumento). La porción basal es distintivamente más ancha que la distal.		Patagonaspididae: Ur laterales internas del simpodito y del endopodito; T1 (Fig. 25b).	"Serrate seta" (Grosso y Peralta).
		3) Estetasco: altamente especializada, de función olfativa, con pedúnculo rígido, angosto y una porción distal lanceolada con una delicada línea de sutura en la zona media.		Stygocarididae y Patagonaspididae: A1 flagelo principal (Fig. 6).	"Sinnesborsten" (Noodt).
	B) Eje con denticulos. 1) Serrada: con 1 fila de denticulos a lo largo del eje.			Stygocarididae: Mx2 distales en los lóbulos. Stygocarididae y Patagonaspididae: Mxp y Pereiópodos terminales en los dactilos (=uñas) (Fig. 22b). Stygocarididae: Md entre los procesos incisivo y molar (Fig. 14) estas setas presentan filas de finos y largos denticulos y en algunas especies estas setas son bifidas.	"Penicillae" (Schminke), "Kräftiger Borsten", "Setas en forma de pincel" (Noodt), "Seta pilosa bifida" (Grosso y Peralta), "Stout bifurcate setae" (Morimoto).
	2) Carda: con denticulos alargados y en su mayoría como agujas, no alineados en una fila.			Stygocarididae: T1 (Fig. 32).	"Dornen" (Schminke), "Seta con espinulas" (Grosso y Peralta).

Tabla 1 (cont.). Tipos de proyecciones cuticulares de crustáceos Anaspidacea Stygocarididae y Patagonaspididae: categorías, esquemas, ejemplos de ubicación y referencias de otros autores.







Tipo	Subtipo	Categoría	Esquema	Ejemplos	Equivalencias
Macroseta Tipo III: Sin annulus, eje desnudo o con denticulos, articulación infracuticular. Robustas, son quimiorreceptores o mecanorreceptores. Por lo general en apéndices con estrés mecánico alto.	A) Dentada: fuerte, con proyecciones no articuladas a manera de dientes.	1) Rastrillo: con una fila continua de denticulos.		Stygocarididae y Patagonaspididae: Mx1 lóbulo externo (Figs. 10, 11, 16, 17).	"Ciliates spines" (Morimoto), "Zähne" (Noodt y Schminke), "Teeth" (Grosso y Peralta).
	B) Simple: eje desnudo sin denticulos, fuertes.	2) De acople: en forma de gancho con denticulos bordeando el extremo distal que está curvado formando estructuras de acoplamiento.		Stygocarididae y Patagonaspididae: Pl1 y Pl2 del petasma margen interno (Fig. 23b), con características específicas (extremos aplanados, forma de espátula, punta dividida, etc.).	Hackenborsten" (Schminke), "Coupling setae" (Grosso y Peralta).
Microseta: Sin annulus, pequeña, no robusta. Son un conjunto heterogéneo de diminutas setas sensoriales.	A) Acuminada: alargada, termina en punta, la sección transversal es circular o subcircular, sin setuletas.			Patagonaspididae: Mx1 lóbulo externo (Fig. 11a). Stygocarididae: Pl 1 y Pl 2 del petasma.	"Tooth" (Grosso y Peralta).
	B) Foliácea: deprimida, con setuletas cortas a lo largo del margen.			Stygocarididae y Patagonaspididae: cefalotórax; segmentos postcefálicos; A1 y A2; apéndices bucales; Pl 1 del petasma en áreas delimitadas. Patagonaspididae: pereiópodos en lóbulo interno de la coxa.	"Sedas" (Grosso y Peralta), "Cerdas" (Noodt), "Pelos" (Noodt).
Proceso espiniforme: extensión cuticular no articulada, de largo mayor al ancho.	Simple: sin proyecciones.			Patagonaspididae: Md en el área molar (Figs. 15, 19). Stygocarididae: Mx1 subdistales en lóbulo externo (Figs. 10, 16).	"Espinulas", "Púas", "Hooks" (Grosso y Peralta), "Zahnchen" (Schminke), "Garfios" (Noodt)
				Stygocarididae: Md en el borde del área molar (Fig. 14); Pl2 del petasma (Fig. 28); Pl 1 del petasma en la rama interna, se distinguen procesos puntiagudos rectos y otros romos curvos en posición distal externa. Patagonaspididae: Pl 1 del petasma extremo del endopodito.	

Tabla 2: Diferencias en la terminología empleada por Watling (1989) y la propuesta en el presente estudio para los tipos de setas y microsetas.

Característica de la seta	Watling (1989)	Presente clasificación
Con <i>annulus</i> , con articulación infracuticular, con sétulas y denticulos.	Tipo IA3 "plumodenticulate" (sin subdivisiones).	Tipo IA4 setulodenticulada (con 2 subdivisiones).
Con <i>annulus</i> , con articulación infracuticular, sin sétulas, eje aparentemente desnudo.	Tipo IIA, categoría "acuminate".	Tipo IIA, categoría simple.
Sin <i>annulus</i> , con articulación infracuticular, eje desnudo o con denticulos, robustas.	Tipo III, solo incluye la categoría "tooth seta".	Tipo III, con 2 categorías: – dentada – simple
Con pedúnculo rígido, angosto y una porción distal lanceolada con una delicada línea de sutura en la zona media. Función olfativa, altamente especializada.	No consideradas.	Tipo IIA3 estetasco.
Conjunto heterogéneo de diminutas setas sensoriales, sin <i>annulus</i> , pequeñas y no robustas.	Tipo IV.	Microseta.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luis Grosso (CONICET) por su constante asesoramiento. A los árbitros anónimos por sus valiosas sugerencias. A la Fundación Miguel Lillo, al CONICET y al Consejo de Investigaciones de la UNT por el apoyo financiero.

