

EVOLUCIÓN Y FILOGENIA DE LOS PICNOGÓNIDOS

Tomás Munilla León

Laboratorio de Zoología. Universidad Autónoma de Barcelona.
08193 Bellaterra, Barcelona. — munilla@blues.uab.es.

Resumen

El presente artículo consiste en una puesta al día de la clasificación actual de las relaciones filogenéticas de los Picnogónidos, tanto interna, como entre los Artrópodos, así como de los fósiles admitidos por los especialistas. La principal novedad estriba en que, por primera vez, se realiza la confección de un cladograma de las familias del grupo, basándose en la pérdida paulatina de los apéndices cefálicos, de sus artejos y de los poros genitales (evolución regresiva).

Palabras clave: Picnogónidos, Evolución, Filogenia, Fósiles.

Evolution and Phylogeny of Pycnogonids

Abstract

This paper presents the current classification of the pycnogonids, their internal and external phylogenetic relations and the accepted fossils by the specialists. A cladogram of the extent families is the main novelty, which is based on the gradual loss of the cephalic appendages, their articles and genital pores (regressive evolution).

Key words: Pycnogonids, Evolution, Phylogeny, Fossils.

LOS PICNOGÓNIDOS ENTRE LOS ARTRÓPODOS

Los Picnogónidos (Latreille, 1810) son un grupo de Artrópodos marinos y bentónicos que constan de 1163 especies (dato inédito) distribuidas en todos los mares del mundo, entre 0 y 7310 m de profundidad hasta el momento presente. Su posición entre los grupos artropodianos ha sido ampliamente discutida, inestable y controvertida desde hace casi dos siglos. Hasta mediados de este siglo se les ha relacionado con los Arácnidos porque ambos grupos poseen quelíceros, palpos y ciegos intestinales, presentan el cuerpo dividido en dos tagmas y carecen de antenas y deutocerebro. Pero también se les ha relacionado con los Crustáceos, fundamentalmente por la similitud de las larvas Nauplius y Protonymphon y por la semejanza existente entre los procesos oogénicos de ambos grupos; sin embargo, los apéndices de las larvas no son homólogos y la oógenesis puede haberse desarrollado por separado. Una buena síntesis de ambas opciones y de los autores que las apoyan se puede observar en el trabajo de King (1973). Por otra parte, Dohrn (1881) y Hoek (1882) admiten su descendencia directa de los Anélidos, mientras que Tieggs & Manton (1958) insisten en sus afinidades con los Onicóforos. Asimismo, Manton (1978) concluye que los Picnogónidos derivan de un grupo de Arácnidos marinos basándose en la morfología funcional de sus patas.

La controversia continúa en la categoría taxonómica asignada al grupo por distintos y numerosos autores: Subtipo, Clase o Subclase. Dentro de la tendencia monofilética artropodiana son considerados como una Clase taxonómica dentro del Subtipo Chelicerata (Arnaud, 1988; Arnaud &

Bamber, 1987) o como Subtipo dentro del Tipo Chelicerata (Manton, 1978; Bergström et al., 1980) si se sigue la teoría polifilética. Los autores mencionados se basan principalmente en los caracteres mencionados anteriormente en la relación Picnogónidos-Arácnidos. Pero además, Bergström et al., (1980) aducen que la existencia de una cola u opistosoma largo, estrecho y multisegmentado en el Picnogónido fósil *Palaeoisopus problematicus* (Broili, 1928) los acerca a los Xifosuros (Merostomas marinos), a los Euríptéridos (Merostomas fósiles lacustres y salobres), a los escorpiones y a algunos ordenes de Arácnidos (Uropígios y Palpígrados por ejemplo). Por otra parte, la existencia de telson en *Palaeoisopus*, y de vitelo dentro de los huevos de especies actuales (endolecíticos, igual que en *Limulus polyphemus*) también los acosta a los Xifosuros.

Otros autores (Hedgpeth, 1947, 1978; De Haro, 1967, 1971; Munilla, 1981) postulan para los Picnogónidos la categoría de Subtipo, al mismo nivel que los Quelicerados. Finalmente, Wilmer (1990) considera a este grupo como *insertae sedis* y en los inicios de la artropodización, cosa que evidentemente no compartimos, pues si los primeros fósiles picnogonianos se localizan en el Devónico, antes (en el Cámbrico) aparecen los Trilobites y Crustáceos.

