

# ESTUDIOS SOBRE ENTOMOSTRACEOS DE COLOMBIA VI – PARAIMNADIIDAE, UNA NUEVA FAMILIA DE CRUSTACEA– CONCHOTRACA

por

Ewald W. Roessler\*

## Resumen

Roessler, E.W.: Estudios sobre entomostráceos de Colombia VI – Paraimnadiidae, una nueva familia de Crustácea (Conchostraca). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 18 (68): 93-104. 1991. ISSN 0370-3908.

Se describe el nuevo género *Paraimnadia* (Phyllopoda-Conchostraca) con base en la especie *P. guayanensis* n. sp. cuya morfología, ecología y distribución geográfica se discuten. Teniendo en cuenta las características morfológicas de este género monotípico, se propone una nueva familia de crustáceos.

## Abstract

A new genus of Crustacea (Conchostraca) identified as *Paraimnadia* (Phyllopoda-Conchostraca) comprising only one species, *P. guayanensis* n. sp. is described, including details of its ecology and geographical distribution. A new family (Paraimnadiidae) is proposed.

## Zusammenfassung

Die vorliegende Studie erarbeitet die morphologischen Merkmale eines neuen Genus der Phyllopoda Conchostraca G.O. Sars, (1867), *Paraimnadia* n. gen. und beschreibt eine erste kolumbianische Art, *Paraimnadia guayanensis*, (Arthropoda, Crustacea). Oekologie und Verbreitung dieser neuen Form werden kurz diskutiert. Fuer den Genus *Paraimnadia*, wird die neue Familie Paraimnadiidae errichtet.

## Introducción

La unidad taxonómica Phyllopoda Conchostraca G.O. Sars 1867 comprende según la clásica monografía de Daday cinco familias: Cyzicidae Stebbing 1910; Lepthestheriidae Daday 1915; Limnadiidae G.O. Sars 1896; Cyclestheriidae G.O. Sars 1900 y Lynceidae Stebbing 1902 (entre otros: Pac-

kard, 1883; Daday, 1914, 1925, 1926, 1917; Mattox, 1959; Kaestner, 1967; Pennak, 1989).

Botnariuc erigió con la familia Imnadiidae en 1941 una sexta unidad taxonómica con base en una especie descrita por Hertzog (1935) y una segunda forma del género *Imnadia* Hertzog 1935, encontrada en Rumania, que posteriormente fue identificada como sinónimo de la especie de Hertzog. Esta familia pocas veces ha sido mencionada en posteriores revisiones e inclusive no se menciona

\* Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Apartado Aéreo 4976, Bogotá, D.E. Colombia.

en recientes obras que incluyen la taxonomía del orden (Moore, R.C., 1969; Bowman, T.E. & Abele, L.G., 1982).

La familia Imnadiidae de la cual hasta la fecha no se han descrito nuevas formas, presenta una serie de caracteres morfológicos "intermedios" entre los Limnadiidae y ciertos representantes de los Cyzicidae. Hertzog (1935) designó originalmente a *Imnadia yeyetta* como especie típica de un nuevo género de los Limnadiidae con base en la similitud de elementos estructurales de las valvas, de la cabeza y de los apéndices. Botnariuc (1941) determinó la situación taxonómica particular de esta forma correctamente; menciona entre otras como características para la familia Imnadiidae y como rasgos diferenciales de los Limnadiidae la ausencia del órgano frontal ("Haftorgan", "Scheitelorgan") y la presencia de un proceso occipital, que causa un profundo surco en el perfil cefálico y que también es característico para los Cyzicidae, Lephthetheriidae y Cyclestheriidae.

En Colombia han sido encontradas hasta la fecha sendas especies de las familias Limnadiidae Sars, 1896; Lephthetheriidae Daday, 1915; Cyclestheriidae Sars, 1900 y Lynceidae Stebbing, 1902, que en parte han sido descritas en estudios anteriores de esta serie (Roessler, 1986; 1989; 1990; 1991). El presente trabajo está dedicado a una forma, cuyas características en conjunto no son compatibles con los parámetros taxonómicos de las familias hasta la fecha descritas. Al igual que *Imnadia yeyetta* Hertzog, 1935, la forma se asemeja en ciertos rasgos a algunos miembros de la familia Limnadiidae Sars, 1896 y se diferencia de estos, entre otros, por la falta del típico órgano frontal ("Haftorgan"; "Scheitelorgan") en forma de pera y por un caparazón de caracteres particulares. De los Imnadiidae se diferencia entre otros por la ausencia del proceso occipital y el caparazón de estructura diferente. Las diferencias tipológicas y estructurales en especial del caparazón son tan profundas que la forma se integra en un nuevo género, *Paraimnadia* perteneciente a la nueva familia Paraimnadiidae, para los cuales la especie típica es *P. guayanaensis*.

Cabe anotar, que con base en nuevas consideraciones sobre la situación taxonómica de algunos grupos de "entomostráceos", Fryer (1987) ha propuesto la disolución de la unidad taxonómica "Conchostraca" y levantar sus dos tribus "Spinicaudata" y "Laevicaudata", introducidos por Linder (1945) a nivel de órdenes al lado de otras ocho unidades fósiles o recientes. Aunque esta propuesta parece bien fundada en una serie de nuevos resultados de estudios de diferentes disciplinas biológicas, se utiliza en este trabajo el tradicional sistema taxonómico expuesto por Barnes (1985) con base en Moore (1969), en el cual los conchostráceos figuran como suborden junto con los cladóceros en el orden Diplostraca. Aunque este trabajo aporta una nueva familia a la unidad taxonómica "Spinicaudata", no se relaciona directamente con la polémica in-

dicada y parece preciso esperar cual será el recibimiento que enfrenta finalmente la propuesta de Fryer.

## Materiales y Métodos

Los especímenes de *Paraimnadia guayanaensis* n. sp., utilizados como material de referencia se recolectaron durante los años de 1989 y 1990 en charcos temporales (típicamente en "rockpools" de poca profundidad), en las extensiones colombianas del antiguo escudo de las Guayanas, en los alrededores de Puerto Carreño, Comisaría del Vichada. Las capturas se realizaron con los métodos clásicos de la limnología.

En el laboratorio se realizaron cultivos a partir de especímenes capturados en el campo con el fin de estudiar aspectos del modo de reproducción y ontogénesis. El material en parte se disectó y generalmente se conservó en alcohol al 80 o 95% o en formol al 5%.

## Abreviaturas

A-1 = primera antena; A-2 = segunda antena; Br. = branquias; Cercp. = cercópodos; En. = Endopódito; Ex. = oxopódito; 1 = endito 1 (= proceso maxilar); 2-6 = enditos 2-6; (denominaciones según Kueckenthal - Krumbach, 1926/27). Fl. = flagellum. Or. Fr. = "órgano frontal"; Oj. comp. = ojo compuesto; Oj. Naupl. = ojo nauplio; Ro. = rostro; La. = labrum; Mand. = mandíbula; mm = milímetro; Mx-1 = Primera Maxila; XV, XVI, XVII y XVIII = segmentos postmaxilares 15, 16, 17 y 18; S-1 a S-14 = etapas larvarias con valvas que encierran el cuerpo 1 a 14; tels. = telson.

## Sistemática

En la introducción se hizo una breve mención de la base taxonómica utilizada en este estudio y se tiene en cuenta particularmente la jerarquía propuesta por Barnes, 1959 y Pennak, 1989, en los cuales el subfilo Crustácea forma parte del filo Arthropoda. La subclase Branchiopoda será dividida en tres órdenes: Anostraca, Notostraca y Diplostraca. El orden Diplostraca comprende los subórdenes Conchostraca Sars, 1867 y Cladocera.

## Paraimnadiidae n. fam.

Género tipo: *Paraimnadia* n. gen.

La diagnosis está basada en la única especie hasta ahora conocida; los parámetros son por lo tanto de carácter preliminar: Caparazón en vista lateral de forma subelíptica con marcada joroba dorsal en la parte frontal anterior. Umbos ausentes. Marcado doblez de las valvas en la parte antero-superior. Valvas blandas con superficie ornamentada con relieve granular y en forma de meandros. Bisagra marcadamente prominente. Valvas en la periferia con líneas de crecimiento y sin cerdas marginales.

Cabeza sin órgano frontal en forma de campana sobresaliente ("Haftorgan; Scheitelorgan"). Proceso occipital ausente. Dimorfismo sexual acentuado.

Hembras maduras constantemente con 17 segmentos postmaxilares con apéndices. Exitos de los apéndices 9 y 10 con prolongación con 17 segmentos postmaxilares con apéndices. Primeros dos pares de apéndices postmaxilares prehensibles y con discos de succión, enditos 5 del tercer par con dos segmentos.

Telson en ambos sexos fuerte. Extremo distal inferior con proceso espinoso. Crestas dorsales con moderado número de espinas. Cercópodos fuertes y cortos, parte proximal interna en las hembras con espinitas, en los machos con setas cortas. Parte distal con "dientes" finos.

