

INTRODUCCIÓN

Los Picnogónidos (Latreille, 1810) son una clase de Artrópodos Quelicerados, mayoritariamente bentónicos y marinos (algunos resisten aguas salobres), que consta aproximadamente de 1.330 especies (Munilla y Soler-Membrives, 2009; Bamber y El Nagar, 2014) repartidas en 77 géneros vivientes y 9 fósiles. Muchas especies viven entre las Algas o rizomas de Fanerógamas, otras en fondos detríticos, arenosos o fangosos, algunas de ellas son intersticiales, otras son endoparásitas de Bivalvos o depredadoras de anémonas, un pequeño número son batipelágicas asociadas a medusas y otras son comensales. Se distribuyen por todos los mares del mundo, incluidos los polares, entre 0 y 7.310 m de profundidad. Por su aspecto parecen y se les llama vulgarmente “arañas de mar”; su tamaño es variado, desde pocos milímetros en ejemplares costeros de aguas templadas y tropicales hasta 75 cm (con las patas extendidas) en algunos *Colossendeidae* de gran profundidad (fig. 137D). La cutícula es quitinosa y posee poros, sedas, setas, espinas y tubérculos que constituyen características taxonómicas. Las monografías más recientes del grupo son las de Fage (1968), King (1973) y Arnaud y Bamber (1987).

Los antecedentes faunísticos de este grupo en las aguas íbero-baleares son relativamente abundantes pero dispersos a lo largo de nuestra geografía. El primer trabajo sobre Picnogónidos ibéricos se debe al padre Franganillo (1918), que cita la primera especie *Nymphon cienfuegosi* (Franganillo, 1818) –sinónimo de *Nymphon gracilis* Leach, 1814– en aguas de Gijón, aunque lo engloba entre los Crustáceos. Más tarde aparecieron otros estudios realizados por Nogueira en Portugal (1956, 1967), los seis trabajos de De Haro realizados en la costa catalana (1965a, 1965b, 1966a, 1966b, 1967a, 1967b) resumidos en De Haro (1978); el de Arnaud (1973) en el golfo de Vizcaya; las contribuciones de Stock (1968a, 1988) del norte de Cataluña y de la zona de Gibraltar, respectivamente. Asimismo, Munilla (1978, 1981), Munilla y De Haro (1984), y recientemente Soler-Membrives (2010), publican también trabajos realizados en la Costa Brava catalana. Igualmente, destacan varios artículos de Munilla (1982a) sobre la costa alicantina, Castellón de la Plana (Munilla, 1984), norte de España (Munilla, 1989, 1997), zona gibraltareña (Munilla, 1988a), Nerja, Málaga (Munilla, 1991a), sur de la Península (Munilla, 1993a) y acerca del Mediterráneo español (Munilla, 1993b, 1997); además, en los trabajos de Ros (2004) y Ros y Munilla (2005) se publican los Picnogónidos de la fauna andaluza. Asimismo, Juan (1990) y Munilla (1993b) mencionan las primeras especies en las islas Baleares. En el año 1992, Pérez-Ruzafa y Munilla publican un trabajo ecológico del mar Menor (Murcia) y Munilla y Nieto (1999) hacen lo mismo en las islas Chafarinas. Finalmente, Munilla y San Vicente (2000, 2005) dedican sus publicaciones a los Picnogónidos suprabentónicos capturados en la playa de Creixell, Tarragona, y en otras playas catalanas, respectivamente.

Actualmente, se puede decir que los Picnogónidos ibéricos están bastante estudiados en el ámbito infralitoral, y algo en el circalitoral, pero no así en aguas más profundas, sobre todo en el Mediterráneo, donde solo se conocen

5 ejemplares por debajo de los 100 m. Las 5 únicas expediciones que muestrearon aguas profundas de la península Ibérica son las de Arnaud (1973), hasta 1.200 m en el golfo de Vizcaya, sin aportar nuevas especies entre las 12 que se capturaron; las expediciones francesas BIOGAS y POLYGAS (Stock, 1978a, 1979) en el golfo de Vizcaya y aguas atlánticas francesas, entre 330 y 4.715 m, que aportaron 7 nuevas especies entre las 25 capturadas; la expedición francesa BALGIM, realizada por aguas del golfo ibero-marroquí, estrecho de Gibraltar y mar de Alborán, que capturó 20 especies de Picnogónidos entre 131 y 2.100 m, 2 de ellas nuevas para la ciencia, (Stock, 1988); y por último, la campaña española FAUNA I (dentro del proyecto FAUNA IBÉRICA), en aguas de la plataforma continental andaluza, que aportó 2 nuevas especies entre las 18 capturadas, entre 12 y 490 m, y una nueva cita europea (Munilla, 1993a).

En total, se han cotejado hasta el comienzo de esta monografía alrededor de 12.300 individuos en aguas ibéricas y de las islas Baleares, capturados en aproximadamente 442 estaciones y pertenecientes a 51 especies, de las que 41 se citaron en el Atlántico, 30 en el Mediterráneo y 21 eran comunes. Con la presente contribución, el número de individuos estudiados se acerca a los 17.500, capturados en 590 estaciones y el número de especies aumenta a 65. En el presente trabajo se incluyen además algunas colecciones inéditas como las de Galicia (DIVA-Artabria), Lisboa (Museu Bocage), la colección INSUB (San Sebastián), la procedente del área protegida “El Cachucho” (Asturias), la de Dragonera (Toni Box) y la colección de la tesis doctoral de la Dra. Soler-Membrives (Soler-Membrives, 2010).

El marco geográfico que abarca este estudio se puede observar en el mapa de la figura 1, en el cual las diferentes zonas se han delimitado siguiendo las directrices del proyecto FAUNA IBÉRICA: tres zonas dentro de la región Mediterránea (Mediterráneo Septentrional, Mar Balear y Levante, Sureste Cálido), la región del Mar de Alborán, que alberga la fauna entrante del Atlántico y que tiene un régimen de corrientes especial, una región de tránsito entre el océano Atlántico y el Mediterráneo (región del Estrecho de Gibraltar), tres zonas atlánticas de la región Lusitánica (Sector Sur, Sector Intermedio y Sector Gallego), y finalmente la región del Golfo de Vizcaya. El área geográfica que abarca esta monografía se enmarca entre las coordenadas 36° a 45°N y de 5°E a 11°O (fig. 1).

Los objetivos del presente trabajo son los siguientes:

1. Elaborar una monografía de Picnogónidos ibéricos y de las islas Baleares, en la que no solo se describen y figuran las especies correspondientes, sino que también se expone la ecología y biología de algunas de ellas, así como la distribución geográfica y batimétrica de cada una.
2. Abordar la revisión taxonómica en profundidad de las colecciones existentes, tanto las de los autores de esta monografía como las procedentes de otras instituciones. Asimismo, se ha hecho una puesta al día de las sinonimias y nuevas combinaciones existentes de cada especie.