A pesar de todo lo expuesto anteriormente, Schram (1978) y Boudreaux (1979), recapturando caracteres de Quelicerados, crean respectivamente los Subtipos Cheliceriformes y Cheliceromorpha, que poseen similares características, por lo cual se han de considerar sinónimos. Por lo tanto,

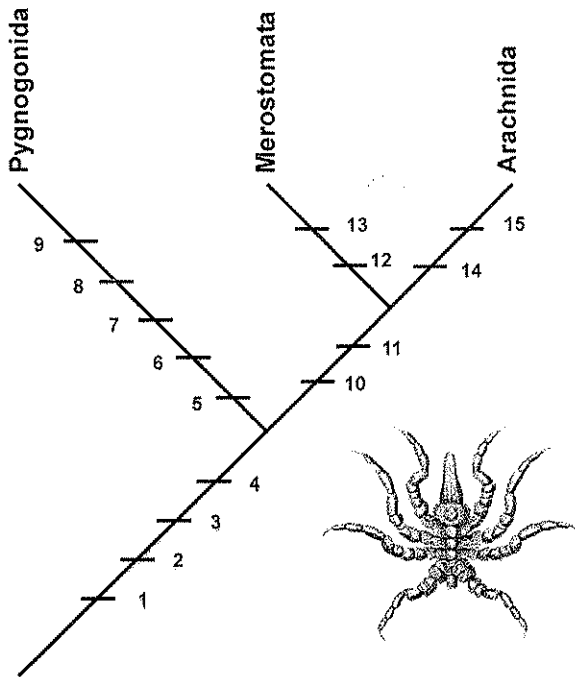


Fig.1.- Cladograma de los Queliceriformes según Brusca & Brusca, 1990. Sinapomorfias: 1- Cuerpo dividido en prosoma y opistosoma. 2- Queliceros como primeros apéndices. 3- Palpos como segundos apéndices. 4- Típicamente con cuatro pares de patas locomotoras. 5- Proboscis. 6- Ovigeros. 7- Opistosoma reducido sin apéndices. 8- Patas locomotoras con 8 artejos (sin contar uñas). 9- Múltiples poros genitales (uno en cada coxa). 10- Caparazón prosómico escudiforme. 11- Primero o segundo segmento opistosómico modificado como somito genital. 12- Apéndices opistosómicos con branquias en libro. 13- Telson largo y espadiforme. 14- Apéndices opistosómicos reducidos, perdidos o modificados. 15- Con tráqueas, pulmones en libro o ambos.

el Subtipo Cheliceriformes (ley de prioridad) englobaría a los Picnogónidos por un lado, con la categoría de Clase y al grupo hermano de los Quelicerados por otro, el cual a su vez encuadraría a las Subclases Merostomata y Arachnida, siendo los Xifosuros, Euríptéridos y Escorpiones Órdenes de los Merostomas. Que los Pycnogonida y Chelicerata son grupos hermanos ha sido corroborado recientemente por Giribert & Ribera (1998), quienes, tras un estudio de ADNr 18S de 133 animales distintos pertenecientes a 31 phyla, muestran un cladograma en el que los dos grupos figuran juntos pero saliendo de ramas contiguas. Ambos grupos no pueden encuadrarse en la misma categoría taxonómica, ya que los Picnogónidos se diferencian de los Quelicerados estrictos por lo siguiente: a) los Quelicerados tienen 6 pares de metámeros prosómicos y 6 pares de apéndices en ese tagma, los Picnogónidos 7, 8 o 9 metámeros y 7, 8 o 9 pares de apéndices (no olvidemos las formas decápodos o dodecápodos); b) los Picnogónidos presentan ovigeros como tercer par de apéndices cefálicos, los Quelicerados no; c) los Picnogónidos poseen trompa succionadora, cosa que no ocurre en los Quelicerados; d) los Quelicerados presentan sus gonoporos en el segundo metámero opistosómico, los Picnogónidos en las segundas coxas de sus patas prosómicas; e) los Picnogónidos tienen un prosoma segmentado en casi todas sus especies (fósiles y actuales), cosa que no se da en el prosoma de los Quelicerados.

En consecuencia, proponemos el cladograma evolutivo de la figura 1, basado principalmente en caracteres morfológicos; igualmente proponemos la siguiente clasificación, teniendo en cuenta que las familias actuales (Orden Pantopo-

da) están ordenadas evolutivamente según lo propuesto en el apartado de filogenia interna.

Subtipo Cheliceriformes Schram, 1978

- Clase Pycnogonida Latreille, 1810
 - Orden Palaeopantopoda Broili, 1930
 - Fam. Palaeopantopodidae Hedgpeth, 1978
 - Fam. Palaeoisopodidae Hedgpeth, 1978
 - Orden Pantopoda Gerstaecker, 1863
 - Fam. Ammotheidae Dohrn, 1881
 - Fam. Tanystylidae Schimkewitsch 1913
 - Fam. Nymphonidae Wilson, 1878
 - Fam. Callipallenidae Hilton, 1942
 - Fam. Phoxichilidiidae Sars, 1891
 - Fam. Colossendeidae Hoek, 1881
 - Fam. Endeidae Norman, 1908
 - Fam. Austrodecidae Stock, 1954
 - Fam. Rhynchothoracidae Thompson, 1909
 - Fam. Pycnogonidae Wilson, 1878
- Clase Chelicerata Heymons, 1901
 - Subclase Merostomata Dana, 1852
 - Subclase Arachnida Lamarck, 1801

LOS FÓSILES DE LOS PICNOGÓNIDOS

Las formas reconocibles como fósiles son muy escasas, ya sea por su ausencia en yacimientos, porque aún no se han hallado yacimientos con abundantes ejemplares o quizás por la falta de interés de los paleontólogos o zoólogos en este grupo.

