

AMPHIPODA

Ignacio Luis Chiesa
y Gloria María Alonso (†)



INTRODUCCIÓN

El orden Amphipoda es uno de los grupos de crustáceos más diversos y abundantes. Pertenecen a la subclase Malacostraca, de la cual también forman parte entre otros, los órdenes Decapoda (cangrejos, langostinos, camarones), Euphausiacea (krill) y Stomatopoda. Los malacostracos se caracterizan por poseer ocho segmentos en el tórax (o pereion) y seis en el abdomen (o pleon), a excepción del orden Leptostraca que posee siete en el pleon.

Junto a los biodiversos órdenes Isopoda, Tanaidacea, Cumacea y Mysida (Figura 1), y otros taxones con unas pocas especies como Lophogastrida, Mictacea, Spelaeogriffacea y Thermosbaenacea, constituyen el superorden Peracarida (Bowman y Abele, 1982; Martin y Davis, 2001). El origen de los anfípodos se remonta al Eoceno superior (Coleman y Myers, 2000). Las relaciones filogenéticas entre los distintos órdenes de peracáridos es un tema aún en discusión, aunque la mayoría

de los estudios postulan que los anfípodos son el grupo hermano de los isópodos.

Los peracáridos presentan el primer segmento torácico siempre fusionado al céfalon, las mandíbulas llevan un proceso accesorio incisivo y articulado denominado *lacinia mobilis*, las hembras adultas poseen oostegitos que forman una cámara incubadora, y carecen de estadios larvales libres.

Las características diagnósticas del orden Amphipoda son: no poseen caparazón; el cuerpo por lo general es comprimido; los ojos, cuando presentes, son sésiles; el pereion, usualmente consta de 7 segmentos y lleva 7 pares de patas unirramosas (algunas con branquias); en el pleon, de 6 segmentos, los apéndices 1 a 3 (pleópodos) son comúnmente birramosos y poseen ramas multiarticuladas, mientras que los apéndices 4 a 6 (urópodos) son por lo general birramosos y las ramas están formadas por sólo uno o dos artículos; el telson es libre (Kaestner, 1970; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

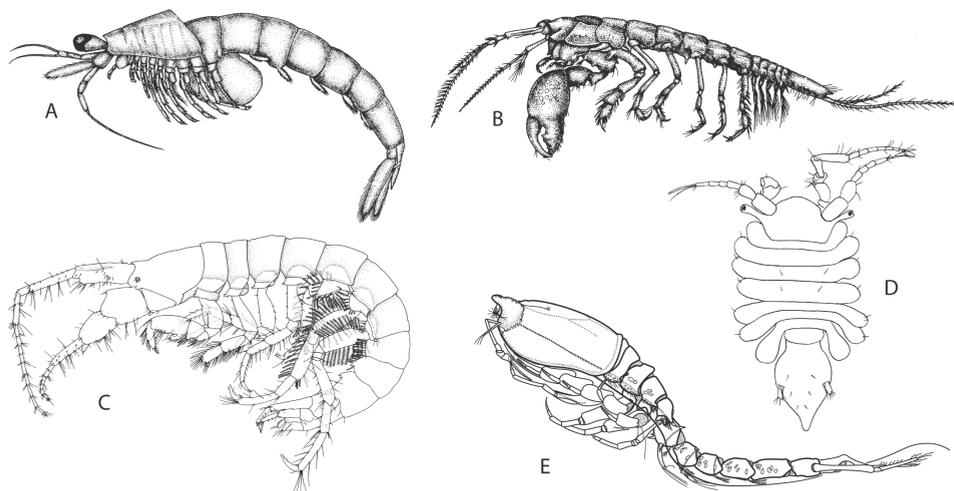


Figura 1. Órdenes más biodiversos de Peracarida. A, Mysida. B, Tanaidacea. C, Amphipoda. D, Isopoda. E, Cumacea. A y B modificadas de Brusca y Brusca, 2003. C, modificada de Barnard y Karaman, 1991. D, modificada de Menzies, 1962. E, modificada de Alberico y Roccatagliata, 2013.



Amphipoda

The Voyage of H.M.S. Challenger

Amphipoda Guaymasia, Pl. XII.

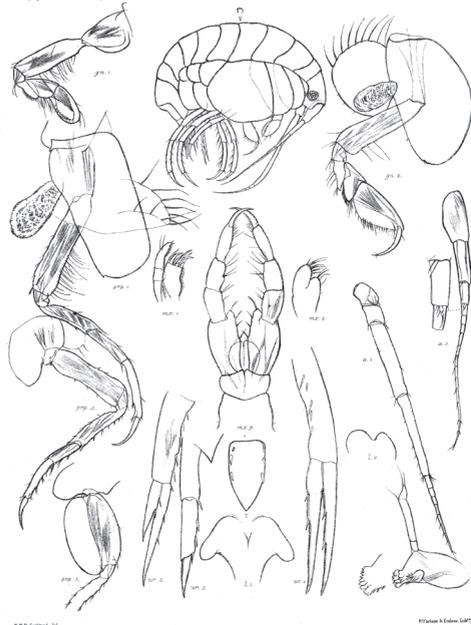


Figura 2. Dibujo de la especie *Metopoides magellanica*, publicada por Stebbing en los resultados de la histórica campaña "The exploring Voyage of H.M.S. Challenger 1873-76" (Stebbing 1888).

Tradicionalmente, el orden Amphipoda fue dividido en cuatro subórdenes: Hyperiidea, Ingolfiellidea, Caprelliidea y Gammaridea (Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999) (Figura 3). La mayoría de los anfípodos son marinos, algunos grupos han colonizado el agua dulce y unas pocas especies habitan ambientes terrestres húmedos. En este capítulo se considerarán a los anfípodos marinos, principalmente los bentónicos.

Las históricas campañas realizadas entre los siglos XIX y XX a la Antártida, aportaron las primeras descripciones de anfípodos para Argentina. Por ejemplo, 63 especies descritas por Schellenberg (1931) en los resultados de la "Swedish Antarctic Expedition" son citadas para el Mar Argentino. También son numerosas las citas y nuevas especies de anfípodos publicadas en el "Voyage of the Challenger" por Stebbing (1888) (Figura 2), así como en la "Discovery Expedition" y en la "William Scoresby Expeditions" por Barnard (1932). Además, Stebbing (1914) describió y citó numerosas especies recolectadas en las Islas Malvinas.

Seis destacados catálogos de los anfípodos distribuidos en los océanos australes, incluyen valiosa información de especies presentes en el Mar

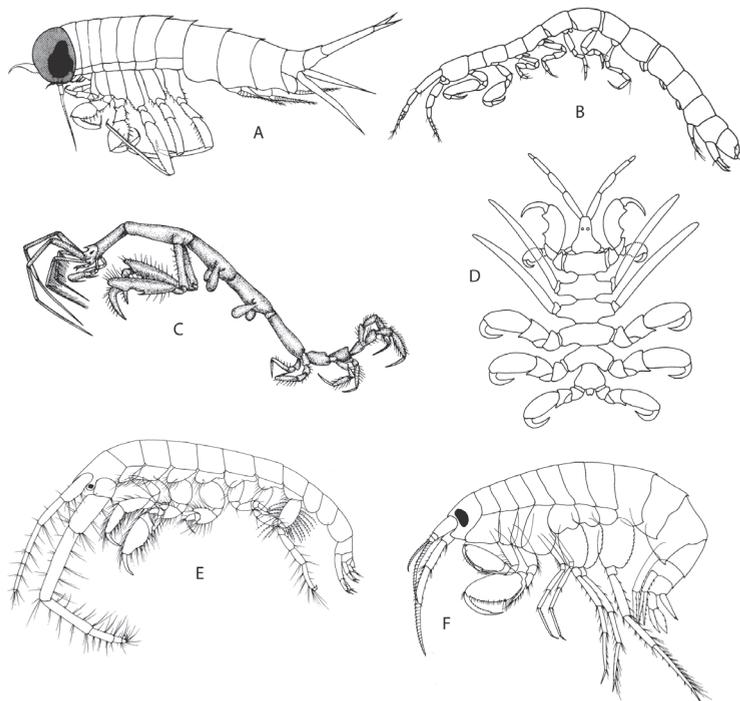


Figura 3. Subórdenes de Amphipoda. A, Hyperiidea. B, Ingolfiellidea. C y D, Caprelliidea. C, familia Caprellidae. D, familia Cyamidae. E y F, Gammaridea. E, familia Corophiidae. F, familia Lilljeborgiidae. A, modificada de Ramirez y Viñas, 1985. B, modificada de Bousfield, 1973. C, modificada de Brusca y Brusca, 2003. D, E y F, modificadas de Lincoln, 1979.