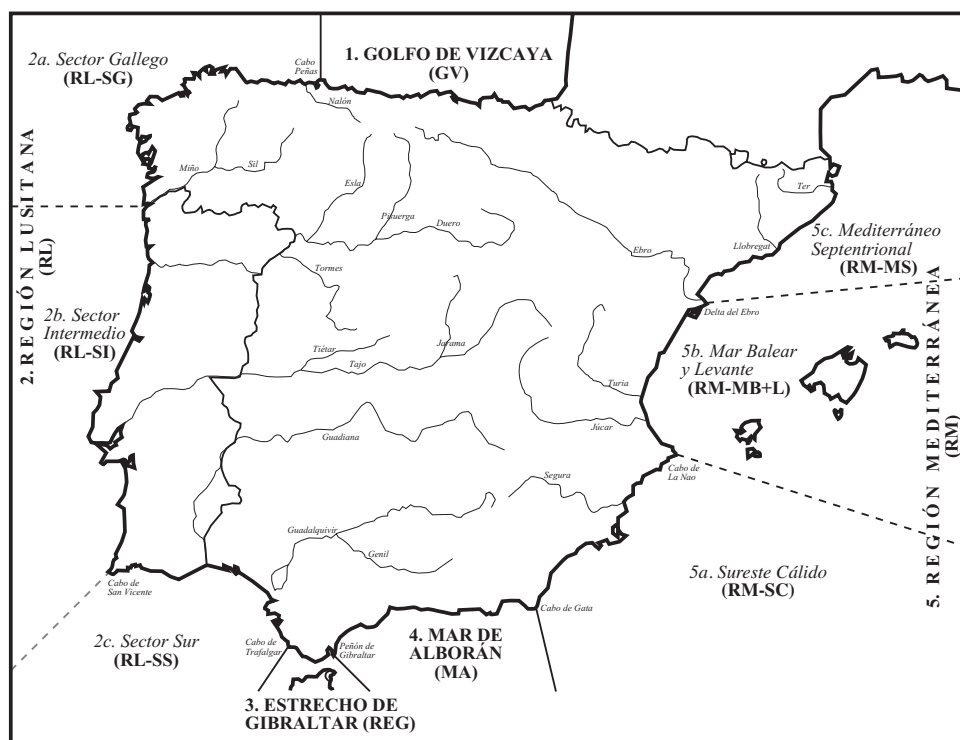


Fig. 1. Zonas marítimas consideradas en el Proyecto Fauna Ibérica.

3. Confeccionar unas claves dicotómicas que sirvan para especies mediterráneas y atlánticas europeas, y faciliten así a la comunidad científica la correcta identificación de los Picnogónidos ibéricos y de las islas Baleares.
4. Exponer en Internet la base de datos elaborada en el proyecto, haciendo énfasis en la lista de especies, su batimetría, substratos en que se hallan y distribución geográfica ibero-balear de cada una.

La confección de este trabajo se ha basado fundamentalmente en las colecciones y publicaciones del primer autor y en las colecciones conseguidas expresamente para el proyecto. Dentro de estas últimas, hemos de agradecer profundamente al Dr. Victoriano Urgorri de la Universidad de Santiago de Compostela y a su equipo que nos hayan cedido los ejemplares de la colección DIVA-Artabria03 (proyecto nº PGIDIT01PXI20008PR financiado por la Xunta de Galicia), al Dr. Jean-Claude Sorbe de la Université de Bordeaux, por permitirnos estudiar los ejemplares del proyecto “Cachucho”, que corresponde al Banco Le Danois, montaña submarina del Cantábrico que ha sido declarada

primera área submarina protegida de España, situada a 65 km de Ribadesella, proyecto ECOMARG-2004, IEO), a la Dra. Alexandra Castresana del Museu Bocage de Lisboa, por permitir al primer autor el estudio de las colecciones del Museo *in situ* y por su exquisito trato humano durante la estancia, al Dr. A. Box, de la Universidad de las Islas Baleares, por cedernos y remitirnos amablemente su colección de Dragonera y finalmente a Mikel Marquiegui y José M.^a Ruiz, de la Sociedad cultural INSUB de San Sebastián, por donar espontáneamente al proyecto las colecciones de Picnogónidos ibéricos de dicha institución. A todos ellos nuestro más sincero agradecimiento, ya que su contribución ha sido determinante en la elaboración de la obra. Igualmente quisiéramos agradecer al Ministerio de Ciencia e Innovación la concesión del subproyecto titulado “FAUNA IBÉRICA. CHELICERATA. PYCNOGONIDA” (referencia CGL2007-66786-C08-04) y a la Dra. María de los Ángeles Ramos, directora de los Proyectos FAUNA IBÉRICA (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, CSIC), por albergarnos en su proyecto coordinado y por las facilidades que nos han brindado, ella y sus colaboradores (Victoria Remón y José Fernandez) en la confección y edición de este trabajo. Los excelentes esquemas de las especies han ido a cargo de Jordi Corbera. Las mayor parte de las figuras y fotografías de la monografía pertenecen al proyecto FAUNA IBÉRICA. CHELICERATA. PYCNOGONIDA.

Por último, tanto autores como editores de esta monografía agradecen a la Smithsonian Institution of Washington, al Institute of Marine Research, de Bergen, Noruega, a CIMACANARIAS y a Boldsystems.org el permiso concedido para reproducir algunas ilustraciones.

POSICIÓN SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS *PYCNOGONIDA*

Posición dentro de los Artrópodos

El término *Pycnogonida* (Latreille, 1810) deriva de las raíces griegas *pyknos* = abarrotado, lleno, y *gony* = rodillas. Constituyen un grupo de Artrópodos marinos de afinidades inciertas, frecuentemente ligados a los Quelicerados (ver revisión en Dunlop y Arango, 2005). Este grupo está definido firmemente por sus particulares caracteres o autapomorfías: una prominente trompa externa, un par de apéndices ventrales situados en el segmento cefálico (llamados ovígeros), un tronco reducido –provocando la prolongación de diferentes órganos (digestivos y reproductores) a las patas– y un abdomen restringido a un solo artejo (Arnaud y Bamber, 1987; Dunlop, 2010). Pero además poseen un cuerpo en buena parte segmentado, con 7-9 metámeros, cada uno con su par de apéndices correspondiente (Munilla, 1999), a diferencia de los Euquelicerados, que presentan un prosoma insegmentado con seis metámeros y seis pares de apéndices. Todas estas autapomorfías están compartidas por todos los repre-

sentantes del grupo *Pycnogonida*, confirmando un monofilismo claro. Otro aspecto peculiar y único que apoya la monofilia de este grupo es la presencia de algunas especies poliméricas, con uno o dos segmentos extras del cuerpo, dando lugar a especies con cinco o seis pares de patas locomotoras (Arnaud y Bamber, 1987).

