

## EL REGISTRO FOSIL DE LOS CRUSTACEA: APUNTES SOBRE SU ORIGEN Y EVOLUCION.

Alfonso Pardo<sup>1,2</sup> y Luis Bolea<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Dept. of Geological and Geophysical Sciences, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología). Universidad de Zaragoza. E-50009 ZARAGOZA (ESPAÑA).

<sup>3</sup> Consultor ambiental y de desarrollo rural. c/ La Luz, 30 2º dcha., E-50005 ZARAGOZA (ESPAÑA).

### 1. Introducción: ¿Qué es un crustáceo?

Los crustáceos son artrópodos que se caracterizan por poseer un cefalón compuesto por cinco segmentos, dos conjuntos de antenas<sup>1</sup>, un par de mandíbulas, y dos conjuntos maxilares. Asimismo, es característica su tendencia a presentar los segmentos cefálicos soldados formando un escudo cefálico<sup>2</sup> que se prolonga hacia la parte posterior sobre el tórax formando un caparazón o carapacho<sup>3</sup>; además suele producirse una cierta diferenciación de los segmentos del tronco<sup>4</sup> en *tagmata*: el tórax, o región anterior, y el abdomen, en la parte posterior; con la consiguiente especialización de los apéndices asociados a ellos. Existen pues tres unidades morfológicas y funcionales potenciales: el cefalón o cabeza, el tórax y el abdomen. Cada segmento posee un par de apéndices idénticos, uno a cada lado del plano de simetría, que pueden estar especializados en diversas funciones del soporte vital (e.g., locomoción, alimentación, defensa, sensorial). La flexibilidad fisiológica de los crustáceos queda patente en la gran capacidad de regeneración de los apéndices en el caso de que éstos sean amputados<sup>5</sup>. Uno de los criterios diferenciadores usados en la clasificación de los distintos grupos de Crustacea es el número de segmentos<sup>6</sup> y su nivel de desarrollo en cada una de estas regiones, así como también es de gran importancia el desarrollo, forma y grado de especialización de los apéndices (Tabla 1; Bolea, 1995). Como último rasgo diferenciador general de los crustáceos, añadiremos que el desarrollo anamórfico comienza con una única larva en un estado ontogénico inicial conocido como *nauplius*<sup>7</sup> (Schram, 1986).

Aunque es raro el hábitat en el que no estén o hayan estado presentes a lo largo de su historia evolutiva, los crustáceos tienen una marcada preferencia por los ambientes marinos y en general puede afirmarse que, cualquiera que sea el ambiente en el que viva un crustáceo, el requerimiento de una alta tasa de humedad es un factor indispensable.

A diferencia de otros grupos de artrópodos en los que se da una única estructura corporal básica o *Bauplan*, los crustáceos muestran una mayor variabilidad de arquitecturas corporales que la de casi cualquier otro grupo animal. Por esta razón, dejando aparte las características del cefalón, es prácticamente imposible caracterizar la morfología de los crustáceos,

y lo más apropiado es resaltar las tendencias morfológicas en determinados estados o condiciones.

### 2. Sistemática básica de los Crustáceos.

Aunque el propósito de este artículo no es la sistemática de los crustáceos, hemos creído conveniente incluir una breve descripción de las características más sobresalientes de las clases que componen este Phylum o Subphylum en un intento de familiarizar al lector con la clasificación más comunmente usada en este grupo zoológico. Tal y como suele suceder en casi cualquier otro conjunto biológico relacionado filogenéticamente, la clasificación de los distintos grupos de crustáceos está sujeta a continua revisión y puede variar dependiendo de los criterios usados por diferentes especialistas. En esta recapitulación hemos seguido los criterios sistemáticos de Bowman y Abele (1982; ver Fig. 1), sin que ello quiera decir que éstos no sean discutibles.

#### 2.1. Clase Cephalocarida Sanders 1955

Hasta el descubrimiento de la Clase Remipedia, este grupo era considerado como el más primitivo de todos los crustáceos. Se trata de formas sencillas de pequeño tamaño, segmentadas y con un par de apéndices por segmento. El desarrollo de larva a adulto es acusadamente gradual, y no hay gran diferencia de talla o morfología entre la larva y el organismo plenamente desarrollado. Son organismos cosmopolitas que se pueden encontrar en las aguas de casi cualquier océano, aunque no suelen formar poblaciones de gran abundancia.

#### 2.2. Clase Branquiopoda Latreille 1817

Son crustáceos caracterizados por un carapacho que puede ser uni o bivalvo de unos 5 mm de longitud (Fig. 2). La respiración, tal y como el propio nombre indica<sup>8</sup>, la realizan a través de sus apéndices, que además son usados para su locomoción y en la captura de alimento. La mayoría de los branquiópodos son nadadores -nectónicos- o reptadores en la superficie de la interfase agua-sedimento (i.e., epibentónicos) o excavadores (i.e., endobentónicos). A pesar de

| Segmento |    | Apéndice         | Función                           |
|----------|----|------------------|-----------------------------------|
| C        | 1  | anténula         | sensorial                         |
| E        | 2  | antena           | sensorial                         |
| F        | 3  | mandíbula        | digestiva                         |
| A        | 4  | maxila           | digestiva                         |
| L        | 5  | maxila           | digestiva                         |
|          | 6  | maxilípodo       | digestiva                         |
|          | 7  | maxilípodo       | digestiva, respiratoria           |
|          | 8  | maxilípodo       | digestiva, respiratoria           |
|          | 9  | pereiopodo-quela | defensiva, respiratoria           |
|          | 10 | pereiopodo-quela | motriz, digestiva, respiratoria   |
|          | 11 | pereiopodo-quela | motriz, (H) genital, respiratoria |
|          | 12 | pereiopodo       | motriz, respiratoria              |
|          | 13 | pereiopodo       | motriz, (M) genital, respiratoria |
| A        | 14 | pleópodo         | (M) reproductora                  |
| B        | 15 | pleópodo         | (M) reproductora (H) incubadora   |
| D        | 16 | pleópodo         | (H) incubadora                    |
| O        | 17 | pleópodo         | (H) incubadora                    |
| M        | 18 | pleópodo         | (H) incubadora                    |
| E        | 19 | urópodo          | Fuga, (H) incubadora, excretora   |
| N        | 20 | telson           | Fuga, (H) incubadora              |

