

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección III: Artropodiana

EVOLUCIÓN Y FILOGENIA DE LOS CRUSTÁCEOS

Sven Lange & Frederick R. Schram

Institute for Systematics and Population Biology,
University of Amsterdam, Post Box 94766, NL-1090 GT, Amsterdam, Netherlands.

Resumen

Se revisan los últimos avances en el conocimiento de la evolución y filogenia de los crustáceos. Algunas ideas interesantes sobre la evolución inicial de los crustáceos son el resultado de la descripción de pequeños fósiles cámbricos, especialmente de la fauna de Orsten. Algunos de estos fósiles, llamados crustaceomorfos, son prácticamente crustáceos pero carecen de algunos caracteres cruciales que los excluyen del verdadero grupo. Los crustaceomorfos pueden relacionar la adquisición de la morfología crustácea características con cambios en la locomoción y la alimentación. La coexistencia de crustaceomorfos con verdaderos crustáceos en el Cámbrico medio y tardío indica que Crustacea evolucionó, al menos, desde principios del periodo.

Los verdaderos crustáceos existen desde el Cámbrico y son fácilmente reconocibles como alguno de los grupos de crustáceos tratados sumariamente en este trabajo. El reciente descubrimiento de nuevos grupos ha complicado duramente los análisis filogenéticos. La construcción de filogenias cladísticas o árboles filogenéticos comprende todos los grupos crustáceos que han sido descritos hasta apenas hace una década. Se han obtenido diversas filogenias posibles, que discutimos, y que aportan soluciones, al menos parciales, en la sistemática de los niveles basales, precisamente los que todavía presentan problemas significativos en el conocimiento de las relaciones filogenéticas de los cuatro o cinco mayores grupos de Crustacea. Por ejemplo, en la cuestión de ¿cuál es el grupo hermano? Y ¿qué grupo superior constituye el grupo hermano de todos los demás crustáceos?. Todavía habrá que esperar respuestas, posiblemente mediante la aplicación de las modernas técnicas moleculares en combinación con los estudios convencionales en paleontología.

Palabras clave: Crustacea, Filogenia, Registro fósil, Análisis molecular, Cámbrico.

Crustacean evolution and phylogeny

Abstract

We review recent advances in the understanding of crustacean evolution and phylogeny. Some interesting ideas on early crustacean evolution come from the description of small-sized Cambrian fossils, especially those from the Orsten fauna. Some of these fossils, called crustaceomorphs, are almost crustaceans but lack of some crucial characters excluding them from being true crustaceans. The crustaceomorphs may eventually relate the acquisition of the characteristic crustacean morphology to changes in locomotion and feeding. The co-existence of crustaceomorphs and true crustaceans in the Middle and Upper Cambrian indicates that Crustacea evolved at least by the Early Cambrian.

True crustaceans have existed since the Cambrian and are usually easily recognizable as belonging to one of a number of crustacean groups treated here only summarily. Recent discovery of new distinct groups has heavily influenced phylogenetic considerations. The construction of cladistic phylogenies or trees comprising all these crustacean groups have drawn on computers for little more than a decade. Several possible phylogenies have resulted from this, which we discuss, and while at least partial agreement exists on systematics at the lower levels, there are still significant problems in understanding the phylogenetic relationships of the four or five major groups. For instance substantial questions such as: which major groups are sister groups? and which major group constitute a sister group to all other crustaceans? still await answers, possibly through application of modern molecular techniques in combination with conventional fields like paleontology.

Key words: Crustacea, Phylogeny, Fossil Record, Molecular analysis, Cambrian.

INTRODUCCIÓN

Durante las últimas décadas el origen, la evolución y la filogenia de los Crustacea han sido temas en permanente fermentación intelectual, y por varias razones justificadas. Del reducido número de grandes grupos de crustáceos, dos se han descubierto y descrito hace relativamente poco, concretamente en las décadas de los cincuenta y los ochenta, respectivamente. Estos dos grupos han tenido una enorme influencia en las ideas

sobre la evolución y filogenia de los crustáceos. Durante el mismo periodo se ha desenterrado, descrito o redescrito una serie de fósiles interesantes, cuya importancia en relación con el origen y evolución de los crustáceos aún no se ha evaluado totalmente. Entre estos están los fósiles cámbricos del famoso Burgess Shale y los recientemente descubiertos fósiles de Orsten, notablemente bien conservados. El uso de análisis

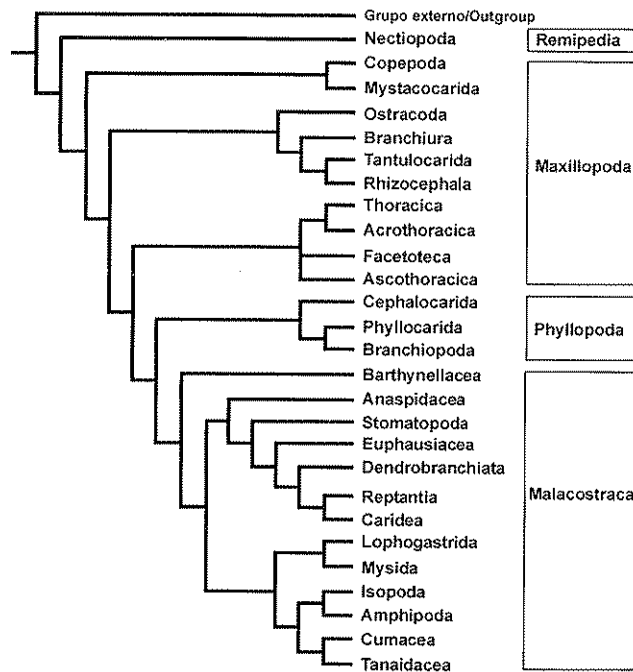
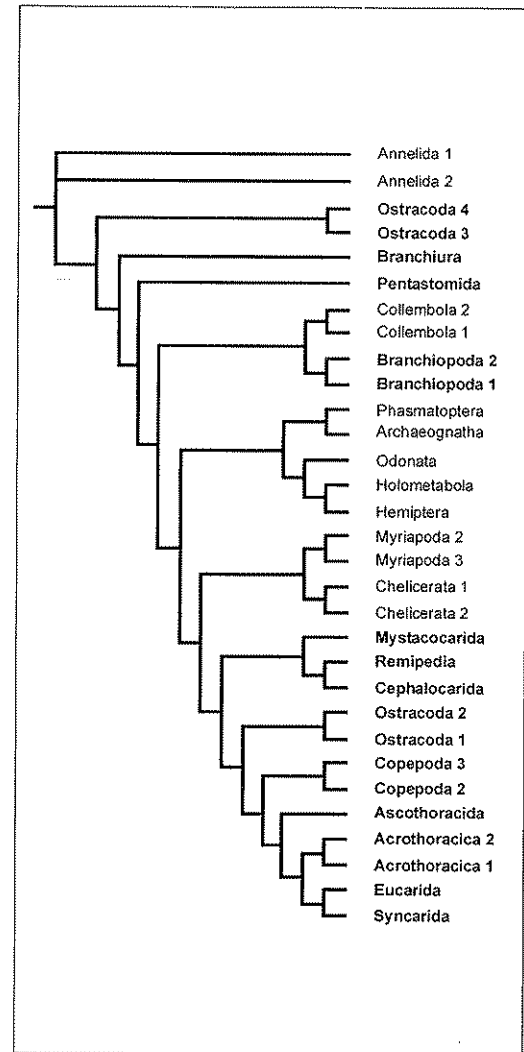


Fig. 1.- Filogenia de los crustáceos, según la morfología. El grupo externo está constituido por un miriápodo y un insecto primitivo. De Schram & Hof (1997), ligeramente modificado.

Fig. 1.- Crustacean phylogeny inferred by morphology. The outgroup was a myriapod and a primitive insect. Slightly modified from Schram and Hof (1997).

Fig. 2.- Filogenia de los artrópodos, según el 18S ADNr. Los crustáceos no forman un clado monofilético, sino que quedan entremezclados con los insectos y otros artrópodos. Las negritas indican crustáceos. Redibujado de Spears & Abele (1997). →

Fig. 2.- Arthropod phylogeny inferred by 18S rDNA. The crustaceans do not form a monophyletic clade, but are instead interspersed with insects and other arthropods. Bold types indicate crustaceans. Redrawn from Spears and Abele (1997). →



cladístico basado en ordenadores ha incrementado las posibilidades de organizar la información disponible sobre morfología externa e interna y construir nuevos árboles filogenéticos a base de grandes cantidades de datos. El esfuerzo más reciente en este sentido (Fig. 1) es el trabajo de Schram & Hof (1998). Por otra parte también se ha concentrado la atención en el empleo de datos de secuencias moleculares, especialmente la de 18S ADNr con vistas a dilucidar relaciones genéticas (Fig. 2) (Spears & Abele, 1997), pero la resolución de los árboles moleculares aún no es tan buena como la que se obtiene a partir de la morfología. Nos proponemos examinar los datos disponibles relativos a la filogenia y perfilar las ideas actuales sobre la evolución de los Crustacea.

TAXONES DEL CÁMBRICO

Son numerosos los fósiles del *phylum* Arthropoda encontrados en esa aparición repentina de animales marinos que a menudo se denomina "explosión del Cámbrico". La segunda mitad del Cámbrico manifestó una riqueza especial en artrópodos. Crustacea, Trilobita y Chelicerata coexistían con una serie de animales similares a los artrópodos que no encajan del todo en esos grupos. Los fósiles de Burgess Shale y Orsten ejemplifican este importante periodo de la evolución de los artrópodos. Muchos de estos fósiles ocupan un lugar destacado en las ideas e interpretación actuales sobre el origen y la evolución primitiva de los crustáceos.

La fauna canadiense de Burgess Shale del Cámbrico Medio incluye varios artrópodos con concha bivalva que antes se clasificaban entre los Crustacea. El parentesco exacto de estas formas presenta problemas, con un excelente ejemplo en *Canadaspis perfecta* (Fig. 3A). Al redescubrir a *Canadaspis*, de concha bivalva y 5-10 cm de largo, Briggs (1978) descubrió que la cabeza tenía dos pares de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. Las maxilas diferían sólo ligeramente de las extremidades torácicas. El modelo de tagmosis del tronco se parece al del grupo actual de crustáceos Phyllocarida: un tórax de ocho segmentos con extremidades birrámeas y un abdomen de siete segmentos (aunque sin extremidades en *Canadaspis*). La presencia de cinco pares de apéndices cefálicos con extremidades birrámeas es un rasgo clásico de los crustáceos y, consiguientemente, Briggs clasificó a *Canadaspis* como crustáceo. Sin embargo, según una interpretación alternativa, el parecido sería sólo superficial y *Canadaspis* no sería en realidad un crustáceo (Schram & Hof, 1998; Walossek & Müller, 1998). Otro fósil de Burgess Shale, *Priscanserminus barnetti*, es posiblemente un cirrípedo Thoracica, y por tanto un verdadero crustáceo cámbrico (Collins & Rudkin, 1981).

En la fauna de Orsten aparecen fósiles indiscutibles de crustáceos del periodo Cámbrico. Descrita originalmente del sur de Suecia, ahora la fauna de Orsten parece cubrir un tiempo y un espacio amplios (Cámbrico Inferior - Ordovícico Inferior; Australia, zona báltica, Gran Bretaña, Canadá y Siberia). Estas faunas comparten una serie de artrópodos

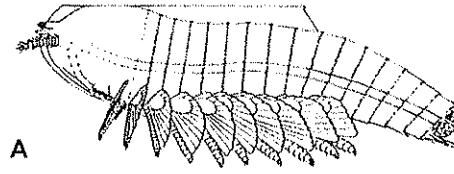
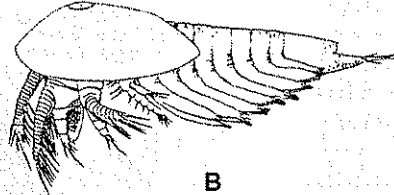


Fig. 3.- Fósiles Cámbricos:

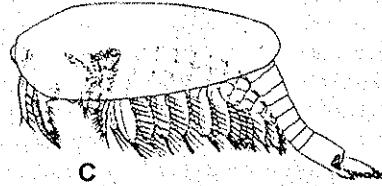
- A) *Canadaspis*;
 B) *Bredocaris*;
 C) *Rehbachella*;
 D) *Skara*;
 E) *Martinssonina*.

Fig. 3A de Schram (1986).

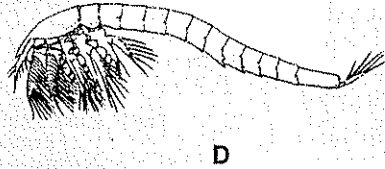
Fig. 3B-E de Walossek & Müller (1997).



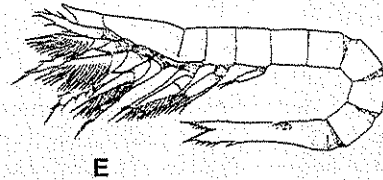
B



C



D



E

Fig. 3.- Cambrian fossils: A)

- Canadaspis*;
 B) *Bredocaris*;
 C) *Rehbachella*;
 D) *Skara*;
 E) *Martinssonina*.

Fig. 3 A from Schram

(1986). Fig. 3B-E from

Walossek and Müller (1997).

diminutos, normalmente de menos de 2 mm de longitud, y probablemente meibentónico. Durante la fosilización su cutícula quedó a menudo cubierta por una capa fosfatizada, resultando a veces fósiles tridimensionales con un excelente grado de conservación. El examen de los fósiles bajo el microscopio de barrido electrónico revela detalles de los que normalmente se esperan sólo en preparaciones integrales de animales actuales. Se han descrito con un detalle asombroso larvas y adultos de una serie de especies relacionadas con los Crustacea (Walossek & Müller, 1997; 1998). En las últimas décadas, la fauna de Orsten ha sido reconocida, merecidamente, como una importante fuente de información sobre el origen, evolución primitiva y filogenia de los crustáceos.

Una serie de fósiles de Orsten son aparentemente crustáceos, y a menudo se les asigna a alguno de los órdenes de crustáceos actuales (Fig. 3B-D). Por ejemplo *Rehbachella kinnekullensis* parece encajar bien en los Branchiopoda, mientras *Bredocaris admirabilis* parece ser un maxilópodo (Müller & Walossek, 1988; Walossek, 1993). Por otro lado, parte importante de la fauna de Orsten la forman algunos fósiles que, como *Martinssonina elongata* (Fig. 3E) y *Goticaris longispinosa*, son casi, pero no del todo, crustáceos. Aunque a estas especies les faltan algunos de los caracteres cruciales de los crustáceos (ver más abajo), tienen claramente cierta afinidad con los Crustacea, como si se hubieran separado muy pronto de una línea evolutiva que al final llevó a los crustáceos verdaderos. En consecuencia, Walossek & Müller (1990) dividían a los "Crustacea" de Orsten en dos grupos: crustáceos de la línea troncal y crustáceos del grupo superior del árbol filogenético. Esos términos describen dos partes de un grupo monofilético, como sugería Ax (1985). El grupo superior incluye a todas las formas de crustáceos que descienden del último antepasado común de los Crustacea actuales y que tienen, por tanto (al menos en teoría) una gama completa de apomorfias o caracteres definitorios de los crustáceos. *Bredocaris* y *Rehbachella* estarían entre los fósiles del grupo

superior de Orsten. Los fósiles que se separaron de la línea evolutiva antes de la concreción de todas las apomorfias que definen a los crustáceos son los crustáceos de la línea troncal (Walossek & Müller, 1990; 1998).