Aunque los Picnogónidos están bien definidos como un único grupo monofilético, la discusión surge al posicionarlos dentro de los Artrópodos. Los recientes análisis morfológicos, moleculares o de fósiles muestran discrepancias en cuanto a su posición sistemática y filogenética dentro del phylum. Diversos estudios (Edgecombe *et al.*, 2000; Giribet y Ribera, 2000; Giribet *et al.*, 2001; Maxmen *et al.*, 2005; Scholtz y Edgecombe, 2006; Bamber, 2007; Ungerer y Scholtz, 2009) proponen situar a los Picnogónidos fuera de los Quelicerados y como el grupo más primitivo de los Artrópodos actuales, es decir, como grupo basal hermano de los Euartrópodos o Cormogónidos (fig. 2), basándose en la presencia de una larva protonymphon exclusiva y de apéndices ovigerales, de una probóscide con simetría trirradial, así como la existencia de gonoporos en las patas. El taxon *Cormogonida* (poros sexuales en el cuerpo), definido por Zrzavy *et al.* (1998), incluiría a los Euquelicerados y Euartrópodos mandibulados, quedando *Pycnogonida* (*Euchelicerata* + *Mandibulata*). En cambio,

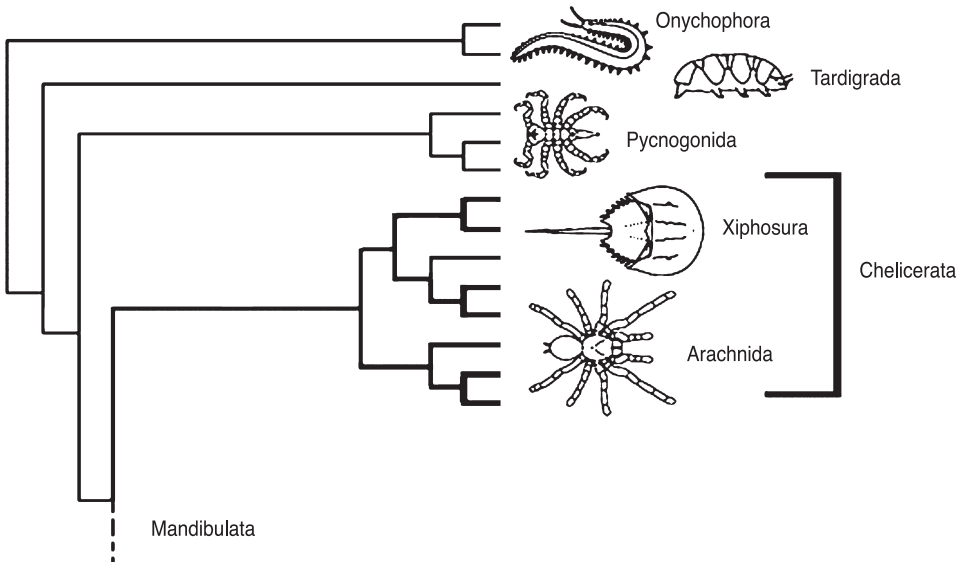


Fig. 2. Cladograma que muestra la hipótesis en la que los Picnogónidos no son Quelicerados y constituyen un grupo

basal dentro de los Artrópodos, articulándose como grupo hermano de los Euartrópodos (Quelicerados +

Mandibulados) (modificado de Giribet *et al.*, 2001).



Fig. 3. Larva
postprotonymphon
de *Cambropycnogon*
klausmuelleri, del
Cámbrico tardío sueco

datada hace 501 Ma
(según Dunlop, 2002,
2010). Nótese que los
primeros apéndices son
quelados y representaría

el primer fósil de
Quelicerado.
Tamaño del espécimen:
0,25 mm.

otro grupo de autores posicionan a los Picnogónidos dentro de los *Chelicerata* pero como grupo hermano con los Euquelicerados (Wheeler y Hayashi, 1998; Giribet *et al.*, 2005; Jager *et al.*, 2006; Dunn *et al.*, 2008; Edgecombe, 2010; Giribet y Edgecombe, 2012), entendiendo como Euquelicerados a los Arácnidos y Xifosuros (figs. 4, 5). Esta hipótesis se basa en el hecho de que ambos grupos comparten un primer par de apéndices quelados como potente sinapomorfía, además de la pérdida de antenas, la homología de palpos y pedipalpos (Giribet y Edgecombe, 2012) y la tagmatización del cuerpo en prosoma y opistosoma, según algunos autores (King, 1973; Weygoldt, 1986; Wheeler y Hayashi, 1998; Brusca y Brusca, 2005; Manuel *et al.*, 2006). Soporte de ello es el estudio neurohistoanatómico de Brenneis *et al.* (2008) en el que demuestran que la inervación de los quelíceros de los Picnogónidos (llamados quelíforos en la terminología anglosajona) es deutocerebral, contrariamente a Maxmen *et al.* (2005), que postulan que los quelíceros están inervados en posición anterior, en el protocerebro. Así pues, Brenneis y colaboradores (2008), Dunlop y Arango (2005), Manuel *et al.* (2006) y Giribet y Edgecombe (2012) reafirman la homología entre dichos apéndices y los quelíceros de los Euquelicerados. El fósil del Cámbrico sueco descrito por Waloszek y Dunlop (2002) (fig. 3) sería el hallazgo más antiguo de los *Chelicerata sensu latu* (Dunlop, 2010), suponiendo que los Picnogónidos sean Quelicerados. El último trabajo sobre el tema (Meusemann *et al.*, 2010), que incluye 117 táxones de Artrópodos y 129 genes, muestra un grupo monofilético de Quelicerados que incluye a los Picnogónidos. Esta conclusión se apoya también en otros análisis filogenéticos (Dunn *et al.*, 2008; Regier *et al.*, 2010) así como los estudios de los genes Hox (Jager *et al.*, 2006; Manuel *et al.*, 2006).

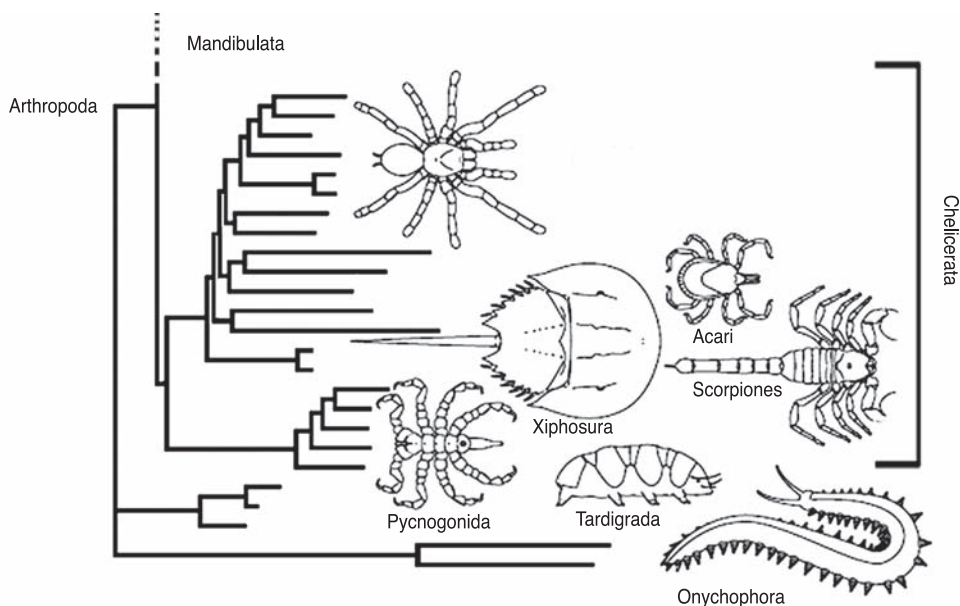


Fig. 4. Cladograma que muestra la hipótesis en la que los Pycnogónidos

son Quelicerados (grupo hermano de los Euquelicerados)

(modificado de Giribet et al., 2001).