*Paraimnadia guayanaensis* n. spec. Figs. 1-11

El siguiente material de referencia se encuentra depositado en el Instituto de Ciencias Naturales—Museo de Historia Natural—Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.E., Colombia (ICN).

Holótipo, ♀, sexualmente madura, No. ICN—MHN—CR—1205, con 5 líneas de crecimiento, parcialmente disectado y conservado en alcohol. COLOMBIA: Comisaría del Vichada, alrededores de Puerto Carreño (6° 11' N — 67° 30' W), Rockpools temporales, pertenecientes al antiguo escudo de las Guayanas, 100 m alt., 27-04-1990. E. Roessler.

Alótipo, ♂, sexualmente maduro, No. ICN—MHN—CR—1206, con 5 líneas de crecimiento, parcialmente disectado y conservado en alcohol. Recolectado junto con el holótipo.

Parátipos: ♀ sexualmente madura, No. ICN—MHN—CR—1207 conservada en alcohol. ♂, sexualmente maduro, No. ICN—MHN—CR—1208, conservado en alcohol. ♀♀ y ♂♂, sexualmente maduros, No. ICN—MHN—CR—1209, 21 ejemplares de diferente edad, conservados en alcohol. Recolectados junto con el holótipo.

Estrato Típico. Reciente.

Derivatio Nominis. El nombre genérico hace referencia a la relación taxonómica de la presente forma con la familia Imnadiidae Botnariuc 1941. El epíteto específico se refiere al hábitat y la localidad típica en las formaciones rocosas pertenecientes al antiguo escudo guayanés en la Orinoquia colombiana.

#### Diagnosis

Una *Paraimnadia* con las características de la familia. Valvas con línea de crecimiento y sin cerdas marginales. Poblaciones bisexuales. Dimorfismo sexual. Contorno dorsal curvado en hembras, en

machos casi recto. Machos más grandes que las hembras a partir de la etapa ontogenética "S-9".

Caparazón en vista lateral de forma subelíptica con marcada joroba dorsal en la parte frontal.

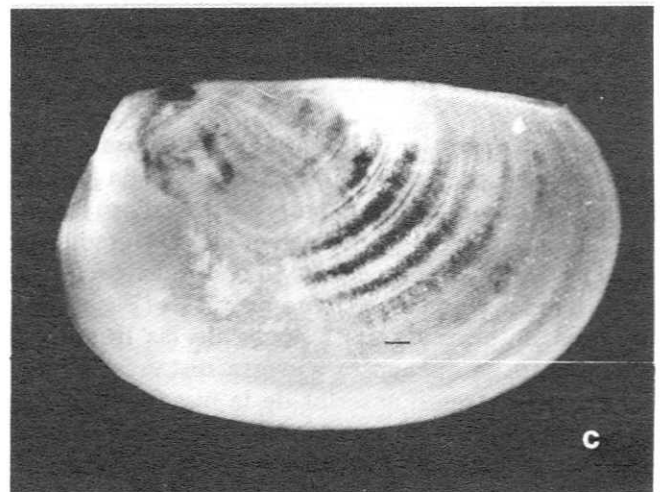
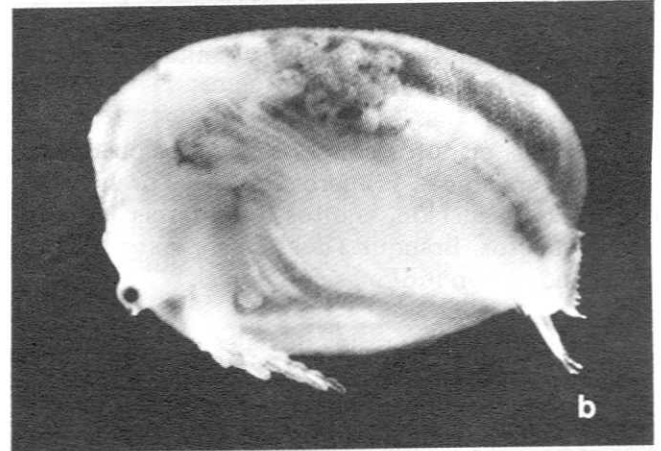
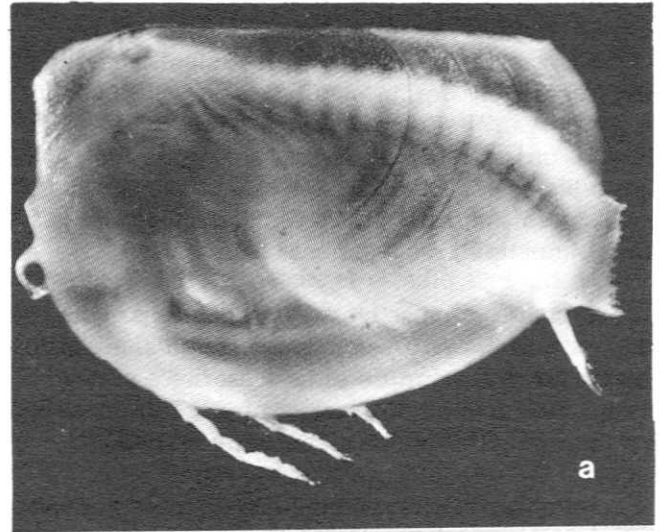


Figura 1. *Paraimnadia guayanaensis*. Vistas laterales; parátipos; (a), ♂ maduro (ICN—CR—1208); (b) ♀ madura (No. ICN—CR—1207); (c), ♂ maduro (ICN—CR—1209).

Umbo ausentes. Valvas con marcado doblez en la parte antero-superior y aproximadamente paralelo al contorno anterior dorsal. Valvas blandas de superficie ornamentada con relieve granular y en forma de meandros. Bisagra marcadamente prominente.

Cabeza de forma general rectangular sin órgano frontal en forma de campana ("Haftorgan; Scheitelorgan"). En su lugar placa sensorial ovalada. Labrum grueso con proceso sensorial fino apuntando hacia abajo o adelante. Rostro pronunciado, puntiagudo y con curvatura ventral. Ojos compuestos y ojo nauplio relativamente pequeño.

Primeras antenas cortas con base ensanchada, tallo cilíndrico corto y con bulbo terminal alargado con densa población de setas sensoriales cortas en la superficie frontal. Segundas antenas birrámeas de 8 a 11 segmentos en dependencia de la edad.

Hembras maduras con 17 segmentos postmaxilares con apéndices. Bránquias de los apéndices 4, 5, 6 y 7 con extensión dorsal, éxitos de los apéndices 9 y 10 con flagelo. Orificio genital a nivel del décimo-primer apéndice.

Machos maduros con 17 segmentos postmaxilares con apéndices. Primeros dos pares prehensiles con disco de succión, enditos 5 del tercer par con dos segmentos. Bránquias del quinto, sexto y séptimo apéndice con prolongación dorsal.

Telson fuerte, crestas dorsales con moderado número de espinas gruesas. Extremo distal inferior con proceso espinoso. Cercópodos relativamente cortos, parte proximal interna en hembras con espinas, en machos con setas cortas. Parte distal con dientes finos.

Huevos de forma general redonda con complicada ornamentación superficial estriada y dos bordes circulares.

### Descripción de la Hembra

El caparazón en vista lateral es de forma subelíptica y no presenta umbos. Una marcada joroba frontal forma un extremo anterior dorsal proyectado. La bisagra se inicia por debajo del extremo dorsal anterior y resalta como fino doblez desde la parte frontal hacia el extremo posterior (Fig. 1; 2). La zona anterior de confluencia de las líneas de crecimiento se encuentra a cierta distancia y por debajo del extremo anterior de la bisagra (Fig. 3). El contorno dorsal presenta una curvatura convexa marcada y se une con un ángulo poco acentuado al contorno convexo posterior.