Los fósiles de Orsten incluidos en la línea troncal de los Crustacea teóricamente difieren de sus predecesores artrópodos por ciertos detalles. Las modificaciones que se piensa que tuvieron lugar en la línea troncal incluyen: 1) un cambio en la dirección de las sedas del exopodito postantennular; 2) el desarrollo de un endito proximal en la base de las extremidades; y 3) la aparición de una anténula bien desarrollada que se parece a la zona central anillada de las extremidades posteriores. Estos detalles parecen demostrar que los animales de la línea troncal tienen cierto parentesco con los Crustacea del grupo superior. Estas novedades morfológicas en teoría llevarían a cambios en la locomoción y alimentación (Walossek & Müller, 1998). Por otra parte, los fósiles de la línea troncal carecen de muchas de las apomorfias que caracterizan a los verdaderos Crustacea. Por ejemplo, las larvas de la línea troncal tenían cuatro pares de extremidades, lo cual es un estado plesiomórfico (primitivo o que no ha cambiado con respecto al antepasado) si se compara con las larvas modernas de los crustáceos — las larvas *nauplius* que caracterizan a los crustáceos tienen sólo tres pares de extremidades. Algunos fósiles parecidos a los de Orsten pero aún más antiguos, del Cámbrico Medio (Fig. 6), son claramente de tipo *nauplius* (Walossek et al., 1993) pero todavía no se han asignado formalmente a los Crustacea. Los enigmáticos Phosphatocopina se encuentran en varias localidades de Orsten (Walossek & Müller, 1998). Considerados en cierto momento como crustáceos verdaderos (e.g. ver Schram, 1986), actualmente se incluyen en las formas de la línea troncal (e.g. ver Schram & Hof, 1998). En tal caso, estarían entre los miembros más antiguos de los crustaceomorfos de la línea troncal, llevando la filogenia de los crustáceos hasta el Cámbrico Inferior (Walossek & Müller, 1998), mucho antes de Burgess Shale.

Walossek & Müller (1990) reconocen un grupo de apomorfias que caracterizan al *grupo superior*. 1) Los *nauplius* con tres pares de extremidades (anténulas, segundas antenas y mandíbulas) forman la primera etapa de la ontogenia de los crustáceos. 2) El aparato de alimentación es bipartito; primero están implicadas las tres extremidades de los *nauplius*, pero luego hacen sus funciones las maxilulas posteriores. El aparato de alimentación de los *nauplius* sigue siendo funcional mientras se desarrolla el del adulto en una serie de mudas. 3) La zona bucal incluye un labro especializado, que cubre la boca, y un par de paramaxilas, elementos que no se han encontrado en el linaje troncal (con la posible excepción de los Phosphatocopina). 4) Las extremidades posteriores están especializadas en la natación y en la alimentación a partir de materias en suspensión. 5) Finalmente, el telson parece haber tenido un ano terminal y un par de *rami* articulados en forma de paleta. Estas características pueden tener relación con un cambio en la natación (modificaciones en las extremidades posteriores; *rami* caudales y quizás incluso los *nauplius*), en los hábitos alimentarios (aparato alimentador bipartito; inclusión de la maxílula en las piezas bucales; modificaciones en la zona bucal y en las extremidades posteriores) o en ambas cosas. Para Schram (1986) la forma de coger la comida que se ve esencialmente en la larva *nauplius* y en los adultos de muchos crustáceos sería la forma primitiva de alimentarse, mientras que todas las demás, e.g. alimentación por filtración, serían derivadas.

Un análisis reciente (Walossek & Müller, 1998) añade de forma provisional caracteres adultos a la lista de los caracteres de los Crustacea del *grupo superior*; cabeza con cinco segmentos portadores de apéndices protegidos por un escudo. Parece posible que el quinto apéndice cefálico, el más posterior, no estuviera originalmente diferenciado formando una maxila. La maxila funcional, tradicionalmente considerada apomórfica en los Crustacea, parece por tanto haber aparecido con posterioridad al último antepasado común del *grupo superior* de los Crustacea. Sin embargo, el análisis de Schram & Hof (1998) indica que las mandíbulas y dos juegos de maxilas probablemente evolucionaron en la misma etapa en el caso de los crustáceos.

Nuestros conocimientos de los crustáceos cámbricos parecen reducirse a formas diminutas. Esto bien podría ser una coincidencia de circunstancias especiales de conservación. Sin embargo, el siguiente periodo, el Ordovícico, también destaca por sus crustáceos pequeños. Persisten algunos de los animales de Orsten, a los que se suman miembros de los ostrácodos, grupo también integrado por crustáceos de pequeño tamaño. Excepto por las posibles especies "grandes" de Burgess Shale y los primeros posibles Phyllocarida, los primeros registros fósiles de crustáceos medianos o grandes datan del Silúrico y el Devónico, periodos en los que por supuesto también hay multitud de diminutos ostrácodos. Los crustáceos de las faunas silúrica y devónica incluyen parientes de los filocáridos, los estomatópodos, verdaderos decápodos semejantes a langostas, percebes con pedúnculo y posiblemente percebes cavadores. En el Carbonífero surgieron los Syncarida y varios órdenes de Peracarida. Los decápodos tienen un registro fósil relativamente escaso en el Paleozoico, apareciendo muchos grupos en la transición del Pérmico al Triásico (Schram, 1982; 1986).

GRUPOS PRINCIPALES DE VERDADEROS CRUSTÁCEOS

Los crustáceos actuales y sus parientes cercanos del registro fósil se encuadran normalmente en los siguientes cinco grupos principales (Tabla 1).

Tabla 1 — Table 1

Clasificación de Crustacea seguida en el texto. † = Grupos extinguidos. ? = grupos fósiles problemáticos de afinidad sistemática incierta (ver texto). — Table showing a classification of the crustaceans in the text. † - Extinct groups. ? - Problematic fossil groups of uncertain systematic affinity (see text). De Schram (1986) y otras fuentes.

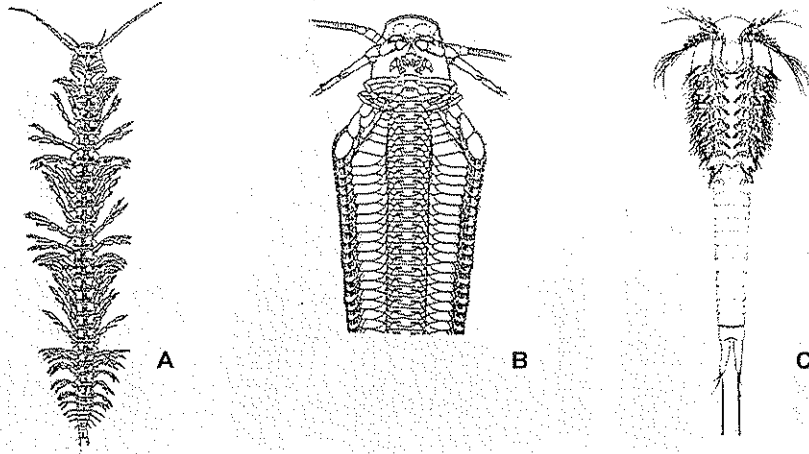
CRUSTACEA	
Cl. Remipedia	Orden Nectiopoda
	Orden Enantiopoda †
	<i>Tesnusocaris</i> †
	<i>Cryptocaris</i> †
Cl. Maxillopoda	
	<i>Bredocaris</i> †
	<i>Skara</i> †
	Subcl. Copepoda
	Subcl. Branchiura
	Subcl. Mystacocarida
	Subcl. Ostracoda
	Subcl. Tantulocarida
	Subcl. Thecostraca
	Orden Facetotecta
	Orden Ascothoracica
	Orden Cirripeda
	Thoracica
	<i>Cyprilepas</i> †
	<i>Priscansermarinus</i> †
	Acrothoracica
	Rhizocephala
	? Cycloidea †
	? Thylacocephala †
Cl. Phyllopoda	
	Subcl. Cephalocarida
	Orden Brachypoda
	Orden Lipostraca †
	<i>Lepidocaris</i> †
	Subcl. Branchiopoda
	<i>Rebaciella</i> †
	Orden Anostraca
	Orden Conchostraca
	Orden Notostraca
	Orden Kazacharthra †
	Orden Cladocera
	Subcl. Phyllocarida
	Orden Leptostraca
	Orden Hymenostomata †
	Orden Archaeostraca †
	Orden Hoplostraca †
Cl. Malacostraca	
	Subcl. Hoplocarida
	Orden Palaeostomatopoda †
	Orden Aeschronectida †
	Orden Stomatopoda
	Subor. Unipeltata
	Subor. Archaeostomatopoda †
	Subcl. Eumalacostraca
	Syncarida
	Orden Anaspidae
	Orden Bathynellacea
	Orden Palaeocaridacea †
	Peracarida
	Orden Amphipoda
	Orden Isopoda
	Orden Mysidacea
	Orden Cumacea
	Orden Tanaidacea
	Orden Pygocephalomorpha †
	Orden Lophogastridae
	Orden Spelaeographacea
	Eucarida
	Orden Amphionidacea
	Orden Euphausiacea
	Orden Decapoda
	lor. Carida
	lor. Stepodida
	Subor. Dendrobranchiata
	Subor. Reptantia
	<i>Archaeocaris</i> †
	<i>Palaeopalaemon</i> †
	lor. Brachyura
	Dromiacea
	<i>Imocaris</i> †
	lor. Anomura
	Paguroidea
	lor. Astacida
	lor. Palinura

Linea Troncal Crustaceomorfos—Stem Line Crustaceomorphs †

Canadaspis †
Martinsonia †
Phosphatocopina †
Bradoriida †

Fig. 4.- Remipedia y Cephalocarida:
A) Nectiopoda;
B) *Tesnusocaris* (Misisipiense);
C) Cephalocarida.
Fig. 4A de Yager (1994);
Fig. 4B de Emerson & Schram (1991); Fig. 4C de Schram (1986).

Fig. 4.- Remipedia and Cephalocarida:
A) Nectiopoda;
B) *Tesnusocaris* (Mississippian);
C) Cephalocarida.
Fig. 4A from Yager (1994).
Fig. 4B from Emerson and Schram (1991). Fig. 4C from Schram (1986).



Remipedia

Los Remipedia (Yager, 1981) son la clase de Crustacea de más reciente descripción. Las 11 especies actuales de Remipedia pertenecen todas al orden Nectiopoda (Fig. 4A); nueve están en la zona del Caribe, una en las Islas Canarias, y una especie se ha descubierto recientemente en Western Australia. Todas las especies habitan en cuevas anquialinas, donde se encuentran en una zona salobre caracterizada por un nivel bajo de oxígeno y un ambiente químico algo peculiar (Yager & Humphrey, 1996). Las observaciones de campo hablan de remípedos que, nadando boca arriba, se alimentan de gambas carídeas y desechan las cutículas vacías de las presas al acabar de comer. Las piezas bucales de este grupo están especializadas para agarrar y sostener las presas, e incluyen unas maxilulas exclusivas de este grupo que aparentemente atraviesan la cutícula de las presas e inyectan una sustancia tóxica y/o histolítica. Esta sustancia se piensa que disuelve los tejidos internos de la presa, permitiendo al remípedo succionar, literalmente, la masa digerida (Schram & Lewis, 1989).

Aparte de estos caracteres, claramente avanzados, la morfología de los remípedos parece plesiomórfica. No presentan tagmosis postcefálica, es decir, el cuerpo no está organizado en tórax y abdomen. En lugar de eso, el tronco consta de un máximo de 30 segmentos virtualmente idénticos. Además, cada segmento del tronco posee un par de extremidades birrámeas en forma de paleta. Cuando el animal nada, mueve las extremidades en ondas metacrónicas. La morfología interna también presenta algunas características aparentemente primitivas, como un sistema nervioso en forma de escala y divertículos en cada segmento. Los remípedos parecen ser hermafroditas simultáneos, machos y hembras al mismo tiempo (Schram, 1986). Desgraciadamente, la embriología y primeras fases del desarrollo de estos crustáceos todavía se desconocen por completo. Es muy necesario obtener información al respecto, ya que muy probablemente responderá a muchas preguntas sobre la posición filogenética de este desconcertante grupo.

El registro paleontológico de los Remipedia se ha remontado al *Tesnusocaris goldichi* (orden Enantiopoda), fósil de la última parte del Misisipiense del oeste de Tejas, en Norteamérica (Fig. 4B). Otra especie, *Cryptocaris hootchi*, está presente en el Pensilvaniense Medio de Illinois. Los apéndices cefálicos raptoreos claramente visibles en *Tesnusocaris* se acercan decididamente a los de los remípedos actuales, sugiriendo un parentesco de grupo hermano entre los Enantiopoda y los Nectiopoda (Emerson & Schram, 1991).

La bien definida distribución geográfica de los Remipedia actuales conocidos sugiere que sus antepasados estarían en

el antiguo mar de Tethys, que separaba Gondwana y Laurasia. De hecho, los enantiópodos paleozoicos se han encontrado en el antiguo continente de Laurasia, en lo que luego fue el Tethys occidental (Schram, 1986). Cuando las masas de tierra de Gondwana y Laurasia se apartaron una de otra, los remípedos probablemente quedaron aislados en sus actuales áreas.

Cephalocarida

Desde que Sanders describió el primer cefalocárido, en 1955, el número de especies conocidas ha ido creciendo, lentamente, hasta unas 10, formando el orden Brachypoda. Sólo tienen unos milímetros de largo y normalmente viven en la capa superficial floculada de los fondos de fango. Se han recogido en zonas costeras de muchas partes de los océanos del mundo, generalmente a poca profundidad, pero al menos una especie baja más de un km (ver Schram, 1986). La tagmosis es evidente en los cefalocáridos (Fig. 4C). A continuación de la cabeza hay 20 segmentos, de los que los ocho anteriores constituyen el tórax y los restantes forman el abdomen. Típicamente, el abdomen tiene sólo un par anterior de apéndices reducidos, portadores de huevos, y el segmento anal lleva *rami* largos. La cabeza de los cefalocáridos consta de los habituales 5 segmentos, pero sólo los cuatro apéndices delanteros difieren significativamente de los toracópodos. Dicho de otra forma, las maxilas tienen básicamente el mismo aspecto que las extremidades postcefálicas. Se supone que las maxilas también funcionan como las extremidades postcefálicas. Estas extremidades se mueven de forma metacrónica, cubriendo al mismo tiempo locomoción y alimentación. La alimentación se produce al ser atrapadas las partículas por las sedas de la parte central de las extremidades postcefálicas y transportadas hacia delante hasta la boca siguiendo el canal alimentario medio (Sanders, 1963). El aspecto de toracópodos que presentan las maxilas parece ser primitivo, a tenor de las observaciones de Walossek & Müller (1990) sobre los fósiles de Orsten. Los cefalocáridos presentan un desarrollo anamórfico (crecen gradualmente, pasando por una serie de mudas y adquiriendo nuevos segmentos y extremidades a un paso prefijado y lento) (Sanders & Hessler, 1963), lo cual parece ser primitivo. Walossek (1993) comenta que la adquisición de segmentos y extremidades es menos sincrónico en los Cephalocarida que en algunas de las especies de Orsten.

Aunque desde el momento de su descripción se les caracterizó como primitivos, los autores han señalado que algunos de los rasgos aparentemente primitivos del grupo pueden en realidad ser adaptaciones muy derivadas relaciona-

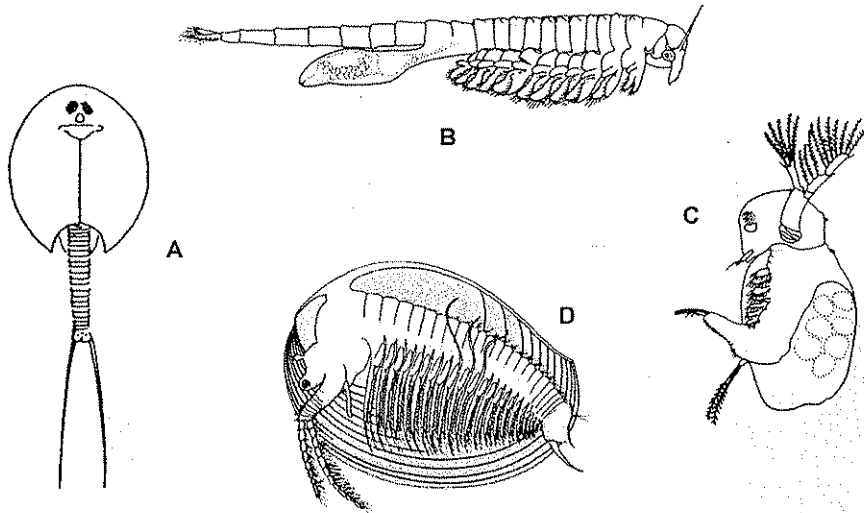


Fig. 5.- Branchiopoda:
A) Notostraca;
B) Anostraca;
C) Cladocera;
D) Conchostraca sin el
lado izquierdo del
caparazón.
De Schram (1986).