En resumen, la hipótesis actualmente más convincente es la de aceptar los Pycnogónidos como Quelicerados, siendo estos últimos un grupo monofilético; ello implica que los Pycnogónidos constituyen un grupo hermano de los Euquelicerados (Arácnidos y Xifosuros) (figs. 4, 5). En la hipótesis alternativa (los Pycnogónidos no son Quelicerados) los *Chelicerata* figurarían como un grupo parafilético (fig. 5).

Filogenia interna

Conviene indicar que en este punto se utilizan las grafías de táxones según aparecen en las diferentes publicaciones mencionadas aunque no estén actualizadas.

La categoría taxonómica asignada al grupo por distintos y numerosos autores aún es motivo de controversia: subtipo o clase. Dentro de la tendencia monofilética artropodiana, son considerados como una clase taxonómica dentro del subtipo *Chelicerata* (Arnaud, 1987; Arnaud y Bamber, 1987), pero si se sigue la teoría polifilética son un subtipo dentro del tipo *Chelicerata* (Manton, 1978; Bergström et al., 1980). Recientemente, Bamber (2010) los propone como clase considerando a los Pycnogónidos como grupo hermano de los *Euarthropoda*.

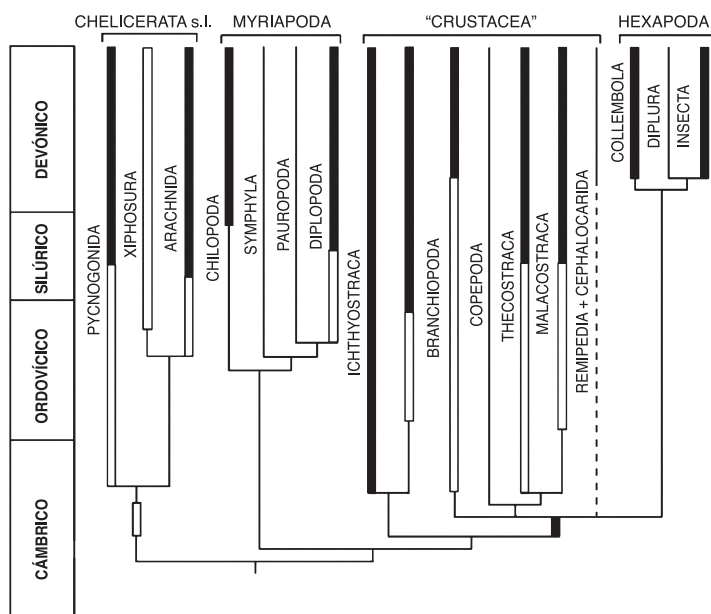


Fig. 5. Filogenia paleontológica de los Artrópodos (según Edgecombe,

2010). Soporta la diferenciación entre los clados monofiléticos Cheilicerata y Mandibulata

(Myriapoda + Crustacea + Hexapoda) y la inclusión de Pycnogonida en Cheilicerata.

En la presente monografía también se consideran como una clase taxonómica por ser la opción más aceptada y fundamentada hoy en día, pero como grupo hermano de los *Euchelicerata* (véase el epígrafe anterior, Posición dentro de los Artrópodos).

En la historia de los trabajos filogenéticos de los Picnogónidos hallamos ocho esquemas que plasman la filosofía de sus autores en un cierto momento. El primero es el de Hedgpeth (1947), el cual opina que cada familia proviene de un antecesor común a todas ellas, existiendo géneros que enlazan familias. El segundo corresponde a Fry (1978), que muestra un diagrama derivado de aplicar la taxonomía numérica a 45 caracteres morfológicos en 73 géneros, resultando un aumento substancial de familias, que pasaba de 8 a 27 y que apenas ha tenido seguidores. En el tercero, Munilla y De Haro (1981) proponen una filogenia basada en criterios electroforéticos, inmunológicos y morfológicos en donde aparecen como más primitivos los *Nymphonidae* y como más evolucionados los *Pycnogonidae*. Más tarde, Stock (1994) muestra un árbol filogenético basado en la pérdida de artejos en abdomen, probóscide y apéndices cefálicos. Más aún, Munilla (1999) (fig. 6) presenta un cladograma basado en una evolución morfológica regresiva (pérdida de alguna estructura a través del tiempo), donde, de acuerdo con Bamber (2007), la presencia

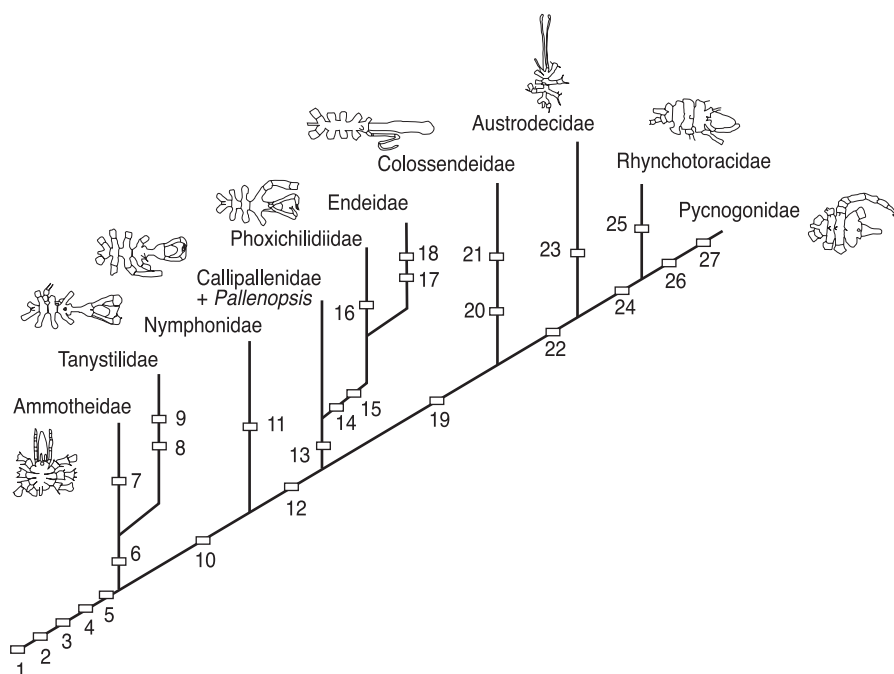


Fig. 6. Cladograma filogenético propuesto para las familias de Pycnogónidos, basado en la evolución regresiva: pérdida de apéndices cefálicos, del número de artejos y de poros genitales femeninos (modificado de Munilla, 1999). 1: presencia de quelíceros. 2: palpos con un máximo de 10 artejos. 3: ovígeros con 10 artejos en machos y hembras. 4: patas con 8 artejos (sin contar las uñas). 5: poros sexuales

femeninos en todas las patas. 6: quelas poco desarrolladas o nulas en adultos. 7: palpos con 6-10 artejos. 8: quelíceros transformados en un muñón. 9: palpos con 4-7 artejos. 10: quelas bien desarrolladas. 11: palpos con 5 artejos. 12: quelíceros o palpos o ambos ausentes. 13: pérdida de palpos. 14: ovígeros masculinos reducidos a 5-8 artejos. 15: pérdida de ovígeros femeninos. 16: ovígeros masculinos con 5-6

artejos. 17: ovígeros masculinos con 7-8 artejos. 18: quelíceros solo en juveniles. 19: pérdida de quelíceros. 20: palpos con 10 artejos. 21: estrígilis con varias filas de espinas compuestas. 22: reducción de artejos en palpos. 23: palpos con 5-7 artejos. 24: un par de poros sexuales femeninos. 25: palpos con 4-7 artejos. 26: pérdida de ovígeros femeninos. 27: pérdida de palpos.

de quelíceros, palpos, ovígeros y gonoporos en todas las patas se considera carácter primitivo (plesiomorfía) y su pérdida o disminución denota carácter derivado (apomorfía).