Las valvas del holótipo cuentan con cinco líneas concéntricas de crecimiento correspondientes a las láminas externas de las valvas de las etapas ontogénicas S-7 hasta S-11 incluyendo el borde externo. El estado del desarrollo ontogénico de esta

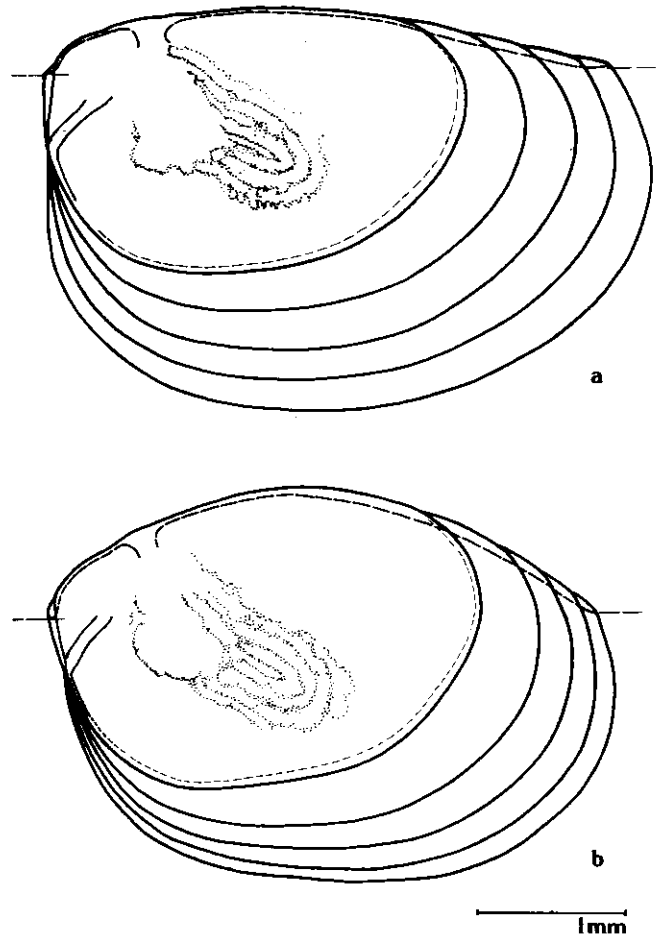


Figura 2. *Paraimnadia guayanaensis*; ♂ maduro alótipo (No. ICN-CR-1206) (a); holótipo, ♀ madura, (b). Vistas laterales del caparazón con cinco líneas de crecimiento (borde externo incluido). Ambos especímenes se encuentran en la etapa ontogénica "S-11" (comp. texto). La línea interna corresponde al borde de la lámina externa del caparazón de la etapa S-7. Las líneas punteadas demarcan la glándula de la valva.

hembra corresponde al estadio S-11, representando la décima-primer etapa con una valva que encierra el cuerpo.

Las etapas anteriores a S-7 mudan el exoesqueleto por completo y las láminas externas de estos estadios se pierden. Estadios anteriores a S-7 carecen por lo tanto de las líneas de crecimiento. Esta afirmación se puede hacer para la población de la cual fue extraído el holótipo; es de anotar sin embargo, que existe cierta variabilidad en dependencia de condiciones ambientales. Los individuos pueden conservar láminas anteriores o se pierden láminas adicionales como en el caso del género *Eulimnadia* (comp. Roessler, 1989, 1990). Es interesante anotar que esta forma tiende en todo caso a conservar durante un tiempo prolongado las láminas externas, un fenómeno, que se puede observar desde las primeras etapas postmetanaupliales. Es frecuente encontrar etapas larvarias con varias líneas de crecimiento.

Como rasgo particular de esta forma debe mencionarse un marcado doblez de las valvas en la parte antero-dorsal (Figs. 1; 2; 3). Esta estructura está presente ya en las primeras etapas postmeta-

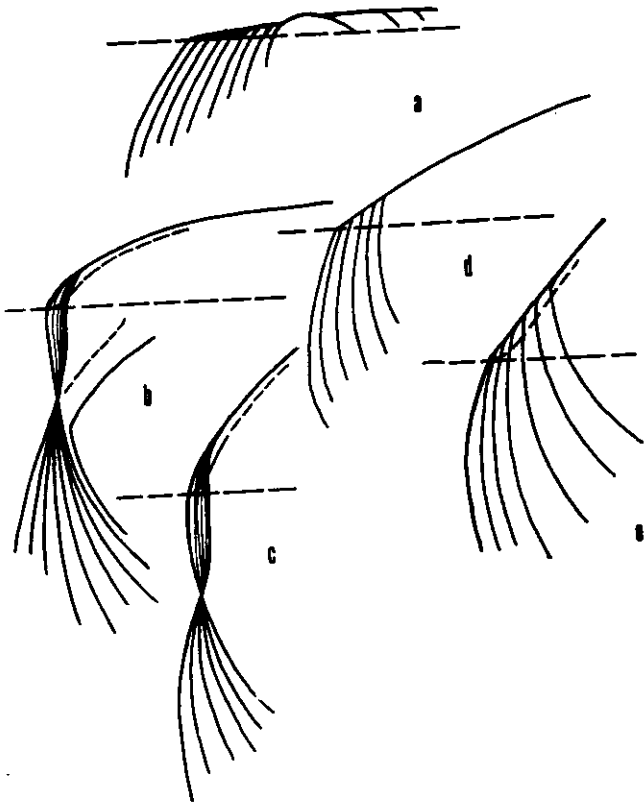


Figura 3. Cuadro sinóptico esquemático de las zonas dorso-frontales de las valvas, con las áreas de confluencia de las líneas de crecimiento de cinco familias de conchostráceos. Lephthetheriidae (a); Paraimnadiidae (b); Cyclestheriidae (c); Imnadiidae (d) y Limnadiidae (e). La línea horizontal indicada con flecha representa la línea que comunica al extremo anterior de la bisagra dorsal con su extremo posterior. (b: según Botnariuc (1947) ampliado e invertido).

naupliales y forma externamente un ribete prominente. Este ribete siempre parte de la actual primera línea de crecimiento y se extiende en curva aproximadamente paralela al contorno anterior dorsal hasta el borde anterior de la glándula de la valva. El doblez se forma a partir del borde externo de la parte fusionada de la lámina externa conservada y no incluye la parte periférica no fusionada (comp. Figs. 1; 2; 3). Se observa un segundo doblez menos notable en posición dorsal del primero, y los dos ribetes paralelos encierran un surco relativamente ancho en la superficie de la valva (comp. Figs. 1, 2, 3).

Otra de las características particulares del género *Paraimnadia* se encuentra en el modo de crecimiento del caparazón, en referencia a la ubicación de la zona de confluencia de los bordes anteriores de las valvas superpuestas (comp. Fig. 3). Mientras, en las familias Limnadiidae e Imnadiidae los bordes anteriores de las láminas superpuestas se proyectan a lo largo de la prolongación de la bisagra dorsal en línea recta o curvada cada vez más hacia adelante, se observa en *Paraimnadia* un ligero desplazamiento de los bordes anteriores superiores hacia atrás, y de los bordes anteriores inferiores hacia adelante. En consecuencia se observa en vista lateral que los bordes frontales giran alrededor de un punto a cierta distancia y por debajo del extremo anterior de la bisagra (comp. Figs. 1, 2, 3). El resultado de este modo de crecimiento es un caparazón con una jo-

roba dorso-frontal proyectada hacia adelante. Cabe anotar que el caparazón de la familia uniespecífica Cyclestheriidae presenta un modo de crecimiento parecido y también en este caso se forma una joroba frontal (Fig. 3).

La forma del caparazón y el aspecto de las valvas dependen en alto grado de la edad y del sexo. En las poblaciones estudiadas sobrevivieron escasamente hembras de una edad correspondiente a la etapa S-12. El holótipo en la etapa S-11 se seleccionó por representar una típica hembra madura de una población femenina de todavía considerable tamaño. Los machos en contraste alcanzan edades mayores y crecen desde el estadio S-9 en mayor grado que las hembras, razón por la cual el modo de crecimiento se observa con mayor facilidad en los machos. El modo de agregación de láminas externas de las valvas sigue los patrones anteriormente mencionados, hasta las etapas S-10 o S-11. En etapas posteriores las partes inferiores del borde frontal de las nuevas láminas comienzan a proyectarse hacia adelante de forma similar como en la familia Limnadiidae (Fig. 3). Se observa que los bordes anteriores superiores de las láminas subyacentes quedan prácticamente fusionados con aquellas de las láminas anteriores.

En consecuencia de los procesos mencionados, se observa que la forma general y especialmente el contorno anterior cambia continuamente durante la ontogénesis. En los machos el contorno anterior atraviesa en las etapas S-10 hasta S-12 una fase en la cual se observa un frente, que corta en ángulo aproximadamente recto la línea que comunica el extremo anterior de la bisagra dorsal con su extremo posterior (Fig. 2). Posteriormente comienza a formarse una curva cóncava en la parte dorso-frontal, sin perderse la característica joroba dorso-frontal proyectada. En vista frontal se observa como efecto adicional una apertura lateral del caparazón por debajo del punto de confluencia cuyo grado aumenta con la edad.

La morfogénesis diferencial de los sexos influye considerablemente desde la iniciación de la madurez sexual en el desarrollo de la forma frontal del caparazón. A causa de la jorobación dorsal del caparazón se observa en las hembras a partir de la madurez sexual (etapas S-8 a S-9; población del holótipo) un frente notablemente más proyectado que en los machos. Correlacionado con la iniciación de la madurez sexual se disminuye el crecimiento de las hembras en comparación con los machos y hembras maduras son en consecuencia más pequeñas que machos de la misma edad.