Fig. 5.- Branchiopoda:
A) Notostraca;
B) Anostraca;
C) Cladocera;
D) Conchostraca with left
side of carapace removed.
From Schram (1986).

das con el hábitat y modo de vida especiales de los cefalocáridos. Hay abundantes razones para sospechar que muchos aspectos de la morfología de los cefalocáridos sean el resultado de paedomorfosis progenética, i.e. la aparición de las gónadas reproductoras en lo que en esencia es una fase inicial semilarvaria del ciclo vital (Schram, 1982). Por consiguiente, en lugar de ser primitivos, los cefalocáridos están muy especializados.

Se ha propuesto a los Lipostraca fósiles, *Lepidocaris rhyniensis*, del Devónico de Escocia, como grupo hermano de los Cephalocarida actuales (Schram, 1986; Schram & Hof, 1998), pero pueden estar más próximos a la clase Branchiopoda (Walossek, 1993).

Branchiopoda

Tradicionalmente esta clase (Fig. 5) contiene los cuatro órdenes actuales de los Anostraca, Conchostraca, Notostraca y Cladocera — en total quizás 1000 especies. Su tamaño es normalmente de unos milímetros, pero algunas especies llegan a los 10 cm. Viven sobre todo en agua dulce y salobre, a menudo de tipo temporal (ver Schram, 1986). Antes del descubrimiento de los Cephalocarida y los Remipedia, se consideraba a los Branchiopoda como modelo probable del crustáceo ancestral (e.g. Calman, 1909). Como explicación de este punto de vista está el que algunas formas aparentemente carecen de tagmosis corporal, presentan un elevado número de segmentos en el tronco (hasta unos 40) y tienen apéndices aparentemente primitivos. Estas extremidades simples, llamadas apéndices filopodiales, generalmente carecen de segmentación y se usan para la alimentación por filtrado, que antes se creía que era el estado ancestral en los crustáceos. Sin embargo, estas extremidades son exclusivas de los branquiópodos, y por tanto son, en lugar de primitivas, probablemente una apomorfia definitiva del grupo (Schram & Hof, 1998).

El registro fósil de los branquiópodos es largo pero modesto, aun si se incluyen grupos extinguidos lejanamente emparentados. *Rehbachella*, del Cámbrico Superior de Orsten, parecería sugerir la presencia de los Branchiopoda cerca del nacimiento de los Crustacea (Walossek, 1993). Se conocen caparazones de conchostráceos a partir del Devónico. Otros branquiópodos iniciales incluyen los Kazacharthra jurásicos, que podrían ser o bien Notostraca o bien su grupo hermano. Lógicamente, los delicados Cladocera y Anostraca se fosilizan mal, aunque sí que se conocen del Oligoceno y del

Mioceno, respectivamente, y quizás se remonten más atrás. Hay otros fósiles, de apariencia ambigua, con aspecto general de Anostraca, de épocas anteriores, como el Silúrico o el Carbonífero (Schram, 1986).

Maxillopoda

La clase Maxillopoda la estableció Dahl en 1956 para englobar a una serie de crustáceos extraordinariamente diversos (Fig. 6) que se distinguen por un tronco relativamente corto y compuesto normalmente por no más de 11 segmentos, que incluyen un máximo de seis segmentos torácicos y seis toracópodos. El séptimo segmento postcefálico a menudo tiene funciones reproductoras y puede llevar un pene central. Sorprendentemente, ningún subgrupo de maxilópodos posee todos los caracteres que definen a la clase (Boxhall, 1992; Newman, 1992). Los análisis modernos a base de datos moleculares (Abele et al., 1992) o morfológicos (Schram & Hof, 1998) cuestionan la monofilia de los Maxillopoda. Estos crustáceos son normalmente de tamaño pequeño o mediano. Algunos son familiares, como los Copepoda o los Cirripedia (percebes), mientras otros llevan vidas apartadas y sólo son conocidos por los especialistas. Los maxilópodos han explorado el modo de vida parásito con notable frecuencia, y de hecho incluyen a todos los grupos principales de crustáceos parásitos con excepción de los isópodos parásitos (ver más adelante). Muchos maxilópodos usan sus anténulas prensiles, relativamente bien desarrolladas, para agarrarse, siendo lógico pensar que esta capacidad haya sido importante en el camino evolutivo hacia el parasitismo (Grygier, 1983). Visto en su conjunto, el grupo tiene una historia impresionante, estando representado en el Cámbrico y en todas las eras posteriores. Como ya se ha señalado, algunos de los fósiles del Cámbrico Superior de Orsten se han encuadrado en los Maxillopoda, y el Cámbrico Medio de Burgess Shale puede incluir un percebe. Los grupos actuales se enumeran alfabéticamente a continuación (más detalles en Schram, 1986).

- Branchiura (piojos marinos): Aproximadamente 150 especies, ectoparásitos de peces. Se ha sugerido que los Branchiura deberían relacionarse con otro pequeño grupo de parásitos de vertebrados llamado los Pentastomida. Mientras los verdaderos Branchiura están ausentes del registro fósil, los pentastómidos aparentemente están representados en el material cámbrico de Orsten (Walossek & Müller, 1994).

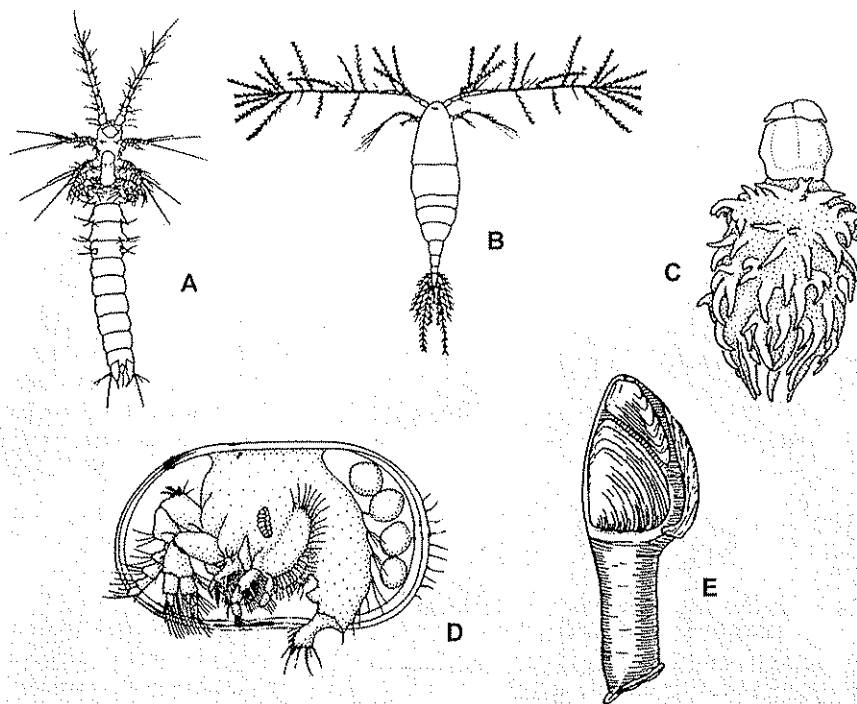


Fig. 6.- Maxillopoda:
A) Mystacocarida;
B) Copepoda de vida libre;
C) Copepoda parásito;
D) Ostracoda sin el lado izquierdo del caparazón;
E) Thoracica.
De Schram (1986).

Fig. 6.- Maxillopoda:
A) Mystacocarida;
B) Free-living Copepoda;
C) Parasitic Copepoda;
D) Ostracoda with left side of carapace removed;
E) Thoracica.
From Schram (1986).

- Copepoda: Incluyen más de 10.000 especies que viven en prácticamente todo tipo de medio acuático imaginable, así como un buen número de parásitos. La historia fósil de los copépodos es relativamente pobre, pero incluye parásitos de peces del Cretácico. Como los copépodos parásitos, casi con certeza derivan de formas libres, que deben datar del Mesozoico (Cressy & Patterson, 1973).
- Mystacocarida: Unas pocas especies intersticiales de pequeño tamaño que viven en playas arenosas de la cuenca del Atlántico. Los Mystacocarida probablemente evolucionaron hacia un aspecto "primitivo" por progénesis. No hay material fósil, a no ser que el género *Skara*, de Orsten, esté emparentado, pero la peculiar distribución de los mystacocáridos sugiere una evolución post-jurásica.
- Ostracoda: Pequeños crustáceos bivalvos de vida libre con una asombrosa abundancia de especies. Se calcula un total aproximado de 40.000 especies entre las fósiles y las actuales (McKenzie et al., 1983). Las especies fósiles tienen una notable importancia estratigráfica. La reevaluación de los Phosphatocopina y Bradoriida, del Cámbrico, permite llegar a la conclusión de que estas formas no son ostrácodos, como se creía antes, sino que están entre las formas de la línea troncal (Hou et al., 1996; Walossek & Müller, 1992). Aun así, los ostrácodos siguen teniendo un inmenso registro fósil a partir del Ordovícico.
- Tantulocarida: Diminutos parásitos de copépodos, ostrácodos e isópodos de vida libre. Tienen ciclos vitales muy complicados y pueden estar estrechamente emparentados con los Thecostraca.
- Thecostraca: Incluyen los siguientes grupos: los Ascothoracia son parásitos de cnidarios y equinodermos, los Cirriphedia incluyen a los conocidos Thoracica, a los Acrothoracica y a unos parientes de vida totalmente parásita llamados Rhizocephala. Los enigmáticos Facetotecta se han añadido a los Thecostraca y cien años después de su descubrimiento sigue sin encontrarse su supuesta fase adulta parásita.

El registro fósil de las formas parásitas no es muy bueno. Los indicios del tipo de quistes y agujeros en parientes cretácicos de los grupos hospedadores actuales pueden muy bien deberse a Ascothoracica. Además, se ha acusado a un parásito rizocéfalo de ser la causa de un notable ejemplo de feminización en un cangrejo del Mioceno (Feldmann, 1998). El material fósil de Thoracica es bastante abundante, debido a la facilidad de conservación de las valvas, relativamente sólidas y a menudo calcificadas. Se conoce un percebe, *Cyprilepas holmi*, del Silúrico, pero los percebes pueden remontarse aún más atrás si el *Priscansermarinus*, del Cámbrico, es realmente un percebe. Varios percebes con pedúnculo están representados en el Carbonífero, mientras que las formas sin pedúnculo empezaron su amplia radiación en el Mesozoico (Glenner et al., 1995).

Los grupos que quedan por comentar se suelen reunir en la clase Malacostraca, y normalmente se considera a los Phyllocarida como grupo hermano del resto (Eumalacostraca).

Phyllocarida

Las 20 especies actuales pertenecen al orden Leptostraca (Fig. 7A). Tienen un caparazón bivalvo que rodea el tórax, el cual lleva extremidades foliáceas destinadas a la alimentación. Las extremidades nadadoras están en el abdomen, que consta de siete segmentos — uno más que la mayoría de los demás malacostráceos (Schram, 1986). Se ha asignado a los Phyllocarida un número considerable de fósiles. Un abdomen fosilizado de crustáceo del Pérmico (Schram & Malzahn, 1984) podría ser un leptostráceo primitivo. Aparentemente los Hymenostera (Fig. 7B), del Cámbrico, los Archaeostraca, ordovícico-pérmicos y los Hoplostraca, del Carbonífero, tenían todos un abdomen de siete segmentos y un caparazón bivalvo. Sin embargo, hace falta precaución, porque estos rasgos parecen ser primitivos y prácticamente se desconocen los detalles de los apéndices (Schram, 1986).

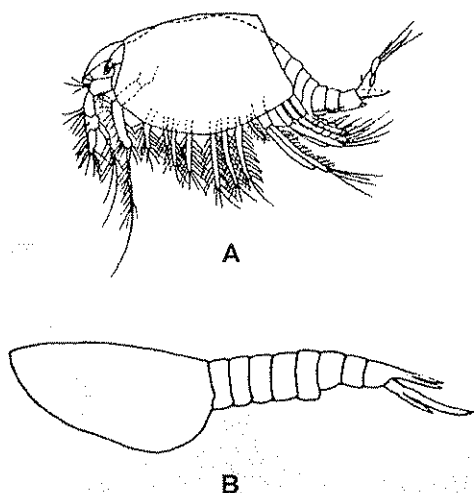


Fig. 7.- Phyllocarida: A) Leptostraca; B) Hymenostroaca (Ordovician). De Schram (1986).

Fig. 7.- Phyllocarida: A) Leptostraca; B) Hymenostroaca (Ordovician). From Schram (1986).

Hoplocarida

Esta subclase incluye algunos grupos estrictamente fósiles y unas 400 especies actuales de Stomatopoda (galeras), que normalmente viven en mares cálidos poco profundos (Fig. 8A). Los estomatópodos son carnívoros obligados con una visión excelente para localizar a sus presas y una técnica de caza peculiar. Tienen los toracópodos segundo a quinto con garras subqueladas, en forma de navaja. Los toracópodos segundos, ensanchados y especializados, están orientados hacia delante y se extienden repentinamente con suficiente velocidad y fuerza como para inmovilizar a la mayoría de las presas, ya sea atravesando animales de cuerpo blando, como los poliquetos, o rompiendo las conchas de moluscos y otros grupos de concha dura. Los toracópodos tercero a quinto se ocupan posteriormente de despiezar la presa (Schram, 1986). La considerable fuerza balística requerida para este tipo de ataques ha dado a las especies grandes de estomatópodos cierta reputación de rompedores de acuarios de cristal.

Los hoplocáridos hicieron su primera aparición en el Devónico y el Carbonífero. Todos los Palaeostomatopoda y los Archaeostomatopoda (Fig. 8B) de estos periodos probablemente tuvieron cuatro toracópodos subquelados de tamaño muy similar. Ninguno se podía comparar con el segundo toracópodo de los Stomatopoda actuales. Por lo tanto, parece claro que las formas paleozoicas se alimentaban de otra forma, y se ha sugerido la carroña como alimento (Jenner et al., 1998). Los Aeschronectida (Fig. 8C), con toracópodos sin garras, es otro grupo de hoplocáridos del Carbonífero. Pueden ser representantes de una línea de hoplocáridos que se alimentaban por filtración o quizás de carroña (Schram, 1986). Hay Stomatopoda fósiles con extremidades de morfología moderna en el Mesozoico aunque el grupo radió durante el Cenozoico. Aparentemente, las galeras actuales, con los segundos toracópodos avanzados y el modo de caza correspondiente, evolucionaron en el Mesozoico Inferior. Los fósiles mesozoicos y cenozoicos, junto con las especies actuales, se incluyen en el grupo Unipeltata (Schram, 1986).

Syncarida

Los Syncarida comprenden unas 150 especies actuales repartidas entre los órdenes Anaspidaeacea y Bathynellacea (Fig. 9A). Son todos dulceacuicolas, viviendo muchas especies de forma intersticial en agua del suelo (Schram, 1986). Se ha reconocido un anaspídeo fósil del Triásico (Schram, 1984). Hasta la fecha no ha aparecido material fósil de los Bathynellacea, pero su distribución geográfica indica un origen no posterior al Paleozoico Superior (Schram, 1977). Los Palaeocaridacea, del Carbonífero y el Pérmico (Fig. 9B) forman un tercer orden de Syncarida. Los paleocaridáceos pueden haber vivido en agua salobre y dulce de los continentes paleozoicos (Schram, 1986). La paedomorfosis progenética ha jugado claramente un papel en la evolución de los sincáridos, pero la paedomorfosis puede haberse dado de forma convergente en las tres líneas (Schram, 1982).