La sexta y más parsimoniosa hipótesis (Arango y Wheeler, 2007) fue obtenida con análisis de total evidencia a partir de 63 especies que representan

a todas las familias, basado en el análisis molecular (incluye seis genes: 18S, 28S, Histona 3, 12S, 16S y COI) y el análisis de 78 caracteres morfológicos. Su cladograma (fig. 7) muestra varias agrupaciones nuevas, así como otras ya descritas en Arango (2002). No obstante, esta filogenia cladística y molecular requiere todavía una revisión posterior para aumentar la estabilidad de los clados propuestos, pues el valor de soporte *bootstrap*, por el momento, no es suficientemente alto como para asegurar dichas agrupaciones. Así, se puede concluir de la filogenia propuesta por Arango y Wheeler (2007) que:

- a) Las familias más primitivas son *Austrodecidae*, *Pycnogonidae* y *Colossendeidae*, precisamente tres familias de las cinco que no tienen quelíceros; el clado incluye a *Phoxichidium femoratum* (Rathke, 1799) (una especie quelicerada de otra familia) como especie basal de los Aquelicerados *Pycnogonidae*.
- b) Las dos familias más diversas y con quelíceros bien desarrollados (*Ammotheidae sensu lato* y *Nymphonidae*), dejan de ser monofiléticas; los *Ammotheidae sensu stricto* (la familia más evolucionada según sus autores) incluyen a *Tanystylum* Miers, 1879 y *Rhynchotoracidae* (ambas sin quelíceros) y una especie de *Nymphon* Fabricius, 1794 (*N. floridanum* Hedgpeth, 1948) está incluida entre los Aquelicerados *Callipallenidae*.
- c) Los géneros *Eurycyde* Schiödte, 1857 y *Ascorhynchus* G.O. Sars, 1878 son definitivamente separados de *Ammotheidae*, constituyendo una familia aparte (*Ascorhynchidae*). Estos dos géneros forman un mismo clado con las cuatro especies fósiles debido a que el primer género y los fósiles tienen el abdomen segmentado.
- d) *Callipallenidae* y *Nymphonidae*, ambas con quelíceros bien desarrollados, forman un solo clado, siendo ambos grupos hermanos (la primera familia sin palpos y la segunda con ellos); ambas familias presentan el mismo tipo de larva.
- e) El género *Endeis* Philippi, 1843 está ligado a *Phoxichilidiidae*.
- f) *Pallenopsis* Wilson, 1881 se separa definitivamente de *Callipallenidae*, constituyendo familia propia (*Pallenopsidae*).

En el mismo año, Nakamura *et al.* (2007) publican un séptimo cladograma con una aceptable base estadística, que está basado en el gen 18S ARNr de 57 especies; en él, la familia *Ascorhynchidae* es la propuesta como más antigua, mientras que *Pallenopsidae* y *Ammotheidae* (que forman un clado) son las más evolucionadas. Igual que Arango y Wheeler (2007), Nakamura *et al.* (2007) no aceptan la sucesiva pérdida de apéndices cefálicos a lo largo del tiempo, sugiriendo que dicha pérdida ha ocurrido tres veces como mínimo en los palpos y dos en quelíceros y ovígeros. Además, confirman que *Rhynchothorax* O.G. Costa, 1861 forma familia aparte, hecho ya propuesto anteriormente por Arnaud y Bamber (1987), y que las familias aqueliceradas *Pycnogonidae*, *Rhynchothoracidae*, *Colossendeidae* y *Austrodecidae*, integran un mismo clado.

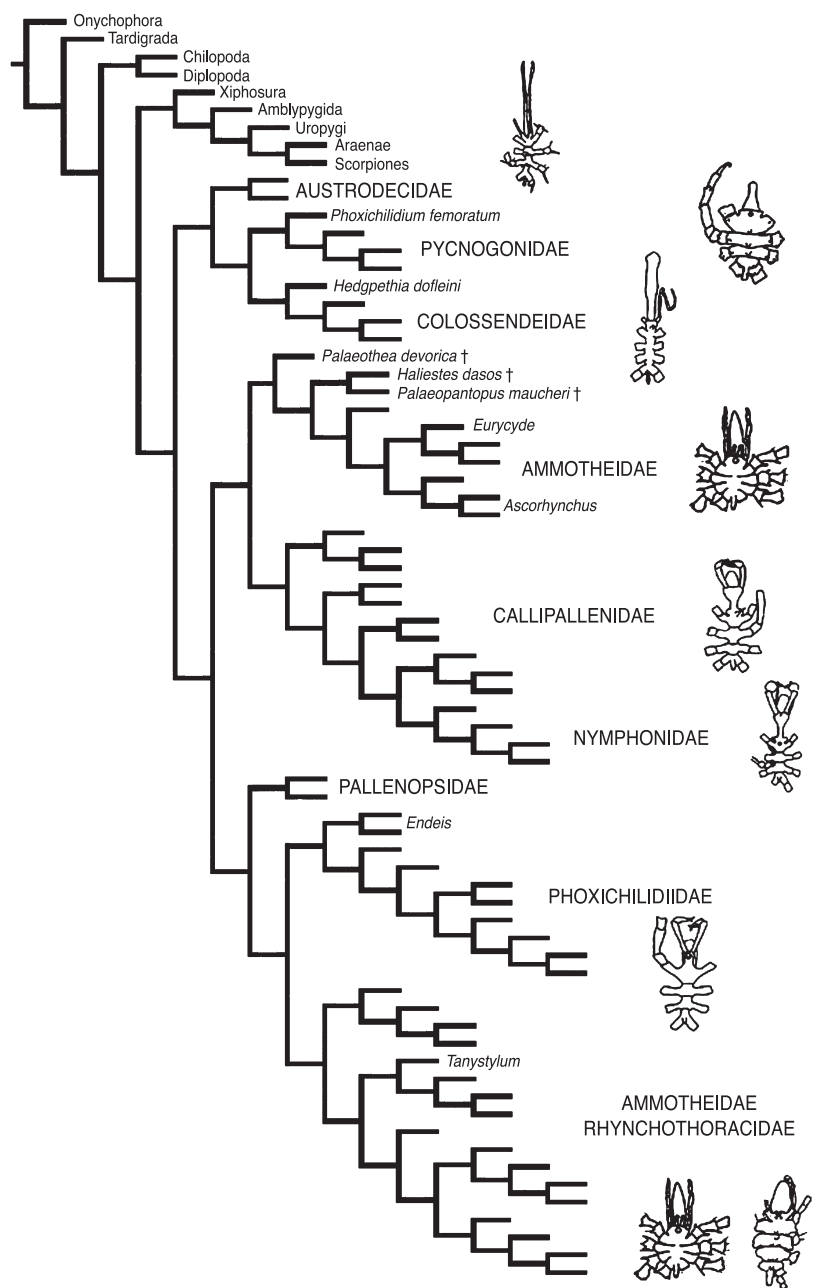


Fig. 7. Cladograma
filogenético de las
familias de Picnogónidos

propuesto por Arango
y Wheeler (2007)
basado en caracteres

moleculares y
morfológicos.