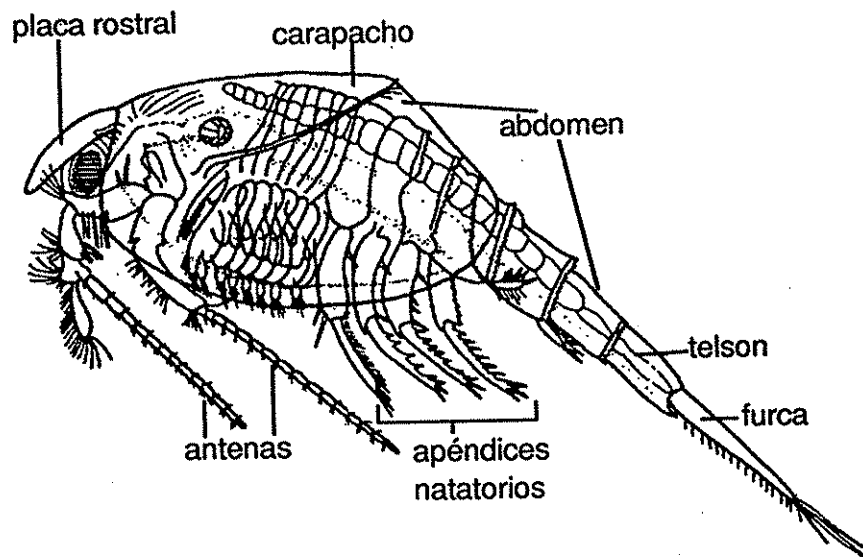
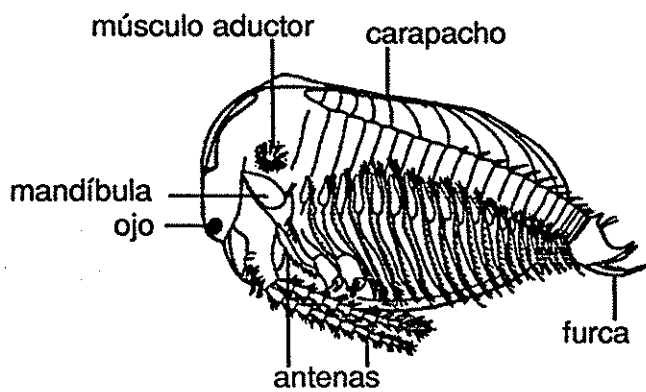
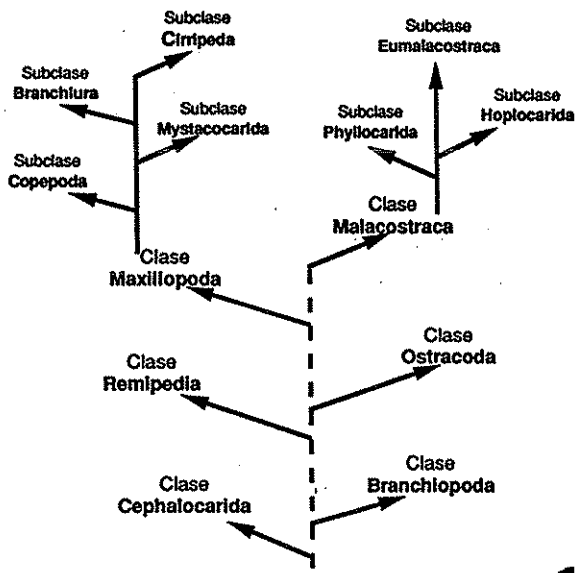


Tabla 1: Funciones de los segmentos y sus apéndices asociados en el cangrejo de río; abreviaturas: (H): hembra, (M): macho (modificado de Bolea, 1995).

Figura 1: Representación visual de la clasificación de Bowman y Abele (1982). Este esquema no pretende mostrar las relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos de crustáceos. La línea discontinua pretende enfatizar la incertidumbre existente respecto al origen y relaciones entre las distintas clases.

Figura 2: Representación gráfica de un típico branquiópodo de agua dulce (especimen del género *Cyzicus*; tomado de Kaesler, 1987).

Figura 3: Representación gráfica de ostrácodo phyllocárido (especimen del género *Nebalia*; tomado de Kaesler, 1987).

encontrarse también en ambientes marinos, muchos branquiópodos prefieren los hábitats de aguas salobres o aguas dulces continentales.

### 2.3. Clase Remipedia Yager 1981

Las peculiaridades de los especímenes de *Speleonectes lucayensis* encontrados en una cueva submarina de Bahamas hicieron necesaria la creación de una nueva clase dentro de los Crustacea. Se trata de organismos homomórficos, con el tronco multisegmentado y con apéndices en cada uno de los segmentos. Los apéndices son birramados, carecen de endites, están dirigidos lateralmente y tienen forma de pala, características que indican estar completamente adaptados para la natación. La primera y segunda maxila presenta una única rama, lo mismo que los maxilípedos que están adaptados para la captura de presas.

### 2.4. Clase Maxillopoda Dahl 1956

Los Maxillopoda se caracterizan por las diferentes maneras en que emplean las maxilas y los thoracópodos anteriores en la consecución del alimento y en la locomoción. Estos crustáceos han sabido encontrar gran cantidad de nichos ecológicos parasitando a otros organismos. De las cuatro subclases que engloba esta clase (i.e., Mystacorida, Copepoda, Branchiura y Cirripeda), los branquiuros son parásitos en su totalidad, y tanto los copépodos como los cirrípedos muestran a lo largo de su historia evolutiva diferentes adaptaciones al modo de vida parásito.

### 2.5. Clase Ostracoda Latreille 1806

Los ostrácodos son los crustáceos más antiguos conocidos<sup>9</sup>. Sus relaciones con el resto de las clases de crustáceos son problemáticas dada su peculiar y divergente arquitectura corporal. La característica adaptativa más sobresaliente de este grupo es la transformación de las antenas para labores de locomoción, reproducción y alimentación en conexión con las mandíbulas (Dahl, 1956; Schram, 1982) (Fig. 3). El cuerpo de los ostrácodos es sustancialmente una cabeza con un tronco atrofiado encerrada en una concha bivalva de composición mayoritariamente calcítica<sup>10</sup> -el carapacho-. Estas distintivas características anatómicas sugieren que los ostrácodos fueron una ramificación muy temprana con poca o ninguna conexión con el resto de las líneas evolutivas de los crustáceos (Schram, 1978). Los ostrácodos se han adaptado a la vida tanto en aguas marinas como en aguas dulces, siendo en su mayor parte organismos bentónicos. En las formas bentónicas las larvas no son pelágicas<sup>11</sup>, por lo que muchas de estas especies no pueden migrar a través de aguas profundas, produciéndose la regionalización de diferentes poblaciones.

### 2.6. Clase Malacostraca Latreille 1806.

Se trata de un grupo muy variado y desarrollado de crustáceos. Poseen un tórax que

normalmente tiene ocho segmentos y un abdomen con seis o siete segmentos, de los cuales la mayoría tiene apéndices asociados (Fig. 3). En este grupo se incluyen órdenes como los decápodos<sup>12</sup>, los isópodos y los amphípodos. La mayoría de los Malacostraca son marinos, mostrando preferencia por los hábitats de aguas someras, pero también los hay que habitan en aguas dulces e incluso en ambientes subaéreos. Sus modos de vida son muy variados, existiendo especies nectónicas, epi o endobentónicas.

## 3. Las peculiaridades del registro fósil.

Podríamos decir que el registro fósil de los crustáceos (Phylum o Subphylum según distintos autores, tal y como veremos más adelante) es bastante irregular, aunque no más que el de cualquier otro grupo biológico, si bien en muchos aspectos es mejor que el de muchos otros. El hecho de que los crustáceos sean en su práctica totalidad organismos acuáticos hace que sus posibilidades de fosilización, dadas las características físico-químicas de los ambientes sedimentarios subacuáticos, sean mayores que las de organismos de hábitats subaéreos, donde el registro fósil suele ser mucho más fragmentario.

El origen de los crustáceos se remonta hasta el Cámbrico inferior, alrededor de unos 570 a 600 millones de años atrás. Los fósiles de estos artrópodos se encuentran distribuidos por todo el planeta y en casi cualquier tipo de sedimentos, aunque con preferencia en calizas y margas. Se han encontrado crustáceos fósiles en la mayor parte de hábitats subacuáticos y aunque son más comunes en ambientes marinos de poca profundidad -esto es dentro de la plataforma continental<sup>13</sup>-, también hay registros fósiles en hábitats marinos de gran profundidad -batiales<sup>14</sup> y abisales-, ambientes litorales de aguas salobres, o de aguas dulces continentales.