Peracarida

Los miembros actuales son los Amphipoda (Fig. 10A), Isopoda (Fig. 10B), Mysidacea (Fig. 10C), Cumacea, Tanaidacea y algunos grupos menores. Aunque la mayoría de los más de 15.000 peracáridos conocidos son marinos, varios grupos han pasado al agua dulce y un grupo de isópodos (las cochinitas de la humedad) han protagonizado la invasión terrestre de mayor éxito de todos los crustáceos. Como rasgo distintivo del cuerpo de los peracáridos está la cámara de incubación llamada marsupio, que es con toda probabilidad la clave del éxito del grupo. El marsupio se encuentra sólo en las hembras, encontrándose entre la cara ventral del tórax y las características placas (oosteguitos) que sobresalen de algunos de los toracópodos. Los huevos y embriones se desarrollan dentro del marsupio protector hasta que escapan de él en una fase posterior independiente, la fase juvenil (Schram, 1986).

Casi todos los grandes grupos de Peracarida cuentan con un registro fósil que se remonta al Carbonífero. Los extinguidos Pygocephalomorpha (Fig. 10D) eran un elemento faunístico corriente en ambientes marinos superficiales y dulces del Carbonífero y el Pérmico. Parecen parientes de los Lophogastridae y Mysidacea actuales. Los Lophogastridae están representados por material fósil a partir del Carbonífero, mientras que se han atribuido fósiles jurásicos, con dudas, a los Mysidacea. Los primeros isópodos marinos son del Pensilvaniense Medio. Los isópodos aparentemente lanzaron una primera invasión del agua dulce en la transición del Pérmico al Triásico. Su llegada al ambiente terrestre ha resultado más difícil de fechar. Pruebas indirectas, consistentes en decápodos deformes, indican que los isópodos parásitos llevan infectando crustáceos desde el Mesozoico Medio. Por lo menos, las deformidades de estos decápodos del Jurásico se parecen mucho a las que causan los isópodos parásitos actuales. Otros fósiles del Carbonífero se han asignado a los Spelaeogriphacea, los Tanaidacea y los Cumacea. Los Amphipoda son la excepción, al no contar con fósiles paleozoicos ni mesozoicos (Schram, 1986). Sin embargo, las circunstancias biogeográficas implican que los anfípodos deben tener su origen, con toda probabilidad, en el Paleozoico Superior (Barnard & Karaman, 1983). El anfípodo más antiguo que se conoce está incrustado en ámbar báltico del Eoceno. Curiosamente, se han encontrado fósiles de anfípodos exclusivamente en Europa (Schram, 1986), lo cual probablemente sea más indicativo de dónde se encuentran los paleontólogos que de dónde se han conservado los fósiles.

Fig. 8.- Hoplocarida:
 A) Stomatopoda;
 B) Aeschronectida
 (Paleozoico);
 C) Archaeostomatopoda
 (Missipiense).
 De Schram (1986).

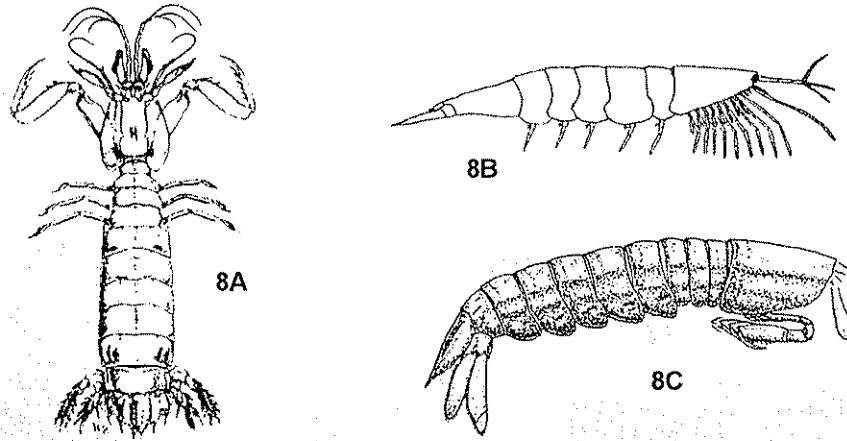


Fig. 8.- Hoplocarida:
 A) Stomatopoda;
 B) Aeschronectida
 (Paleozoic);
 C) Archaeostomatopoda
 (Mississippian).
 From Schram (1986).

Fig. 9.- Syncarida:
 A) Bathynellacea;
 B) Paleocaridacea
 (Carbonífero).
 De Schram (1986).

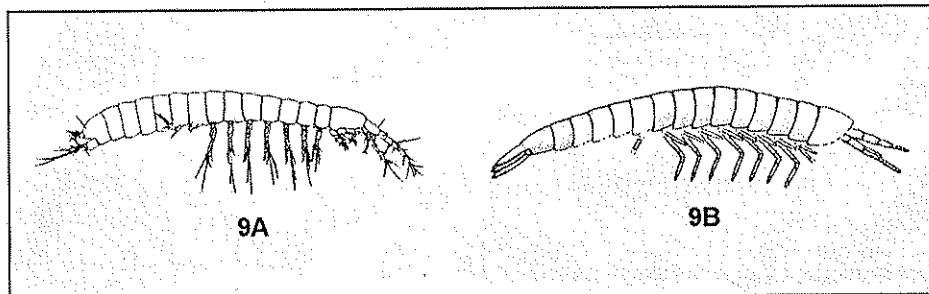


Fig. 9.- Syncarida:
 A) Bathynellacea;
 B) Paleocaridacea
 (Carboniferous).
 From Schram (1986).

Fig. 10.- Peracarida:
 A) Amphipoda;
 B) Isopoda;
 C) Mysidacea;
 D) Pygocephalomorpha
 (Pérmico).
 De Schram (1986).

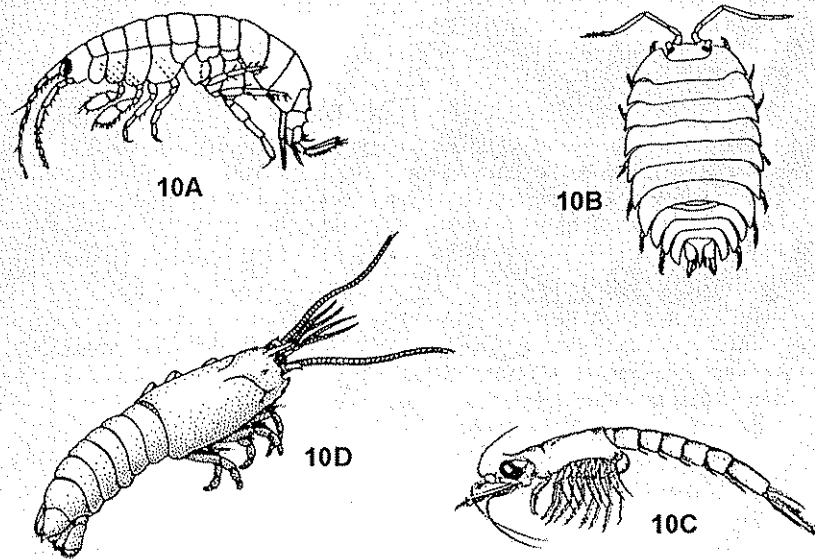


Fig. 10.- Peracarida:
 A) Amphipoda;
 B) Isopoda;
 C) Mysidacea;
 D) Pygocephalomorpha
 (Permian).
 From Schram (1986).

Eucarida

Constan de tres grupos: 1) los pelágicos Amphionidacea, monoespecíficos (carentes de registro fósil), 2) casi 100 especies de Euphausiacea (krill) y 3) unos 10.000 Decapoda. Los Euphausiacea (Fig. 11A) son animales pelágicos, de unos pocos centímetros de longitud, presentes en todos los océanos. Tienen ocho toracópodos semejantes, todos con agallas no cubiertas por el caparazón. Los eufausiáceos (krill) son conocidos sobre todo como importante fuente de alimento para las ballenas y por su facultad de emitir luz con unas estructuras especiales llamadas fotóforos. Los eufausiáceos podrían estar representados por fósiles del Carbonífero (Schram, 1986).

Los Decapoda (Fig. 11B-D) incluyen animales ubicuos como los Brachyura (cangrejos), Anomura (cangrejos ermitaños y sus parientes), Astacidea (langostas y cangrejos de río), Palinura (langostas de roca), a menudo denominados, de forma colectiva, Reptantia, y crustáceos con aspecto de gamba como los Carida, Dendrobranchiata y Stenopodida.

El fósil de decápodo más antiguo es el *Palaeopalaemon newberry* (Fig. 11E), del Devónico Superior americano. *Palaeopalaemon* combina de forma ambigua elementos morfológicos de los Astacidea y Palinura y, por lo tanto, no ha sido atribuido a ninguno de esos dos grupos (Schram et al., 1978). Se conocen fósiles de Astacidea y Palinura del Pérmico

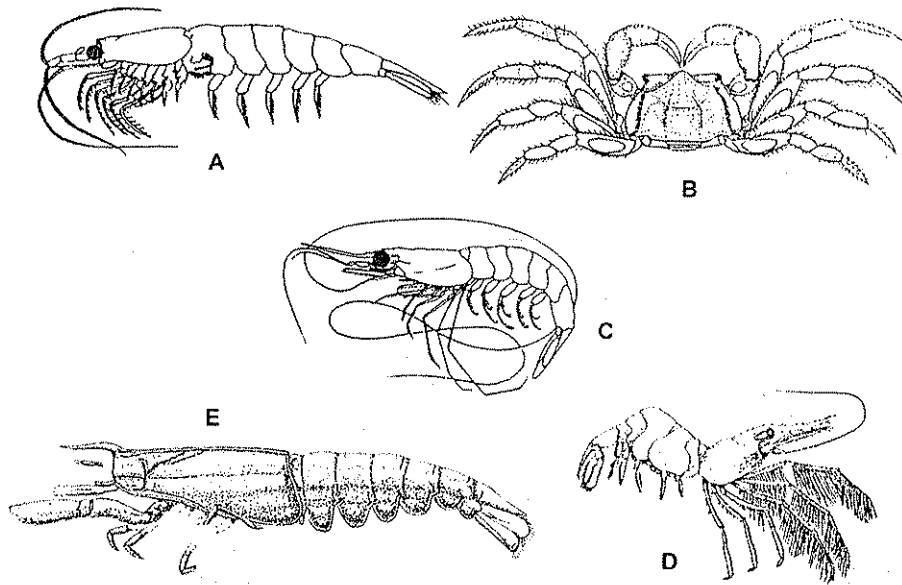


Fig. 11.- Eucarida:
A) Euphausiacea;
B) Brachyura;
C) Dendrobranchiata;
D) Caridea;
E) *Palaeopalaemon*
(Devónico).
De Schram (1986).

Fig. 11.- Eucarida:
A) Euphausiacea;
B) Brachyura;
C) Dendrobranchiata;
D) Caridea;
E) *Palaeopalaemon*
(Devonian).
From Schram (1986).

y el Triásico respectivamente, y ambos grupos desarrollaron amplias radiaciones en el Mesozoico.

Las "gambas" dendrobranquiadas estaban presentes en el Mesozoico, radiando durante el mismo periodo (Schram, 1982), mientras que las gambas carídeas, también conocidas del Mesozoico, parecen haber radiado más tarde, en el Cenozoico (Glaessner, 1969). Se han reconocido anomuros, incluidos parientes de los Paguroidea (cangrejos ermitaños), del Jurásico (Glaessner, 1969). El primer fósil de cangrejo es el *Imocaris tuberculata*, del Carbonífero, descrito a partir de un caparazón que parece ser de un cangrejo dromiáceo (Schram & Mapes, 1984). Posteriores radiaciones amplias, en el Jurásico, el Cretácico y especialmente en el Eoceno, han dado lugar a la actual diversidad de los cangrejos (Schram, 1982; 1986). Antes del Jurásico la mayoría de los crustáceos decápodos utilizaban la fuerza muscular de su abdomen para escapar de los predadores. La diversificación post-jurásica de los cangrejos (abdomenes reducidos plegados bajo el tórax) y cangrejos ermitaños (abdomenes blandos escondidos en conchas) coincidió con la enorme radiación de los peces teleosteos. Se ha sugerido que la expansión de los peces teleosteos, eficientes cazadores de crustáceos, aceleró la tendencia evolutiva de los decápodos hacia la reducción de la longitud del abdomen. La forma resultante, más corta y más compacta, se ve en los cangrejos y cangrejos ermitaños actuales (Wägele, 1989, 1992).

De todos los grupos principales de crustáceos hay representación fósil a partir del Cámbrico. La excepción son los malacostráceos superiores (Hoplocarida y Eumalacostraca), cuya primera aparición data del Devónico Superior (Fig. 12). ¿Dónde estaban los primeros malacostráceos? Se pueden hacer algunas deducciones a partir del registro fósil de artrópodos devónicos de los antiguos mares de lo que es ahora Norteamérica.

Eldredge inicialmente basó lo que ahora se considera la descripción del conocido fenómeno del equilibrio puntuado (Eldredge & Gould, 1972) en un estudio meticuloso de la taxonomía y distribución de los trilobites facópodos del Devónico Superior (Eldredge, 1971). Este autor reconoció dos hábitats principales como operativos en la evolución de estas formas. El primero es un hábitat superficial cercano a la costa, situado cerca de los mares marginales de Norteamérica justo

al oeste de los actuales Apalaches, que sirvió repetidamente como centro de especiación del grupo. El segundo es un hábitat acuático más profundo situado más al oeste, en el mar epéirico de esa época, y en el que se produjeron sucesivas evoluciones de los facópodos. De especial interés para nuestra historia, sin embargo, es la localización de *Palaeopalaemon* y *Archaeocaris*, malacostráceos del Devónico Superior. Estos crustáceos se encuentran en los mismos depósitos que los trilobites epéiricos de aguas profundas. Es tentadora la teoría de que los mares epéiricos de los continentes del Devónico Superior eran en realidad una zona de superposición de faunas. Las especies de trilobites parecen haber ido evolucionando a partir de los mares marginales de agua superficial e invadiendo las aguas profundas. Queremos proponer que los malacostráceos pueden haber desarrollado su evolución en aguas mucho más profundas (quizás en la plataforma continental y en el mar profundo), y haberse dispersado hacia arriba, hasta los mares epéiricos.

Esta hipótesis explicaría la ausencia fundamental de taxones de malacostráceos superiores en las rocas del Paleozoico Inferior y Medio. Los hábitats de las profundidades están prácticamente ausentes del registro fósil. Hay otras dos pistas que sugieren que la idea merece ser analizada. En primer lugar, si que hay una fauna fósil que quizás sea representativa de hábitats acuáticos profundos, la famosa fauna devónica de Hunsrück Shales (ver Bartels et al., 1998). Este depósito no ha dado todavía malacostráceos superiores, pero sí que presenta una muestra diversa de grupos filogenéticamente importantes (incluidos algunos filocáridos interesantes). Aunque en estos momentos sea mera especulación, sospechamos que cuando sepamos más de los mares profundos del Paleozoico Inferior y Medio, puede que hayamos descubierto formas primitivas de hoplocáridos y eumalacostráceos. En segundo lugar, las profundidades de los mares actuales son el hogar de una increíble diversidad de decápodos y todo tipo de peracáridos. Aunque muchos expertos creen que la diversidad actual es resultado de una evolución hacia las zonas profundas a partir de las zonas superficiales, es decir, que las profundidades son un refugio para acontecimientos evolutivos que tienen lugar más arriba en las comunidades superficiales, es posible que al menos parte de la fauna de las profundidades sea verdaderamente antigua.