Hedgpeth (1978) describe un ejemplar bávaro del Jurásico medio que mide 5 mm de longitud corporal, contando con queliceros y 5 pares de patas. Su aspecto es parecido al actual *Pentacolosseis*, siendo bautizado por su autor como *Pentapalaeopycnon inconspicua*. Pero dos años más tarde, Bergström et al. (1980) realizando radiografías de fósiles conocidos, concluyen que dicha forma es en realidad una exuvia de una larva *Phyllosoma* de Crustáceos Palinúridos. Igualmente, los numerosos ejemplares bávaros de *Phalangites priscus* (Münster, 1839), que en su día fueron atribuidos a Picnogónidos, parece ser que, tras estudios más rigurosos, han resultado ser Arácnidos (León, 1934; Hedgpeth, 1978).

Actualmente solo se reconocen 3 especies de fósiles picnogonianos con 4 pares de patas (Fig. 2), hallados en Hunsrück Shale (Devónico temprano alemán). Uno de ellos, *Palaeoisopus problematicus* Broili, 1928, inicialmente fue descrito como isópodo. Hasta ahora, se han hallado aproximadamente 50 ejemplares fósiles de este animal de 125 mm de longitud corporal mínima; sus 8 patas setosas y aplanadas indican su condición nadadora. No se han observado trazas de divertículos digestivos en sus patas. Posee una trompa y un abdomen segmentado en 5 partes, hallándose el ano entre el 5º segmento abdominal y el telson. Los demás caracteres quedan expuestos en la tabla 1.

Palaeopantopus maucheri Broili, 1929, con 3 especímenes de 15 mm de largo, posee patas cilíndricas que indican su locomoción andadora; su abdomen es trisegmentado y el tronco, igual que la anterior especie, está también segmentado. El cephalon no se conoce bien debido a su deficiente fosilización, a pesar de haber sido estudiado con rayos X.

El único ejemplar hallado de la tercera especie, *Palaeothea devonica* Bergström et al., 1980, solo se conoce parcialmente. Por su forma y sus características apendiculares (abdomen de un solo segmento, ano terminal, 4 tubérculos dorsales, queliceros, palpos y ovigeros presentes pero sin poderse contar sus artejos) se asemeja bastante a las formas actuales. Su cuerpo mide 5 mm de largo y aún no se le ha encuadrado en ninguna familia de Pantópodos actuales.

Tabla 1

Caracteres generales de las familias de Picnogónidos más el género fósil *Palaeoisopus*. En casi todas existen algunas especies que no cumplen alguno de los caracteres. * Incluye 3 géneros fósiles monoespecíficos.

Familias	Nº artejos Quelicero	Nº artejos Palpo	Gonoporos ♂♂/♀♀	Nº artejos Ovígeros	Nº de patas	Uñas secundarias	Fusión segmentos tronco	Nº bandas electrofóreticas	Nº géneros	Nº sp.	%
Ammotheidae	1-2	6-10	2/4	♂♂ + ♀♀ 8-10	8	si - no	si - no	14-16	28	320	27,6
Tanystylidae	1 (muñón)	4-7	3-4/4	♂♂ + ♀♀ 10	8	si	si	13	1	44	3,8
Nymphonidae	2	5	2-3/4	♂♂ + ♀♀ 8-10	8-12	si, la mayoría	si	5	6	213	18,4
Callipallenidae (incl. Pallenopsis)	1-2	sin	2-4/4	♂♂ + ♀♀ 10	8	si - no	si	7	23	210	18,1
Phoxichilidiidae	1-2	sin	4/4	♂♂ 5-6	8	sin o reducido	si - no	11	4	139	12,0
Endeidae	sin (sí en juveniles)	sin	3/4	♂♂ 7-8	8	si	no	11	1	14	1,2
Colossendeidae	sin, excepto especies con 10 o 12 patas	9-10	4/4	♂♂ + ♀♀ 10	8-12	no	no		6	85	7,3
Austrodecidae	sin	5-7	3/4	♂♂ + ♀♀ 1-10	8	si - no	no		2	54	4,7
Rhynchothoraxidae	sin	4-7	1/1	♂♂ + ♀♀ 10	8	si - no	si		1	17	1,5
Pycnogonidae	sin	sin	1/1	♂♂ 6-9	8-10	no	no	9	2	61	5,3
<i>Palaeoisopus</i>	3	9	?	10-11	8	no	no		3*	3*	0,26