Argentino (Lowry y Bullock, 1976; De Broyer y Jazdzewski, 1993; De Broyer y Rauschert, 1999; López Gappa *et al.*, 2006; De Broyer *et al.*, 2007; Alonso de Pina *et al.*, 2008).

En la Argentina, desde 1980 a la actualidad se han descrito 4 géneros y 29 nuevas especies (ver Alonso, 1980, 1981, 1986a, b, 1987a, b, 1989, 2004, 2012; Alonso de Pina, 1992, 1993a, b, c, 1997a, b, c, 1998, 2000, 2001, 2003a, b, 2005; Chiesa y Alonso, 2007). Además, como estudios pioneros, merecen ser mencionados los trabajos de Escofet (1970, 1971, 1973) para la provincia de Buenos Aires, y el de Kreibhom de Paternoster y Escofet (1976) para la provincia de Chubut.

Con aproximadamente 9.000 especies (Vader, 2003), agrupadas en algo más de 155 familias (Martín y Davis, 2001), los anfípodos son el tercer taxón en cuanto a biodiversidad dentro de los crustáceos, después de los decápodos y los isópodos (Brusca y Brusca, 2003). Sin embargo, la cantidad de anfípodos aún no descritos es notable; Vader (2003) especuló que el número total de especies podría ser mayor que 30.000-40.000. Hasta el momento en el Mar Argentino se conocen 226 especies de anfípodos bentónicos.

BIODIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

A partir de la recopilación de trabajos taxonómicos y ecológicos, López Gappa *et al.* (2006) listaron a todos los anfípodos bentónicos presentes en el Mar Argentino. Un total de 216 especies, agrupadas en 120 géneros y 45 familias fue reportado (ver también Chiesa y Alonso, en prensa).

Posteriormente, Chiesa (2011) registró por primera vez en el Mar Argentino a las familias Cyproideidae, Neomegamphopidae y Platyschnopidae, los géneros *Garosyrrhoë*, *Harpiniopsis*, *Hartmanodes*, *Idunella*, *Microdeutopus* y *Pseudomegamphopus*, el subgénero *Podoceproopsis*, y la especie *Liljeborgia prionota*. Además, seis especies inéditas pertenecientes a los géneros: *Cephalophoxoides*, *Heterophoxus* y *Microphoxus* (Phoxocephalidae), *Hartmanodes* (Oedicerotidae), *Garosyrrhoë* (Synopiidae) y *Pseudomegamphopus* (Neomegamphopidae) fueron identificadas, e *Idunella* sp. nov. (Liljeborgiidae) y *Platysao holodividum* gen. nov. sp. nov. fueron descritas a partir de material recolectado en Puerto Quequén y San Antonio Oeste.

Por otro lado, Alonso (2012) registró por pri-

mera vez para el Mar Argentino a las familias Calliopiidae y Endeavouriidae y a los géneros *Oradarera* y *Ventojassa*; además describió 7 nuevas especies para el Canal Beagle (*Aora parda*, *Ventojassa beagle*, *Oradarera surera*, *Erikus lovrichi*, *Ensayara gappai*, *Lysianopsis ona* y *Heterophoxus despard*).

Hasta el momento, para el Mar Argentino han sido registradas 50 familias, 129 géneros y 226 especies de anfípodos bentónicos. Las familias más diversas son Lysiannasidae (22 especies), Stenothoidae y Phoxocephalidae (15 especies cada una), Gammarellidae (13 especies), Caprellidae (12 especies), Photidae (9 especies) y Eusiridae, Pontogeneiidae e Ischyroceridae (8 especies cada una). Sólo 7 géneros (*Torometopa*, *Metharpinia*, *Liljeborgia*, *Ampelisca*, *Paramoera*, *Gammaropsis*, *Gondogeneia*) están representados por 5 o más especies.

Los anfípodos están distribuidos en todos los océanos del mundo y en todas las profundidades, desde el intermareal hasta la zona hadal. De Broyer *et al.* (2007) presentaron el catálogo de anfípodos de los océanos australes el cual incluyó un listado de 815 especies (sin considerar a los Hyperiidea). De las 815 especies distribuidas en los océanos australes, 536 están presentes en la Región Antártica y 407 en la Región Subantártica. Ambas regiones comparten 128 especies, y las superfamilias Lysianassoidea y Eusiroidea son las más diversas. A su vez, la Región Subantártica es tradicionalmente dividida en dos provincias biogeográficas, la Provincia Subantártica en la que fueron registradas 226 especies y la Provincia Magallánica de la que se conocen 210 especies.

Dos provincias biogeográficas son reconocidas en el Mar Argentino. La Provincia Biogeográfica Argentina (PBA) se extiende desde los 36° S hasta los 43° S y abarca las aguas costeras (hasta los 70 metros de profundidad) de Buenos Aires, Río Negro y Chubut. La Provincia Biogeográfica Magallánica (PBM) se extiende hacia el sur (desde los 43° S hasta los 56° S) y abarca parte de la costa y aguas poco profundas (hasta los 200 m) de Chubut, Santa Cruz, Tierra del Fuego, Islas Malvinas y el banco Namuncurá-Burdwood; desde los 43° S hasta los 36° S, se extiende en dirección SO-SE entre los 70-100 metros de profundidad. Además, la PBA alcanza los 30°-32° S en aguas brasileras y la PBM se extiende hasta la Isla Chiloé, en el Océano Pacífico (López Gappa *et al.*, 2006; De Broyer *et al.*, 2007; Balech y Ehrlich, 2008).



Amphipoda

Considerando el límite entre las PBA y PBM aproximadamente entre 43° y 44°S (López Gappa *et al.*, 2006), 163 especies de anfípodos bentónicos están presentes exclusivamente en la PBM, 34 especies se encuentran únicamente en la PBA, y sólo 17 especies se distribuyen en ambas provincias biogeográficas. Por diferentes motivos, 16 especies no fueron consideradas en este análisis de distribución: 3 especies fueron mencionadas para el Mar Argentino pero la localidad exacta en donde fueron recolectadas se desconoce y 13 especies son conocidas de estaciones batiales y abisales (339-3475 metros de profundidad) próximas al límite de la plataforma continental del Mar Argentino (ver Chiesa y Alonso, en prensa).

Sólo 21 especies de anfípodos mencionadas por Wakabara y Serejo (1998) para Brasil están presentes en el Mar Argentino; mientras que 110 especies citadas por Gonzalez (1991) para Chile están también presentes en nuestras aguas (López Gappa *et al.*, 2006).