Finalmente, la octava y más reciente hipótesis filogenética se debe a Arabi *et al.* (2010). Dichos autores analizan 6 genes (3 nucleares y 3 mitocondriales) y 35 especies; proponen que las familias más antiguas son *Austrodecidae*, seguida de *Colossendeidae*, *Pycnogonidae* y *Rhynchothoracidae*. Excepto *Ammotheidae* y *Callipallenidae*, las demás familias son monofiléticas.

Después del análisis de todo lo anterior, y visto que las filogenias moleculares son diferentes en función de los genes y especies analizados, en esta monografía se propone una clasificación coherente con la morfología, teniendo en cuenta que las familias actuales del orden *Pantopoda* están ordenadas evolutivamente según lo propuesto en el cladograma de la figura 6 (siguiendo la hipótesis de la evolución regresiva; Munilla, 1999), y que coincide en muchos aspectos con la propuesta por Stock (1994). En parcial concordancia con esta hipótesis está también el reciente trabajo de Bamber (2007), donde se propone que la forma primitiva de palpos y ovígeros es de 10 artejos, y su reducción en el número de artejos, al igual que la atrofia o desaparición de quelíceros, son caracteres derivados (apomorfías). Asimismo, es lógico que si los Picnogónidos se enclavan dentro de los Quelicerados, como admiten la mayor parte de autores, las familias más primitivas sean las que presentan quelíceros y las más evolucionadas las que los han perdido, y no al revés. Además, coincide que las familias presuntamente más primitivas según Munilla (1999) (*Ammotheidae* y *Nymphonidae*), también son las que contienen más especies (véase Tabla 2, p. 34), hecho que sería razonable puesto que han tenido más tiempo para especiarse. Por otro lado, se incorporan a la presente clasificación algunas evidencias moleculares con soporte morfológico, como el hecho de que la antigua familia *Ammotheidae* ha derivado en tres familias actuales (*Ammotheidae*, *Tanystylidae* y *Ascorhynchidae*) y que la familia *Pallenopsidae* se ha separado de *Callipallenidae* (Arango y Wheeler, 2007; Bamber, 2007; Nakamura *et al.*, 2007).

Si la clasificación y filogenia propuestas enmarcan a los Picnogónidos dentro de los Quelicerados, es lógico que la presencia de quelíceros tome una importancia capital. La selección natural ha de primar aquellas estructuras que hagan posible y eficiente la captura de alimento hasta llegar a la época reproductora, puesto que reproducirse es la finalidad biológica primordial para que pueda haber evolución posterior. Por ello, los quelíceros, que son los encargados de la manipulación y partición o rotura de las presas, aparecerían evolutivamente en primer lugar y se desarrollarían plenamente en las larvas. Asimismo, las especies y familias con juveniles y adultos quelicerados son más eficientes en la captura, raspado, troceado y punzado de las presas, que luego serán succionadas por la trompa. Las especies cuyos adultos presentan quelíceros son aproximadamente el 70% de las existentes, por lo tanto la evolución parece haberlas favorecido frente a las que no los presentan. Justamente, las cuatro familias con quelíceros bien desarrollados (*Ammotheidae*, *Nymphonidae*, *Callipallenidae* y *Phoxichilidiidae*) son las más abundantes en especies y las que ocupan los primeros lugares del cladograma propuesto (fig. 6). A partir de *Ammotheidae*, con quelíceros, palpos y ovígeros bien desarrollados en

ambos sexos, distintas familias van perdiendo quelíceros o artejos de palpos y ovígeros, e incluso pares de poros sexuales, hasta llegar a *Pycnogonidae*, la familia supuestamente más evolucionada, con la sola presencia de un par de poros sexuales en ambos sexos y con la ausencia de palpos, quelíceros, e incluso de ovígeros en todas las hembras y también en los machos del subgénero *Nulloviger* Calman, 1938 del género *Pycnogonum* Brünnich, 1764.

Si todas las larvas presentan quelíceros, palpos y ovígeros y, posteriormente, se pierden en algunas familias (por ejemplo *Pycnogonidae*), o solo se presentan en juveniles pero no en adultos de otras (por ejemplo *Endeidae*), sería esencial conocer qué procesos implicados en dicha pérdida apendicular ocurren en cada familia. Sin duda se requerirán mas estudios moleculares, ontogénicos, histioanatómicos, embriológicos, etc., o mejor aún análisis integrados de ellos, para resolver con total seguridad la problemática filogenética de las familias de Picnogónidos.

Distribución geográfica

La información disponible de la distribución geográfica de los Picnogónidos, como ocurre también con otros grupos, está o puede estar sesgada a favor de las zonas o áreas más intensamente muestreadas, que suelen localizarse cerca de los centros de investigación marina (Arnaud y Bamber, 1987; Coll *et al.*, 2010), lo cual suele estar relacionado con el grado de desarrollo económico de los países. Así por ejemplo, el Mediterráneo occidental está mucho más estudiado que el oriental, igual que lo está el Atlántico norte comparado con el Atlántico sur. En general, pues, se puede observar que al aumentar el número de muestreos en diferentes zonas –con el consiguiente incremento de distribución de las especies o de su batimetría– disminuye el número de endemismos. Un claro ejemplo de este hecho es el continente antártico. En los últimos 7 años, el número de especies endémicas de las diferentes regiones antárticas ha disminuido con el incremento de campañas realizadas, pasando de 52 a 42, y por el contrario, el número de especies circumpolares ha aumentado de 45 a 55 (Munilla y Soler-Membrives, 2009). Las zonas poco muestreadas hasta ahora son las aguas orientales árticas y antárticas, las aguas norteñas orientales y occidentales africanas, el Índico septentrional, el Pacífico (excepto Australia, Nueva Zelanda y Japón), así como algunas zonas atlánticas sudamericanas (cubetas argentina y brasileña).

La teoría clásica de zoogeografía ha estado bien documentada por Hedgpeth (1957). Los Picnogónidos no difieren mucho de otros grupos zoológicos en cuanto a las zonas biogeográficas aceptadas. En general, tienen una muy limitada capacidad de dispersión, como consecuencia de la ausencia de un estado larvario planctónico y de su lento movimiento. Aun así, existen algunos grupos y especies que se dejan arrastrar por corrientes de fondo, llegando a ocupar anchas áreas geográficas e incluso algunas especies a ser cosmopolitas. Otras, en cambio, son trasladadas largas distancias por quillas, filtros de agua, cascos o hélices de barcos, o incluso por maderas, Algas o sargazos flotantes (Arnaud,

1987; Arnaud y Bamber, 1987), como ocurre con ciertas especies lessepsianas (migrantes a través del canal de Suez) que han colonizado el Mediterráneo. Algunas especies batipelágicas podrían tener también una mayor dispersión por estar ligadas a Escifomedusas (Pagès *et al.*, 2007).