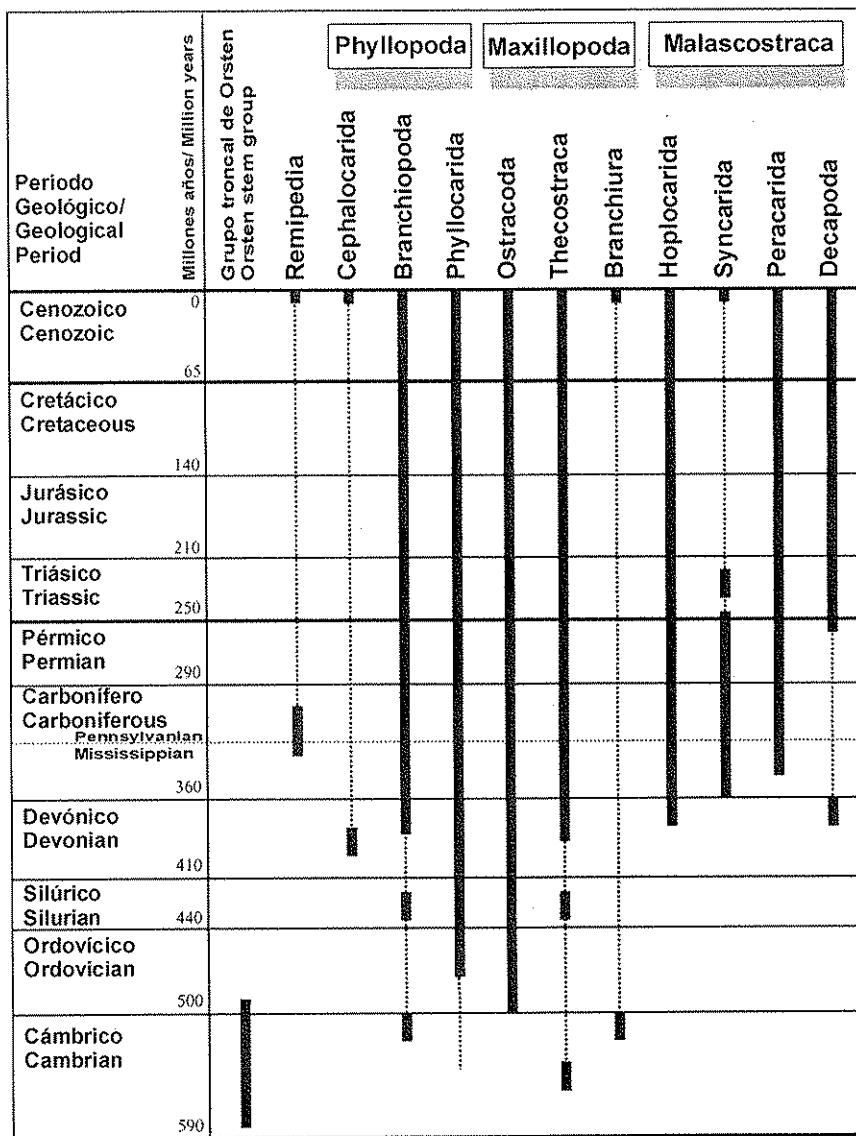


Fig. 12. - Registro fósil de algunos grupos de crustáceos. Los Cephalocarida incluyen los Lipostraca devónicos. Los Pentastomida cámbricos van incluidos en los Branchiura.

Fig. 12. - Fossil record of some crustacean groups. Cephalocarida include the Devonian Lipostraca. The Cambrian Pentastomida are recorded with the Branchiura.

RELACIONES ENTRE LOS CRUSTÁCEOS

Naturalmente, los capítulos precedentes sólo pueden ofrecer una introducción corta y superficial a los Crustacea. Los hemos dividido, esencialmente, en seis grupos: los primeros fósiles, incluidos los crustaceomorfos de la línea troncal de la fauna de Orsten, los Remipedia, los Cephalocarida, los Branchiopoda, los Maxillopoda y los Malacostraca. Lejos de ser una coincidencia, esta división refleja de hecho la filogenia convencional de los libros de texto (Meglitsch & Schram, 1991, excluyendo los fósiles). Al mismo tiempo, esta división representa, aunque en diversos grados, las unidades de los Crustacea tratadas en las filogenias cladísticas de los crustáceos actuales y fósiles (Schram, 1986; Wilson, 1992; Schram & Hof, 1998; Wills, 1998).

Generalmente los Remipedia (Fig. 4A-4B) aparecen en la base de los árboles (ver, por ejemplo, Fig. 1) cuando se analizan sólo sus especies actuales (Schram, 1986; Schram & Hof, 1998). En parte como consecuencia imprevista de basar su análisis en las piezas bucales, Wilson (1992) sitúa a los remipedos (y cefalocáridos) como miembros de los Maxillopoda (Schram & Hof, 1998). Cuando Schram & Hof (1998) incluyeron las especies fósiles, los Remipedia mantuvieron su posición de grupo hermano de los demás Crustacea actuales

(Schram & Hof, 1998). El esquema filogenético de Wills (1998) situaba a los Remipedia en la raíz.

En los análisis cladistas se ha observado repetidamente una intrigante tendencia a agrupar, al menos en parte, a los Branchiopoda (Fig. 5), Cephalocarida (Fig. 4C) y Phyllocarida (Fig. 7) en un grupo, los Phyllopoda. Los Phyllopoda aparecen como grupo coherente en el análisis de Schram (1986), que les dedica mucha atención. Vuelve a aparecer un esquema similar cuando Schram & Hof (1998) desarrollan un árbol para los crustáceos actuales (como en la Fig. 1). Sin embargo, al incluir los fósiles, los Phyllocarida salen de los Phyllopoda y se emparentan con los Malacostraca, aunque los Cephalocarida y Branchiopoda permanecen juntos como taxones hermanos. Wills (1998) también obtiene un grupo de tipo filópodo integrado por los Branchiopoda y los Phyllocarida, pero en su planteamiento los cefalocáridos aparecen más emparentados con los Remipedia que con los otros grupos.

La posición de los Maxillopoda (Fig. 6) también parece inestable. En algunas filogenias aparecen bastante arriba en el "árbol de los Crustacea", en otras más abajo (Fig. 13). Esta inestabilidad no puede resultar sorprendente si se considera la morfología tan claramente reducida de este grupo, relativamente "nuevo". En efecto, apenas se ha llegado a un consenso sobre cuántos crustáceos actuales deben incluirse en el grupo.

Aparte, grupos fósiles como *Skara* (Fig. 3D) y los Cycloidea muestran claras afinidades con los maxilópodos, y también se ha discutido la posibilidad de una relación con los maxilópodos en el caso del grupo de artrópodos de los Thylacocephala, que es sumamente enigmático (Schram & Hof, 1998).

Schram & Hof (1998) concluyen que los Maxillopoda (Fig. 6) son parafiléticos, y los separan en dos bloques contiguos y monofiléticos (Fig. 13). A menudo los Thecostraca se unen a los Branchiura en un solo grupo, mientras los copépodos y mistacocáridos tienden a unirse con los ostrácodos y algunos fósiles de Orsten. Schram & Hof (1998) observaron que la posición de los Maxillopoda era muy sensible a la incorporación de los fósiles. Cuando se analizan sólo animales actuales, los maxilópodos (Fig. 6) quedan situados justo al lado de los remípedos (Fig. 4A-4B), en la base. Al introducir fósiles en el análisis, los grupos maxilópodos se apartan de los Remipedia y quedan separados de ellos por la mayoría de los crustáceos filópodos (Fig. 13A). Luego Schram & Hof (1998) comentan que se conoce más sobre los animales actuales que sobre los fósiles (especialmente en lo que respecta a la anatomía interna "blanda"), y que esto tiende a distorsionar los análisis. No obstante, este efecto imprevisto puede evitarse excluyendo todos los caracteres "blandos" del análisis. Una vez excluidos los caracteres "blandos", los Maxillopoda vuelven a ocupar su posición anterior justo encima de los remípedos (Fig. 13B) (Schram & Hof, 1998). Wills (1998) defiende la monofilia de los Maxillopoda. También los divide en dos subunidades, emparentando de nuevo a los ostrácodos (Fig. 6D) con los fósiles de Orsten (Fig. 3D-3E), pero surge una relación algo diferente entre los otros grupos de maxilópodos. Evidentemente, falta mucho para que lleguemos a entender las relaciones de los Maxillopoda.

La organización interna de los Malacostraca también varía en los diferentes esquemas filogenéticos. Desde la época de Calman (1909), y antes de él, los leptostráceos (Fig. 7A) se han clasificado como los más primitivos de los Malacostráceos. Sin embargo, los resultados del análisis de Schram (1986) sugerían que los filocáridos pueden estar más emparentados con los cefalocáridos y branquiocáridos. Esta teoría se ve apoyada por los análisis de Wills (1997) y Schram & Hof (1998). Schram & Hof (1998) revelan que esa es sólo una de entre varias posibilidades, y que la posición de los filocáridos podría variar (comparar la Fig. 1 con la Fig. 13), según los análisis se hagan con o sin fósiles y con o sin anatomía "blanda". Las bases de datos más completas engloban a los filocáridos en un clado amplio de Phyllopoda, cerca de la base de los Crustacea del *grupo superior*. Pero, si se utilizan bases de datos menores, que dan menos pie a vacilaciones, los filocáridos entran en los Malacostraca (Schram & Hof, 1998). Por supuesto, la evolución de los filocáridos sólo se puede abordar embarcándose en nuevas líneas de investigación, quizás con secuencias moleculares o genética del desarrollo.

Los hoplocáridos (Fig. 8) aparecen en diversas posiciones, a veces sorprendentes, dentro de los Malacostraca. Unas veces se emparentan con los Eucarida (Wills, 1997), otras con los Peracarida o los Syncarida (Fig. 13) (Schram & Hof,

1998). De todas formas, y dado que los hoplocáridos son claramente muy apomórficos, esta perturbación se debe, posiblemente, a la falta de apomorfias sólidas que caracteriza a los eumalacostráceos. En otras palabras, muchos de los caracteres que definen a los eumalacostráceos podrían ser homoplasias (semejanzas que no dicen nada sobre la filogenia). Por ejemplo, los caparazones se han formado, modificado y reducido en repetidas ocasiones durante la historia de los Malacostraca y los Crustacea en general. Los Eucarida (Fig. 11) y los Peracarida (Fig. 10) normalmente constituyen entidades independientes, aunque no siempre monofiléticas. Los Syncarida (Fig. 9) siempre aparecen como parafiléticos y en la base de los Malacostraca (Schram & Hof, 1998; Wills, 1998), reflejando posiblemente la auténtica falta de caracteres definitorios identificables de los Syncarida.

Finalmente, se ha sometido a análisis cladístico al material de Orsten y a otros fósiles. Los fósiles de Orsten que Walossek & Müller (1998) consideran como Crustacea del *grupo superior* suelen mostrar, de hecho, fuerte afinidad con algunos de los crustáceos actuales (Fig. 13). *Rehbachella* (Fig. 3B) y *Bredocaris* (Fig. 3C) aparecen asociados a los copépodos (Fig. 6B-6C) y mistacocáridos (Fig. 6A) y en menor medida a los ostrácodos, todos ellos maxilópodos (Schram & Hof, 1998). Wills (1998) prefiere pensar en una afinidad entre *Bredocaris*, *Rehbachella* y un clado que incluye tanto a los Cephalocarida (Fig. 4C) como a los Phyllocarida (Fig. 7) en algunas versiones, si bien en otras circunstancias demuestran afinidad con los Maxillopoda. Moura & Christoffersen (1996) y Schram & Hof (1998) opinan que los crustaceomorfos de la línea basal de Orsten (Fig. 3E) quedan excluidos de los crustáceos del *grupo superior* (Fig. 13). La existencia de una serie de transición al linaje troncal por debajo del *grupo superior*, como la que sugieren Walossek & Müller (1990) se ve apoyada por el análisis de Moura & Christoffersen (1996) y en parte por el de Schram & Hof (1998). Schram & Hof (1998) identifican dos fases anteriores al *grupo superior*; una primera fase caracterizada por la adquisición de un segundo par de antenas bien desarrollado, y una segunda fase en la que se forma el labro. Wills (1998) coloca como raíz de su esquema filogenético a los Remipedia, y "obliga" a *Canadaspis* y a animales de la línea troncal como *Martinssonsonia* a entrar en el *grupo superior*.

Para concluir: mientras la mayoría de los subgrupos concretos de los Crustacea están claramente definidos y son fácilmente reconocibles, las relaciones entre los principales subgrupos no están tan claras. Esta inestabilidad del conjunto se puede atribuir, sin duda, a lo insuficiente que resulta la información actualmente disponible para el análisis filogenético. Sin embargo, el esquema general actual de parentescos y desarrollos evolutivos probables es razonable, y forma una base sólida sobre la que se pueden basar la investigación actual y la futura. Hemos hablado poco de los datos moleculares, pero eso no quiere decir que dichos datos no sean importantes. Una línea de investigación de indubitable importancia es la combinación de los estudios morfológicos con los moleculares en un enfoque de "datos completos" (e.g. Wheeler et al., 1993).

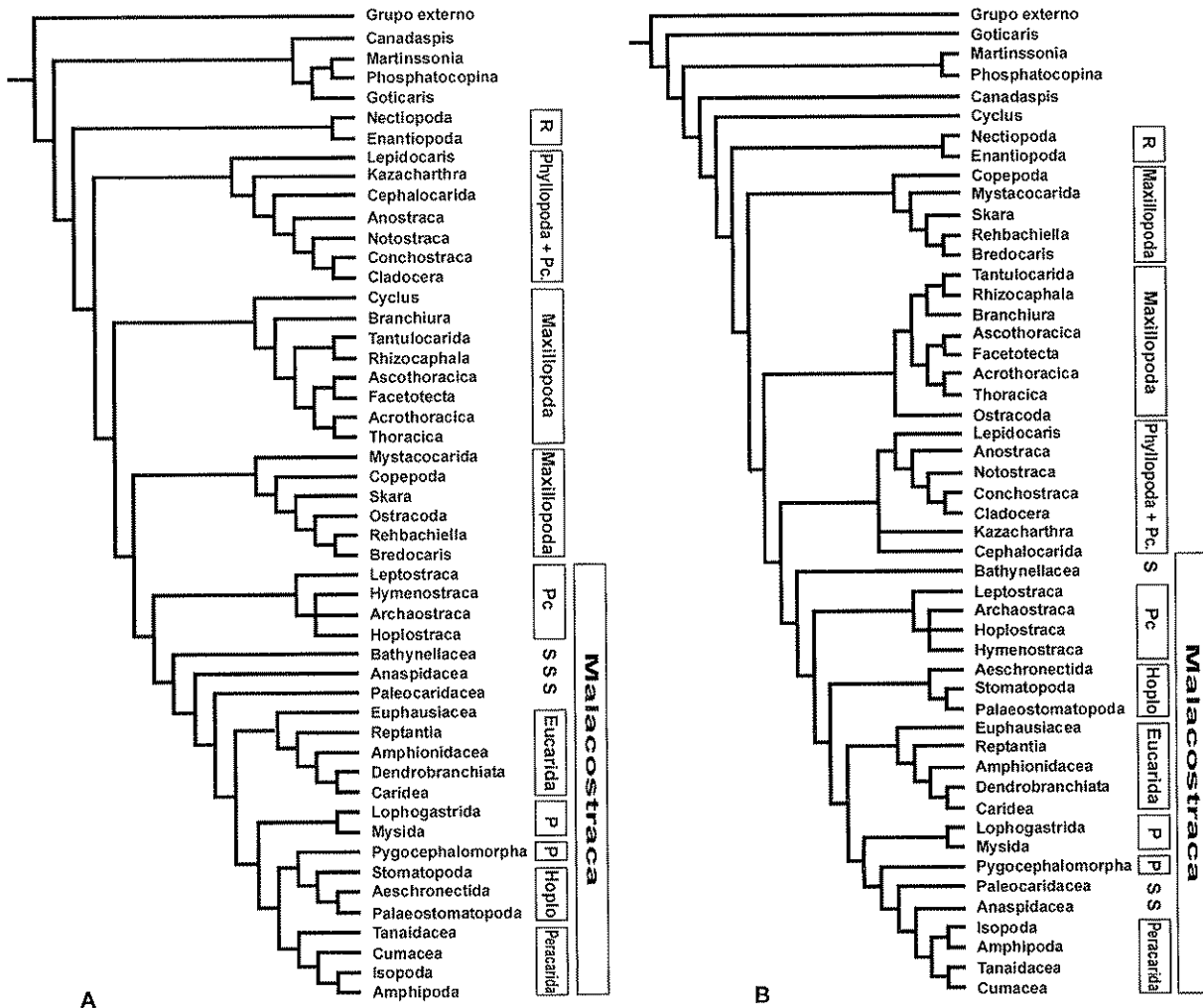


Fig. 13.- Filogenias de Crustacea actuales y fósiles. En 13A se han empleado en el análisis todos los datos del corpus. Si se excluyen del análisis algunos datos, como los "blandos", varios grupos cambian de posición, como se ve en 13B. Los Maxillopoda, parafiléticos, intercambian puesto con los Phyllopoda (sin los Phyllocarida). Los Hoplocarida salen de los Peracarida, que siguen siendo parafiléticos (pero acogen entonces a algunos Syncarida). La idea de una serie de transición al linaje troncal se ve apoyada si se excluyen los caracteres "blandos". Abreviaturas: R = Remipedia; Pc = Phyllocarida; S = Syncarida; P = Peracarida; Hoplo = Hoplocarida. El grupo externo está constituido por un miriápodo y un insecto primitivo. De Schram & Hof (1998), modificado.