La gran mayoría de los anfípodos bentónicos citados para el Mar Argentino fueron hallados en el intermareal, submareal o aguas poco profundas de las zonas próximas a los puertos. Las Islas Malvinas, el Canal Beagle, Puerto Deseado, Puerto Madryn y Mar del Plata son los lugares con mayor número de especies citadas, además son las localidades en donde la intensidad de muestreos ha sido mayor (López Gappa *et al.*, 2006).

Vastas áreas del Mar Argentino aún no han sido exploradas; los sectores más profundos de los golfos San Jorge, Nuevo, San José, y San Matías, y especialmente aquellas zonas ubicadas a partir de los 50 metros de profundidad en la plataforma continental han sido muestreadas ocasionalmente. El conocimiento de la fauna de anfípodos presente a más de 100 m de profundidad, sobre el borde del talud, y algo más allá de éste, es prácticamente inexistente. Por consiguiente, el número de especies inéditas de anfípodos bentónicos distribuidos en el Mar Argentino sería muy elevado.

La comprensión integral de la biodiversidad y de los patrones de distribución de los anfípodos del Mar Argentino requieren profundos estudios sistemáticos, así como intensos muestreos en las áreas aún no exploradas.

SISTEMÁTICA

Si bien la monofilia del superorden Peracarida continúa en debate (Richter y Scholtz, 2001; Poore, 2005; Spears *et al.*, 2005), numerosos caracteres apomórficos definen a este grupo (Johnson *et al.*, 2001; Richter *et al.*, 2002; Wilson, 2009).

Las relaciones entre los distintos órdenes de Peracarida es un tema aún no resuelto, sujeto a continuos estudios (Schram y Hof, 1998; Hessler y Watling, 1999; Jenner *et al.*, 2009; Wills *et al.*, 2009, entre otros). La mayoría de estos análisis fueron llevados a cabo utilizando datos morfológicos, los cuales traen aparejados problemas en la asunción de caracteres homólogos y en la elección de los taxones terminales (Wilson, 2009). Por otro lado, los estudios moleculares (Wheeler, 1998; Spears *et al.*, 2005; Jenner *et al.*, 2009) tampoco han producido resultados congruentes (Wilson, 2009).

La monofilia de los órdenes de Peracarida es aceptada, Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea y Cumacea están bien definidos por numerosas autapomorfías (Poore, 2005). La mayoría de los estudios, ya sea basados en datos morfológicos o moleculares, postulan que Amphipoda es el grupo hermano de Isopoda (Watling, 1981, 1999; Jenner *et al.*, 2009; Wills *et al.*, 2009) y que ambos conforman un grupo derivado (Poore, 2005).

La monofilia de los órdenes de Peracarida es aceptada, Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea y Cumacea están bien definidos por numerosas autapomorfías (Poore, 2005). La mayoría de los estudios, ya sea basados en datos morfológicos o moleculares, postulan que Amphipoda es el grupo hermano de Isopoda (Watling, 1981, 1999; Jenner *et al.*, 2009; Wills *et al.*, 2009) y que ambos conforman un grupo derivado (Poore, 2005).

Sin embargo, Wilson (2009) menciona que los isópodos aparecen en el registro fósil del Carbonífero mientras que los Amphipoda recién en el Eoceno (Vonk y Schram, 2007).

Poore (2005) argumenta que la relación entre Amphipoda e Isopoda se basa sobre ocho caracteres apomórficos compartidos, pero Wilson (2009) encontró que los datos usados para la construcción de los cladogramas estaban pobremente sustentados. Spears *et al.* (2005) utilizando pequeñas subunidades de ADN_r (18s), hallaron que los Amphipoda conforman un clado junto con los Speleogriphacea y que los Isopoda no son su grupo hermano. Este resultado es también apoyado por Wilson (2009), quien sin embargo cuestiona el uso exclusivo de la subunidad 18s. En conclusión, no existe un común acuerdo entre los carcinólogos acerca de la relación de los Amphipoda con los demás órdenes de Peracarida y el tema continúa en pleno debate.

Históricamente el orden Amphipoda fue dividido en cuatro subórdenes: Gammaridea, Caprelliidea, Hyperidea e Ingolfiellidea.

En el año 2003 Myers y Lowry presentaron un estudio filogenético que modificó la subdivisión arriba mencionada. A partir de dicho análisis elevaron a los "corófid" *s.l.* (grupo históricamente



incluido en Gammaridea) a la categoría de suborden (Corophiidea), y además incluyeron en él a todas las familias que formaban parte del suborden Caprelliidea. Las especies de Corophiidea fueron caracterizadas por poseer glándulas en las bases de los pereiópodos 3 y 4, ramas de los urópodos 3 con sedas delgadas y robustas y telson corto, engrosado y carnoso. (Myers y Lowry, 2003).

Recientemente, Lowry y Myers (2013) realizaron estudios filogenéticos y modificaron nuevamente la clasificación superior de Amphipoda. Definido por la presencia de una seda robusta apical en las ramas de los urópodos 1 y 2 establecieron el suborden Senticaudata. En él incluyeron a la mayoría de las especies de anfípodos de agua dulce, así como a varios grupos marinos (por ejemplo, el ex suborden Corophiidea establecido en el 2003). Los Senticaudata fueron divididos a su vez en 6 infraórdenes.

Las actuales categorías superiores de Amphipoda presentadas por Lowry y Myers (2013) son parte de una serie de trabajos planeados que podrían traer aparejados nuevos cambios en la clasificación filogenética. Por lo tanto, en la sección MORFOLOGÍA se describirán los clásicos subórdenes Gammaridea, Caprelliidea, Hyperiidea e Ingolfiellidea.

MORFOLOGÍA

Los subórdenes Hyperiidea e Ingolfiellidea serán tratados concisamente. La mayoría de las especies de Hyperiidea (Figura 3A) poseen grandes ojos que cubren totalmente la cabeza, las placas coxales son cortas, los palpos del maxilípodo están ausentes o reducidos y los urosomitos 2 y 3 fusionados (Lincoln, 1979; Barnard y Karaman, 1999). Son exclusivamente marinos, planctónicos y constituyen un componente principal del macroplankton, ocupando el tercer lugar en abundancia detrás de los copépodos y eufáusidos, en aguas frías pueden formar grandes aglomeraciones (Zeidler y De Broyer, 2009). Además, viven parcial o totalmente asociados al zooplankton gelatinoso (ctenóforos, medusas y tunicados). Se conocen en todo el mundo 260 especies, en el Atlántico Sudoccidental se destaca la dominancia de *Themisto gaudichaudii* (ver Padovani, 2012).

Los Ingolfiellidea (Figura 3B) conforman un pequeño grupo de especies primitivas que habitan ambientes acuáticos subterráneos, marinos y de agua dulce. Poseen un cuerpo alargado y cilíndrico

co que les permite vivir entre el sedimento, carecen de ojos, las placas coxales son rudimentarias y las epimerales están ausentes, los gnatópodos son subquelados y los pleópodos unirramosos. Se conocen 45 especies en el mundo, y una sola especie (*Ingolfiella uspallatae*) fue hallada en Argentina a 2000 metros de altura, entre el sedimento aluvial en la zona de Uspallata (Noodt, 1965; Vonk y Jaume, 2013).