En general, el tipo de preservación en el registro fósil es muy variable y afecta de forma directa a la información que se puede obtener del material preservado (cf., Pardo, en este volumen). En el caso de los crustáceos, un elemento crucial para su estudio es el grado y calidad de preservación de los apéndices puesto que gran parte de las características funcionales y por tanto de las especulaciones filogenéticas en este grupo dependen de las estructuras apendiculares. En casos excepcionales de preservación, como en los *Konservat-Lagerstätte* (Seilacher, 1970), donde se han preservado tanto la fauna de cuerpo blando (e.g. anélidos, cnidarios, etc.) junto a los organismos de cuerpo duro típicos, la información paleoecológica obtenida relacionada con los modos de vida de los crustáceos ha sido muy grande. De esta forma, las asociaciones faunísticas halladas en las calizas Mississipienses de Bear Gulch (Schram, 1976) o las calizas Jurasicas de Solnhofen (Münster, 1840; Oppel, 1862; Lámina 1) han preservado valiosísimas asociaciones de crustáceos, junto con otros grupos biológicos con los que compartían el biotopo. A modo de ilustración, las figuras 4 y 5 muestran las reconstrucciones gráficas de dos de las numerosas comunidades paleoecológicas en las que habitaron crustáceos en el pasado (Sellwood, 1978; Kennedy,

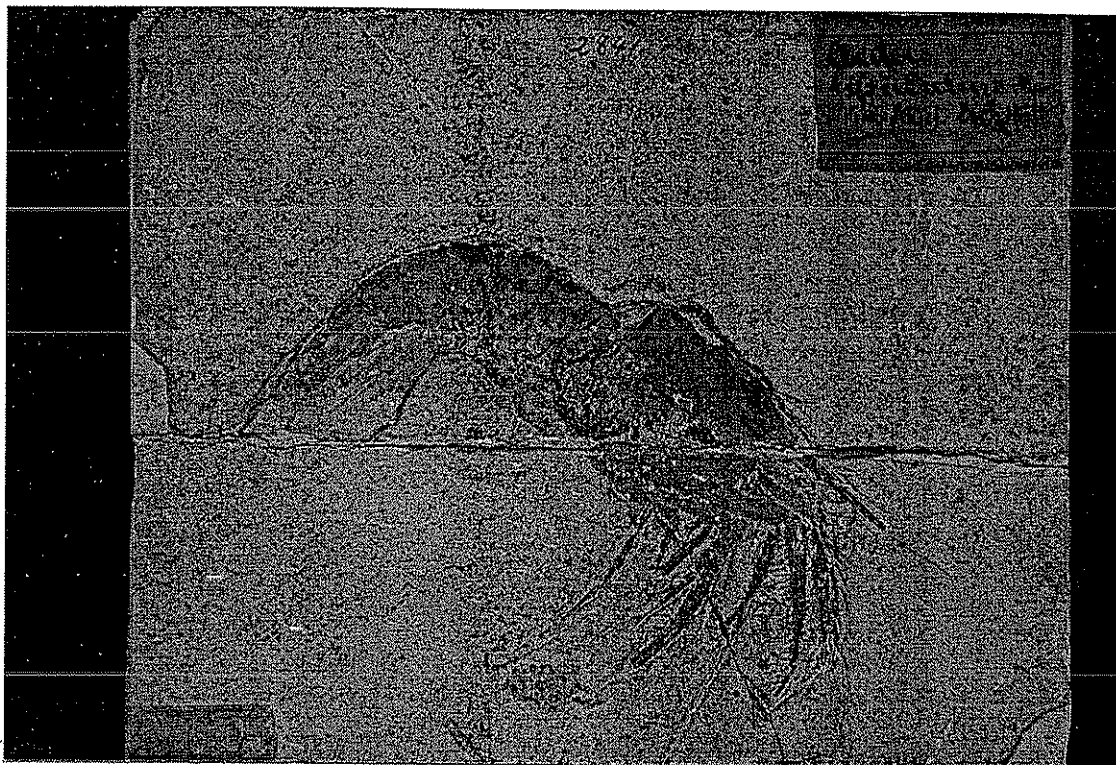


Lámina 1: Fósil corporal de un crustáceo de la familia Aegeridae Münster, 1839 procedente de las calizas jurásicas de Solnhofen (fot. A. Pardo).

1978). Sin embargo, lo más frecuente es que los fósiles de crustáceos sean tan sólo partes desmembradas de su exoesqueleto, lo cual puede hacer muy difícil o incluso imposibilitar su clasificación más allá del Suborden.

Los problemas de preservación de los crustáceos están íntimamente ligados a la estructura corporal de su exoesqueleto, ya que tanto el cuerpo como los apéndices se hallan segmentados. Los diferentes segmentos están formados principalmente por quitina y reforzados con cantidades variables de esclerotina y sales minerales. En general, se puede afirmar que cuanto mayor es la cantidad de estos materiales de refuerzo, mejor será la calidad del fósil. Únicamente el rápido enterramiento en condiciones hipóxicas puede producir un fósil de gran calidad y sin que se produzca la desarticulación de los segmentos del exoesqueleto; sin embargo, este tipo de ambientes de baja energía y mínimo contenido en  $O_2$  son muy poco frecuentes en relación con los modos de vida de los crustáceos.

Otro problema que hay que tener en cuenta cuando se trata de reconstruir la historia de cualquier grupo biológico es el contexto geológico de los fósiles. La reconstrucción paleogeográfica de los continentes, las inferencias paleoclimáticas y la información derivada de los sedimentos son cruciales para entender la historia evolutiva de los crustáceos. Casos aparentemente paradójicos a los ojos de los naturalistas y biólogos hasta bien mediado este siglo, en los que grupos filogenéticamente muy próximos aparecían como poblaciones aisladas en lugares geográficos muy distantes, y sin la presencia de otras poblaciones intermedias que hiciesen de puente geográfico, son explicados hoy a la vista de la deriva de las placas continentales como un mero resultado del

fraccionamiento de antiguas masas de tierra.

#### 4. El incierto origen de los crustáceos.

No es mucha la información que nos brinda el registro fósil acerca del origen de los crustáceos, lo cual no debe sorprendernos ya que rara vez se encuentra información satisfactoria sobre el origen de grupos biológicos superiores (e.g., Phylum, Subphylum, Superclase) conservada en forma de fósiles, aun cuando las observaciones realizadas sobre éstos siempre resulta crucial.

Pero la escasez de datos, lejos de disuadir a los especialistas, ha animado el debate y la generación de hipótesis. De esta forma, diferentes estudios sobre la morfología funcional de la locomoción (Manton, 1973, 1977) y de los estadios de desarrollo (Anderson, 1973) han favorecido la idea de la naturaleza polifilética de los artrópodos, en contra de la tendencia general de las hipótesis anteriores que postulaban un origen monofilético. Manton y Anderson reconocen al menos tres Phyla (i.e., Uniramia, Crustacea y Chelicerata), aunque ninguno de ellos consideró a los trilobites y a los picnogónidos en detalle, si bien Manton (1977) sugería la posibilidad de que los trilobites formaran un cuarto Phylum. Cisne (1974, 1975) tras examinar el grupo de los trilobites y Hessler y Newman (1975) al reconstruir un ancestro de los crustáceos llegaron a la conclusión de la existencia de dos únicos phyla: Uniramia y Trilobita-Chelicerata-Crustacea. Por otra parte, Schram (1978) reconocía cuatro phyla: Uniramia, Crustacea, Trilobitomorpha y Chelicerata, corroborando la sugerencia de Manton acerca de los trilobites.