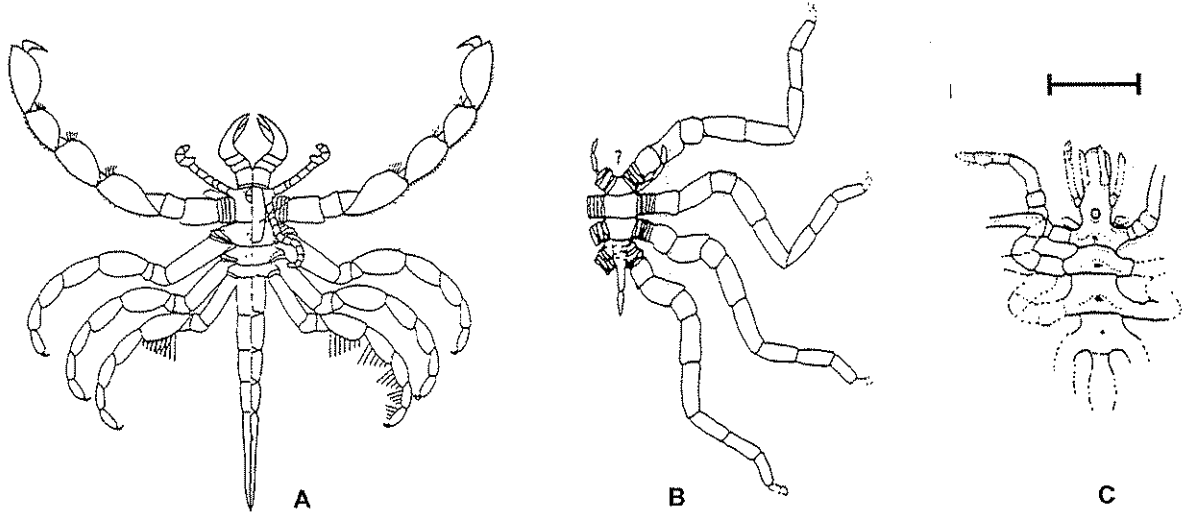


Fig.2.- Fósiles picnogonianos reconocidos actualmente. A: *Palaeoisopus probematicus*, B: *Palaeopantopus maucheri*, C: *Palaeothea devonica*.

En la fig. 3. mostramos el cladograma evolutivo de los Picnogónidos. A favor de este modelo está la reducción de segmentos opistosómicos o abdominales (evolución regresiva) y la más primitiva condición nadadora en *Palaeoisopus*, en contra de la andadora de *Palaeopantopus* y de las formas actuales. La ausencia de divertículos digestivos en *Palaeoisopus* es considerado por Bergström como un carácter primitivo (plesiomórfico) y el aplastamiento de las patas sería derivado del anterior (apomórfico).

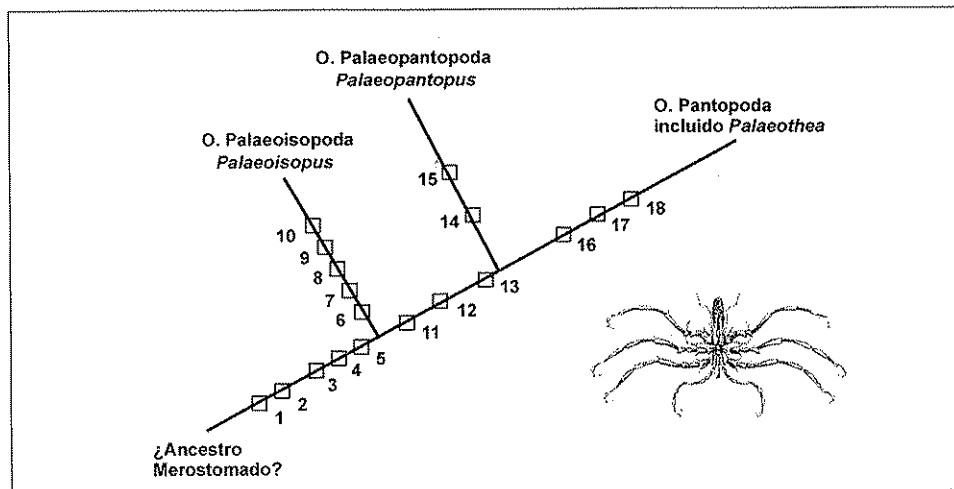


Fig. 3. - Cladograma indicando la evolución de los Picnogónidos actuales a partir de los fósiles. Sinapomorfias: 1-Opistosoma segmentado. 2-Patas con 9 artejos. 3.Pérdida de apéndices abdominales. 4-Prosoma pseudotagmatizado en cephalon y tórax. 5-Adquisición de proboscis. 6-Sin divertículos digestivos en patas. 7-Año ventral. 8-Opistosoma reducido a 5 segmentos más un telson. 9-Patas aplanadas. 10-Base de patas anilladas. 11-Con divertículos digestivos en patas. 12-Patas cilíndricas. 13-Año terminal. 14-Opistosoma reducido a 3 segmentos. 15-Marcas anulares en base de las patas y opistosoma. 16-Patas con 8 artejos. 17-Opistosoma reducido a un artejo. 18-Pérdida de telson. Modificado de Bergström et al., 1980.