Las valvas son relativamente blandas aunque mecánicamente resistentes y presentan en contraste con los miembros de la familia Limnadiidae una superficie ornamentada (Fig. 1). Se observa un relieve de gránulos y crestas en forma de meandros que sirve de sustrato para la fijación de algas filamentosas. Para las dimensiones de las valvas del holótipo, No. (ICN-MHN-CR-1205) comparar Tabla 1.

Tabla 1

La tabla presenta las dimensiones de las valvas de holótipo y alótipo incluyendo las etapas anteriores (S-7 hasta S-10) deducidas de las franjas de crecimiento (en mm):

Holótipo (A); Alótipo (B)					
Etapas	S-7	S-8	S-9	S-10	S-11
A. Long.	2,75	3,2	3,45	3,6	3,8
Alt.	2,0	2,3	2,45	2,55	2,65
R L./A.	1,38	1,4	1,41	1,4	1,43
B. Long.	2,75	3,1	3,5	3,8	4,1
Alt.	1,8	2,05	2,4	2,6	2,75
R L./A.	1,53	1,54	1,49	1,49	1,49

La cabeza de esta especie es de forma general rectangular y con características similares a las de la cabeza de *Imnadia yeyetta* (Hertzog, 1935) (Fig. 3). Se asemeja como esta última a la cabeza de un representante de la familia Limnadiidae. A diferencia de la familia Imnadiidae se observa especialmente la ausencia del proceso occipital entre otras diferencias menores. Tanto *Imnadia* como *Paraimnadia* carecen del particular órgano frontal en forma de

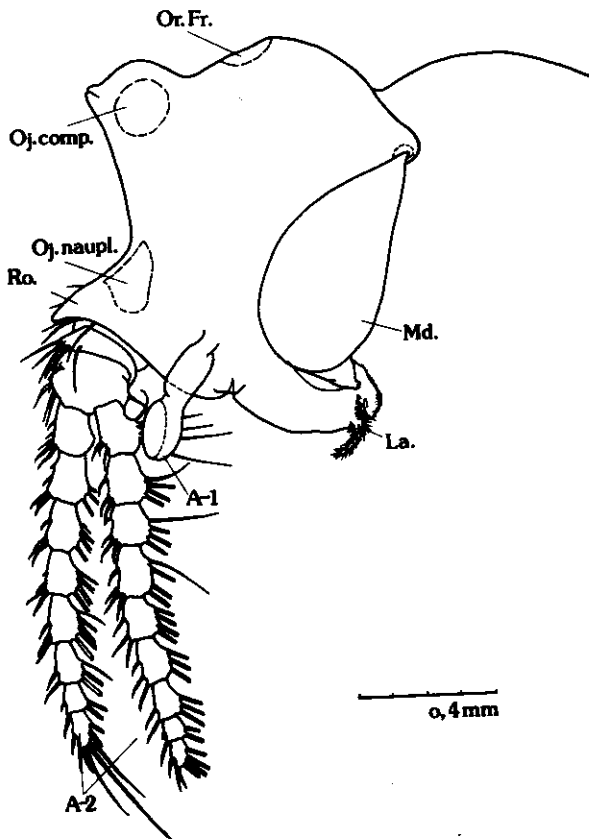


Figura 4. *Paraimnadia guayanaensis*, ♀, holótipo. Vista lateral de la cabeza con primeras y segundas antenas. Or. Fr. = "órgano frontal" (= "Haftorgan", "Scheitelorgan"); A-1 = primera antena; A-2 = segunda antena; Oj. comp. = Ojo compuesto; Oj. naupl. = Ojo naupliario; Ro. = rostro; Labr. = labro; Md. = mandíbula. Segunda antena izquierda removida.

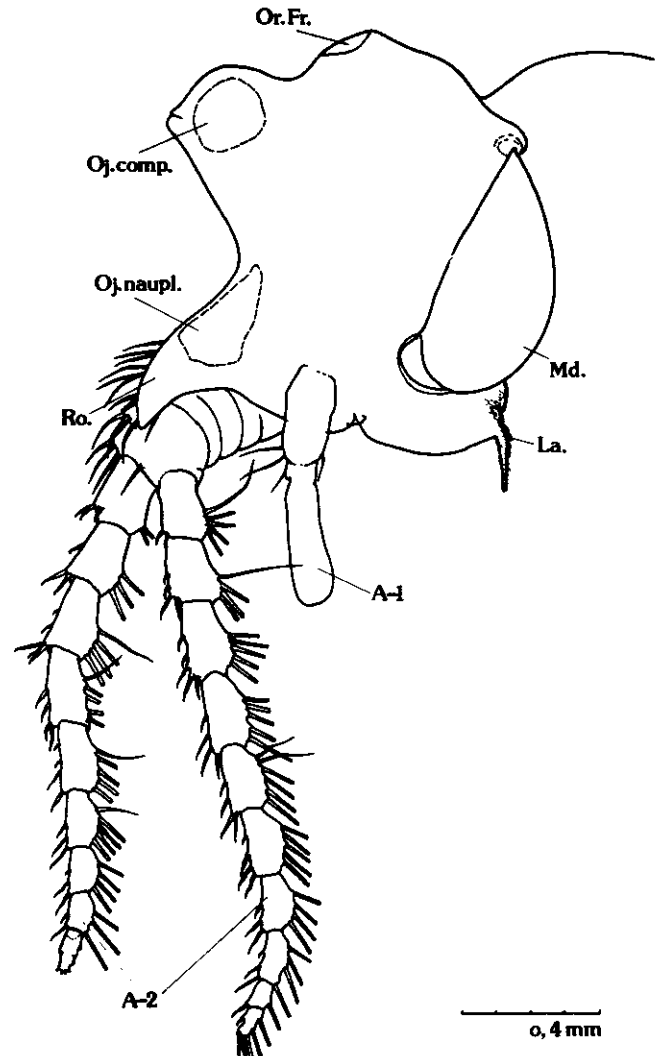


Figura 5. *Paraimnadia guayanaensis*, ♂ alótipo (No. ICN-CR-1205). Vista lateral de la cabeza con primeras y segundas antenas. Segunda antena izquierda removida. Abreviaturas como en Figura 4.

campana ("Haftorgan", "Scheitelorgan") de los Limnadiidae. En su lugar se encuentra un área sensorial de forma ovalada al igual que en las demás familias conocidas de conchostráceos. El contorno dorsal (zona entre el ojo compuesto y el surco de la "nuca") presenta una curva sinuosa. En posición inmediatamente anterior de la zona más alta se encuentra el área sensorial mencionada de forma ovalada (comp. Fig. 4). La zona frontal, (área entre el ojo compuesto y el rostro) presenta una fuerte curva cóncava con un ángulo frontal de aproximadamente  $110^\circ$ . La especie se caracteriza por un rostro proyectado y puntiagudo con una curvatura cóncava ventral en su parte distal. Es de anotar que la zona de conexión del bulbo ocular con el exterior es ligeramente proyectado (Figs. 1, 4).

El labrum grueso está separado de la parte ventral anterior de la cabeza por una fuerte incisión y presenta un proceso sensorial delgado que se proyecta ligeramente hacia adelante (Fig. 4).

Las primeras antenas son cortas, poseen una base ensanchada, un tallo cilíndrico corto y un bulbo distal alargado de forma ovalada sobre el cual se encuentran densas poblaciones de setas sensoriales

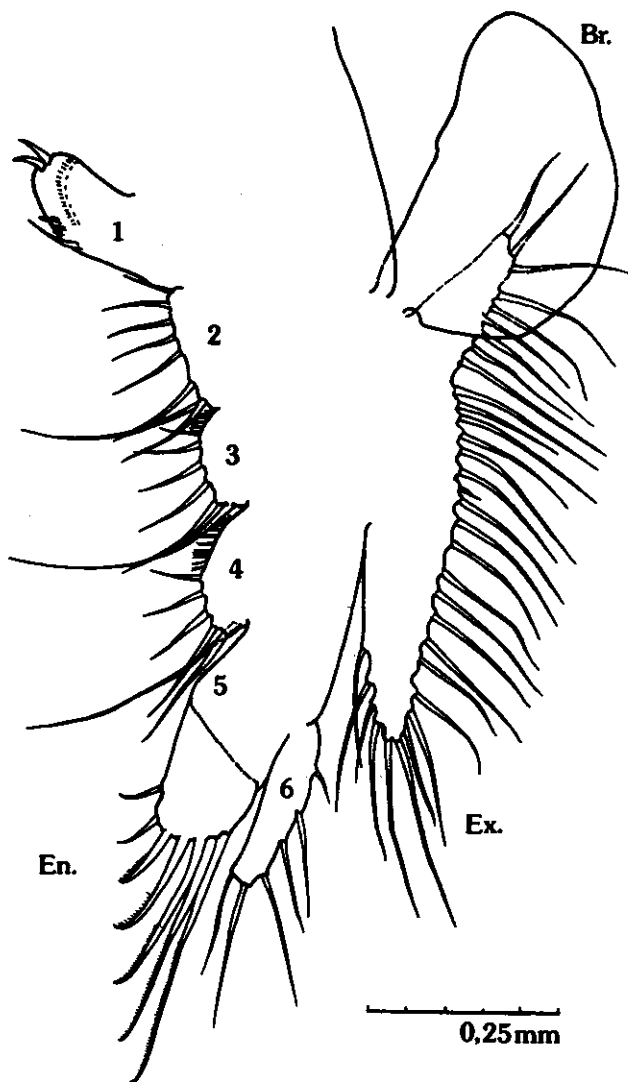


Figura 6. *Paramnadia guayanaensis*; ♀, holótipo. Vista frontal del primer apéndice postmaxilar izquierdo. De las dos filas de setas o cerdas del borde medial se presenta solamente la fila anterior. Br. = branquia; En. = endopodito; Ex. = exopodito; Fl. = flagelo; 1-6 = enditos 1-6, (denominaciones según Kuekenthal-Krumbach, 1926/27).