Fig. 13.- Phylogenies of recent and fossil Crustacea. In 13A, all data from the data set has been employed in the analysis. When data concerning "soft" characters are excluded from the analysis several groups change their positions as seen in 13B. The paraphyletic Maxillopoda changes place with the Phyllopoda (without Phyllocarida). The Hoplocarida shift out of the Peracarida, which continues to be paraphyletic (but now containing some of the Syncarida). A Cambrian stem line transition series gains more support when "soft" characters are excluded. Abbreviations: R - Remipedia; Pc - Phyllocarida; S - Syncarida; P - Peracarida; and Hoplo - Hoplocarida. The outgroups were a myriapod and a primitive insect. Modified from Schram & Hof (1998).

BIBLIOGRAFÍA

ABELE L. G., SPEARS, T., KIM, W. & APPLGATE, M., 1992. Phylogeny of selected maxillopodan and other crustacean taxa based on 18S ribosomal nucleotide sequences: a preliminary analysis. *Acta Zoologica*, 73: 373-382.

AX, P., 1985. Stem species and the stem lineage concept. *Cladistics*, 1:279-287.

BARNARD J. L. & KARAMAN, G. S., 1983. Australia as a major evolutionary centre for Amphipoda. *Memoirs of the Australian Museum*, 18: 45-61

BARTELS, C., BRIGGS, D.E.G. & BRASSEL, G., 1998. *The fossils of the Hunsrück Slate: Marine life in the Devonian*, 1-309. Cambridge University Press. Oxford and New York.

BOXSHALL, G.A., 1992. Synopsis of group discussion on the Maxillopoda. Co-chairmen: W. A. NEWMAN & G. A. BOXSHALL. *Acta Zoologica*, 73: 335-337.

BRIGGS D.E.G., 1978. The morphology, the mode of life, and affinities of *Canadaspis perfecta* (Crustacea: Phyllocarida), Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 281: 439-487.

CALMAN, W.T., 1909. Crustacea. In: E.R. LANKESTER (ed.), *A Treatise on Zoology*, Vol 7. Adam and Charles Black, London.

COLLINS D.H. & RUDKIN, D.M., 1981. *Priscansermarinus barnetti*, a probable lepadomorph barnacle from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *Journal of Paleontology*, 55: 1006-1015.

CRESSY R. & PATTERSON, C., 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science*, 180: 1283-1285.

DAHL, E., 1956. Some crustacean relationships. In: K.G. WINGSTRAND (ed.), *Bertil Hanström, Zoological Papers in Honour of his 65th Birthday*. 138-149. Zoological Institute, Lund.

- ELDREDGE, N., 1971. The allopatric model and the evolution in Paleozoic invertebrates. *Evolution*, **25**: 156-167.
- ELDREDGE, N. & GOULD, S. J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: T.J.M. SCHOPF (Ed.), *Models in Paleobiology*, 82-115. Freeman, Cooper, San Francisco.
- EMERSON, M. J. & SCHRAM, F. R., 1991. Remipedia, Part 2: Paleontology. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, **7**:1-52.
- FELDMANN, R.M., 1998. Parasitic castration of the crab, *Tumidocarcinus giganteus* Glaessner, from the Miocene of New Zealand: Coevolution within the Crustacea. *Journal of Paleontology*, **72**(3):493-498.
- GLAESSNER, M. F., 1969. Decapoda. In: R.C. MOORE, AND C. TEICHERT (Eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, Arthropoda, 4:R399-R533. Geological Society of America and Kansas University Press, Lawrence.
- GLENNER, H., GRYGIER, M. J., HØEG, J. T., JENSEN, P. G. & SCHRAM, F. R., 1995. Cladistic analysis of the Cirripedia Thoracica. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **114**: 365-404.
- GRYGIER, M. J., 1983. Ascothoracida and the unity of Maxillopoda. In: F. R. SCHRAM (Ed.), *Crustacean Issues*, **1**: 73-104.
- HOU, X.-G., SIVETER, D. J., WILLIAMS, M., WALOSSEK, D. & BERGSTROM, J., 1996. Appendages of the arthropod *Kunmingella* from the early Cambrian of China: its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **351**: 1131-1145.
- JENNER, R. A., HOF, C. H. J. & SCHRAM, F. R., 1998. Paleo- and Archaeostomatopods (Hoplocarida: Crustacea) from the Bear Gulch Limestone, Mississippian (Namurian), of Central Montana. *Contributions to Zoology*, **67**: 155-185.
- MCKENZIE, K. G., MÜLLER, K. J. & GRAMM, M. N., 1983. Phylogeny of Ostracoda. In: F. R. SCHRAM (Ed.), *Crustacean Issues*, **1**:29-46.
- MEGLITSCH, P. A. & SCHRAM, F. R., 1991. *Invertebrate Zoology*. 3rd edition 1-623. London and New York: Oxford University Press.
- MOURA, G. & CHRISTOFFERSEN, M. L., 1996. The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and remipedia as sister groups; "Crustacea" non-monophyletic. *Journal of Comparative Biology*, **1**(3/4):95-113.
- MÜLLER, K. J. & WALOSSEK, D., 1988. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. *Fossils and Strata*, **23**: 1-70.
- NEWMAN, W. A., 1992. Origin of Maxillopoda. *Acta Zoologica*, **73**: 319-322.
- SANDERS, H. L., 1955. The Cephalocarida, a new subclass of Crustacea from Long Island Sound. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **41**(1): 61-66.
- SANDERS, H. L., 1963. Significance of the Cephalocarida. In: H. B. WHITTINGTON & W. D. I. ROLFE (Eds.), *Phylogeny and Evolution of Crustacea*, 163-176. Special Publication, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.
- SANDERS, H. L. & HESSLER, R. R., 1963. The larval development of *Lightiella incisa* Gooding (Cephalocarida). *Crustaceana*, **7**:81-97.
- SCHRAM, F. R., 1977. Paleozoogeography of late Paleozoic and Triassic Malacostraca. *Systematic Zoology*, **26**: 367-379.
- SCHRAM, F. R., 1982. The fossil record and the evolution of Crustacea. In: L. G. ABELE (Ed.), *The Biology of crustacea: Systematics, the Fossil Record, and Biogeography*, 93-147. Academic Press, New York.
- SCHRAM, F. R., 1984. Fossil Syncarida. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **20**: 189-246.
- SCHRAM, F. R., 1986. *Crustacea*. 1-606. Oxford University Press, Oxford and New York.
- SCHRAM, F. R., FELDMANN, R. M. & COPELAND, M. J., 1978. The late Devonian Palaeopalaemonida and the earliest decapod crustaceans. *Journal of Paleontology*, **52**: 1375-1387.
- SCHRAM, F. & HOF, C. H. J., 1998. Fossils and the Interrrelationships of Major Crustacean Groups. In: G.D. EDGEcombe (Ed.), *Arthropod Fossils and Phylogeny*, 233-302. Columbia University Press, New York.
- SCHRAM, F. R. & LEWIS, C. A., 1989. Functional morphology of feeding in the Nectiopoda. In: B.E. FELGENHAUER, L. WATLING & A.B. THISTLE (Eds.), *Crustacea Issues*, **6**:15-26.
- SCHRAM, F. R. & MALZAHN, E., 1984. The fossil Leptostracan *Rhabdouraea bentzi*. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **20**: 95-98.
- SCHRAM, F. R. & MAPES, R. H., 1984. *Imocaris tuberculata* from the Upper Mississippian Imo Formation, Arkansas. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **20**: 165-168.
- SPEARS, T. & ABELE, L. G., 1997. Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (Eds), *Arthropod Relationships*, 169-187. Chapman and Hall, London.
- WÄGELE, J. W., 1989. On the influence of fishes on the evolution of benthic crustaceans. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **27**: 297-309.
- WÄGELE, J. W., 1992. Co-evolution between Fishes and Crustaceans. *Acta Zoologica*, **73**: 355-356.
- WALOSSEK, D., 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata*, **32**: 1-202.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1990. Stern-lineage crustaceans from the Upper Cambrian of Sweden and their bearing upon the monophyletic origin of Crustacea and the position of *Agnostus. Lethaia*, **23**: 409-427.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1992. The "alum shale window": Contribution of "Orsten" arthropods to the phylogeny of Crustacea. *Acta Zoologica*, **73**: 305-312.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1994. Pentastomid parasites from the Lower Paleozoic of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, **85**: 1-37.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1997. Cambrian "Orsten"-type arthropods and the phylogeny of Crustacea. In: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (Eds), *Arthropod Relationships*, 139-153. Chapman and Hall, London.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1998. Early Arthropod Phylogeny in Light of the Cambrian "Orsten" Fossils. In: G. D. EDGEcombe (Ed.), *Arthropod Fossils and Phylogeny*, 185-231. Columbia University Press, New York.
- WALOSSEK, D., HINZ-SCHALLREUTER, I., SHERGOLD, J. H. & MÜLLER, K. J., 1993. Three-dimensional preservation of arthropod integument from the Middle Cambrian of Australia. *Lethaia*, **26**: 7-15.
- WHEELER, W. C., CARTWRIGHT, P. & HAYASHI, C. Y., 1993. Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, **9**:1-39.
- WILLS, M. A. 1997. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. In: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (Eds), *Arthropod Relationships*, 189-209. Chapman and Hall, London.
- WILSON, G. D. F. 1992. Computerized analysis of crustacean relationships. *Acta Zoologica*, **73**: 383-389.
- YAGER, J., 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology*, **1**:328-333.
- YAGER, J., 1994. Remipedia. In: C. JUBERTHIE & V. DECU (Eds.) *Encyclopaedia Biospeologica* Vol. 1: 87-90. Société de Biospéologie, Moulis (C.N.R.S.) - Bucarest (Académie Roumaine).
- YAGER, J. & HUMPHREY, W.F., 1996. *Lasioneectes exleyi*, sp. nov., the First Remipede Crustacean Recorded from Australia and the Indian Ocean, with a Key to the World Species. *Invertebrate Taxonomy*, **10**: 171-187.

Evolution & Phylogeny of Arthropoda**CRUSTACEAN EVOLUTION AND PHYLOGENY**

Sven Lange & Frederick R. Schram

Introduction

During the last decades the origin, evolution, and phylogeny of the Crustacea have been areas of continued intellectual ferment, and for several good reasons. Of approximately a handful of major crustacean groups, two have been discovered and described comparatively late, namely in the 1950s and in the 1980s respectively. They have in turn had a massive influence on the ideas on crustacean evolution and phylogeny. During the same period a series of interesting fossils have been unearthed, described or redescribed, and their relevance to crustacean origin and evolution is still not fully elucidated. Among these are the Cambrian fossils from the famous Burgess Shale and more recently discovered the remarkably well-preserved Orsten fossils. The employment of computer based cladistic analysis has expanded the possibilities of organizing the information on external and internal morphology to allow the construction of new phylogenetic trees from large amounts of data. The most recent effort in this regard (Fig. 1) is the work of Schram & Hof (1998). In addition, attention has also been focused on employing molecular sequence data, particularly that from 18S rDNA, to elucidate phylogenetic relationships (Fig. 2) (Spears & Abele 1997), but the resolution of molecular trees is still not as good as that obtained from morphology. We propose to examine the available data relevant to phylogeny and outline current thoughts on the evolution of Crustacea.

Cambrian taxa

Numerous fossils of the phylum Arthropoda occur in that sudden appearance of marine animals often referred to as the "Cambrian explosion". The second half of the Cambrian period manifested a particular richness in arthropods. Crustacea, Trilobita, and Chelicerata coexisted with a number of arthropod-like animals that are not easily identified with these groups. Fossils from the Burgess Shale and the Orsten fauna both illustrate this important period of arthropod evolution. Many of these fossils have achieved prominent place in the current ideas and understanding of the origin and early evolution of the crustacean.

The Canadian Burgess Shale fauna from the Middle Cambrian includes several arthropods with bivalved shells previously placed within the Crustacea. The exact relationships of these forms present problems, of which the species *Canadaspis perfecta* provides an excellent example (Fig. 3A). Redescribing the 5-10 cm long bivalved *Canadaspis*, Briggs (1978) found the head to have two pairs of antennae, a pair of mandibles, and two pairs of maxillae. The maxillae differed only slightly from the limbs of the thorax. The pattern of trunk tagmosis resembles that of the recent crustacean group Phyllocarida: an eight-segment thorax carrying biramous limbs and a seven-segment abdomen (albeit limbless in *Canadaspis*). Five pairs of cephalic appendages together with biramous limbs are classical crustacean features and consequently, Briggs classified *Canadaspis* as a crustacean. However an alternative view holds that the resemblance is only superficial and that *Canadaspis* is may not in fact be a crustacean (Schram & Hof 1998; Walossek & Müller 1998). Another Burgess Shale fossil, *Priscansermarinus barnetti* is possibly a thoracican cirripede, or barnacle, and thus a real Cambrian crustacean (Collins & Rudkin 1981)

Undisputed crustacean fossils of Cambrian age occur in the Orsten fauna. Originally described from southern Sweden, the Orsten fauna now appears to be widespread in time (Lower Cambrian – Lower Ordovician) and place (Australia, Baltic area, Britain, Canada, and Siberia). Common to these faunas are minute

arthropods, usually less than 2 mm long and probably meiobenthic. During fossilization a phosphatized layer frequently covered their cuticle, sometimes producing three-dimensional fossils of very high quality preservation. Scanning electron microscopic examination of the fossils reveal details usually expected from whole mounts of extant animals. Larvae and adults of a number of species that relates to the Crustacea have been described in amazing details (Walossek & Müller 1997; 1998). In recent decades, the Orsten fauna has deservedly been recognized as a significant source of information about of crustacean origin, early evolution, and phylogeny.

A number Orsten fossils are apparently crustaceans and are often assigned to some of the existing crustacean orders (Fig. 3B-D). For instance *Rehbachella kinnekullensis* seems to fit well within the Branchiopoda while *Bredocaris admirabilis* appears to be Maxillopodan (Müller & Walossek 1988; Walossek 1993). On the other hand some of the Orsten fossils, such as *Martinssonella elongata* (Fig. 3E) and *Goticaris longispinosa*, that are almost, but not quite, crustaceans form an equally interesting part of the Orsten fauna. Though these species lack part of the crucial crustacean characters (see below) they clearly have some affinity to the Crustacea, as if they parted early from an evolutionary line that eventually evolved into true crustaceans. Accordingly Walossek & Müller (1990) divided the Orsten "Crustacea" into two groups: stem lineage crustaceans and crown group crustaceans. The terms describe two parts of a monophyletic group as suggested by Ax (1985). The crown group includes all the crustacean forms that share the last common ancestor of the recent Crustacea and therefore (at least theoretically) have a complete range of crustacean apomorphies or defining characters. *Bredocaris* and *Rehbachella* are supposedly such crown group fossils from the Orsten. The fossils that parted from the line before all the defining crustacean apomorphies were attained constitute the stem lineage crustaceans (Walossek & Müller 1990, 1998).