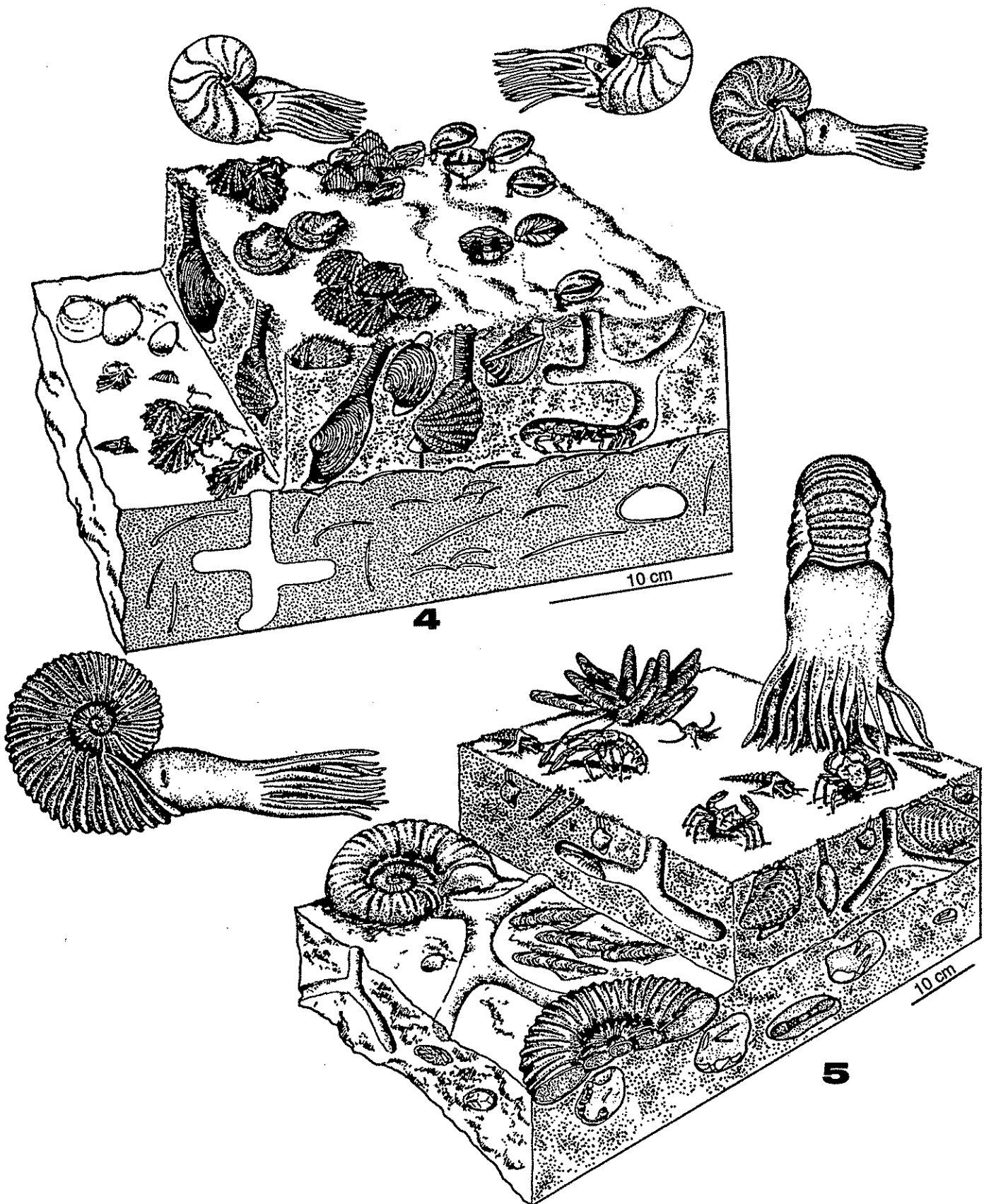


Figura 4: Reconstrucción de una comunidad paleoecológica del Jurásico preservada en calcarenita compuesta en su mayor parte por minúsculos fragmentos de conchas. En la parte inferior del diagrama se muestra el aspecto de la paleobiocenosis, esto es, el conjunto de organismos fosilizados en su biotopo. La presencia de crustáceos puede deducirse tanto por los fósiles corporales (del género *Glyphaea* en este caso) como por la presencia de pistas fósiles del tipo *Thalassinoides*. La parte superior corresponde a una interpretación del aspecto que dicha comunidad tendría en vida (tomado de Shellwood, 1978).

Figura 5: Reconstrucción de una comunidad paleoecológica del Cretácico. El sedimento está formado por lodo carbonatado y calcarenita que permite una excepcional conservación de los fósiles. En la paleobiocenosis se puede observar la gran cantidad de fósiles corporales preservados (crustáceos malacostráceos decápodos de los géneros *Hoploparia* y *Mithracites*), así como icnofósiles del tipo *Thalassinoides* (tomado de Kennedy, 1978).

Sean un Phylum o un Subphylum, el origen de los crustáceos constituye un foco intenso de debate. Y tal y como cabía esperar, los dos puntos de vista fundamentales respecto a su origen evolutivo están basados en buena parte en observaciones realizadas en el registro fósil. Por una parte, Cisne (1975, 1982) y Hessler y Newman (1975) sostienen un origen a partir de los trilobites, por otra parte, Schram (1978) postula que el origen de los crustáceos es independiente del de cualquier otro grupo de artrópodos.

Cisne (1975, 1982) basa su hipótesis en la similitud de los mecanismos mandibulares -de tipo gnathobásico- de los trilobites ordovícicos del género *Triarthrus* con los de crustáceos branquiópodos, leptostráceos y cephalocáridos primitivos. Según este autor, los crustáceos surgirían a partir de un ancestro trilobitomorfo durante la primera radiación de los phyla y clases de metazoos al comienzo del Cámbrico, y habrían compartido ancestros comunes con los trilobites y quelicerados. De acuerdo con el esquema de radiación adaptativa Crustacea, Chelicerata y Trilobita formarían inicialmente un único grupo que evolucionaría por vías diferentes tendentes a la especialización, que les llevaría a diferenciarse progresivamente entre sí con el paso del tiempo.

Schram (1978) tras un intenso análisis embriológico comparativo, se opone a la tesis de Cisne al mantener que la comparación morfológica y funcional ha de hacerse únicamente entre estadios larvales o estadios adultos de trilobites y crustáceos. Así los especímenes adultos de *Triarthrus* parecen no tener segmentos pre-orales derivados embriológicamente, y por tanto los trilobites estarían más cercanos a los Chelicerata que a los Crustacea o Unirramia. De ser así, el origen de los crustáceos habría que desligarlo de los trilobites y muy probablemente del resto de los grupos de artrópodos.