cortas y dirigidas hacia adelante. Los dos ramos de las segundas antenas se componen de 9 segmentos, el interno (posterior) y de 8 el externo (anterior). Ambos ramos están dotados de cerdas cortas y fuertes en la superficie anterior (dorsal) y setas largas en número variable en los bordes posteriores (ventrales). El número de segmentos depende de la edad; hembras más avanzadas en su desarrollo disponen hasta de 10 segmentos en el ramo interno. En muchos casos la separación de los segmentos no es completa y el recuento es difícil.

El holótipo cuenta con diecisiete segmentos postmaxilares completamente desarrollados con sus correspondientes apéndices. Los diecisiete segmentos están presentes desde el estadio S-8, etapa en la cual el décimo-séptimo par de extremidades todavía es muy pequeño. En las etapas posteriores comienzan a formarse rudimentos de un décimo-octavo segmento que sin embargo no completa su desarrollo y no forma apéndices. Las bránquias de los apéndices 4, 5, 6 y 7 poseen una extensión dor-

sal, en especial el sexto presenta una prolongación notable (comp. Fig. 7). El tamaño de estas extensiones parece relacionado con el tamaño absoluto de las extremidades. Los apéndices 5, 6 y 7 son los más desarrollados, una situación que no cambia con el crecimiento de acuerdo con la constancia en el número de segmentos. Los exitos de los apéndices 9 y 10 presentan un flagelo (Fig. 8). El orificio genital se abre a nivel del décimo-primer apéndice. Los apéndices posteriores son muy pequeños.

El telson de esta especie es de forma general romboide (Fig. 11). Las crestas dorsocaudales son aproximadamente rectas y portan una serie de espinas de diferente tamaño que en el caso del holótipo hembra están previstas de espinitas secundarias que están ausentes en el alótipo macho. Las espinas son relativamente delgadas y cortas. Las cres-

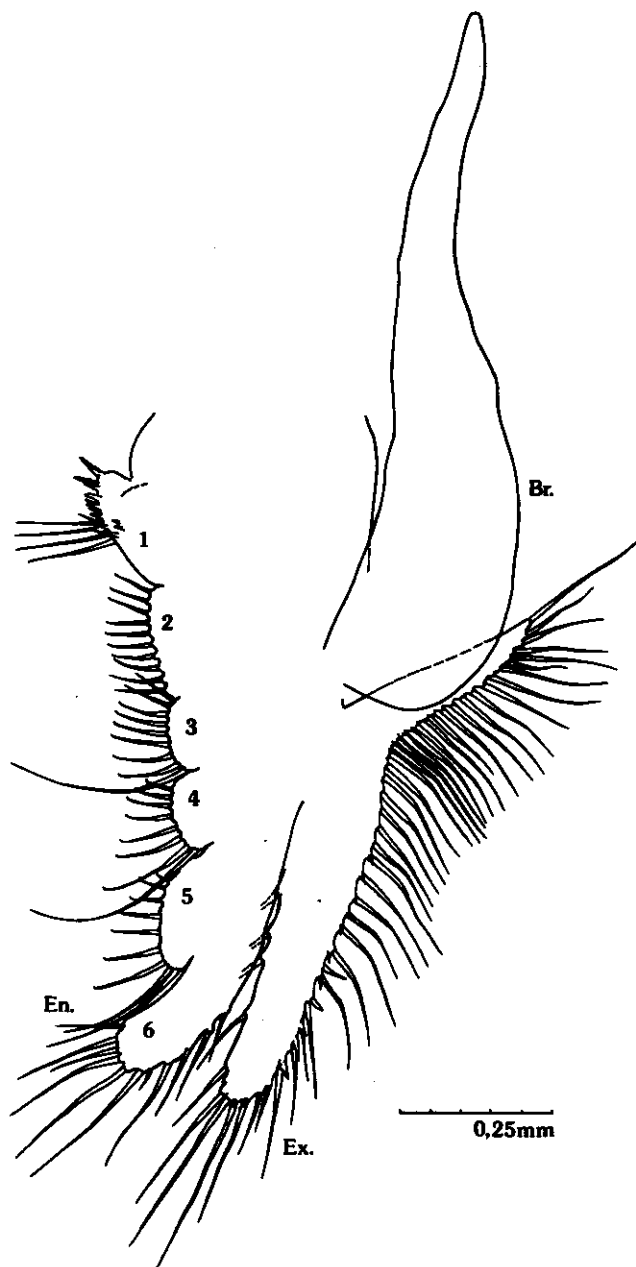


Figura 7. *Paramnadia guayanaensis*; ♀, holótipo. Vista frontal del sexto apéndice postmaxilar izquierdo. Abreviaturas y convenciones como en figura 6.

tas terminan con un proceso espinoso curvado fuerte que porta en su superficie pr3ximal una serie de dientes finos. El borde inferior terminal del telson se caracteriza por un proceso espinoso corto que porta ventralmente en la hembra una serie de espitas finas.

Los cerc3podos son de forma sinusoide y ligeramente m3s largos que en los machos (relaci3n cerc3podos-telson: 1: 1,3); la base carece en las hembras de setas largas y en su lugar porta pocas cerdas cortas, que se originan sobre la superficie interna (Fig. 11). La secci3n distal esta provista de dos hileras de dientes relativamente fuertes; el l3mite entre las dos partes presenta una espina fuerte con dentici3n fina.

Los huevos de esta especie son de forma redonda, su superficie se caracteriza por un relieve poco profundo, formado por crestas "longitudinales" y dos rebordes circulares (Fig. 8).

## Descripci3n del Macho

Los machos de esta forma son generalmente m3s grandes que las hembras a partir de la etapa ontog3netica "S-9".

El caparaz3n del macho presenta una forma subovalada con un contorno dorsal muy poco curvado. Como se mencion3 anteriormente la forma del caparaz3n depende en alto grado de la edad. Machos j3venes presentan un frente dorsal ligeramente proyectado hacia adelante. El par3tipo de referencia en la etapa S-11 con cinco l3neas de crecimiento presenta la t3pica joroba dorso-frontal; sin embargo, la adici3n de nuevas l3minas durante el proceso de crecimiento de las valvas hace menos notable su presencia en esta etapa (Figs. 1, 2). En esta fase el contorno frontal corta en 3ngulo aproximadamente recto la l3nea que comunica el extremo anterior de la bisagra dorsal con su extremo posterior. En ejemplares m3s avanzados comienza a formarse una curva c3ncava en la parte dorso-frontal, sin perderse, la caracter3stica joroba dorsal proyectada (Fig. 1c). Para las dimensiones de las valvas de este espec3men macho comparar Fig. 2 a. y la Tabla 1.

La cabeza del macho presenta caracter3sticas similares a la de la hembra. Se observa un rostro curvado m3s pronunciado con una proyecci3n ventral, los ojos nauplius y compuestos son relativamente m3s grandes (Figs. 2, 5). Las primeras y segundas antenas presentan caracter3sticas similares a las descritas para la hembra. Las primeras antenas son m3s largas y el segmento distal presenta un 3rea sensorial alargada (Fig. 5). Los dos ramos de las segundas antenas cuentan con diez segmentos; sin embargo, las terminales no son claramente separadas.

El macho en referencia cuenta con diecisiete segmentos postmaxilares claramente definidos y con los correspondientes pares de ap3ndices. Se observa un d3cimo-octavo segmento incompleto, cuyos l3mites posteriores se expresan claramente en la parte ventral y ventro-lateral en el lado derecho y hasta dorsal en el lado izquierdo. Este segmento carece de ap3ndices. El n3mero de segmentos completos y el n3mero de ap3ndices se mantiene constante desde la etapa S-8 en la cual el d3cimo-s3ptimo par de extremidades est3 presente de forma muy pequea. En mudas posteriores no se agregan ap3ndices adicionales como se pudo comprobar en el macho m3s grande encontrado y cuya edad corresponde a la etapa S-16 (comp. Fig. 1c).