Los Caprelliidea (Figuras 3C, D) poseen los dos primeros toracómeros fusionados a la cabeza y sus respectivos apéndices modificados en maxilípedos, las placas coxales y el abdomen exhiben reducciones, los pereiópodos 3, 4 y todos los apéndices del pleon están reducidos o ausentes, poseen dos pares (ocasionalmente tres) de branquias, y el marsupio está formado por dos pares de oostegitos (Laubitz, 1993). Dos familias se destacan en este grupo, las Caprelliidae (Figura 3C) presentan un cuerpo cilíndrico y delgado, las branquias son semiglobosas, y los dáculos posteriores están desarrollados para sujetarse a hidroides y/o algas. En las Cyamidae (Figura 3D) el cuerpo es ancho, robusto y deprimido, las branquias son largas y tubulares, las hembras llevan pleópodos y los machos sólo tienen un par vestigial (Kaestner, 1970; Margolis *et al.*, 2000); son ectoparásitos de ballenas por lo que todos los pereiópodos están bien desarrollados para aferrarse a la piel de los cetáceos.

Los Gammaridea (Figuras 3E, F, 4) presentan el cuerpo dividido en tres regiones bien definidas, el cefalotórax, el pereion y el pleon. El cefalotórax (Figura 4A), conformado por la fusión del primer toracómero y la cabeza, lleva los ojos (pueden estar reducidos o ausentes), dos pares de antenas, y las piezas bucales. Los ojos, cuando presentes, son sésiles, por lo general compuestos, de diversas formas, tamaños y grados de pigmentación. Los dos pares de antenas se encuentran bien desarrollados. Las anténulas (antenas 1) están formadas por un pedúnculo de tres artículos y un flagelo multiarticulado; además, muchas especies pueden llevar un flagelo accesorio que nace del extremo del pedúnculo y casi siempre es más corto que el flagelo principal. Las antenas (antenas 2) constan de un pedúnculo de cinco artículos y un flagelo multiarticulado. En ambas antenas, especialmente en los machos, pueden encontrarse sedas con función sensorial (Lincoln y Hurley, 1981), tales como los estetascos (quimiosensoriales), los *calceoli* (para percepción de feromonas y vibraciones) y



Amphipoda

los calinóforos (para percepción de feromonas). El conjunto de piezas bucales se ubica en la parte ventral del cefalotórax. Por lo general, la mandíbula está compuesta por el incisivo (porción distal más o menos dentada), un proceso pequeño y articulado denominado *lacinia mobilis* y el molar (proceso medial truncado); entre el molar y la *lacinia mobilis* se encuentra, usualmente, una hilera de espinas. Del margen externo de las mandíbulas nace un palpo, en la mayoría de las familias es triarticulado, aunque puede estar ausente o excepcionalmente tener dos o un artículo. Las maxilulas

(maxilas 1) están formadas por dos láminas y un palpo de uno o dos artículos (rara vez ausente). Las maxilas (maxilas 2), normalmente son las piezas bucales de menor tamaño, están compuestas por una lámina interna y una externa subiguales, y excepcionalmente están reducidas o ausentes. Los maxilípedos (toracópodos 1 modificados) se encuentran cubriendo ventralmente a todas las piezas bucales; éstos son órganos prensiles formados por un artículo basal (las coxas fusionadas), dos láminas, la interna (base) y la externa (isquion), y un palpo de dos a cuatro artículos situado en el

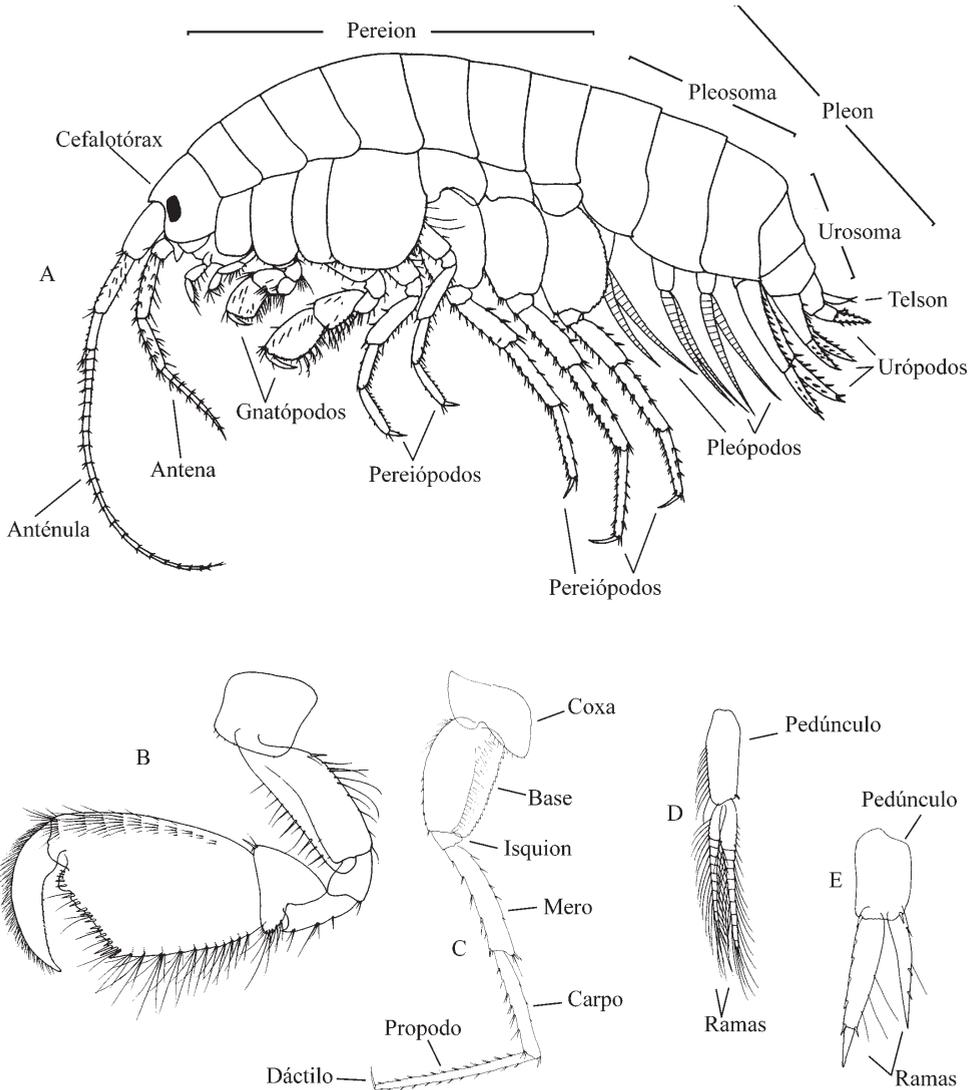


Figura 4. Aspecto general de anfípodo Gammarídea. A, vista lateral. B, gnatópodo. C, pereiópodo. D, pleópodo. E, urópodo. A, modificado de Bousfield, 1973. B, C, D y E, modificadas de Lincoln, 1979.



margen externo (Kaestner, 1970; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

El pereion (o tórax) comprende siete segmentos (Figura 4A), cada uno lleva un par de patas unirramosas llamadas pereiópodos (Figuras 4A, C). Los dos primeros pares están modificados en apéndices préniles (subquelados o quelados) denominados gnatópodos (Figuras 4A, B), los cuales presentan en numerosas especies un marcado dimorfismo sexual. Todos los pereiópodos están compuestos por siete artículos, desde la parte proximal hacia la distal se denominan: coxa, base, isquion, mero, carpo, propodo y dáctilo (Figuras 4B, C). Las coxas son planas, expandidas y están fuertemente unidas al cuerpo formando lo que se conoce como placas coxales; de su margen interno surgen las branquias (epipoditos), de forma muy variada, usualmente están presentes en los pereiópodos 2 a 7. Los oostegitos, presentes en las hembras maduras, son láminas foliáceas sedosas que surgen del margen interno de las placas coxales, generalmente 2 a 5, y se entrelazan formando el marsupio. El conjunto de las placas coxales protege a las branquias y a los oostegitos. Los gnatópodos son usados para la alimentación, la construcción de tubos, la cópula, el enterramiento y mantienen la higiene de las piezas bucales. Los pereiópodos 3 y 4 limpian a los gnatópodos y a los demás apéndices torácicos, y en algunas familias (principalmente en los "corófdos" *s.l.*) intervienen en la construcción de tubos o cuevas. Los pereiópodos 5 a 7 son principalmente utilizados para la locomoción, tienen muy variadas formas y tamaños, que les permiten trasladarse a los anfípodos en diversos hábitats y sustratos (Kaestner, 1970; Bousfield, 1973; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