## 5. Características evolutivas de los crustáceos.

El registro fósil junto con los datos aportados por la biología confirman la gran diversidad de los crustáceos. Es cierto que los insectos, dentro de los artrópodos, son un grupo con un gran número de formas, pero todas ellas provienen básicamente de un mismo diseño o morfotipo inicial. Los crustáceos, sin embargo, presentan varios morfotipos iniciales bien diferenciados, lo que sugiere la gran capacidad de experimentación morfológica y adaptativa de este grupo<sup>15</sup>. Los crustáceos parecen haber sido capaces de alterar su arquitectura corporal de una forma aleatoria y con gran rapidez para adaptarse lo más eficazmente posible a las variaciones del medio ambiente. Tras la depuración evolutiva de los diferentes diseños generados, los morfotipos de más éxito vuelven a producir al cabo de un tiempo nuevas radiaciones. Así, los hoplocáridos evolucionaron en un conjunto de morfotipos a finales del Paleozoico, pero sólo las formas rapaces-carnívoras sobrevivieron para dar lugar a una radiación a finales del Mesozoico y principios del Cenozoico de las morfologías de tipo 'Camarón-mantis'.

Es importante resaltar que la alta tasa de variabilidad de los crustáceos no se debe únicamente

a variabilidad inicial de sus arquitecturas corporales básicas, sino también a la generalizada tendencia de este grupo a la paedomorfosis<sup>16</sup>, y más concretamente a través de la progénesis<sup>17</sup>, lo cual es observable tanto en el registro fósil como en los crustáceos actuales<sup>18</sup>. De esta forma, y gracias a la estrategia de la progénesis los crustáceos pueden variar su morfología de forma experimental hasta conseguir diseños anatómicos suficientemente eficaces que permitan su posterior radiación. Este método permite minimizar las constricciones impuestas por la propia anatomía, por lo que podría decirse que la paedomorfosis es el mecanismo que ha permitido a los crustáceos desarrollar la tendencia experimentadora mostrada a lo largo de su evolución.

Esta alta tasa de variabilidad de los crustáceos ha originado la repetición de los diseños corporales más eficaces a lo largo del tiempo, e incluso con inusitada frecuencia la convergencia morfológica (Schram, 1974). De esta forma, ciertas tendencias morfológicas comunes se repiten a lo largo de la historia de distintos grupos de crustáceos sin relación evolutiva (e.g., reducción del abdomen en los pygocephalomorfos notocáridos del Pérmico y en los decápodos brachyurideos post-jurásicos).

La adaptación de ciertos grupos de crustáceos a la vida en aguas continentales implicó estrategias evolutivas para hacer frente al cambio de un ambiente de alto a otro de bajo contenido en sales disueltas, que dieron lugar a importantes cambios fisiológicos que incidían en la capacidad de regulación osmótica de estas especies. Así, los cangrejos de río, haciendo uso de la flexibilidad ontogenética característica de los crustáceos, alargan el estado embrionario -fase nauplius- en el interior del ambiente protegido del huevo, para permitir un mayor desarrollo de las larvas antes de la eclosión (Bolea, 1995).

El registro fósil de los crustáceos es suficientemente bien conocido como para corroborar todas estas tendencias anteriormente descritas, así como para destacar la importancia que las distribuciones paleográficas de las masas continentales, en relación con los procesos migratorios de radiación global y posterior adaptación a los nuevos ambientes de las distintas poblaciones surgidas, han tenido en la historia evolutiva de este grupo biológico. Así, por ejemplo y tal y como veremos a continuación, gran parte de la distribución actual de malacostráceos está estrechamente relacionada con la evolución de estos crustáceos en el Paleozoico terminal y durante el Triásico (Schram, 1977).

## 6. Algunas nociones de paleozoogeografía de los crustáceos.

Ya hemos señalado con anterioridad que la historia de los crustáceos se remonta al inicio del Paleozoico. En este período existen registros fósiles de especímenes de las clases Branchiopoda, Ostracoda, Cirripeda, así como de los Malacostraca, concretamente los Phillocarida (Schram, 1977).

En el Paleozoico superior los grupos principales de crustáceos era Phillocarida, Hoplocarida y Eumalacostraca primitivos. Entre estos últimos se



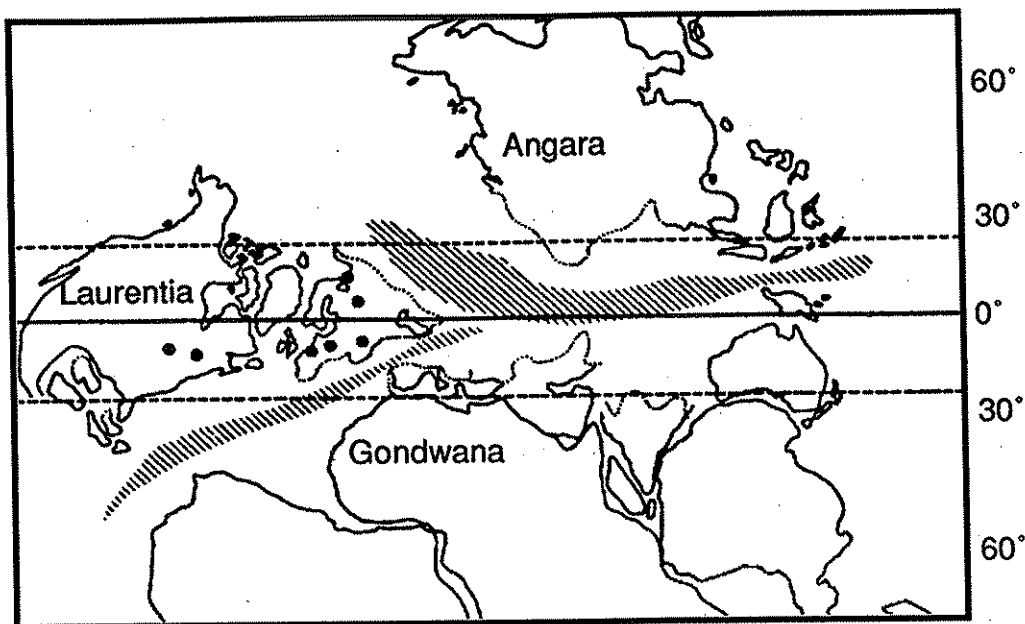


Figura 6: Reconstrucción paleogeográfica mundial para el Devónico superior. Los puntos muestran lugares donde existe registro fósil de Malacostraca. El área sombreada señala las principales rutas marítimas de dispersión ecológica de los crustáceos que, como se puede observar, se halla restringida en su mayor parte a latitudes tropicales y subtropicales (tomado de Schram, 1977).

encontraban los eocáridos, syncáridos, mysidos pygocefalomorfos, speleogrífáceos y phreatóicidos (Abele, 1982). Schram (1977) sugiere que los Malacostraca hoplocáridos y eumalacostráceos se originaron durante el Devónico inferior en las aguas tropicales de las costas de Laurentia, el antiguo supercontinente que englobaba Norteamérica, Islandia y Europa (Fig. 6). El registro fósil parece sugerir que estos grupos de crustáceos estaban restringidos a las aguas marinas tropicales durante el Devónico superior y el Carbonífero inferior. La formación de Pangea<sup>19</sup> durante el Pérmico facilitó su rápida dispersión a través de los mares someros que se formaron. Por lo que, durante el Pérmico, los hoplocáridos y los eumalacostráceos se dispersaron progresivamente hasta ocupar hábitats de aguas marinas templadas y aguas dulces continentales de Gondwana y Laurentia. Esta fauna pérmica tiene una relación taxonómica continua con su antecesora del Carbonífero (Abele, 1982). Sin embargo a finales del Pérmico hubo un súbito e importante cambio faunístico con la aparición de los primeros decápodos que continuaría durante el Mesozoico.