Los primeros dos pares de ap3ndices postmaxilares son prehensiles y con caracter3sticas similares a las de los Limnadiidae y los Imnadiidae. En especial se observan discos de succi3n en posici3n terminal de los enditos 6 (comp. Fig. 9). Es interesante anotar que los machos utilizan los discos de succi3n no solamente en la reproducci3n sino regularmente durante la alimentaci3n. Los animales se fijan con la ayuda de los discos firmemente al sus-

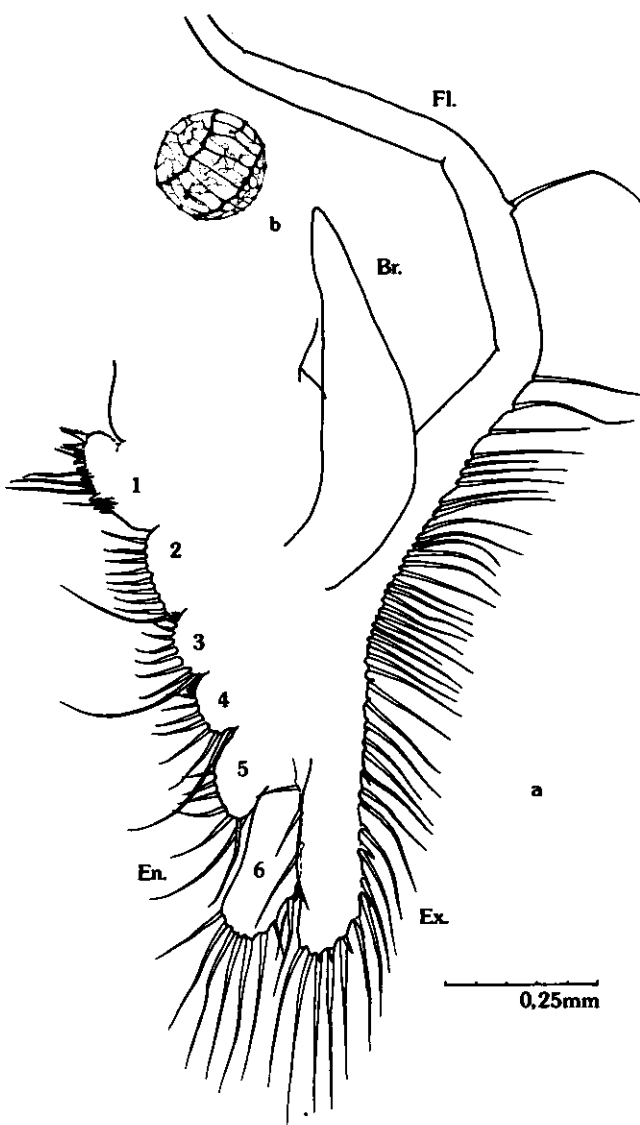


Figura 8. *Paraimnadia guayanaensis*; ♀ hol3tipo. Vista frontal del d3cimo ap3ndice postmaxilar izquierdo (a). Huevo, obs3rvase el relieve superficial (b). Abreviaturas y convenciones como en figura 6.

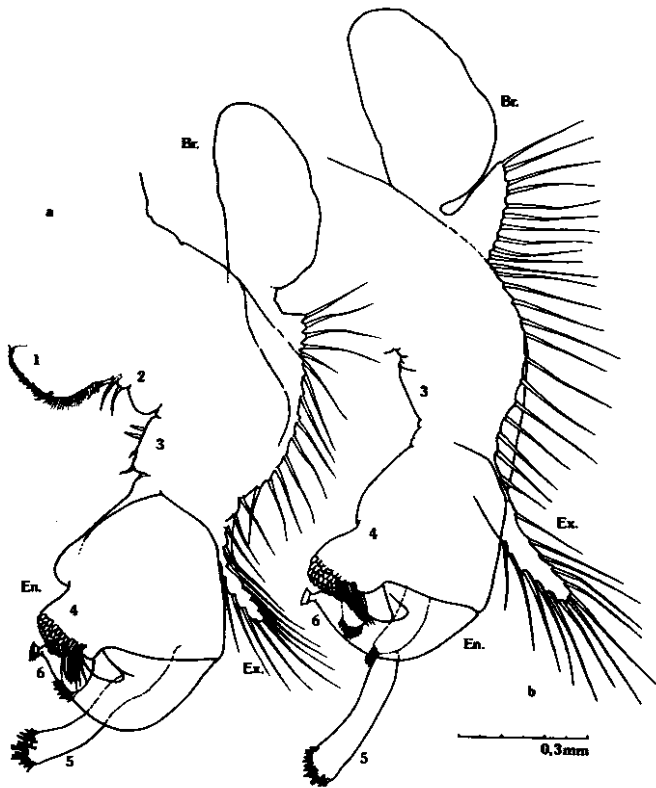


Figura 9. *Paraimnadia guayanaensis*; alótipo ♂ (No. ICN-CR-1206). Vista frontal del primer (a) y segundo (b) apéndice prehensil del lado izquierdo. Abreviaturas y convenciones como en Fig. 6. (La configuración tridimensional de la extremidad aparece distorsionada en el plano bidimensional de la gráfica).

trato y remueven con las fuertes cerdas mediales y mediodorsales de las segundas antenas el detritus, algas y otros materiales que posteriormente son filtrados.

Los enditos 5 del tercer par de extremidades cuentan con dos segmentos de forma casi cilíndrica (comp. Fig. 10). Como en el caso de las hembras, se observa que las branquias del quinto, sexto y séptimo apéndice se extienden dorsalmente en una notable prolongación. La tendencia de formar este tipo de prolongaciones dorsales se observa también en otras familias, como por ejemplo en los *Lepthetheriidae* y los *Imnadiidae*. La extensión dorsal más desarrollada en *Paraimnadia* es la del sexto par de apéndices, mientras en machos adultos de *Imnadia* el mayor desarrollo se desplaza hacia segmentos posteriores (Botnariuc, 1941), una situación que se observa también en *Lepthetheria*.

El telson es similar en estructura y forma a la de la hembra. Destacan en las crestas dorso-caudales espinas gruesas con puntas redondas y de forma curvada que carecen de la dentición secundaria observada en la hembra. (Fig. 11). El telson porta un proceso terminal ventral curvado que carece de espinitas. Los cercópodos son un poco más cortos que el telson (relación 1: 1,1) y portan sobre las superficies internas de sus bases una serie de setas cortas.

## Ecología y distribución

*Paraimnadia guayanaensis* se conoce hasta la fecha únicamente de la localidad típica, la determinación de sus adaptaciones ecológicas se restringe por lo tanto a las características deducibles de este entorno. La especie habita en abundantes poblaciones en un particular tipo de "rockpools", característicos para las extensiones colombianas del escudo guayanés. Las formaciones rocosas se levantan con poca altura sobre los suelos lateríticos del Llano. Los charcos son generalmente de contornos redondos u ovalados y han sido formados por factores climáticos. Son en su mayoría de dimensiones inferiores y presentan poca profundidad. Los diámetros en la mayoría oscilan entre 30 cm y 1 a 2 metros, con un máximo de 10 a 15 cm de profundidad. El fondo es aproximadamente plano aunque con un brusco relieve en dependencia de la micro-