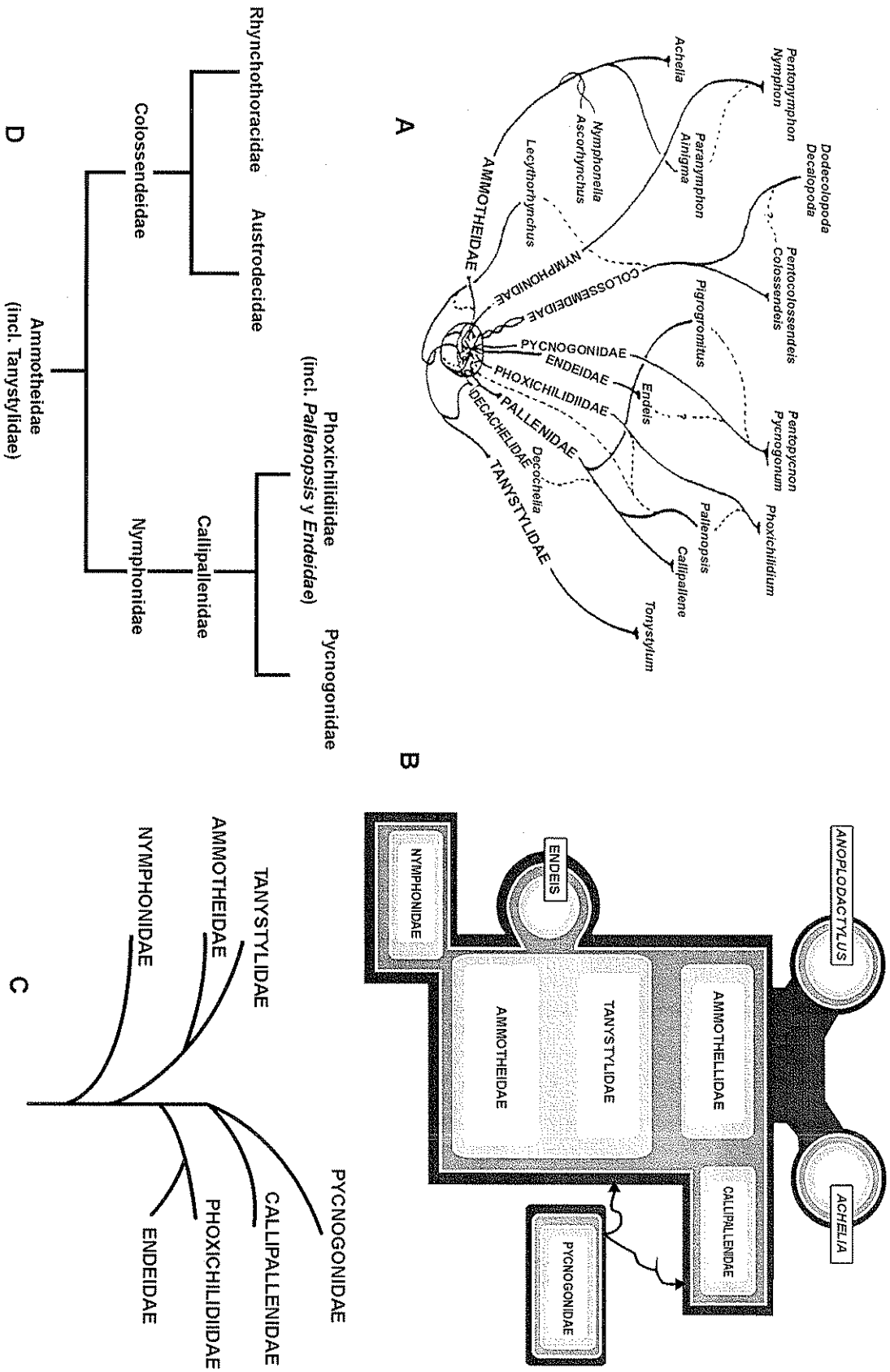


Fig. 4.- Esquemas filogenéticos hallados en la bibliografía. A: según Hedgpeth (1947); B: según Fry (1978); C: según Munilla & De Haro (1981); D: según Stock (1994).