Al comienzo del Triásico la estructuración taxonómica de los malacostráceos ha cambiado sensiblemente. Los únicos grupos con afinidades paleozoicas eran los isópodos phreatóicidos y los syncáridos anaspídáceos, extintos en la actualidad, encontrados en depósitos pertenecientes a ambientes de aguas salobres o dulces en afloramientos de Australia, Nueva Zelanda, India, Tasmania, Sudáfrica y Sudamérica, lo que representa una típica distribución a lo largo de Gondwana.

El resto de la fauna malacostrácea triásica es de morfología moderna y consistió fundamentalmente en mysidaceos mysidos, isópodos flabellíferos, y decápodos pleocimatos y branquiados. Los registros fósiles de todos estos grupos se encuentran

ampliamente distribuidos en los depósitos marinos de Pangea.

Desde el Triásico hasta la actualidad, las familias de crustáceos malacostráceos han dispuesto del tiempo suficiente para dispersarse por las costas y plataformas de todos los continentes a través, principalmente, de los mares de aguas someras, e incluso las aguas continentales.

## 7. Acerca del crustáceo ancestral.

Cuando llega el momento de reconstruir el aspecto que debió tener el hipotético ancestro de cualquier grupo biológico, los especialistas suelen encontrar un terreno óptimo para el debate más intenso, pues no en vano no se trata únicamente de defender unos datos o interpretar unas simples observaciones, en estos casos lo que se defiende en el sentido más estricto son *sus propias criaturas*.

El 'urcrustáceo', esto es el crustáceo primitivo o ancestral, no ha escapado de este tipo de polémica debido a las discrepancias entre diferentes autores a la hora de su diseño. El problema fundamental es la presencia o ausencia de carapacho (Fig. 7; Hessler y Newman, 1975; Hessler *et al.*, 1982). Este urcrustáceo está derivado de la morfología básica de los caphalocaridos, con los segmentos del tronco así como los apéndices postmandibulares homónimos. En la Fig. 8 se muestra una reconstrucción gráfica de este primitivo urcrustáceo sin carapacho, según Schram (1982), un diseño por tanto más próximo a las ideas de Hessler que a las de Newman. En su reconstrucción, Schram (1982) prefiere el urcrustáceo sin carapacho puesto que según este autor se trata de una característica que evoluciona repetidas veces y de forma variable de acuerdo con las circunstancias medioambientales, lo que parece indicar que no se

trataría de un rasgo primitivo de los crustáceos. Los órganos visuales serían simples ocelos, ya que ésta es la que parece ser la condición óptima para el desarrollo de ojos compuestos, el mantenimiento de los ocelos o la desaparición de los mismos, todos ellos rasgos evolutivos presentes en distintos grupos de crustáceos. Los apéndices son de un diseño muy general, a partir del cual se podrían derivar los de cualquier grupo de crustáceos, independientemente de su grado de especialización final (ver Fig. 9a, según Hessler y Newman, 1975; y Fig. 9b, según Schram, 1982).

Es importante tener presente que cuando los especialistas especulan acerca de estas reconstrucciones de los organismos ancestrales, se están refiriendo a puros artefactos intelectuales, diseños subjetivos que tratan de sintetizar las características fisiológicas y anatómicas que debieron ser fundamentales en el surgimiento del nuevo grupo biológico, y que no se trata en ningún caso de reconstrucciones rigurosas de lo que popularmente se ha venido a conocer como 'eslabones perdidos'.

Sin embargo, tal y como suele suceder en ciencia conforme aumenta la cantidad de datos disponibles, el descubrimiento de la Clase Remipedia (Yaegger, 1981) puede hacer variar profundamente las especulaciones sobre los crustáceos ancestrales, ya que esta nueva Clase parece tener características mucho más primitivas que las de cualquiera de los otros grupos conocidos con anterioridad y sobre los que se habían hecho las especulaciones anatómicas del urcrustáceo.

## 8. Conclusión.

Podríamos decir que nuestro propósito fundamental al escribir este artículo ha sido hacer una llamada de atención sobre un grupo zoológico que tal vez ha sido relegado a un segundo plano frente a otros más 'populares', como es el caso de los insectos<sup>20</sup>. Reflexionando sobre la causa de esta iniquidad se nos ocurre que tal vez sea que los hábitats de los crustáceos son en su mayoría subacuáticos, frente a la gran diversidad de insectos que pueblan los ambientes subaéreos. Este factor ha condicionado en buena medida la relación de proximidad entre el hombre y los insectos, una relación ecológica ferozmente competitiva y cargada de plagas, picaduras y muertes en ambos bandos. Y ese mismo miedo que el hombre ha sentido por los insectos le ha llevado a la fascinación y al deseo de investigar. Es un mecanismo bien conocido. Como también lo es el que la falta de interacción conlleva casi siempre a la indiferencia, en este caso la del hombre hacia los crustáceos. Otra explicación, también ligada con los hábitats de uno y otro grupo, es la accesibilidad que tiene el investigador a la hora de realizar sus observaciones. En este caso, una vez más los insectos salen, en general, favorecidos frente a los crustáceos, sobre todo a la hora de realizar estudios ecológicos y etológicos que requieren organismos vivos en un medio ambiente imperturbado y lo más próximo posible al natural. Pero todas estas consideraciones nada tienen que ver con el éxito evolutivo de uno y otro grupo<sup>21</sup>, tal y

como hemos pretendido reflejar en este artículo.

Es obvio que resultaría inútil tratar de resumir en unas pocas páginas la labor de cientos de carcinólogos, ecólogos y paleontólogos durante los últimos dos siglos. Nuestro objetivo, pues, ha sido sintetizar algunas de las características y tendencias más notorias de este grupo de artrópodos a lo largo de su extensa historia evolutiva. Así, hemos visto como los crustáceos hacen su aparición prácticamente en el momento en el que la historia de la vida dió ese salto cualitativo de tremenda importancia que fue la creación de soportes rígidos para la arquitectura corporal de los organismos (i.e., los esqueletos), lo cual permitió el aumento del tamaño, una protección más eficaz frente al medio ambiente y los depredadores, mayor movilidad y, por ende, la invasión de ambientes hasta entonces inaccesibles a la vida. El registro fósil de los crustáceos nos muestra su gran flexibilidad morfológica y su gran capacidad de adaptación a los más diversos ambientes, que se han traducido en una gran diversidad de taxones a lo largo de toda su historia evolutiva comparable, si no superior, a los grupos zoológicos considerados tradicionalmente de mayor diversidad y éxito evolutivo. Los crustáceos han aprovechado al máximo unas características anatómicas y fisiológicas peculiares, experimentando con ellas hasta el límite de la especialización. Estas líneas de experimentación evolutiva, que han sido una constante en todos los grupos de crustáceos desde sus orígenes, se han basado en la alta tasa de mutabilidad y en la optimización de su desarrollo ontogenético como mecanismo morforegulator. Sin embargo, y tal y como hemos apuntado a lo largo de estas páginas, todavía es mucha la información que se necesita para comprender la historia evolutiva y los orígenes de este fascinante grupo zoológico.