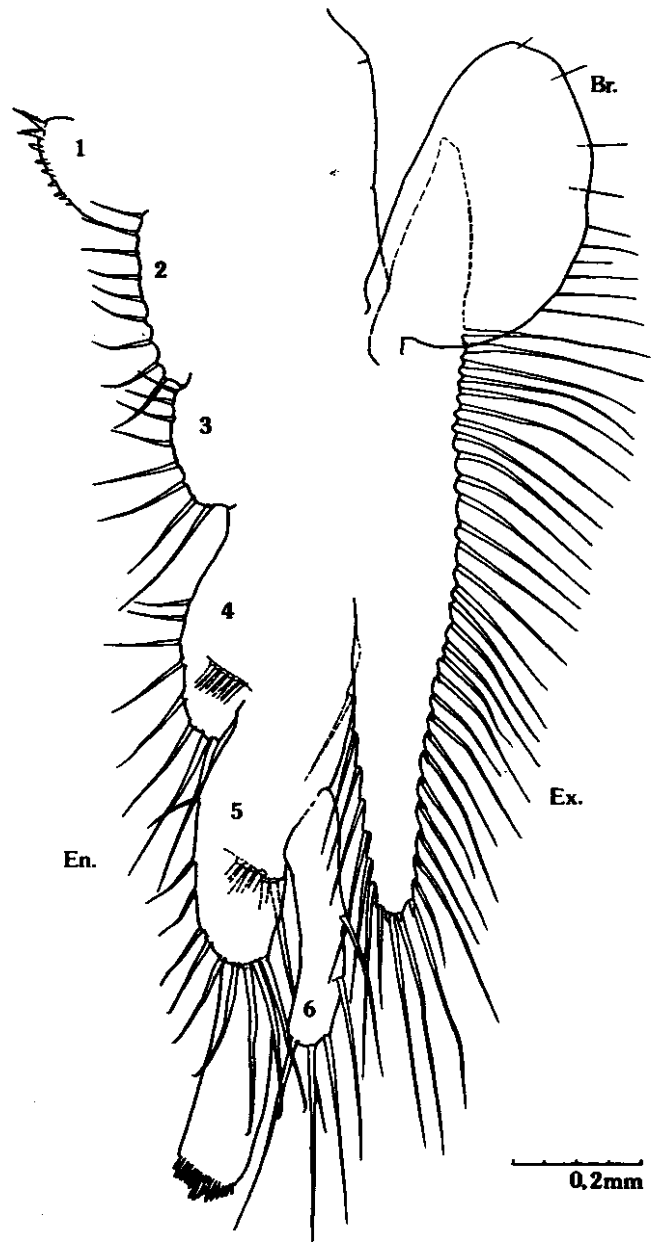


Figura 10. *Paraimnadia guayanaensis*; alótipo ♂ (No. ICN-CR-1206). Vista frontal del tercer apéndice del lado izquierdo. Abreviaturas y convenciones como en la Fig. 6.

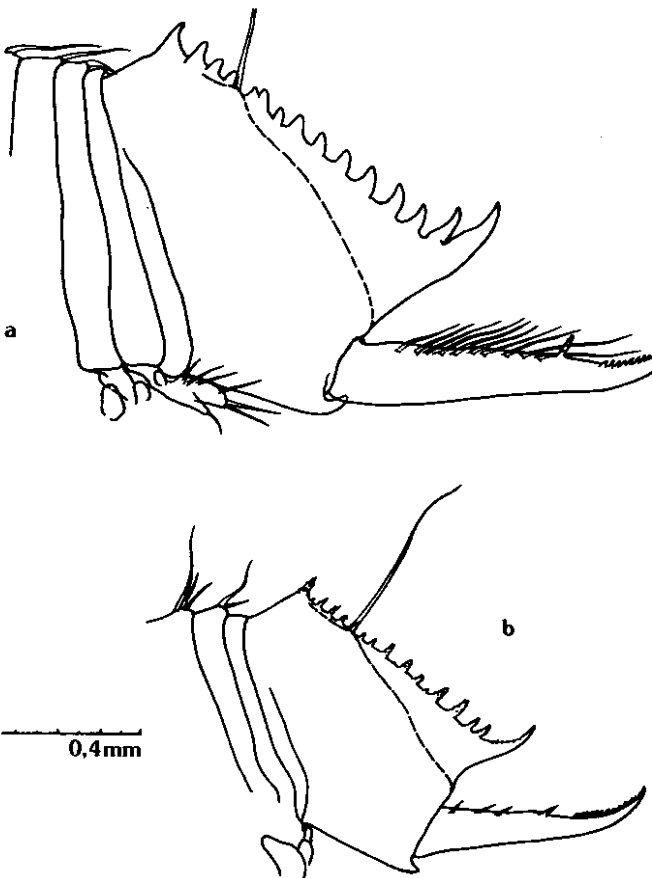


Figura 11. *Paraimnadia guayanaensis*; Vista lateral del telson con cercópodos, holótipo, ♀ (a); alótipo (ICN-CR-1206), ♂ (b).

estructura rocosa y generalmente cubierto con restos granulares de las rocas erosionadas. Existen gradientes de condiciones especialmente relacionados con la sedimentación de materiales finos, entre los charcos que se encuentran ubicados en las cimas, en las laderas o al pie de las rocas.

La localidad típica representa un ecotono de particulares características y el efecto de borde resulta en la presencia de seis especies de conchostráceos (*Paraimnadia*, *Eulimnadia magdalenensis*, *E. colombiensis*, *Lepthestheria*, *Lynceus* y *Cyclestheria*) cuya distribución local puede relacionarse con sus adaptaciones específicas. *Paraimnadia* se encuentra generalmente en los charcos de las cimas en poblaciones uniespecíficas abundantes. *Eulimnadia* y *Lepthestheria* habitan generalmente en los charcos que reciben una mayor cantidad de sedimentos finos en las laderas de las formaciones rocosas o en el llano circundante. *Lynceus* se encuentra en charcos más profundos y por lo tanto más duraderos en el llano, frecuentemente junto con *Dendrocephalus* (Crustacea, Anostraca), mientras *Cyclestheria* esta restringido a charcos semipermanentes y permanentes. La distribución de las formas mencionadas esta relacionada con varios factores parcialmente interdependientes y que en parte fueron discutidos con anterioridad (Roessler, 1991). Aquí serán mencionados: el régimen de temperatura, la duración y profundidad de los cuerpos de agua en relación con la duración mínima del ciclo vital y la presencia o ausencia de sedimentos.

*Paraimnadia* se encuentra a veces simpátricamente con *Lepthestheria* y raras veces con *Eulimnadia* en las laderas de las rocas, pero generalmente está restringido a sus cimas. La razón para esta restricción no es muy clara. La distribución de los conchostráceos encontrados en Colombia está normalmente relacionada con sus adaptaciones a la duración mínima de sus hábitat acuáticos. Las especies de más rápido desarrollo pertenecen al género *Eulimnadia* (Roessler, 1989, 1990, 1991). *Lepthestheria* es una forma de desarrollo relativamente lento, que adicionalmente prefiera charcos con sedimentos y/o fondos blandos en los cuales suele excavar. *Lynceus* igualmente requiere de charcos temporales de mediana duración y las adaptaciones de *Cyclestheria* ya han sido mencionadas (comp. Roessler et al. 1986). La duración del ciclo vital mínimo de *Paraimnadia* es considerablemente mayor que aquel de *Eulimnadia* y ligeramente más corto que el de *Lepthestheria*, como se comprobó en cultivos de laboratorio. La ausencia de *Eulimnadia* en los charcos en las cimas que cuentan con abundantes poblaciones de *Paraimnadia* demuestra una adaptación muy particular de ésta nueva forma que parece relacionada con una mayor tolerancia a altas temperaturas. Esta tesis concuerda con estudios anteriores sobre *Eulimnadia* que muestran tasas elevadas de mortalidad cerca de temperaturas de 42°C, que se acercan al límite superior de tolerancia. La mortalidad está sin embargo, relacionada con la edad y con el estado reproductivo, probablemente en dependencia con los requerimientos de oxígeno (larvas y ejemplares jóvenes sin huevos puestos o en formación toleran temperaturas más altas — Roessler, inédito).

La distribución geográfica puede ser solamente objeto de una hipótesis, con base en las condiciones de la localidad típica y las adaptaciones mencionadas, se supone una amplia distribución en las formaciones rocosas del Escudo de las Guayanas en regiones ecuatoriales. Es muy probable que la forma se encuentre simpátricamente tanto con *Lepthestheria* como con *Eulimnadia* en poblaciones temporales y alternas en relación con las condiciones predominantes.

#### Discusión

Como fue mencionado brevemente en la introducción, los géneros de conchostráceos descritos hasta la fecha permiten la agrupación de estos en seis familias, cuyas características distintivas están principalmente relacionadas con la estructura de las valvas, la morfología de la cabeza, del telson y de la organización de las extremidades. En el caso de formas fósiles no se cuenta sino con las características de las valvas.

*Paraimnadia guayanaensis* es una especie con una serie de caracteres, que en conjunto no permiten su ubicación taxonómica en una de las familias de conchostráceos hasta la fecha descritas, razón por la cual se propone en este trabajo la nueva fa-

milia Paraimnadiidae. El nombre expresa la estrecha relación taxonómica con la familia Imnadiidae Botnariuc, 1941, deducible de ciertas características del cuerpo blando. Al mismo tiempo se reconocen ciertas afinidades entre estas dos familias y los Limnadiidae G.O. Sars, 1896, como lo mencionó Botnariuc en el trabajo sobre la familia Imnadiidae (Botnariuc 1941; 1947).

Los caracteres más destacados compartidos por las familias Imnadiidae y Paraimnadiidae involucran el número total de segmentos y el número y la morfología de las extremidades, incluyendo los primeros dos pares de apéndices prehensiles de los machos. La morfología de la cabeza revela otras similitudes a diferencia de la región occipital que presenta un proceso destacado en el caso de *Imnadia*, mientras que en *Paraimnadia* se observa la ausencia de este proceso y un contorno redondeado, que por el otro lado es típico para la familia Limnadiidae. De esta última familia ambas formas se diferencian como las demás familias por la ausencia del típico órgano frontal ("Haftorgan", "Scheitelorgan") en forma de campana.