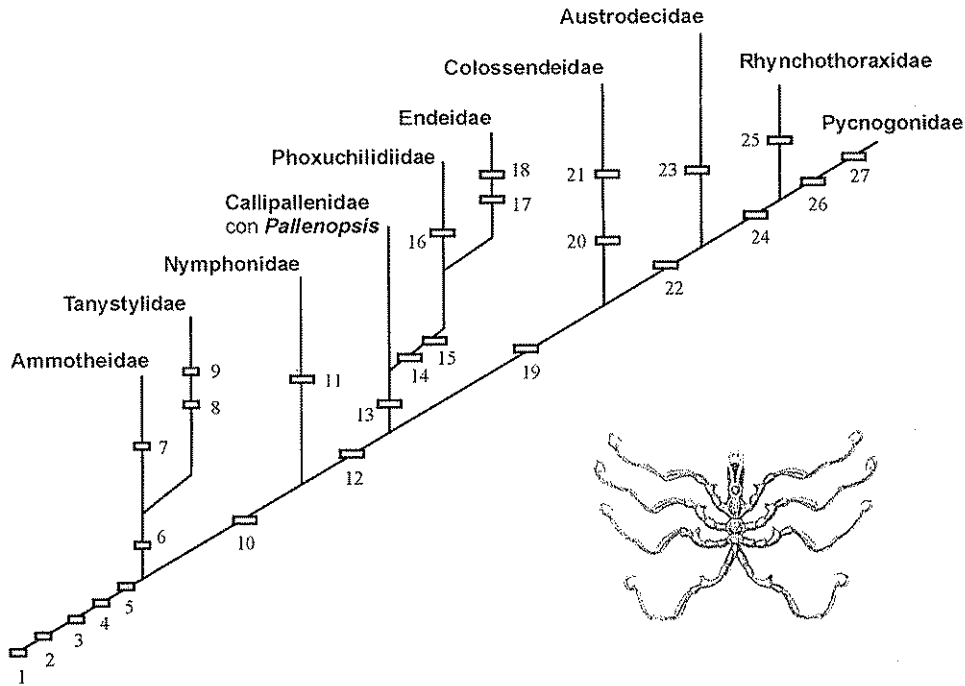


Fig. 5.- Cladograma filogenético propuesto para las familias de Pícnogónidos, basado en la evolución regresiva de sus apéndices cefálicos y en la reducción de sus poros genitales femeninos. Sinapomorfias: 1-Presencia de quelíceros. 2-Palpos con un máximo de 10 artejos. 3-Ovígeros con 10 artejos en machos y hembras. 4-Patas con 8 artejos (sin contar las uñas). 5-Poros sexuales femeninos en todas las patas. 6-Quejas poco desarrolladas. 7-Palpos con 6-10 artejos. 8-Quelíceros transformados en un muñón. 9-Palpos con 4 a 7 artejos. 10-Queja bien desarrolladas. 11-Palpos con 5 artejos. 12-Quelíceros o palpos o ambos ausentes. 13-Pérdida de palpos. 14-Ovígeros masculinos reducidos a 5-8 artejos. 15-Pérdida de ovígeros femeninos. 16-Ovígeros masculinos con 5 o 6 artejos. 17-Ovígeros masculinos con 7-8 artejos. 18-Quelíceros sólo en juveniles. 19-Pérdida de quelíceros. 20-Palpos con 10 artejos. 21-Estrígilis con varias filas de espinas. 22-Reducción de artejos en palpos. 23-Palpos con 5-7 artejos. 24-Un par de poros sexuales femeninos. 25-Palpos con 4-7 artejos. 26-Pérdida de ovígeros femeninos. 27-Pérdida de palpos. Algunos géneros y especies son excepciones a lo indicado, que es lo general.

FILOGENIA INTERNA DEL ORDEN PANTOPODA (PÍCNOGÓNIDOS ACTUALES)

En la historia de los trabajos filogenéticos de las formas actuales encontramos 4 esquemas (Fig.4) que plasman la filosofía evolutiva de sus autores. El primero es el de Hedgpeth (1947), el cual opina que todas las familias derivan separadamente de un antecesor común, indicando algunos géneros que enlazan ciertas familias. El 2º es el de Fry (1978), que muestra un diagrama derivado de aplicar la taxonomía numérica (coeficiente de similitud de Gower) a 45 caracteres de 73 géneros. Su confuso resultado fue aumentar el número de familias establecido de 8 a 27, rompiendo principalmente las familias Ammotheidae y Pallenidae, e incluyendo géneros de algunas familias en otras distintas. Por su lado, Munilla & De Haro (1981) propusieron en el tercer modelo una filogenia basada en criterios electroforéticos y morfológicos, donde aparecen como más antiguos los Nymphonidae y como más evolucionados los Pycnogonidae. Finalmente, Stock (1994) muestra un árbol filogenético basado en la pérdida de segmentos o artejos en abdomen, proboscis y apéndices cefálicos; asimismo, aduce que el género *Eurycyde* (Ammotheidae) es el único género actual del grupo con abdomen y proboscis segmentados, igual que ocurría en los fósiles.

Siguiendo en esa misma línea de evolución regresiva (pérdida de alguna estructura) proponemos un cladograma evolutivo (Fig.5) basado no sólo en la pérdida de apéndices cefálicos (los únicos que existen en la larva Protonymphon) o de sus artejos sino también teniendo en cuenta el número de pares de gonoporos femeninos y otros caracteres mostrados en la tabla 1. Hemos de tener en cuenta que en los Artrópodos se consideran condiciones primitivas la presencia de un par de apéndices por metámero (como ocurre en *Palaeoisopus*) y su pérdida es evolución.