El pleon (o abdomen) comprende seis segmentos (Figura 4A), los primeros tres conforman el pleosoma y llevan apéndices llamados pleópodos; los restantes constituyen el urosoma y llevan apéndices denominados urópodos. Los pleópodos (Figura 4D), son por lo general birramosos, están formados por un pedúnculo y dos ramas subiguales multiarticuladas que portan largas sedas; en el margen interno distal del pedúnculo existen un par de pequeños ganchos cuya función es acoplar a los pleópodos durante la natación. Las placas epimerales (proyecciones tergaes del pleosoma) cubren lateralmente a los pleópodos protegiéndolos. Los pleópodos producen la propulsión para la natación y también desplazan agua hacia las

branquias y oostegitos manteniéndolas oxigenadas. Los urópodos (Figura 4E) son usualmente birramosos, están formados por un pedúnculo basal y un par de ramas por lo general uniarticuladas. La función principal de los urópodos es saltatoria, aunque también pueden asistir en la cópula, la natación (los urópodos 3 pueden actuar como timón), la excavación, la construcción de tubos, y el posterior anclaje dentro de estos. Contiguo al margen posterodorsal del pleon se ubica el telson (cubre al ano dorsalmente); éste presenta una gran variedad de formas y tamaños, pudiendo ser laminar o carnoso, entero o hendido, corto o muy largo, y generalmente posee sedas simples, robustas y/o plumosas en el dorso o en los ápices (ver Kaestner, 1970; Bousfield, 1973; Barnard y Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

El aparato reproductor del macho consta de un par de testículos en forma de tubos que se extienden desde el tercer hasta el sexto pereionito, éstos se continúan en los vasos deferentes y conductos eyaculatorios que por último desembocan en un par de penes cortos y delgados (con forma de papila) ubicados en la parte ventral del séptimo pereionito. Las hembras presentan en el pereion un par de ovarios en forma de tubos, éstos se continúan en oviductos, los cuales finalizan en gonoporos que se abren al exterior en la parte ventral del quinto pereionito (Kaestner, 1970; Bellan-Santini, 1999).

Los oostegitos que forman el marsupio en las hembras se desarrollan totalmente durante la muda previa al apareamiento. Una fase de precópula (de tiempo muy variado) caracteriza el comienzo de la reproducción. En algunas especies el macho se acopla a la hembra utilizando los gnatópodos y espera a que ésta mude y pueda ser fecundada, en otras el macho busca activamente a una hembra que esté a punto de oocitar. En un corto período posterior a la muda, la cutícula de la hembra es lo suficientemente flexible como para poder liberar los oocitos dentro del marsupio. Durante la cópula el macho toma a la hembra con los gnatópodos en posición dorsal o lateral y deposita el esperma en el marsupio, es allí donde se produce la fecundación (Conlan, 1991; Bellan-Santini, 1999; Bousfield, 2001). El desarrollo embrionario es directo y los oocitos fecundados permanecen



Amphipoda

en el marsupio hasta la eclosión de los juveniles (Bellan-Santini, 1999). La hembra mantiene a los oocitos fecundados, y luego a los juveniles, oxigenados mediante el movimiento de los pleópodos, que desplazan agua hacia el marsupio. En algunas especies (especialmente las epibentónicas) los cuidados parentales pueden continuar luego de la salida de los juveniles del marsupio; éstos se trasladan a tubos, excavaciones o cuevas construidas por los progenitores, o viven sobre el cuerpo de la hembra (Shaeder, 1983; Thiel *et al.*, 1997; Thiel, 1998).

ECOLOGÍA

Si bien algunas especies de anfípodos viven en ambientes de agua dulce (ríos, lagos, lagunas, cuevas, etc.) e incluso en ambientes semiterrestres, la gran mayoría son marinos. Los anfípodos están presentes en todos los mares del mundo. El 90% de las especies marinas habita en las zonas litorales (desde el intermareal hasta el borde del talud), mientras que el resto se distribuye en ambientes batiales, abisales o hadales. Casi la totalidad de las especies planctónicas pertenecen al suborden Hyperiidea; sin embargo, algunos Gammaridea (aproximadamente 150 especies) habitan estrictamente en la columna de agua. Además, muchas de las especies bentónicas migran verticalmente durante la noche en procesos relacionados con la alimentación y/o reproducción (Conlan, 1991; Bellan-Santini, 1999).

Los anfípodos bentónicos poseen una gran diversidad de formas adaptadas para vivir en los hábitats más variados. Se los puede hallar en fondos blandos de arena o fango (enterrados parcial o totalmente); en fondos duros de roca granítica, tosca, conchilla, canto rodado, y en arrecifes de coral. También son frecuentes en los bosques de macroalgas de las zonas litorales, en praderas de fanerógamas y en costas de manglar. Aquellos anfípodos que construyen tubos, pueden establecerlos ya sea en fondos blandos o duros. Unas pocas especies fueron halladas en ventilas hidrotermales y otras dentro de mamíferos marinos en descomposición (ver Enequist, 1949; Bousfield, 1973; Barnad e Ingram, 1990; Barnard y Karaman, 1991; Winfield y Ortiz, 2003; Lowry y Myers, 2009; Amon *et al.*, 2013, entre otros).

Se conocen numerosos tipos de asociaciones entre anfípodos bentónicos y otros organismos. Muchas especies viven entre las frondas de toda

clase de algas (Chlorophyta, Rhodophyta y Heterocontophyta) en el intermareal y/o submareal. Algunos anfípodos fueron hallados asociados a macroalgas que flotaban en mar abierto, lo cual representaría un importante mecanismo de dispersión (Thiel y Vásquez, 2000; Thiel y Gutow, 2005); Alonso (2012) reportó 36 especies de anfípodos asociados a los grampones de la macroalga *Macrocystis pyrifera* del Canal Beagle. Los hidrozoos y briozoos también son el sustrato de muchas especies, especialmente de caprellidos (McCain, 1968), estos últimos también fueron observados sobre las piezas bucales y quelas de la langosta *Thymops birsteini* perteneciente a la familia Nephropidae (Chiesa, obs. pers.). Existen anfípodos comensales de esponjas, ascidias, anémonas, medusas, moluscos y equinodermos; algunas especies viven dentro de la conchilla de gasterópodos, y otras lo hacen dentro de la cavidad branquial de bivalvos, braquiópodos, o decápodos (Vader, 1970, 1972a, b, 1978; Carter, 1982; Just, 1983; LeCroy, 1995; Vader y Krapp, 1996, 2005; Vader y Myers, 1996; Williams y McDermott, 2004). Schejter *et al.* (2012) reportaron 5 especies de anfípodos asociadas a la esponja *Micale (A.) magellanica*, siendo estos los más abundantes entre todos los invertebrados hallados. Ciertos anfípodos son ectoparásitos de peces y de tortugas marinas (Bousfield, 1987; Margolis *et al.*, 2000). El ectoparasitismo más llamativo y mejor estudiado se da en las Cyamidae, los representantes de esta pequeña familia (34 especies) habitan sobre la piel de cetáceos (Margolis *et al.*, 2000; Alonso de Pina y Giuffra, 2003).