Los caracteres morfológicos del telson de ambas especies son comparables y caben en general dentro del marco de las variaciones observables en el género *Eulimnadia* de la familia Limnadiidae. En el caso de *Paraimnadia* se observa solamente en el macho una dotación de cerdas cortas en la parte basal, mientras que *Imnadia* cuenta en ambos sexos con una densa población de setas. Daday (1925; 1926) considera la ausencia de estas setas como rasgo primitivo.

Las etapas naupliales y metanaupliales de *Paraimnadia* se caracterizan por un labro de contornos redondos similares a los descritos para *Imnadia* (Botnariuc, 1947).

Mientras las diferencias anteriormente mencionadas probablemente no justifican la separación de *Paraimnadia* de *Imnadia* sino a nivel de género, los rasgos estructurales y morfológicos diferentes de las valvas y del caparazón indican dos líneas evolutivas distintas que requieren de la erección de una nueva familia en el caso de *Paraimnadia*.

La comparación del modo de crecimiento del caparazón respecto de la bisagra dorsal y referente a la agregación de nuevas láminas y a la conservación de las láminas externas de las exuvias de las valvas de las familias Cyclestheriidae, Cyzicidae, Imnadiidae, Lepthestheriidae, Limnadiidae y Paraimnadiidae revela básicamente dos tipos diferentes: el primero (y posiblemente más primitivo) corresponde a la formación de una zona de confluencia de los bordes dorsales anteriores de las nuevas láminas, a lo largo de la prolongación de la bisagra dorsal en línea recta o curvada en Cyzicidae, Lepthestheriidae, Limnadiidae e Imnadiidae. El segundo está representado por la separación de la zona de confluencia, del extremo anterior de la bisagra dorsal,

lo que causa en vista lateral la impresión de un cruzamiento de las líneas de crecimiento en esta zona o dicho de forma diferente, de la rotación de los bordes anteriores de las láminas externas de las valvas superpuestas alrededor de un punto de confluencia, muy por debajo del extremo anterior de la bisagra como se ilustra en la Fig. 3. Este último caso se observa en Cyclestheriidae y Paraimnadiidae. En consecuencia, en ambos casos se produce una jorobación de la parte dorsofrontal del caparazón y una incisión a altura del punto o de la zona de confluencia.

Las diferencias tipológicas de las valvas aquí mencionadas no solamente separan los Imnadiidae de los Paraimnadiidae sino que acercan a Imnadiidae y Limnadiidae. La similitud entre las valvas probablemente indujeron a Hertzog (1935) a considerar algo forzoso a *Imnadia yeyetta* como representante de la familia Limnadiidae, una clasificación que posteriormente fue corregida por Botnariuc (1941).

Otras diferencias de las valvas de las dos familias Imnadiidae y Paraimnadiidae fueron mencionadas anteriormente. Con la nueva familia se aumenta a tres el número de familias de conchostráceos, basadas en una sola especie (Cyclestheriidae, Imnadiidae, Paraimnadiidae), una situación que no debe sorprender para un grupo taxonómico cuyos orígenes se remontan a paleozóico. Aunque el sistema taxonómico de los "entomostáceos" está actualmente en fuertes y contradictorios "movimientos", como se indicó en la introducción, no puedo abstenerme de mencionar que la agrupación de las familias de la unidad Spinicaudata Linder 1945 (expuesto por Bowman & Abele 1982) en dos superfamilias me parece satisfactoria y que la superfamilia Limnadioidea Baird, 1849 debe incluir además de los Cyclestheriidae y Limnadiidae, a las familias Imnadiidae Botnariuc 1941 y Paraimnadiidae.

Las cuatro familias representan, en nuestro concepto, antiguas líneas evolutivas paralelas en función de adaptaciones ecológicas diferentes. La familia cosmopólita Limnadiidae cuenta con un número amplio de especies que se adaptaron exitosamente especialmente a charcos temporales de corta duración, mientras los no menos exitosos y monotípicos Cyclestheriidae con una distribución cosmopólita y ciruntropical han conquistado un gran número de cuerpos de agua semipermanentes y permanentes en presencia de un gran número de potenciales depredadores (Roessler & Sánchez, 1986). Este medio, probablemente el más conservador de los cuerpos de aguas continentales dulces disponibles, aparentemente no ha provocado una mayor diversificación de esta especie tan ampliamente distribuida. La familia uniespecífica Imnadiidae está aparentemente restringida a ciertas regiones de Europa Central (comp. Thiery & Pont, 1987). Sus adaptaciones ecológicas no han sido estudiadas en mayor grado.

La familia *Paraimnadiidae* es posiblemente también monotípica y aparentemente endémica y su adaptación particular podría consistir entre otros, en una particular tolerancia a temperaturas muy altas como resultado de la competencia con otros conchostráceos ante todo del género *Eulimnadia*, lo que podría haber permitido su supervivencia hasta el presente.

La distribución geográfica de *Paraimnadia guayanaensis* no es muy clara como se mencionó anteriormente, ya que no se conoce sino de la localidad típica. Con base en las observaciones ecológicas anteriormente discutidas y especialmente con respecto a la separación espacial de otros conchostráceos (*Eulimnadia*, *Leptheria*, *Cyclestheria*, *Lynceus*) que habitan en la misma área, pero sólo ocasionalmente en los mismos microhábitats, se debe suponer que la forma está ampliamente distribuida siguiendo las extensiones de las partes bajas de las formaciones rocosas del Escudo Guayanés.

#### Agradecimientos

El estudio recibió el apoyo financiero de COLCIENCIAS (Proyecto No. 1204-05-127-86) y de la Universidad de los Andes. Agradezco la colaboración de funcionarios del HIMAT durante expediciones conjuntas a la Orinoquia Colombiana que hicieron posible la realización del presente trabajo.

#### Bibliografía

- Barnes, R.D. 1985. Zoología de los Invertebrados. México.
- Botnariuc, N. & T.R. Orghidan, 1941. Sur une nouvelle espèce du genre *Imnadia* trouvée en Roumanie et sur les *Imnadiidae* n. fam. Acad. Roum. Bull. Sect. Scient.; 24 (4): 239-246.
- Botnariuc, N. 1947. Contributions à la connaissance des phyllopo- des conchostracés de Roumanie. Not. Biol.; 5 (1-3): 68-158.
- Bowman, T.E. & L.G. Abele, 1982. Classification of the recent Crustacea. 1-27. In: The Biology of Crustacea. I. Bliss, D.E. (Ed.).
- Daday De Décs, E. 1925. Monographie systématique des phyllopo- des conchostracés. Troisième Partie. Ibid. 10 (8): 143-148.
- . 1926. Monographie systématique des phyllopo- des conchostracés. Troisième Partie (Suite). Ibid. 10 (9): 1-81.
- Fryer, G. 1987. A new classification of the branchiopod Crustacea. Zool. J. Linn. Soc. 91: 357-383.
- Hertzog, L., 1935. Notes faunistiques de Camarque I, Crustacés. Bull. Soc. Zool. France 5 (60): 265.
- Kueckenthal, W. & T. Krumbach, 1926/27. Handbuch der Zoologie. III. De Gruyter, Berlin.
- Moore, R.C., 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R. Arthropoda, 4: 1-651. University of Kansas and Geological Society of America Inc., Boulder, Colorado.
- Packard, A.S., 1883. A monograph of the phyllopod crustacea of North America. Twelfth Ann. Rept. U.S. Geol. and Geogra. Surv. for 1878 (Hayden). 1: 295-592.
- Pennak, R.W., 1989. Fresh-Water Invertebrates of the United States Third Edition. New York. John Wiley & Sons.
- Roessler, E.W. & M. Sánchez, 1986. Estudios sobre los "Entomostráceos" de Colombia. I. Contribuciones al conocimiento de la Historia Natural de *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859), (Arthropoda, Crustacea, Conchostraca), con énfasis en aspectos bioecológicos y del ciclo vital. *Caldasia* 14 (68-70): 679-707.
- Roessler, E.W., 1990. Estudios sobre los "Entomostráceos" de Colombia. II. Estudio taxonómico de una nueva especie colombiana del género *Eulimnadia* Packard, 1874, *Eulimnadia magdalenensis* n. sp. (Arthropoda, Crustacea, Conchostracea). *Rev. Acad. Col. Cienc.* 17 (66): 595-603.
- . 1989. III. Estudio taxonómico de una nueva especie colombiana del género *Eulimnadia* Packard, 1874, *Eulimnadia colombiensis* n. sp., (Arthropoda, Crustacea, Conchostraca). *Caldasia* 16 (76): 58-65.
- . 1991. IV. Estudio taxonómico de una nueva especie del género *Limnadia* Brongniart, 1920, *Limnadia orinoquiensis* (Arthropoda, Crustacea, Conchostraca). *Caldasia* (en prensa).
- Thiery, A. & D. Pont. *Eoleptheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859) conchostracé nouveau pour la France (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca). *Vie Milieu*, 37 (2): 115-121.