En mi opinión, la selección natural ha de primar aquellas estructuras que hagan posible y eficiente la captura de alimento para llegar como mínimo a la época reproductora, que es la finalidad biológica primordial para que pueda haber evolución posterior. Por ello, los quelíceros, que son los encargados de la manipulación alimentaria, aparecen en primer lugar y plenamente desarrollados en las larvas pícnogonianas. Asimismo, las especies y familias con juveniles y adultos quelicerados son más eficientes en la captura, raspado, troceo y punzado de presas (sean vegetales, détricas o animales) que luego serán succionadas por la proboscis. Las especies cuyos adultos presentan quelíceros con queja desarrollada son, aproximadamente, el 70%; por tanto, la evolución las ha favorecido, en contra de las que no los poseen. Justamente, las 4 familias con quelíceros (Ammotheidae, Nymphonidae, Callipallenidae y Phoxichilidiidae) son las que contienen mayor número de especies y, por este orden, son las más antiguas, ya que a partir de los Ammotheidae (con quelíceros, palpos y ovígeros bien desarrollados en ambos sexos) se van perdiendo artejos en palpos y ovígeros e incluso desaparecen dichos apéndices. Curiosamente, el conjunto Ammotheidae engloba a 320 especies (27,6% de las 1163 existentes entre los Pícnogónidos) constituyendo la familia más diversa, pero también presenta el número más abundante de géneros y de bandas electroforéticas (ver tabla 1). Estos hechos se pueden interpretar diciendo que al ser la familia más antigua es lógico que haya tenido más tiempo para evolucionar y una mayor capacidad de penetración ecológica, dando como resultado una mayor biodiversidad específica. El hecho de que 3 de sus especies tengan entre 14 y 16 bandas electroforéticas (Munilla & De Haro, 1981) indica que tienen más

proteínas específicas que otras especies de otras familias, lo cual redundaría en más posibilidades de subsistir o de adaptarse a distintas condiciones ambientales.

Por otro lado, muchas especies de Ammonotheidos son litorales (King, 1973) y viven en, entre o cerca de algas y fanerógamas con gran producción primaria y, consecuentemente, gran cantidad de animales susceptibles de ser presas picnogonianas (hidrozoos, esponjas, briozoos, etc.); si estos biotopos son abundantes y persistentes a través del tiempo, hay más posibilidades de diversificarse. Pero además, las especies litorales de Picnogónidos son generalmente pequeñas (Arnaud & Bamber, 1987) y los Ammonotheidae, fundamentalmente, también lo son, excepción hecha de algún género como *Ammonothea*, principalmente antártico. Entre los géneros del conjunto Ammonotheidae-Tanystylidae encontramos a *Trygaeus* o *Tanystylum*, que son de los de más reducido tamaño entre los Picnogónidos, equiparables con *Rhynchothorax* o *Austrodecus* de otras familias. En general, las especies pequeñas tienen mayor capacidad de especiación (Wilson, 1994) y menor tasa de extinción (Begon et al., 1988) y también, en general y contemplando grandes grupos de organismos, las especies pequeñas surgen antes que las grandes (procariotas más antiguos que eucariotas, protozoos frente a metazoos, insectos frente a vertebrados). ¿Ocurrirá lo mismo entre los Picnogónidos?. El futuro lo dirá cuando se descubran más especies actuales y fósiles de tamaños variados.

Por otro lado, no encuentro ningún motivo serio para incluir al género *Tanystylum* dentro de la familia Ammonotheidae como propone Stock (1954) y que ha tenido bastante éxito en la literatura posterior, a excepción de Hedgpeth (1948) y seguidores. Asimismo, Clark (1977) aduce que es absurda la inclusión pero la mantiene. Es evidente que existen otras familias monogénicas entre los Picnogónidos como son Rhynchothoraxidae o Endeidae. *Tanystylum* se parece bastante

a *Achelia* pero se diferencia de los Ammonotheidae en que la mayoría de sus especies poseen un muñón quelicerol y palpos de 4 a 7 artejos (la mayor parte de especies de Ammonotheidae presentan 1 o 2 verdaderos artejos en su escapo quelicerol y de 8 a 10 artejos en los palpos).