Orsten fossils of the Crustacea stem-lineage supposedly differ from their arthropod predecessors in certain details. Modifications presumed to have taken place in the stem line include 1) a change in the direction of the post antennular exopod setae, 2) the development of a proximal endite at the limb base, and 3) obtaining a well-developed antennule that resembles the median annulated part of the more posterior limbs. These details would seem to prove that the stem line animals bear some sort of relationship to the crown group Crustacea. These morphological novelties supposedly led to changes in locomotion and feeding (Walossek & Müller 1998). On the other hand, the stem line fossils lack many of the apomorphies that characterize true Crustacea. For instance, stem lineage larvae had four pairs of limbs, which is a plesiomorphic (primitive or unchanged from the ancestor) state when compared to the modern crustacean larva – the diagnostic crustacean nauplius larvae has only three pairs of limbs. Even older Orsten-like fossils dating back to the Middle Cambrian (Fig. 6) are conspicuously nauplius-like (Walossek et al. 1993) but have not yet been formally assigned to the Crustacea. The enigmatic Phosphatocopina occur at several Orsten locations (Walossek & Müller 1998). Once considered true crustaceans (e.g. see Schram 1986), they now seem better placed among the stem line forms (e.g. see Schram & Hof 1998). If so, they are among the oldest members of the stem line crustaceo-morphs and extend crustacean phylogenesis back to the Early Cambrian (Walossek & Müller 1998), well before the Burgess Shale.

Walossek & Müller (1990) recognize a group of apomorphies characterizing the crown group crustaceans. 1) The nauplia with three pairs of limbs (antennules, second antennae and mandibles) form the first stage in the ontogeny of crustacean. 2) The feeding apparatus is bipartite; first only the three nauplia limbs involved, but later the more posterior maxillules take over. The naupliar feeding apparatus stays functional while the adult apparatus develops during a series of molts. 3) The mouth region includes a specialized labrum, which covers the mouth, and a pair of paragnaths, elements that have not been found in the stem lineage (with the possible exception of Phosphatocopina). 4) The posterior limbs are specialized for swimming and suspension feeding. 5) Finally, the telson seems to have had terminal anus and a pair of articulate paddle-shaped rami. These developments could be related to either a change in swimming (posterior limb modifications; caudal rami and maybe even the nauplia) in feeding habits (bipartite feeding apparatus; the inclusion of the maxillule in the mouthparts; modifications to the mouth region and to the posterior limbs) or both. Schram (1986) postulated that the grappling mode of acquiring food essentially seen in the nauplius larva and in the adults of many crustaceans, was the primitive feeding type, and that all other, e.g. filter feeding, are derived.

A recent review (Walossek & Müller 1998) tentatively adds adult features to the list of crown group Crustacea characters; a head with five limb bearing segments enclosed in a shield. It seems possibly that the fifth and posterior most cephalic limb was not originally differentiated into a maxilla. A functional maxilla, traditionally considered an apomorphy in Crustacea, thus seems to have been attained after the last common ancestor to the crown group Crustacea. However, the analysis of Schram & Hof (1998) indicates that the mandibles as well as two sets of maxillae in crustaceans probably evolved at the same stage.

Our working knowledge of Cambrian crustaceans seems to be limited to minute forms. This could very well be a coincidence of special circumstances of preservation. However, the following Ordovician period is also best known for small crustaceans. Some of the Orsten animals persisted and were joined by members of the ostracodes, also a group of small crustaceans. Save for the possible "big" species from the Burgess Shale and early possible Phyllocarida, medium to large-size crustaceans are first recorded in the Silurian and the Devonian periods, of course side by side with a multitude of tiny ostracodes. Crustaceans from the Silurian and Devonian fauna included relatives of the phyllocarids, the stomatopods, true lobster-like decapods, stalked barnacles and possibly burrowing barnacles. In the Carboniferous Syncarida and several orders of Peracarida arose. The decapods have a comparatively poor fossil record in the Paleozoic with many groups appearing at the transition between the Permian and the Triassic (Schram 1982; 1986)

Major groups of true crustaceans

Living crustaceans and their close relatives from the fossil record are usually arranged in the following five major groups (Table 1).

Remipedia

Remipedia (Yager 1981) is the most recently described class of Crustacea. All 11 extant species of Remipedia belong to the order Nectiopoda (Fig. 4A); nine occur in the Caribbean area, one in the Canary Islands, and lately one species has been discovered in Western Australia. All species inhabit anchialine caves where they occur in a brackish zone characterized by a low level of oxygen and a somewhat unusual chemical environment (Yager & Humphrey, 1996). Field observations record remipedes that, while swimming ventral side up, fed on caridean shrimp and discarded the empty cuticles of the prey after finishing the meal. The remipede mouthparts are specialized for gripping and holding prey and include unique fang-like maxillules that apparently puncture the prey cuticle and inject a toxic and/or histolytic

substance. This substance is thought to dissolve the prey interior tissues literally enabling the remipede to suck out the digestate (Schram & Lewis, 1989).

Apart from these clearly advanced traits the morphology of the remipedes seems plesiomorphic. They lack postcephalic tagmosis, that is, their body is not regionalized into a thorax and an abdomen. Instead the trunk consists of up to 30 virtually identical segments. Furthermore, each trunk segment possesses a pair of biramous paddle-like limbs. When the animal swims it moves its limbs in metachronal waves. The internal morphology also includes some apparently primitive features such as ladder-like nerve system and gut diverticula in each segment. Remipedes appear to be simultaneous hermaphrodites, males and females at the same time (Schram 1986). Unfortunately the embryology and early larval development of remipedes are still completely unknown. Information regarding these subjects are much needed and very likely to answer a lot of questions about the phylogenetic position of this puzzling group.

The palaeontological record of the Remipedia has been extended back to the fossil *Tesnusocaris goldichi* (order Enantiopoda) from the late most Mississippian of west Texas in North America (Fig. 4B). Another species, *Cryptocaris hootchi*, occurs in the Middle Pennsylvanian of Illinois. The raptorial cephalic appendages clearly displayed in *Tesnusocaris* definitely approximate those of the extant remipedes suggesting that a sister group relationship exists between the Enantiopoda and Nectiopoda (Emerson & Schram 1991).

The distinctive geographical distribution of the known extant remipedes indicates an ancestry in the ancient Tethys Sea that used to separate the Gondwana and the Laurasia. Indeed the Paleozoic enantiopods are found on the ancient continent of Laurasia, in what became the Western Tethys (Schram 1986). When the Gondwana and Laurasia landmasses drifted apart the remipedes likely became isolated in their present locations.

Cephalocarida

Since Sanders described the first cephalocarid in 1955, the number of known species has slowly increased to around 10 forming the order Brachypoda. They are only few mm long and typically live in the flocculent surface layer of mud bottoms. They have been collected in coastal areas in many parts of the world's oceans usually at shallow depths, but at least one species goes deeper than 1 km (see Schram 1986). Cephalocarid tagmosis is obvious (Fig. 4C). Following the head are 20 segments of which the anterior eight constitutes the thorax and the remaining segments mark the abdomen. Typically the abdomen has a single anterior pair of reduced egg bearing appendages and the anal segment carries long rami. The cephalocarid head consists of the usual 5 segments, but only the four anterior most appendages differ significantly from the thoracopods. In other words, the maxillae essentially resemble the postcephalic limbs. Supposedly the maxillae also functions as postcephalic limbs. These limbs move in a metachronal pattern at the same time achieving locomotion and feeding. Feeding is accomplished when particles are trapped by setae on the median part of the postcephalic limbs and conveyed forward to the mouth via the median food groove (Sanders 1963). The thoracopod-like appearance of the maxilla seems to be primitive mirroring the observations from the Orsten fossils by Walossek and Müller (1990). Cephalocarids display an anamorphic development (grow gradually through a series of molts acquiring new segments and limbs at a slow fixed rate) (Sanders & Hessler 1963), which would seem to be primitive. Walossek (1993) notes that the acquisition of segments and limbs is less synchronal in Cephalocarida than observed in some of the Orsten species.

Although they were from their first description pronounced primitive, attention has been brought to the fact that some of the apparently primitive features of the group may in fact be highly derived adaptations to the particular habitat and mode of life of the cephalocarids. Many aspects of the cephalocarid morphology are strongly suspected of being a result of progenetic paedomorphosis, i. e., the appearance of reproductive gonads in what is

essentially an early larva-like stage of the life cycle (Schram 1982). Consequently, rather than being primitive, cephalocarids are quite specialized.

The fossil Lipostraca, *Lepidocaris rhyiensis* from Devonian Scotland, has been proposed as a sister group to the recent Cephalocarida (Schram 1986; Schram & Hof 1998), but may be closer to the class Branchiopoda (Walossek 1993).

Branchiopoda

Traditionally this class (Fig. 5) contains the four recent orders Anostraca (fairy shrimp), Conchostraca (clam shrimp), Notostraca (tadpole shrimp) and Cladocera (water fleas) - all together maybe 1000 species. Their sizes are usually around a few mm, but a few species reach sizes up to 10 cm. They inhabit predominantly limnic and brackish water, often of a temporary sort (see Schram 1986). Before the discovery of Cephalocarida and Remipedia, the Branchiopoda were considered a likely model for the ancestral crustacean (e. g. Calman 1909). A reason for this view was that some forms apparently lack body tagmosis, had a high number of trunk segments (up to around 40), and possessed seemingly primitive appendages. These simple so-called phyllopodus limbs generally lack segmentation and are used in filter feeding, once believed to represent the ancestral condition in the Crustacea. However such limbs are unique to branchiopods, and thus rather than being primitive, more likely a defining apomorphy of the group (see Schram & Hof 1998).

The fossil record of the branchiopods is long but modest even when distantly related extinct groups are included. The Orsten *Rehbachella* from the upper Cambrian would seem to indicate the presence of Branchiopoda near the dawn of the Crustacea (Walossek 1993). Conchostracan carapaces are known from the Devonian onwards. Other early branchiopods include the Jurassic Kazacharthra, which could be either Notostraca, or their sister group. Unsurprisingly the delicate Cladocera and Anostraca make poorer fossils. However, they are definitely known from the Oligocene and the Miocene respectively, and probably extend back further in time. Ambiguous fossils displaying a general similarity to anostracans occur as early as the Silurian and the Carboniferous (Schram 1986).

Maxillopoda

The class Maxillopoda was erected by Dahl in 1956 to accommodate a strikingly disparate assembly of crustaceans (Fig. 6) distinguished by a comparatively short trunk usually composed of no more than 11 segments including a maximum of six thoracic segment and six thoracopods. The seventh post-cephalic segment often serves reproductive purposes and may sport a median penis. Confusingly, no maxillopodan subgroup possesses all the characters that define the entire class (Boxshall 1992; Newman 1992). Modern analysis using either molecular data (Abele et al. 1992) or morphological data (Schram & Hof 1998) question the monophyly of Maxillopoda. The Maxillopoda are typically small to medium sized crustaceans. Some are familiar forms like Copepoda and Cirripedia (barnacles), while others lead hidden lives only noticed by the specialists. Maxillopodans have explored the parasitic lifestyle with a remarkable frequency, in fact they include every major parasitic group of crustaceans save for the parasitic isopods (see later). Many maxillopodans use their comparatively well-developed prehensile antennules for attachment and it is not inconceivable that this capability was important on the evolutionary road to parasitism (Grygier 1983). Taken as a whole the group has an impressive history and is represented in every era from and including the Cambrian. As already noted, some of the Upper Cambrian Orsten fossils have been assigned to Maxillopoda and the Middle Cambrian Burgess Shale may include a barnacle. Extant groups are listed alphabetically below (for details, consult Schram 1986).

- Branchiura (fish-lice): approximately 150 species ectoparasites of fishes. It has been suggested that Branchiura should be

linked to another small group of vertebrate-parasites called Pentastomida. While the true Branchiura does not figure in the fossil record, the pentastomids apparently occurs in the Cambrian Orsten material (Walossek & Müller 1994).

- Copepoda: comprise upwards of 10,000 species that occur in just about every aquatic environment imaginable as well as a considerable portion with parasitic lifestyles. Copepod fossil history is comparatively poor, but it includes fish-parasites from the Cretaceous. Since parasitic copepods almost certainly evolved from free-living forms the latter must, not surprisingly, have been around in the Mesozoic (Cressy & Patterson, 1973).
- Mystacocarida: few small interstitial species from sandy beaches around the Atlantic basin. The Mystacocarida probably evolved their 'primitive' appearance through progenesis. There is absolutely no fossil record, unless the Orsten genus *Skara* is related, but their peculiar distribution would suggest a post-Jurassic evolution for the mystacocarids.
- Ostracoda: small free-living bivalved crustaceans with a staggering abundance of species. A total of probably 40,000 described fossil and extant species have been inferred (McKenzie et al. 1983). The fossil species have a substantial stratigraphic importance. Reinvestigations of the Cambrian Phosphatocopina and Bradoriida conclude that these forms are not ostracodes as once believed but rather belong among the crustacean stem line forms (Hou et al. 1996; Walossek & Müller 1992). This nevertheless leaves the ostracodes with an immense fossil record running from the Ordovician onward.
- Tantulocarida: minute parasites on free-living copepods, ostracodes, and isopods. They display very complicated life cycles and may be closely related to the Thecostraca.
- Thecostraca contain the following groups. Ascothoracida are parasites of cnidarians and echinoderms. Cirripedia include the well-known Thoracica (sessile barnacles), the Acrothoracica (burrowing barnacles), and some entirely parasitic relatives called Rhizocephala (parasitic barnacles). The enigmatic Facetotecta (y-larvae) have been added to the Thecostraca, and one hundred years after their discovery their presumed parasitic adult stage continues to elude science.

The fossil record of the parasitic forms is not very strong. Traces like cysts and holes in Cretaceous relatives of the present day host-groups could have been inflicted by Ascothoracida. Furthermore, a rhizocephalan parasite has been accused of effecting a remarkable example of feminization in a Miocene Crab (Feldmann 1998). The thoracican fossil record is quite good due to the preservability of the comparatively solid and often calcified valves. A stalked barnacle, *Cyprilepas holmi*, is known from the Silurian, but stalked barnacles may go back even further if the Cambrian *Priscansermarinus* is in fact a barnacle. Several stalked barnacles occurred represented in the Carboniferous while the unstalked barnacles began their extensive radiation in the Mesozoic era (Glenner et al. 1995).

The remaining groups for us to consider are usually united within the class Malacostraca, conventionally with the Phyllocarida as sister group to the remainder (the Eumalacostraca):

Phyllocarida

All 20 extant species belong to the order Leptostraca (Fig. 7A). They have a bivalved carapace that surrounds a thorax, which carries foliaceous feeding limbs. Swimming limbs are found on the abdomen that consists of seven segments - one more than most other malacostracans (Schram 1986). A considerable number of fossils have been assigned to the Phyllocarida. A fossilized crustacean abdomen from the Permian (Schram & Malzahn 1984) could have been an early leptostracan. Apparently the Cambrian Hymenostera (Fig. 7B), the Ordovician-Permian Archaeostraca, and the Carboniferous Hoplostraca all had seven-segmented abdomen and a bivalved carapace. However, caution is warranted because these features look primitive and because details concerning the appendages are virtually unknown (Schram 1986).

Hoplocarida

This subclass includes some strictly fossil groups as well as about 400 extant species of Stomatopoda (mantis shrimps) typically living in shallow warm seas (Fig. 8A). Stomatopods are obligate carnivores with excellent sense of sight for locating prey and a unique hunting technique. Their second to fifth thoracopods have subchelate claws, shaped like jackknives. The enlarged and specialized second thoracopods are directed forwards at potential prey and suddenly extended with sufficient speed and force to immobilize most prey either by spearing soft-bodied forms such as polychaetes, or by smashing molluscs and other hard-shelled phyla. Thoracopods three to five are involved subsequently in shredding the prey (Schram 1986). Due to the considerable ballistic force involved in the attack, larger stomatopod species have gained a reputation for smashing glass aquaria in which they have been placed.