En los anfípodos se observan diversos modos de alimentación: pueden ser filtradores (probablemente el modo más frecuente), ramoneadores (raspan la superficie de algas, rocas y conchillas), carroñeros (hábito común entre los miembros de la familia Lysianassidae y en las especies de profundidad), y algunas especies de Phoxocephalidae son predadores de larvas y juveniles de anélidos, copépodos y nemátodos (Bousfield, 1973; Oliver *et al.*, 1982; Bellan-Santini, 1999).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

En los ambientes naturales los anfípodos son una importante fuente de alimento de peces y otros invertebrados. Los Gammaridea y Caprelliidea poseen ciclos de vida cortos, gran tolerancia a los cambios ambientales y pueden ser fácilmente

criados en acuarios en condiciones controladas, ya que colonizan rápidamente estructuras artificiales y son alimentadores oportunistas, pudiendo alcanzar altas densidades y biomasa (Aravind *et al.*, 2007; Baeza-Rojano *et al.*, 2013).

El mayor costo en la industria de la acuicultura es la provisión de alimento vivo a los distintos estadios de los peces. Por tal motivo, en los últimos

años comenzaron a realizarse investigaciones que consideran a los anfípodos como potenciales fuentes de alimento (Woods, 2009). Si bien los estudios son incipientes, los resultados indican que los anfípodos, especialmente los gamarideos, serían ideales presas vivas para ser utilizadas en la acuicultura de peces o invertebrados (Woods, 2009; Baeza-Rojano *et al.*, 2010).

BIBLIOGRAFÍA

- Alberico N.A. y Roccatagliata D. 2013. On two South-West Atlantic *Diastylis* (Cumacea: Crustacea), *D. obliquisulcata* n. sp. and *D. geocostae*, with remarks on this speciose genus. *Zootaxa* 3640 (1): 1-22.
- Alonso G.M. 1980. Anfípodos de la Ría Deseado (Santa Cruz - Argentina). *Contribución Científica CIBIMA, A* 175: 1-15.
- Alonso G.M. 1981. *Gammaropsis deseadensis* sp. nov. Un nuevo anfípodo marino para Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Neotropica* 27: 185-189.
- Alonso G.M. 1986a. Dos especies nuevas del género *Gondogeneia* Barnard (Amphipoda, Eusiridae). *Physis* (Buenos Aires) 44A: 1-7.
- Alonso G.M. 1986b. Nuevos registros de anfípodos marinos (Amphipoda, Gammaridea) para la Argentina. *Physis* (Buenos Aires) 44A: 67-69.
- Alonso G.M. 1987a. Estudios sistemáticos de tres Lysianassidae (Amphipoda, Gammaridea) de la Argentina. *Physis* (Buenos Aires) 45A: 1-10.
- Alonso G.M. 1987b. Sobre la presencia de *Parawaldeckia kidderi* (Smith) (Amphipoda, Lysianassidae) en el Mar Argentino. *Physis* (Buenos Aires) 45A: 17-20.
- Alonso G.M. 1989. *Gondogeneia thurstoni* new species (Amphipoda, Eusiridae) from the southwest Atlantic, Argentina. *Crustaceana* 56: 1-7.
- Alonso G.M. 2004. Crustáceos anfípodos. En: *La vida entre mareas: Vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina*. Boschi E.E. y Cousseau M.B. (eds.). Publicaciones Especiales del INIDEP. Mar del Plata. pp. 169-178.
- Alonso G.M. 2012. Amphipod crustaceans (Corophiidea and Gammaridea) associated with holdfasts of *Macrocystis pyrifera* from the Beagle Channel (Argentina) and additional records from the Southwestern Atlantic. *Journal of Natural History* 46: 1799-1894.
- Alonso de Pina G.M. 1992. *Lembos fuegiensis* (Dana, 1852) and *Lembos argentinensis* new species, two aorids (Amphipoda) from the south-west Atlantic, Argentina. *Crustaceana* 62: 39-49.
- Alonso de Pina G.M. 1993a. *Pachychelium barnardi*, new species, from Argentina, and the occurrence of other lysianassids on the Argentine continental shelf (Amphipoda: Lysianassidae). *Journal of Crustacean Biology* 13: 377-382.
- Alonso de Pina G.M. 1993b. Two species of Leucothoidea (Amphipoda) from the Argentine Sea: *Colomastix bastidai* new species (Colomastigidae) and *Leucothoe spinicarpus* (Abildgaard, 1789) (Leucothoidea). *Crustaceana* 65: 71-81.
- Alonso de Pina G.M. 1993c. *Linca pinita*, a new phoxocephalid genus and species (Crustacea: Amphipoda) from the Argentine continental shelf. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106: 497-507.
- Alonso de Pina G.M. 1997a. Records of intertidal amphipods from the southwest Atlantic, with the description of a new species of *Elasmopus*. *Journal of Crustacean Biology* 17: 745-757.
- Alonso de Pina G.M. 1997b. New *Exoediceropsis* Schellenberg (Crustacea: Amphipoda: Exoedicerotidae) from the Argentine continental shelf and re-description of *E. chiltoni* Schellenberg. *Journal of Natural History* 31: 85-97.
- Alonso de Pina G.M. 1997c. *Paramonoculopsis acuta*, a new genus and species of Oedicerotidae (Amphipoda) from the south-west Atlantic, Argentina. *Crustaceana* 70: 145-154.
- Alonso de Pina G.M. 1998. *Metatiron bonaerensis*, a new species (Crustacea: Amphipoda: Synopiidae) from the southwest Atlantic. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111: 627-633.
- Alonso de Pina G.M. 2000. *Eophoxocephalopsis colombus*, a new species (Crustacea: Amphipoda: Phoxocephalopsidae) from the southwest Atlantic. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113: 710-720.
- Alonso de Pina G.M. 2001. Two new phoxocephalids (Crustacea: Amphipoda: Phoxocephalidae) from the southwest Atlantic. *Journal of Natural History* 35: 515-537.
- Alonso de Pina G.M. 2003a. A new species of Phoxocephala