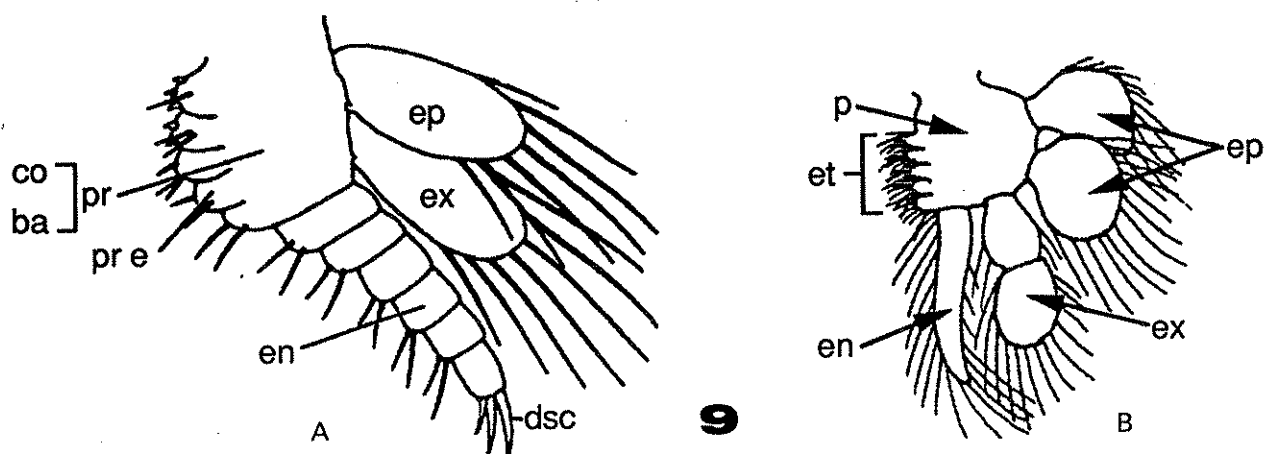
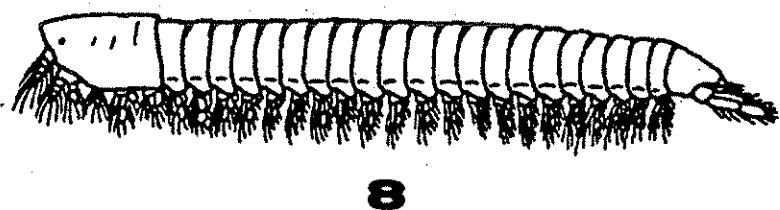
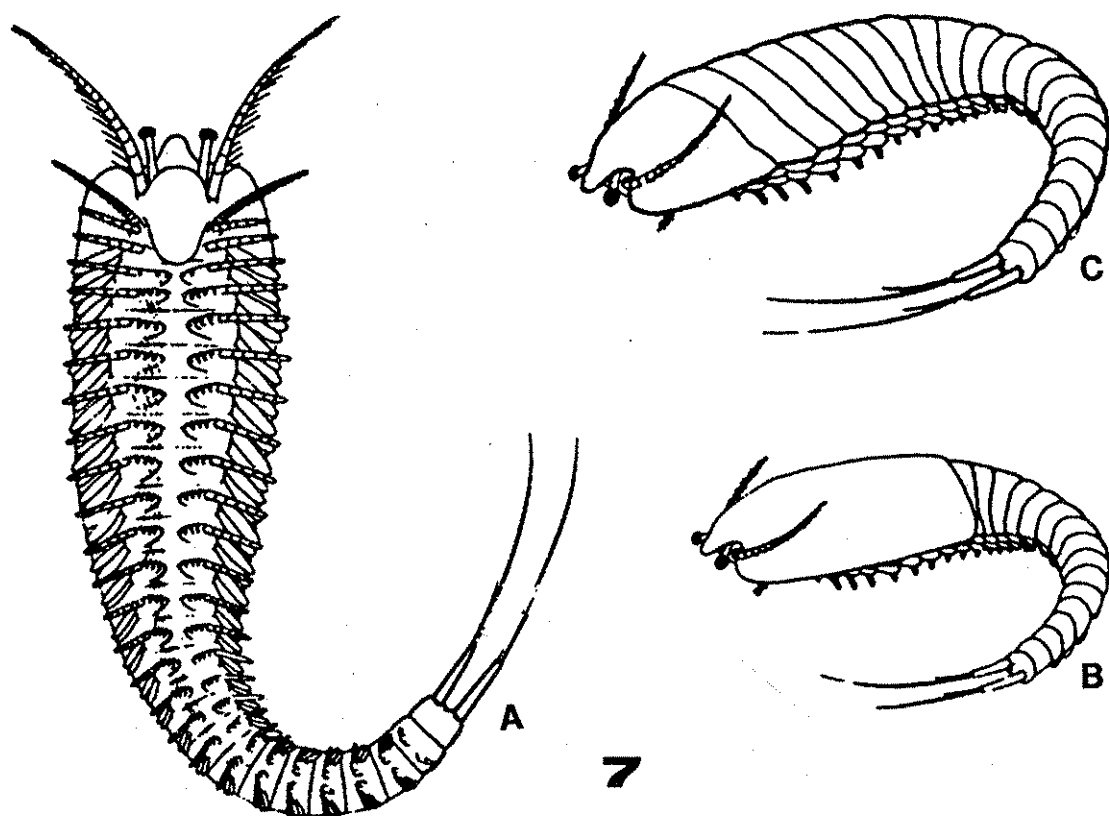


Figura 7: Reconstrucción del urcrustáceo según Hessler y Newman (1975): A) Vista ventral; B) Vista oblicua dorsal en la reconstrucción con carapacho; y C) La misma vista oblicua dorsal en esta ocasión sin carapacho (tomado de Hessler y Newman, 1975).

Figura 8: Reconstrucción del urcrustáceo según Schram (1977). Nótese la ausencia de carapacho, la presencia de ocelos, y como tanto los segmentos del tronco como los apéndices postmandibulares son homónimos (tomado de Schram, 1982).

Figura 9: Reconstrucción de un apéndice postmandibular del urcrustáceo según: A) Hessler y Newman (1975), y B) Schram (1977). Abreviaturas: co: coxa (9a), ba: base (9a), dsc: uñas setales distales, en: endópodo, ep: epípodo, et: endopodites (9b), ex: exópodo, pr: protópodo (9a), p: protópodo (3b), pr e: endites protopodales (9a).

## Notas:

<sup>1</sup> Anténula y antena s.s.

<sup>2</sup> Sólo los anostracanos presentan los segmentos cefálicos libres.

<sup>3</sup> Este carapacho, formado por el conjunto del cefalón y segmentos torácicos soldados, suele recibir el nombre de cefalotórax.

<sup>4</sup> Únicamente los remípedos y algunos branchiopodos presentan un tronco indiferenciado.

<sup>5</sup> La regeneración no siempre es completa pudiendo resultar los apéndices de menor tamaño que el original o con malformaciones.

<sup>6</sup> El número total de segmentos suele ser de 20.

<sup>7</sup> La fase de nauplius en los crustáceos puede ser tanto en forma de larva libre o bien en fase de nauplius dentro del huevo en su estado ontogenético inicial, como es el caso de algunos de los crustáceos más evolucionados (e.g., decápodos astácidos; Bolea, 1995).

<sup>8</sup> Branchiopoda significa literalmente 'agallas en las extremidades'.

<sup>9</sup> Los Archeocopida han sido registrados en el Cámbrico inferior.

<sup>10</sup> Tan sólo los extintos archeocópodos presentan indicios de que su concha tuviese mayor cantidad de quitina que de calcita.