Hoplocaridans made their first appearance in the Devonian and the Carboniferous. All the Paleaostomatopoda and the Archaeostomatopoda (Fig. 8B) of these periods probably possessed four very similar-sized subchelate thoracopods. None were comparable to the second thoracopod of the recent Stomatopoda. Therefore it seems clear the Paleozoic forms fed in a different way and scavenging has been suggested (Jenner et al. 1998). The Aeschronectida (Fig. 8C) with clawless thoracopods is another hoplocaridan group from the Carboniferous. They may represent a filter feeding or perhaps scavenging line of Hoplocarida (Schram 1986). Fossil Stomatopoda with modern type limb-morphology occurred in the Mesozoic era and radiated during the Cenozoic era. Apparently mantis shrimp with the advanced second thoracopods and the corresponding hunting pattern evolved in the early Mesozoic. The Mesozoic and Cenozoic fossils as well as the extant species are all included in the group Unipeltata (Schram 1986).

Syncarida

Syncarida contains about 150 extant species divided into the orders Anaspidacea and Bathynellacea (Fig. 9A). All are limnic and many species live interstitially in ground water (Schram 1986). A Triassic fossil anaspidacean has been recognized (Schram 1984). So far the Bathynellacea lack a fossil record, but their geographical distribution indicates an origin not later than the Upper Paleozoic (Schram 1977). The Carboniferous and the Permian Palaeocaridacea (Fig. 9B) form a third order of the Syncarida. Palaeocaridaceans may have inhabited brackish and limnic water of the Paleozoic continents (Schram 1986). Progenetic paedomorphosis clearly played a part in syncarid evolution, but paedomorphosis could very well have occurred convergently in all three lines (Schram 1982).

Peracarida

The extant members include Amphipoda (Fig. 10A), Isopoda (Fig. 10B), Mysidacea (Fig. 10C), Cumacea, Tanaidacea and some smaller groups. Though most of the more than 15,000 peracaridans are marine, several groups have entered freshwater, and one group of isopods (the wood lice) are responsible for the most successful terrestrial invasion accomplished by any of the crustaceans. A brooding chamber called the marsupium is a distinct feature of the peracaridean body plan and most likely a key to the success of the group. Found only in the females the marsupium is formed between the ventral side of the thorax and characteristic plates (oöstegites) emerging from some of the thoracopods. Eggs and embryos will develop within the protective marsupium until they escape at a late, and independent, juvenile stage (Schram 1986).

Nearly all large groups of Peracarida have fossil records stretching back to the Carboniferous. The extinct Pygocephalomorpha (Fig. 10D) formed a common faunal element in shallow marine and limnic environments of the Carboniferous and the Permian. They seem to be allies of the living Lophogastridae and Mysidacea. The Lophogastridae have a fossil record starting in the Carboniferous, while Jurassic fossils have been hesitantly assigned to Mysidacea. Marine isopods are first known from the Middle Pennsylvanian. Isopods apparently launched an early invasion of

freshwater around the Perm-Triassic transition. Their ascent to the terrestrial environment has proven more difficult to date. Indirect evidence in the form of deformed decapods indicates that parasitic isopods have infected fellow crustaceans since the Middle Mesozoic. At least the deformities of these Jurassic decapods strongly resemble those caused by present day parasitic isopods. Other Carboniferous fossils are referred to the Spelaeogriffacea, the Tanaidacea and the Cumacea. The Amphipoda stands as an exception having no Paleozoic or Mesozoic record (Schram 1986). However, biogeographical circumstances imply that amphipods in all probability originated in the Late Paleozoic (Barnard & Karaman 1983). The earliest known amphipod is embedded in Eocene Baltic amber. Oddly fossil amphipods have been found exclusively in Europe (Schram 1986), probably more a reflection of where the paleontologists are rather than where the fossils are preserved.

Eucarida

Consists of three groups: 1) the monospecific pelagic Amphionidacea (without a fossil record), 2) almost 100 species of Euphausiacea (Krill) and 3) about 10,000 Decapoda. The Euphausiacea (Fig. 11A) are pelagic animals, a few centimeter in length, occurring in all oceans. They possess eight similar thoracopods each carrying gills that are uncovered by the carapace. Euphausiaceans are best known as an important food-source for baleen whales and for their ability to emit light from special structures called photophores. The euphausiaceans could be represented by Carboniferous fossils (Schram 1986).

The Decapoda (Fig. 11B-D) includes ubiquitous animals like Brachyura (crabs), Anomura (hermit crabs and allies), Astacidea (lobsters and crayfish), Palinura (rock lobsters) often collectively referred to as Reptantia and shrimp-shaped forms like Carida, Dendrobranchiata and Stenopodida.

The earliest decapod fossil is *Palaeopalaemon newberry* (Fig. 11E) from North American Late Devonian. *Palaeopalaemon* features an ambiguous mixture of morphological details known from Astacidea and Palinura and has consequently not been assigned to any of the two groups (Schram et al. 1978). Fossils of Astacidea and Palinura are known from the Permian and the Triassic respectively and both groups went through extensive radiations in the Mesozoic.

The dendrobranchiate "shrimp" occurred and radiated in the Mesozoic (Schram 1982) while the caridean shrimp, also known from the Mesozoic, seem to have radiated later in the Cenozoic (Glaessner 1969). Anomurans including relatives of the Paguroidea (hermit crabs) are recognized from the Jurassic (Glaessner 1969). The earliest fossil crab is the Carboniferous *Imocaris tuberculata*, described from one carapace that appears to be a dromiacean crab (Schram & Mapes 1984). Subsequent extensive radiations in the Jurassic, Cretaceous, and in particular in the Eocene led to the present diversity of modern crabs (Schram 1982; 1986). Before the Jurassic most decapod crustaceans probably relied on the muscle power of the abdomen to escape potential predators. The post-Jurassic diversification of crabs (reduced abdomens held underneath the thorax) and hermit crabs (soft abdomens hidden in shells) coincided with the massive radiation of the modern teleost fish. It has been suggested that the rise of teleost fish, efficient crustacean hunters as they are, accelerated an evolutionary tendency among decapods to reduce long muscular abdomens. The resulting shorter and more compact body shapes are seen in contemporary crabs and hermit crabs (Wägele 1989; 1992).

All large groups of crustaceans have fossil records that extend from the Cambrian. The singular exception to this are the higher malacostracans (Hoplocarida and Eumalacostraca), whose earliest appearance occur in the late Devonian (Fig. 12). Where were the first malacostracans? Some hints may be discerned in the fossil record of Devonian arthropods from the ancient seas of what is now North America.

Eldredge originally based what has now become the description of the well-known phenomenon of punctuated equilibrium (Eldredge & Gould 1972) on his meticulous studies of the taxonomy and distribution of the late Devonian phacopid trilobites (Eldredge 1971). Eldredge recognized two prime habitats operant

in the evolution of these forms. The first is a shallow near shore habitat located near the marginal seas of North America just west of what are now the Appalachian highlands that served as a reservoir for repeated speciation in the group. The second is a deeper water habitat further to the west in the epeiric sea of that time and into which repeated evolutions of phacopids occurred. Of special interest to our story here, however, is the location of the Late Devonian malacostracans *Palaeopalaemon* and *Archaeocaris*. These crustaceans occur in the same deposits as the deeper water epeiric trilobites. It is tempting to suggest that these epeiric seas of the Late Devonian continents were in fact a point of faunal overlap. The trilobites appear to have been evolving species from the shallow water, marginal seas and invaded the deeper waters. We want to propose that malacostracans may have been evolving in much deeper waters (perhaps of the continental slope and in the true deep sea), and dispersed up onto the epeiric seas.

Such a hypothesis would account for the essential absence of higher malacostracan taxa in rocks of the Lower and Middle Paleozoic. Deep sea habitats are all but lacking in the fossil records. That this consideration deserves further consideration receives some support from two other clues. First, one fossil fauna does perhaps represent a deep-water habitat, the famous Devonian fauna of the Hunstrück Shales (see Bartels et al. 1998). This deposit is not yet known to contain higher malacostracans, but it does preserve a diverse array of phylogenetically important groups (including some interesting phyllocarids). While it is sheer speculation at this point, we suspect that when we know more about the deep sea of the Early and Middle Paleozoic, we may have discovered hoplocaridan and eumalacostracan primitive forms. Second, the deep sea today is the home of an incredible diversity of shrimp-like decapods and all sorts of peracarid taxa. Although many experts believe that this current diversity is the result of evolution into the deepest abyss from shallower water habitats, that is, that the deep sea is a refugium for evolutionary events that occur up on the shallower marine communities it is likely that at least parts of the deep sea fauna are truly ancient.

Crustacean interrelationships

Naturally the preceding chapters offer but a short and superficial introduction to the Crustacea. They were essentially divided into six groups: early fossils including the stem line crustaceomorphs from the Orsten fauna, the Remipedia, the Cephalocarida, the Branchiopoda, the Maxillopoda, and the Malacostraca. Far from being a coincidence this arrangement actually reflects the conventional textbook phylogeny (Meglitsch & Schram 1991: excluding fossils). At the same time this grouping represents, albeit to a varying degree, the units of the Crustacea treated in cladistic phylogenies of recent and fossil crustaceans (Schram 1986; Wilson 1992; Schram & Hof 1998; Wills 1998).

Generally the Remipedia (Fig. 4A and B) occur at the base of the trees (see for instance Fig. 1) when only extant species are analyzed (Schram 1986; Schram & Hof 1998). Partly a side-effect of concentrating on mouth parts in Wilson's (1992) analysis, the remipedes (and cephalocarids) appear among the members of the Maxillopoda (Schram & Hof 1998). When Schram & Hof (1998) included fossil species the Remipedia maintained its position as sister group to the remaining extant Crustacea (Schram & Hof 1998). Wills's (1998) phylogenies had Remipedia as root.

An intriguing tendency for at least a partial assembly of Branchiopoda (Fig. 5), Cephalocarida (Fig. 4C), and Phyllocarida (Fig. 7) in one group, the Phyllopoda, was observed repeatedly in the cladistic analyses. Phyllopoda occurred as a coherent group in the analysis of Schram (1986) and received quite a lot of attention. A similar pattern reemerged when Schram & Hof (1998) developed a tree for the recent crustaceans (as shown in Fig. 1). However, when the fossils were included, the Phyllocarida shifted out of the Phyllopoda and affiliated with the Malacostraca. Nonetheless, the Cephalocarida and Branchiopoda stayed together as sister taxa. Wills (1998) also obtained a phyllopod like group, containing Branchiopoda and Phyllocarida, but in his treatment the cephalocarids appear closest to the Remipedia.

The position of Maxillopoda (Fig. 6) seems unsettled as well. In some phylogenies, they appear high in the "tree of Crustacea", in others lower (Fig. 13). This instability is hardly surprising when one considers the evidently reduced morphology of the members of this comparatively "new" group. Indeed, a consensus has barely been reached about how many living crustaceans should be included. In addition fossil groups like *Skara* (Fig. 3D) and Cycloidea show clear affinities to the maxillopods and a maxillopodan relationship has also been discussed for the very enigmatic arthropod group, Thylacocephala (Schram & Hof 1998).

Schram & Hof (1998) found Maxillopoda (Fig. 6) to be paraphyletic resolving in to two adjacent, otherwise monophyletic clusters (Fig. 13). Often Thecostraca would join Branchiura in one group, while copepods and mystacocarids tended to unite with ostracodes and some Orsten fossils. Schram and Hof found that the position of Maxillopoda was quite sensitive to the incorporation of fossils. When only recent animals were analyzed maxillopodans (Fig. 6) would occur right next to the basal remipedes (Fig. 4A and B). After fossils were introduced into the analysis, the maxillopodan groups moved away from the Remipedia and between these two, most of the phyllopod crustaceans would squeeze in (Fig. 13A). Next Schram & Hof (1998) considered the fact that more is known about recent animals than about fossils (especially concerning "soft" internal anatomy). This tends to distort the analyses. However, this unwanted effect can be circumvented by excluding all such "soft" characters from the analysis. With the "soft" characters excluded, Maxillopoda reoccupied its former position just above the remipedes (Fig. 13B) (Schram & Hof 1998). Wills (1998) obtained a monophyletic Maxillopoda. It also split into two subunits with ostracodes (Fig. 6D) and Orsten fossils (Fig. 3D and E) allied again, but a somewhat different relationship between the other maxillopodan groups occurred. Clearly a lot has to be done before we can hope to understand the relationships of the Maxillopoda.

The internal organization of the Malacostraca also varies in the phylogenies. Since the time of Calman (1909) and earlier the leptostracans (Fig. 7A) have been classified as the most primitive of the Malacostraca. However, the results of the phylogenetic analysis of Schram (1986) suggested that the affinities of the phyllocarids might instead lie with the cephalocarids and branchiocarids. This suggestion finds some endorsement in the analyses of Wills (1997) and Schram & Hof (1998). Schram & Hof (1998) revealed that this was only one of a number of possibilities and that the position of the phyllocarids could shift (compare Fig. 1 with Fig. 13), depending on whether the analyses were run with or without fossils, and with or without "soft" anatomy. More inclusive databases place phyllocarida within a larger clade of Phyllopoda near the base of the crown group Crustacea. More narrowly construed databases, albeit, with less uncertainty in them, shift phyllocarids into the Malacostraca (Schram & Hof 1998). Obviously the evolution of phyllocarids can only be addressed with the pursuit of some new lines of research, perhaps involving molecular sequencing or investigating developmental genetics.

The Hoplocarida (Fig. 8) emerge at various sometimes-surprising locations within the Malacostraca. Sometimes hoplocarids ally with the Eucarida (Wills 1997), sometimes with the Peracarida or the Syncarida (Fig. 13) (Schram & Hof 1998). However, since the hoplocarids are clearly highly apomorphic, this disturbance is presumably caused by the lack of robust apomorphies that mark the eumalacostracans. In other words, many of the defining characters in the eumalacostracans could be homoplasies (phylogenetically uninformative similarities). For example, carapaces have apparently been formed, modified and reduced repeatedly in the history of the Malacostraca and the Crustacea in general. Eucarida (Fig. 11) and Peracarida (Fig. 10) usually form separate entities although not always monophyletic. Syncarida (Fig. 9) consistently occur paraphyletic near the base of the Malacostraca (Schram & Hof 1998; Wills 1998), presumably reflecting a real lack of identifiable defining characters in the Syncarida.

Finally the Orsten material and a number of other fossils have also been subjected to cladistic analyses. The Orsten fossils

Walossek & Müller (1998) believed to constitute crown group crustaceans really tend to display a strong affinity to some of the recent crustaceans (Fig. 13). *Bredocaris* (Fig. 3B) and *Rehbachella* (Fig. 3C) emerged with the maxillopodan copepods (Fig. 6B and C) and mystacocarids (Fig. 6A) and to a lesser extent the ostracodes (Schram & Hof 1998). Wills (1998) found a preferred affinity between *Bredocaris*, *Rehbachella*, and a clade containing both Cephalocarida (Fig. 4C) and Phyllocarida (Fig. 7) in some treatments. However, under other circumstances they exhibited affinities to the Maxillopoda. Moura & Christoffersen (1996) and Schram & Hof (1998) found that the Orsten stem line crustaceomorphs (Fig. 3E) would occupy a position outside the crown group crustaceans (Fig. 13). A stem line transition series below the crown group as suggested by Walossek & Müller (1990) gained support from the analysis of Moura & Christoffersen (1996) and partially from the analysis of Schram & Hof (1998). Schram & Hof identified two stages preceding the crown group;

an early stage marked by the acquisition of distinct second antennae and a later stage where the labrum was formed. Wills (1998) rooted his phylogenies with Remipedia whereby he forced the *Canadaspis* and stem line animals like *Martinssonina* into a position within the crown group.

In conclusion, while most of the specific subgroups of Crustacea are clearly defined and recognizable, the relationships between major subgroups are not so clear. This overall instability is related undoubtedly to an insufficient amount of information currently available for phylogenetic analysis. However the present broad pattern of relationships and probable evolutionary scenarios are not unreasonable and form a solid basis upon which ongoing and future research will occur. We have written here little about molecular evidence, which is not to say that such evidence is not important. One undoubtedly important line of research will result when we combine morphological studies with molecular into a total evidence approach (e. g. Wheeler et al. 1993).