Amphipoda

- lidae and some other records of sandburrowing Amphipoda (Crustacea) from Argentina. *Journal of Natural History* 37: 1029-1057.
- Alonso de Pina G.M. 2003b. Two new species of *Metharpinia* Schellenberg (Amphipoda: Phoxocephalidae) from the south-west Atlantic. *Journal of Natural History* 37: 2521-2545.
- Alonso de Pina G.M. 2005. A new species of *Notopoma* Lowry y Berents, 1996, and a new record of *Jassa marmorata* Holmes, 1903, from the southwestern Atlantic (Amphipoda: Corophiidea: Ischyroceridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 528-538.
- Alonso de Pina G.M. y Giuffra R. 2003. Taxonomía, distribución y notas sobre cuatro especies de ectoparásitos de Cetacea (Crustacea: Amphipoda: Cyamidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5(1): 39-62.
- Alonso de Pina G.M., Rauschert M. y de Broyer C. 2008. A catalogue of the Antarctic and sub-Antarctic Phoxocephalidae (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea) with taxonomic, distribution and ecological data. *Zootaxa* 1752: 1-40.
- Amon D.J., Glover A.G., Wiklund H., Marsh L., Linse K., Rogers A.D. y Copley J.T. 2013. The discovery of a natural whale fall in the Antarctic deep sea. *Deep Sea Research II* 92: 87-96.
- Aravind N.P., Sheeba, P., Nair K.K.C. y Achuthankutty C.T. 2007. Life history and population dynamics of an estuarine amphipod, *Eriopisa chilensis* Chilton (Gammaridae). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 74: 87-95.
- Baeza-Rojano E., García S., Garrido D., Guerra-García J.M. y Domingues P. 2010. Use of Amphipods as alternative prey to culture cuttlefish (*Sepia officinalis*) hatchlings. *Aquaculture* 300: 210-246.
- Baeza-Rojano E., Calero-Cano S., Hachero-Cruzado I. y Guerra-García J.M. 2013. A preliminary study of the Caprella scaura amphipod culture for potential use in aquaculture. *Journal of Sea Research* <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2013.04.014>
- Balech E. y Ehrlich M.D. 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 19: 45-75.
- Barnard J.L. y Ingram C. 1990. Lysianassoid Amphipoda (Crustacea) from deep-sea thermal vents. *Smithsonian Contributions to Zoology* 449: 1-80.
- Barnard J.L. y Karaman G.S. 1991. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). *Records of the Australian Museum, supplement 13(parts 1 y 2)*: 1-866.
- Barnard K.H. 1932. Amphipoda. *Discovery Reports* 5: 1-326.
- Bellan-Santini D. 1999. Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816). En: P.P. Grassé, *Traité de Zoologie*, Tomo VII. Fascicule IIIA. Crustacés Pécararides, Mémoires de l'Institut Océanographique 19. Monaco. pp. 94-176.
- Bousfield E.L. 1973. Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England. Cornell University Press. Londres. pp. 313.
- Bousfield E.L. 1987. Amphipods parasites of fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries Aquatic Sciences* 217: 1-37.
- Bousfield E.L. 2001. An update commentary on phyletic classification of the amphipod Crustacea and its application to the North American fauna. *Amphipacifica* 3(1): 49-119.
- Bowman T.E. y Abele L.G. 1982. Classification of the recent Crustacea. En: *The biology of Crustacea*. Bliss D.E. (ed.). Academic Press. Londres. pp. 1-27.
- Brusca R.C. y Brusca G.J. 2003. *Invertebrates*. 2nd Ed. Sinauer Associates. Inc., Sunderland, Massachusetts. EE.UU. 936 pp.
- Carter J. 1982. Natural history observations on the gastropod shell-using amphipod *Photis conchicola* Aldermann 1936. *Journal of Crustacean Biology* 2(3): 328-361.
- Chiesa I.L. 2011. Sistemática y Biogeografía de los Anfipodos Gammaridea y Corophiidea (Crustacea: Peracarida) del Mar Argentino. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. 223 pp.
- Chiesa I.L. y Alonso G.M. 2007. A new species of *Uristes* Dana, 1849 (Amphipoda: Lysianassoidea: Uristidae) from the Beagle Channel, Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 120(4): 446-458.
- Chiesa I.L. y Alonso G.M. (en prensa). Anfipodos Gammaridea y Corophiidea. En: Biodiversidad de Artrópodos Argentinos, volumen 3. Roig-Juñent S., Claps L.E. y Morrone J.J. (eds.). Sociedad Entomológica Argentina ediciones.
- Coleman C.O. y Myers A.A. 2000. New Amphipoda from Baltic amber. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 47: 457-464.
- Conlan K.E. 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. *Hydrobiologia* 223: 255-282.
- De Broyer C. y Jazdzewski K. 1993. Contribution to the marine biodiversity inventory. A checklist of the Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean. *Documents de Travail de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 73: 1-154.
- De Broyer, C. y Rauschert M. 1999. Faunal diversity of the benthic amphipods (Crustacea) of the Magellan region as compared to the Antarctic (preliminary results). *Scientia Marina* 63(Suppl. 1): 281-293.
- De Broyer C., Lowry J.K., Jazdzewski K. y Robert H. 2007. Census of Antarctic Marine Life. Synopsis of the Amphipoda of the Southern Ocean. Part. 1. Catalogue of the Gammaridean and Corophiidean Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean with distribution and ecological data. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 77(1): 1-325.
- Enequist P. 1949. Studies on the soft-bottom amphipods



- of the Skagerak. Zoologiska Bidrag Fran Uppsala 28: 297-492.
- Escofet A. 1970. Amphipoda marinos de la provincia de Buenos Aires. I. *Bathyporeiapus bisetosus* sp. nov. (Gammaridea: Oedicerotidae). Neotropica 16: 101-106.
- Escofet A. 1971. Amphipoda marinos de la provincia de Buenos Aires. II. Observaciones sobre el género *Bathyporeiapus* Schellenberg (Gammaridea: Oedicerotidae), con la descripción de *Bathyporeiapus ruffoi* sp. nov. Neotropica 17: 107-115.
- Escofet A. 1973. Los géneros de anfípodos más comunes en el área de Mar del Plata: Clave para su reconocimiento. Contribuciones del Instituto de Biología Marina 239: 1-22.
- Gonzalez E. 1991. Actual state of gammaridean amphipoda taxonomy and catalogue of species from Chile. Hydrobiologia 223: 47-68.
- Hessler R.R. y Watling L. 1999. Les Peracarides: un groupe controversé. En: Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Tome VII, Fascicule IIIA, Crustacés Peracarides. Forest J. (ed.). Memoires de l'Institut Oceanographique, 19. Monaco. pp. 1-10.
- Jenner R.A., Ní Dhubhghaill C., Ferla M.P. y Wills M.A. 2009. Eumalacostracan phylogeny and total evidence: limitations of the usual suspects. BMC Evolutionary Biology 9: 1-20.
- Johnson W.S., Stevens M. y Watling L. 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. Advances in Marine Biology 39: 107-220.
- Just J. 1983. *Anonix* (Crust. Amphipoda: Lysianassidae), commensal in the bivalve *Musculus laevigatus*, with notes on *Metopa glacialis* (Amphipoda: Stenothoidae). Astarte 12(1979): 69-74.
- Kaestner A. 1970. Orden Amphipoda. En: Invertebrate zoology. Vol. 3. 2nd. Ed. Interscience Publishers. New York. pp. 470-502.
- Kreibohm de Paternoster I. y Escofet A. 1976. La fauna de anfípodos asociada a los bosques de *Macrocystis pyrifera* en el Chubut: *Ampithoe femorata* (Krøyer) (Amphithoidae) y *Bircenna fulva* Chilton (Eophliantidae). Physis (Buenos Aires) 35A: 77-91.
- Laubitz D.R. 1993. Caprellidea (Crustacea: Amphipoda): towards a new sintesis. Journal of Natural History 27: 965-976.
- Lecroy S. 1995. Amphipod Crustacea III. Family Colomastigidae. Memoirs of the Hourglass Cruises 9(2): 1-139.
- Lincoln R.J. 1979. British Marine Amphipoda: Gammaridea. British Museum (Natural History). London. 158 pp.
- Lincoln T.J. y Hurley D.E. 1981. The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods (Amphipoda: Gammaridea). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology 44: 103-116.
- López Gappa J., Alonso G.M. y Landoni N.A. 2006. Biodiversity of benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) in the Southwest Atlantic between 35°S and 56°S. Zootaxa 1342: 1-66.
- Lowry J.K. y Bullock S. 1976. Catalogue of the marine gammaridean Amphipoda of the Southern Ocean. Bulletin of the Royal Society of New Zealand 16: 1-187.
- Lowry J.K. y Myers A.A. 2009. Foreword. En: Benthic Amphipoda (Crustacea: Peracarida) of the Great Barrier Reef. Lowry J.K. y Myers A.A. (eds.). Zootaxa 2260: 17-45.
- Lowry J.K. y Myers A.A. 2013. A Phylogeny and Classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). Zootaxa 3610: 1-80.
- Margolis L., McDonald T.E. y Bousfield E.L. 2000. The whale lice (Amphipoda: Cyamidae) of the Northeastern Pacific region. Amphipacifica 2(4): 63-116.
- Martin J.W. y Davis G.E. 2001. An update of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles Country, Science Series 39: 1-124.
- McCain J.C. 1968. The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the western North Atlantic. United States National Museum Bulletin 278: 1-147.
- Menzies R.J. 1962. The zoogeography, ecology and systematics of the Chilean marine isopods. Lunds Universitetets Årsskrift, N. F., Avd. 2, 57 (11): 1-162.
- Myers A.A. y Lowry J.K. 2003. A phylogeny and a new classification of the Corophiidea Leach, 1814 (Amphipoda). Journal of Crustacean Biology 23(2): 443-485.
- Noodt W. 1965. Interstitielle Amphipoden der konvergenten Gattungen *Ingolfiella* Hansen und *Pseudingolfiella* n. gen. Aus Sudamerika. Crustaceana 9: 17-30.
- Oliver J.S., Oakden J.M. y Slattery P.N. 1982. Phoxocephalid amphipod crustaceans as predators on larvae and juveniles in marine soft-bottom communities. Marine Ecology Progress Series 7: 179-184.
- Padovani L.N. 2012. Biodiversidad y ecología de los anfípodos hiperideos del Mar Argentino y aguas adyacentes: *Themisto gauchaudii*, una especie clave. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata. 124 pp.
- Poore, G.C.B. 2005. Peracarida: monophyly, relationships and evolutionary success. Nauplius 13: 1-27.
- Ramirez F.C. y Viñas M.D. 1985. Hyperiid amphipods found in Argentine shelf waters. Physis A 43(104): 25-37.
- Richter S. y Scholtz G. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 39: 113-136.
- Richter S., Edgecombe G.D. y Wilson G.D.F. 2002. The lacinia mobilis and similar structures - a valuable character in arthropod phylogenetics? Zoologischer Anzeiger 241: 339-361.
- Schejter L., Chiesa I.L., Doti B.L. y Bremec C. 2012. *Mycale* (*Aegogropila*) *magellanica* (Porifera: Demospongiae) in the southwestern Atlantic Ocean: endobiotic fauna and new distributional information. Scientia Marina 46(4): 753-761.