LITERATURA CITADA

- Brooks, H. K. 1962. On the fossil Anaspidacea, with a revision of the classification of the Syncarida. *Crustaceana*, 4: 229-242.
- Camacho, A. I., Rey, I., Dorda, B. A., Machordom, A. y Valdecasas, A. G. 2002. A note on the systematic position of the Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca) using molecular evidences. *Contribution to Zoology*, 71(4): 123-129.
- Coineau, N. 1998. Syncarida. En: C. Juberthie y V. Decu (eds.), *Encyclopaedia Biospeologica*. Moulis, Bucarest, Société Biospéologie, tomo II, pp. 863-876.
- Drach, P. y Jacques, F. 1977. Système sétifère des crustacés décapodes. Principes d'une classification générale. *Comptes Rendus de l'Académie des Science de Paris*, 284: 1995-1998.
- Ferreira, M. L., Smit, N. J., Grutter, A. S. y Davies, A. J. 2009. A new species of Gnathiid (Crustacea: Isopoda) parasitizing teleosts from Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Parasitology*, 95 (5): 1066-1075.
- Garm, A. 2004a. Mechanical functions of setae from the mouth apparatus of seven species of Decapod crustaceans. *Journal of Morphology*, 260: 85-100.
- Garm, A. 2004b. Revising the definition of the crustaceans seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142: 233-252.
- Garm, A. y Høeg, J. T. 2000. Functional mouthpart morphology of the squat lobster *Munida sarsi*, with comparison to other anomurans. *Marine Biology*, 137: 123-138.
- Grosso, L. E. y Peralta, M. 1997. *Parastygocaris clapsi* nuevo sincárido Stygocarididae descubierto en la zona hiporreica del río Aicuña (La Rioja-Argentina). *Neotrópica*, 43 (109-110): 27-34.
- Grosso, L. E. y Peralta, M. 2002. *Patagonaspides* gen n.; *P. sandroruffoi* sp. n. (Crustacea, Syncarida). First phreatobite species of a new anaspidacean family discovered in Patagonia with cladistic analysis of Stygocaridinea (Anaspidacea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 26: 105-118.
- Horn A. C. M. y Backup, L. 2004. Morfología setal de *Parastacus brasiliensis* (von Martens) (Crusta-

- cea, Decapoda, Parastacidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21 (4): 765-768.
- Jenner, R. A., Dhubhghaill, C. N., Ferla, M. P. y Wills, M. A.. 2009. Eumalacostracan phylogeny and total evidence: limitations of the usual suspects. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 21.
- Knott B. y Lake, P. S. 1980. *Eucrenonaspides oinotheke* gen. et sp. n. (Psammaspididae) from Tasmania, and a new taxonomic scheme for Anaspidacea (Crustacea, Syncarida). *Zoologica Scripta*, 9: 25-33.
- Morimoto, Y. 1977. A new *Stygocaris* (Syncarida, Stygocarididae) from New Zealand. *Bulletin of the Natural Science Museum Ser. A (Zool.)*, 3(1): 19-24.
- Noodt, W. 1963. Anaspidacea (Crustacea, Syncarida) in der südlichen Neotropis. *Verhandlungen Deutsch Zoologischen Gesellschaft in Wien*, 1962: 568-578.
- Oshel, P. y Steele, D. 1988. Comparative morphology of Amphipod setae, and a proposed classification of setal types. *Crustaceana, Suppl.*, 13: 90-99.
- Perrier, V., Vannier, J., Racheboeuf, P., Charbonnier, S., Chabard, D. y Sotty, D. 2006. Syncarid Crustaceans from the Montceau Lagerstätte (Upper Carboniferous; France). *Palaeontology*, 49 (3): 647-672.
- Richter, S. y Scholtz G. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 39: 113-136.
- Schminke, H. K. 1973. Evolution, System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). *Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, Mathematisch, naturwissenschaftliche Klasse, Mikrofauna der Meeresbodens*, 24: 1-192.
- Schminke, H. K. 1974. *Psammaspides williamsi* gen. n., sp. n., ein Vertreter einer neuen Familie mesopsammaler Anaspidacea (Crustacea, Syncarida). *Zoologica Scripta*, 3: 177-183
- Schram, F. R. 1984. Fossil Syncarida. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 20 (13) : 189-246.
- Serban, E. 1972. *Bathynella* (Podophallocarida, Bathynellacea). *Travaux de L'Institut de Spéologie "Emile Racovitza"*, 11: 11-224.
- Thompson, G. M. 1894. On a freshwater Schizopod from Tasmania. *Transactions of the Linnean Society of London, Second Series, Zoology*, 6: 281-303.
- Wagner, H. P. 1994. A monographic review of the Thermosbaenacea (Crustacea: Peracarida). *Zoologische Verhandlungen*, 291: 1-338.
- Watling, L. 1989. A classification system for crustacean setae based on the homology concept. En: B. Felgenhauer, L. Watling y A. Thistle (eds.), *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea*. Balkema/Rotterdam, pp. 15-26.
- Williams, T. A. 2007. Structure and development of setae on the thoracic limbs of the anostracan crustacean, *Thamnocephalus platyurus*. *Arthropod Structure & Development*, 36 (1): 63-76.
- Zeidler, W. 1985. A new species of crustacean (Syncarida: Anaspidacea: Koonungidae), from sinkholes and caves in the south-east of South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 109(3): 63-75.
- Zimmer, A., Araujo, P. B. y Bond-Buckup, G. 2009. Diversity and arrangement of the cuticular structures of *Hyalella* (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) and their use in taxonomy. *Zoologia*, 26 (1): 127-142.