A pesar de que por ahora se han descrito unas 1.330 especies a escala mundial (Bamber y El Nagar, 2014), cuando se llevan a cabo campañas en algún lugar no prospectado todavía se describen un número considerable de nuevas especies. Así, por ejemplo, ocurrió en la fauna sudafricana cuando Arnaud y Child (1988) realizaron un estudio en la plataforma y talud oriental y descubrieron 13 especies no conocidas de las 37 capturadas, que se añadieron a las aproximadamente 100 conocidas hasta el momento; evidentemente, las corrientes de Benguela y Agullas tienen una función primordial en la entrada y salida, respectivamente, de especies en aguas sudafricanas, en las que domina el género *Nymphon* (Arnaud y Child, 1988). Algo similar ocurrió en Nueva Zelanda cuando Child (1998) descubrió 6 especies nuevas y añadió 13 nuevas citas para la zona a las 94 que la habitaban hasta ese momento. Así, por ahora, 40 especies son endémicas de Nueva Zelanda, 27 de ellas han sido capturadas por encima de 100 m, 21 a profundidades mayores de 1.000 m y 22 son comunes con aguas antárticas y subantárticas. En la fauna japonesa (160 especies de las que 47 son endémicas) domina también la familia *Nymphonidae* con 40 especies, de las cuales 24 son endémicas y pertenecen al género *Nymphon* (Nakamura y Child, 1991; Takahashi *et al.*, 2012a, 2012b). Su fauna tiene relación con las zonas próximas como son el mar de Corea, el mar Amarillo, el mar de Japón y el de Okhotsk, mediante las corrientes de Kuroshio y Oyashio que fluyen respectivamente hacia el norte, aportando especies sureñas tropicales, y hacia el sur, incorporando especies árticas del norte (Takahashi *et al.*, 2012a, 2012b).

Por su parte, la fauna australiana ha aumentado a 210 especies gracias a las aportaciones de Clark (1963, 1970), Stock (1973), Child (1975, 1990), Staples (1982, 1997, 2002, 2005), Arango (2003, 2009) y Bamber (2005). Dicha fauna está relacionada con la indopacífica, pero también posee algunas especies pantropicales citadas en el Caribe y América Central (Arango, 2003).

En el *European Register of Marine Species* (Costello *et al.*, 2001) se citan 146 especies para el Atlántico nororiental y Mediterráneo. De ello se tratará mas adelante, concretamente en el apartado de biogeografía peninsular.

La biogeografía de los Picnogónidos en aguas del Atlántico norte, Pacífico norte y Ártico ha sido bien documentada por Hedgpeth (1948, 1949, 1963), Child (1982), King (1974, 1986) y Bamber (2010). Todas estas zonas, sin excepción, están dominadas por la familia *Nymphonidae* en cuanto a la riqueza de especies, siendo el género *Nymphon* el más diverso de los 77 géneros mundiales (Child, 1995); Bamber y El Nagar (2014) presentan en su *Pycnobiase* un total de 267 especies de dicho género. La fauna de estas aguas se puede dividir en cuatro grandes grupos (Arnaud y Bamber, 1987): un grupo formado por las especies circumpolares ártico-boreales, un segundo grupo

formado por las especies árticas de gran profundidad y dos grupos independientes, el Pacífico norte y el Atlántico norte, cuya fauna se cree que ha evolucionado independientemente (Hedgpeth, 1963). En fecha reciente, Raiskii y Turpaeva (2006) han hecho un estudio de las 34 especies noratlánticas que habitan aguas por debajo de 2.000 m, siendo 14 de ellas endémicas y mostrando las 20 restantes tipos de distribución geográfica dispar, sugiriendo que la presencia de especies en el norte de los océanos Atlántico y Pacífico se realiza a través del estrecho de Drake, donde también se han hallado algunas especies comunes.

Munilla (2001) publica una sinopsis de la historia faunística de los Picnogónidos australes y Munilla y Soler-Membrives (2009) realizan una puesta al día de todas las especies citadas en aguas antárticas y subantárticas y acotan sus rangos actuales tanto de distribución geográfica como batimétrica. En dicho trabajo se citan 264 especies y se discuten las implicaciones zoogeográficas de la zona. Las aguas antárticas presentan una evidente riqueza comparadas con las de otras latitudes (192 especies antárticas). Se podrían resumir dos principales características de los Picnogónidos del océano Austral: por un lado el alto nivel de endemismo (Clarke y Johnston, 2003; Munilla y Soler-Membrives, 2009) –de las 192 especies citadas en la Antártida, 107 se describieron como endémicas (56%)– y por otro, el patrón de distribución circumpolar, presentado por 55 especies (27%). En estas aguas australes las familias más abundantes son *Nymphonidae* y *Colossendeidae*, siendo la primera con diferencia la más rica en cuanto a diversidad específica. *Nymphon australe* Hodgson, 1902 es la especie más abundante, que presenta una distribución circumpolar y euribática (8-4.136 m). En conjunto, la fauna antártica de Picnogónidos, igual que ocurre con Moluscos y Briozoos, se ha de considerar como única, sin regionalizaciones (Griffiths *et al.*, 2009), si bien el mar de Scotia posee una especial riqueza específica que podría representar una fuente de exportación faunística (Munilla y Soler-Membrives, 2009).

Biogeografía de los Picnogónidos ibéricos y de las islas Baleares

La fauna litoral del mar Mediterráneo (0-100 m) ha sido bien estudiada, no así la de mayor profundidad (final de plataforma, talud y zona abisal). Los Picnogónidos de la cuenca mediterránea occidental se han analizado en los trabajos de Krapp (1973), Arnaud (1987), Munilla (1993a, 1993b), Chimenz (2000) y Chimenz y Lattanzi (2003). Por el contrario, la cuenca mediterránea oriental ha sido, con diferencia, mucho menos estudiada; cuenta solo con los trabajos de Stock (1958a, 1958b), Krapp-Schickel y Krapp (1975), Arnaud (1976, 1987) y Krapp *et al.* (2008), que engloba también las citas anteriores. Asimismo, existen datos sobre la fauna de Picnogónidos del mar Negro (Bacescu, 1953, 1959; Bacescu y Margineanu, 1959). En resumen, en el Mediterráneo se han citado hasta ahora un total de 55 especies, de las cuales 50 figuran en Arnaud (1987), 54 fueron señaladas por Chimenz y Lattanzi (2003) y *Anoplodactylus*

nanus ha sido descubierta recientemente en Turquía (Krapp *et al.*, 2008) y ahora hallada en Cataluña. De ellas, 19 presentan una distribución atlántico-mediterránea, mientras que 14 son endémicas del Mediterráneo.