Amphipoda

- Schellenberg A. 1931. Gammariden und Caprelliden des Magellangebietes, Südgeorgiens und der Westantarktis. Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 2(6): 1-290.
- Schram F.R. y Hof C.H.J. 1998. Fossils and the interrelationships of major crustacean groups. En: *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Edgecombe G.D. (ed.). Columbia University Press. New York. Pp. 233-302.
- Shaeder M. 1983. The reproductive biology and ecology of *Gammarus duebeni* (Crustacea: Amphipoda) in Southern England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 63: 517-540.
- Spears T., De Bry R.W., Abele L.G. y Chodyla K. 2005. Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 117-157.
- Stebbing T.R.R. 1888. Report on the Amphipoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876. Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76, 29(67): 1-1737.
- Stebbing T.R.R. 1914. Crustacea from the Falkland Islands collected by Mr. Rupert Vallentine, F.L.S., Part II. Proceedings of the Zoological Society of London 1914: 341-378.
- Thiel M. 1998. Extended parental care in marine amphipods. I. Juvenile survival without parents. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 227: 187-201.
- Thiel M. y Gutow L. 2005. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43: 279-418.
- Thiel M. y Vásquez J.A. 2000. Are kelp holdfasts islands on the ocean floor? Indication for temporarily closed aggregations of peracarid crustaceans. *Hydrobiologia* 440: 45-54.
- Thiel M., Sampson S. y Watling L. 1997. Extended parental care in two endobenthic amphipods. *Journal of Natural History* 31: 713-725.
- Vader W. 1970. The amphipod *Aristias neglectus* Hansen found in association with Brachiopoda. *Sarsia* 43(1): 13-14.
- Vader W. 1972a. Associations between amphipods and mollusks: A review of published records. *Sarsia* 48(1): 13-18.
- Vader W. 1972b. Associations between gammarid and caprellid and medusae. *Sarsia* 50: 51-56.
- Vader W. 1978. Associations between amphipods and echinoderms. *Astarte* 11(1978): 123-135.
- Vader W. 2003. How many amphipod species? En: Abstracts of the 11th Crustaceologentagung 2003 in Ulm. Maas A. y Waloffek D. (eds.). Germany. p. 41.
- Vader W. y Krapp-Schickel G. 1996. Redescription and biology of *Stenothoe brevicornis* Sars (Amphipoda: Crustacea), an obligate associate of the sea anemone *Actinostala callosa* (Verrill). *Journal of Natural History* 30: 51-66.
- Vader W. y Krapp T. 2005. Crab-associated amphipods from the Falkland Islands (Crustacea: Peracarida). *Journal of Natural History* 39(33): 3075-3099.
- Vader W. y Myers A.A. 1996. Amphipods living in association with hermit crabs in S.E. Australia. I. Five new Ischyroceridae. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 20: 263-292.
- Vonk R. y Jaume D. 2013. A new ingolfiellid amphipod crustacean from sandy beaches of the Gura Ici Islands, western Halmahera (north Moluccas). *The Raffles Bulletin of Zoology* 61(2): 547-560.
- Vonk R. y Schram F.R. 2007. Three new tanaid species (Crustacea, Peracarida, Tanaidacea) from the Lower Cretaceous Álava Amber in Northern Spain. *Journal of Paleontology* 81: 1502-1509.
- Wakabara Y. y Serejo C.S. 1998. Malacostraca – Peracarida. Amphipoda Gammaridea and Caprellidea. En: *Catalogue of Crustacea of Brazil, Série Livros No. 6*. Young P.S. (ed.). Museu Nacional. Rio de Janeiro. pp. 561-594.
- Watling L. 1981. An alternative phylogeny of peracarid crustaceans. *Journal of Crustacean Biology* 2: 201-210.
- Watling, L. 1999. Toward understanding the relationships of the peracaridan orders: the necessity of determining exact homologies. En: *Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, "Crustaceans and the biodiversity crisis"*. F.R. Schram & Vaupel Klein J.C.V. (eds.). Brill. Leiden, The Netherlands. pp. 73-89.
- Wheeler W.C. 1998. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. En: *Arthropod Relationships. The Systematics Association, Special Volume, series 55*. Fortey R.A. y Thomas R.H. (eds). Chapman & Hall. London. pp. 87-96.
- Williams J.D. y McDermott J.J. 2004. Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 305: 1-128.
- Wills M.A., Jenner R.A. y Ní Dhubhghaill C. 2009. Eumalacostracan evolution: conflict between three sources of data. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 67: 71-90.
- Wilson G.D.F. 2009. The phylogenetic position of the Isopoda in the Peracarida (Crustacea: Malacostraca). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 67(2): 159-198.
- Winfield I. y Ortiz M. 2003. Anfípodos: Un enfoque biológico. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México. 66 pp.
- Woods C. 2009. Caprellid amphipods: an overlooked marine finfish aquaculture resource? *Aquaculture* 289: 199-211.
- Zeidler W. y De Broyer C. 2009. Census of Antarctic Marine Life. Synopsis of the Amphipoda of the Southern Ocean. Volumen 3: Catalogue of the Hyperiid Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean with distribution and ecological data. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 79(1): 1-95.