<sup>11</sup> De vida libre en la columna de agua; si son capaces de moverse por sí mismos reciben el nombre de organismos neotónicos, en el caso de que se dejen arrastrar por las corrientes se trata de organismos planctónicos. La existencia de una fase pelágica durante el desarrollo ontogenético es una estrategia comúnmente utilizada para la dispersión de la especie a través de barreras geográficas de otra forma infranqueables una vez que los organismos han alcanzado el estado adulto.

<sup>12</sup> En la actualidad el Orden Decapoda es el más desarrollado de todos los crustáceos. Con 1200 géneros y alrededor de 10000 especies clasificadas se encuentran en ambientes marinos (89%), de aguas dulces (10%) y en ambientes subacuáticos (1%), habiendo colonizado virtualmente casi todos los hábitats.

<sup>13</sup> Que abarcaría hasta unos 400 m de profundidad máxima.

<sup>14</sup> La región batial abarcaría la pendiente desde el borde del margen continental ( $\approx 400$  m) hasta el comienzo de la llanura abisal ( $\approx 4000$  m).

<sup>15</sup> A modo de ejemplo de la diversidad que teóricamente podría generarse en un grupo biológico citaremos el trabajo de Savory (1971): en él describe 15 caracteres básicos para los arácnidos, de los que se obtienen 32768 diferentes combinaciones simplemente por la presencia o ausencia de cada carácter, lo cual significa un total de 32768 órdenes teóricamente posibles. Por tanto, considerando tan sólo los Malacostraca, con 20 segmentos posibles y sus correspondientes apéndices asociados, se obtendrían un total de 1048567 variaciones (Schram, 1982).

<sup>16</sup> Se habla de paedomorfosis cuando entre el antecesor y su descendiente la tasa de cambio morfológico se reduce, el período de cambio disminuye, o el descendiente para llegar a adulto atraviesa menor número de etapas de crecimiento; el resultado final es que el descendiente adulto se asemeja al estado juvenil de su antecesor (McNamara, 1990).

<sup>17</sup> La progénesis ocurre por maduración sexual temprana. El resultado es que el desarrollo morfológico y el crecimiento son detenidos prematuramente. El adulto paedomorfo resultante será por consiguiente de menor tamaño que el adulto ancestral. La progénesis afecta a todas las estructuras, aunque ciertos caracteres pueden presentar un aspecto juvenil más acentuado (McNamara, 1990). En el registro fósil es relativamente sencillo deducir la presencia de progénesis al estudiar asociaciones faunísticas en el tiempo: los morfotipos son de menor tamaño que los de los antecesores pero apreciablemente mayores que sus correspondientes formas juveniles ancestrales.

<sup>18</sup> De los 50 órdenes de crustáceos descritos en la actualidad, al menos 23 presentan evidencias claras de paedomorfosis.

<sup>19</sup> Nombre propuesto por Alfred Wegener para el supercontinente

que existió al final de la Era Paleozoica y que englobaba todas las masas terrestres del planeta.

<sup>20</sup> El hecho de que este trabajo se publique en el *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* es buena prueba de ello.

<sup>21</sup> En la actualidad hay unas 30000 especies de crustáceos descritas y catalogadas, pero de forma similar a lo que ocurre con los insectos, se cree que este número podría representar tan sólo el 25% de los taxones existentes (Brusca y Brusca, 1990).

## Bibliografía

- ABELE, L.G., 1982.- Biogeography. In *The biology of Crustacea* (vol.1), Bliss, D.E. (ed.), Academic Press, New York, pp. 241-304.
- ABELE, L.G. y BOWMAN, L.G., 1982.- Classification of the Recent Crustacea. In *The biology of Crustacea* (vol.1), Bliss, D.E. (ed.), Academic Press, New York, pp. 241-304.
- ANDERSON, D.T., 1973.- *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Pergamon, Oxford.
- BOLEA, L., 1995.- *El cangrejo de río común en Aragón*, el autor, Zaragoza, 64 pp.
- BRUSCA, R.C. y BRUSCA, G.J., 1990.- *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 903 pp.
- CISNE, J.L., 1974.- Trilobites and the origin of arthropods. *Science*, 186: 13-18.
- CISNE, J.L., 1975.- The anatomy of Triarthrus and the relationship of the Trilobita. *Fossil Strata*, 4: 45-64.
- CISNE, J.L., 1982.- Origin of Crustacea. In *The biology of Crustacea* (vol.1), Bliss, D.E. (ed.), Academic Press, New York, pp. 65-92.
- DAHL, E., 1956.- On the differentiation of the topography of the crustacean head. *Acta Zool. (Stockholm)*, 37: 123-192.
- HESSLER, R.R., MARCOTTE, B.M., NEWMAN, W.A. and MADDOCKS, R.S., 1982.- Evolution within the Crustacea. In: *The Biology of Crustacea* (vol.1), Bliss, D.E. (ed.), Academic Press, New York, pp. 149-239.
- HESSLER, R.R. & NEWMAN, W.A., 1975.- A trilobitomorpha origin for the Crustacea. *Fossil Strata*, 4: 437-459.
- KAESLER, R.L., 1987.- Superclass Crustacea. In *Fossil Invertebrates*, Boardman, R.S., Cheetham, A.H., and Rowell, A.J. (eds.), Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, CA, pp. 241-257.
- KENNEDY, W.J., 1978.- Cretaceous. In: *Ecology of Fossils*, McKerrow, W.S. (ed.), MIT Press, Cambridge, pp. 204-279.
- MANTON, S.M., 1973.- Arthropod phylogeny - a modern synthesis. *J. Zool.*, 191: 111-130.
- MANTON, S.M., 1977.- *The Arthropoda*. Oxford Univ. Press., London and New York.
- McNAMARA, K.J., 1990.- Heterochrony. In *Palaeobiology: a synthesis*, Briggs, D.E.G. & Crowther, P.E. (ed.), Blackwell Scientific, Oxford, pp. 111-119.
- MÜNSTER, G., 1840.- *Beiträge zur Petrefactenkunde*. Beyreuth.
- OPPEL, A., 1862.- Über jurassische Crustaceen. *Mus. Bayer. Staates, Palaeontol. Mitt.* 1: 1-120.
- SELLWOOD, B.W., 1978.- Jurassic. In: *The Ecology of Fossils*. McKerrow, W.S. (ed.), MIT Press, Cambridge, pp. 204-279.
- SCHRAM, F.R., 1974.- Convergences between Late Paleozoic and modern caridoid Malacostraca. *Syst. Zool.*, 23: 323-332.
- SCHRAM, F.R., 1976.- Some notes on Pennsylvanian crustaceans of the Illinois basin. *Fieldiana, Geol.*, 35: 21-28.
- SCHRAM, F.R., 1978.- Arthropods: A convergent phenomenon. *Fieldiana, Geol.*, 39: 61-108.
- SCHRAM, F.R., 1982.- The Fossil Record and Evolution of Crustacea. In: *The Biology of Crustacea* (vol.1), Bliss, D.E. (ed.), Academic Press, New York, pp. 93-147.
- SCHRAM, F.R., 1986.- *Crustacea*. Oxford University Press, New York, Oxford, 606 pp.
- SEILACHER, A., 1970.- Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol. Monatsch.*: 34-39.
- YAEGER, J., 1981.- A new class of Crustacea from a marine cave in Bahamas. *J. Crustacean Biol.*, 1: 328-333.