Los géneros mediterráneos con mayor riqueza específica son *Anoplodactylus* (con 10 especies), *Callipallene* (con 6) y *Ammothella* y *Rhynchothorax* (con 5 especies cada uno de ellos). La colonización más importante de las aguas mediterráneas ha tenido lugar a través del estrecho de Gibraltar, incorporando por lo tanto, especies atlánticas, como por ejemplo *Rhynchothorax mediterraneus*, O.G. Costa, 1861, *R. monnioti* Arnaud, 1974 y *R. anophthalmus* Arnaud, 1972. No obstante, también se ha dado otra vía de colonización de especies indopacíficas, a través de la migración lessepsiana, por el canal de Suez (Arnaud y Bamber, 1987; Chimenz y Lattanzi, 2003), como ocurre con *Anoplodactylus digitatus* (Böhm, 1879), *A. californicus* Hall, 1912 y *Pigrogromitus timsanus* Calman, 1927. Tan solo se pueden destacar dos citas puntuales de especies típicas del Pacífico, seguramente ocurrencias casuales al ser transportadas en los cascos de barcos: *Ammothea bilgendorfi*, especie muy frecuente en el Pacífico, citada en el mar Adriático por Krapp y Sconfiatti (1983), y *Nymphonella tapetis*, especie que causa serios problemas por ser parásita de Moluscos en las costas pacíficas de Japón, citada por Arnaud (1987) en Banyuls-sur-Mer (Francia) y por De Haro (1978) en las costas del Garraf (Barcelona). A la espera de análisis moleculares esta última especie mediterránea podría ser *N. lecalvezi* Guille y Soyler, 1967.

La fauna ibérica atlántica empieza realmente con los trabajos realizados por Nogueira (1956, 1967) en aguas fundamentalmente litorales de Portugal, donde describe y esquematiza no solo el grupo como tal sino también las 18 especies lusitánicas citadas o capturadas hasta el momento. Algunas de las muestras se perdieron con el incendio de Lisboa en agosto de 1988. Posteriormente se han conseguido otros ejemplares que han sido examinados e identificados recientemente por el primer autor de esta monografía en una estancia en el Museu Bocage lisboeta.

Más tarde, se han hecho otras contribuciones que se corresponden con las cinco únicas expediciones que muestrearon aguas profundas peninsulares. Son las de Arnaud (1973) hasta 1.200 m en el golfo de Vizcaya, sin aportar nuevas especies entre las 12 que se capturaron; las expediciones francesa BIOGAS y POLYGAS (Stock, 1978a, 1978b) en el golfo de Vizcaya y aguas atlánticas francesas, entre 330 y 4.715 m, que aportaron 7 nuevas especies entre 25 capturadas; la expedición francesa BALGIM, llevada a cabo en aguas atlánticas de Gibraltar, que capturó Picnogónidos entre 131 y 2.100 m, aportando 20 especies de las que 2 eran nuevas para la ciencia (Stock, 1988) y la campaña española FAUNA I, en aguas andaluzas, que aportó 2 nuevas especies entre las 18 capturadas entre 12 y 490 m y una nueva cita europea (Munilla, 1993a). Muy recientemente, Bamber (2010) realiza una monografía de los Picnogónidos del Atlántico noreste (por encima de 38°N, incluyendo las islas Azores pero no las Canarias), que incluye los datos de aguas profundas de Bamber y Thurston (1995), recopilando y describiendo 84 especies (ninguna

nueva); de ellas, 32 son de plataforma continental (< 200 m) y 44 también se han hallado en las aguas ibéricas. Finalmente, Munilla (1988a) y Stock (1988) aportan minuciosos estudios de la fauna gibraltareña en sus zonas litoral y profunda, respectivamente.

Con respecto a nuestra fauna ibero-balear cabe decir que se han hallado 65 especies (Tabla 1). De ellas, 39 lo han sido en nuestro Mediterráneo, lo cual corresponde al 70,9% de las 55 especies mediterráneas existentes y al 60% de las especies ibéricas; de esas 39, 14 son también baleares y 23 ya se han citado en el Mediterráneo oriental (Krapp *et al.*, 2008; Koçak *et al.*, 2010). Asimismo, se han registrado 41 especies en aguas atlánticas peninsulares (sin contar la zona de Gibraltar ni el golfo de Vizcaya), que se traduce en el 48,8% de las 84 existentes en el Atlántico norte (Bamber, 2010) y en el 63,1% de las 65 especies ibéricas. Además, 41 se han encontrado en la zona de Gibraltar y 31 en el golfo de Vizcaya. En resumen, de las 65 especies ibero-baleares, 62 se han citado o capturado en aguas españolas y 17 en aguas portuguesas, de las cuales solo 3 no se hallan en aguas españolas (*Anoplodactylus oculatus* Carpenter, 1905; *Nymphon macer* Wilson, 1880 y *Ascorhynchus abyssi* G.O. Sars, 1877). Las especies existentes en países próximos son: 46 en Francia (Bouvier, 1923; Arnaud, 1987), 45 en Italia (Chimenz, 2000) y 37 en las islas Británicas (Bamber, 2010).

Respecto a su distribución biogeográfica mundial (Tabla 1), se ha de resaltar que 13 especies (20,0% de las ibéricas) son cosmopolitas, 14 (21,5%) son atlanto-mediterráneas (la mayoría en el Atlántico norte oriental), 15 (23,1%) son anfiatlánticas (de las cuales 9 también están en el Mediterráneo), 13 son propias del Atlántico noreste y 3 presentan áreas de distribución disyuntas. En cuanto a los 13 (20,0%) endemismos ibéricos, 7 especies son endémicas del Mediterráneo –*Ammothella longiocularata* (Faraggiana, 1940); *Ammothella uniunguiculata* (Dohrn, 1881); *Neotrygaeus communis* (Dohrn, 1881); *Nymphon puellula* Krapp, 1973; *Anoplodactylus nanus* Krapp, Koçak y Katagan, 2008, *Rhynchothorax voxorinus* Stock, 1966; *Pycnogonum plumipes* Stock, 1960–, 3 son endémicas de la zona gibraltareña (*Ammothella gibraltarensis* Munilla, 1993; *Hannonia stocki* Munilla, 1993; *Nymphon caldarius* Stock, 1988), 2 son endémicas del Atlántico norte (*Nymphon tubifer* Stock, 1978 de aguas entre Lisboa y Oporto y *N. tricuspidatus* Soler-Membrives y Munilla, 2011 en aguas cántabras y gallegas) y *Ammothella tubicen* Stock, 1978 es endémica del golfo de Vizcaya.

Referente a la profundidad se ha de resaltar que 4 especies aumentan su batimetría conocida, *Cilunculus alcicornis*, *Nymphon puellula*, *Anoplodactylus nanus* y *Anoplodactylus petiolatus* (Tabla 1). En resumen, 28 especies son de plataforma continental (0-150-200 m), 18 son más profundas (del talud y abisales) y 25 poseen un gran rango batimétrico, superior a 500 m, lo cual indica que no parece afectarles demasiado la presión. Finalmente, *Anoplodactylus nanus* y *Nymphon puellula* (Krapp, 1973) constituyen segundas citas mundiales y *Ascorhynchus castelli* (Dohrn, 1881) la primera cita en el Atlántico europeo.