Siguiendo con el cladograma mencionado (Fig.5), después de los Phoxichilidiidae se pierden los quelíceros y surgen las cinco familias restantes no queliceradas, las cuales a su vez, también van perdiendo artejos de palpos y ovígeros e incluso dichos apéndices, al igual que sucedía con la serie quelicerada. Consideramos a los Colossendeidae más primitivos que el resto por poseer en su estrigilis (4 últimos artejos ovígerales) varias filas de espinas en cada artejo, carácter que curiosamente también tiene el género *Ascorhynchus* de los Ammonotheidae. Finalmente, las familias más evolucionadas serían Rhynchothoraxidae y Pycnogonidae, por haber perdido en sus coxas varios pares de poros sexuales femeninos, que son los importantes a la hora de salir los óvulos (presentan fecundación externa, Nakamura & Sekiguchi, 1980). Consideramos carácter plesiomórfico la existencia de 3 o 4 pares de gonoporos femeninos (se da en la mayor parte de familias) y su pérdida un carácter apomórfico. A favor de que los Pycnogonidae son los más evolucionados está no solo la presencia de un solo par de poros sexuales en machos y hembras sino también la pérdida de ovígeros en todas las hembras y en algunos machos (género *Nulloviger*), apéndices dimórficos que sirven para la autolimpieza y para portar los machos bolas de huevos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero dar las gracias al Dr. J.J. De Haro Ollé por brindarme la oportunidad de participar en este volumen monográfico sobre evolución y filogenia de Artrópodos.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNAUD, F., 1988. Les Pycnogonides (Chelicerata) de Méditerranée: distribution écologique, bathymetrique et biogeographie. *Mesogée. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 1987, 47: 37-58.
- ARNAUD, F. & BAMBER, R.N., 1987. The Biology of Pycnogonida. *Adv. Mar. Biol.*, 24: 1-96.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.L., 1987. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega. Barcelona.
- BERGSTRÖM, J., STÜRMER, W. & WINTER, G., 1980. *Palaeoisopus, Palaeopantopus and Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, 54: 7-54.
- BOUDREAU, H.B., 1979. *Arthropod Phylogeny with special reference to Insects*. Wiley & Sons. New York.
- BROIL, F., 1928. Crustaceenfundes aus dem rheinischen Unterdevon. *Sitzungsber. Bayer. Acad. Wiss. Math. Natur. Abt.*, 1928: 197-201.
- CLARK, W.C., 1977. The genus *Tanystylum* Miers, 1879 (Pycnogonida) in the Southern Oceans. *Royal Soc. N.Z.*, 7 (3): 313-338.
- DE HARO, A., 1967. Los Picnogónidos y su posición sistemática dentro de los Artrópodos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 65: 367-375.
- DE HARO, A., 1971. Relaciones filogenéticas de los Picnogónidos. *I Simposio Internacional de Zoofilogenia*, (13-17 Octubre de 1969): 293-304. Universidad de Salamanca.
- DOHRN, A., 1881. Die Pantopoden des golfes von Neapel und den angrenzenden Meeresabschitte. *Monographie der Fauna und Flora des golfes von Neapel*, 3: 1-252.
- FRY, W.G., 1978. A classification within the pycnogonids. In *Sea Spiders (Pycnogonida)*. *Zool. J. Linn. Soc. London*, 63 (1-2): 35-58.
- GIRIBERT, G. & RIBERA, C., 1998. The position of Arthropods in the animal kingdom: a search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Molec. Phylog. And Evol.*, 9 (3): 481-488.
- HEDGPETH, J.W., 1947. On the evolutionary significance of the Pycnogonida. *Smiths. Misc. Coll.*, 106 (18): 1-54.
- HEDGPETH, J. W., 1978. A reappraisal of the Palaeopantopoda with description of a species from the Jurassic. In *Sea Spiders*. *Zool. J. Linn. Soc. London*, 63 (1-2): 23-34.
- HOEK, P. P. C., 1882. Report on the Pycnogonida. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 11: 689-690.
- KING, P.E., 1973. *Pycnogonids*. St. Martin Press. London.
- LEON, R., 1934. Über *Phalangites priscus* Mstr. und *Palpipes cursor* Rhot (Noch Keine Pantopoden im Jurassic). *Senckenbergiana*, 16: 24-29.
- MANTON, S.M., 1978. Habits, functional morphology and evolution of Pycnogonids. In *Sea Spiders*. *Zool. J. Linn. Soc. London* 63 (1-2). 1-21.
- MUNILLA, T., 1981. Relaciones serológicas de los Picnogónidos con otros grupos de Invertebrados. *Inmunologica*, 2: 74-81.
- MUNILLA, T. & DE HARO, A., 1981. An electrophoretic and immunological study of Pycnogonida, with phylogenetic considerations. *Bijdr. Dierk.*, 51 (2): 191-198.
- MÜNSTER, G. V., 1839. In *Bietrage zur Petrefaktenkunde* 84.
- NAKAMURA K. & SEKIGUCHI, K., 1980. Mating behavior and ovoposition in the Pycnogonid *Propallene longiceps*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 2: 163-168.
- SCHRAM F.R., 1978. Arthropods. A convergent phenomenon. *Fieldiana geologica*, 39: 61-108.
- STOCK, J.H., 1954. Pycnogonids from Indo-West Pacific, Australian and New Zealand waters. *Widensk. Medd. Dansk. Naturhis. Foren.*, 116: 1-168.
- STOCK, J. H., 1994. Indo-West Pacific Pycnogonida collected by some major oceanographic expeditions. *Beaufortia*, 44 (3): 17-78.
- TIEGS, O.W. & MANTON, S.M., 1958. The Evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, 33: 255-337.
- WILMER, P., 1990. *Invertebrate relationship. Patterns in animal evolution*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- WILSON, E. O., 1994. *La diversidad de la vida*. Ed. Drakontos. Barcelona.