

OSTRACODA DE AGUAS CONTINENTALES



Analía R. DÍAZ

Instituto de Limnología "Raúl A. Ringuelet" IL-PLA, CCT-CONICET La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 1900 La Plata, Argentina.

analiadiaz@ilpla.edu.ar

Lucía E. CLAPS*, **Sergio ROIG-JUÑENT**** y **Juan J. MORRONE*****

Biodiversidad de Artrópodos Argentinos, Vol. 5

*INSUE-UNT, Argentina.

luciaclaps@gmail.com

**IADIZA, CCT CONICET Mendoza, Argentina.

saroig@mendoza-conicet.gob.ar

***Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

juanmorrone2001@yahoo.com.mx

Resumen

Los ostrácodos son crustáceos acuáticos, caracterizados por su pequeño tamaño y la presencia de un exoesqueleto o caparazón bivalvo, de naturaleza quitino-calcárea, que cubre completamente las partes blandas del cuerpo. Se hallan distribuidos ampliamente en todos los ambientes acuáticos tanto marinos como de agua dulce, ya sean permanentes o temporarios, especialmente aquellos asociados con el bentos. Su gran representatividad en el registro fósil y sus características ecológicas, han motivado que, con frecuencia, sean utilizados en interpretaciones paleoambientales, paleoclimáticas y paleoceanográficas. Poseen además un potencial alto en la estimación de alteraciones ecológicas en los cuerpos de agua y sirven para identificar fuentes de contaminación. Se provee una sinopsis de la fauna de ostrácodos continentales y claves para la identificación de las principales familias y géneros de la Argentina.

Abstract

Ostracods are aquatic crustaceans, characterized by their small size and the presence of a chitinous-calcareous exoskeleton or bivalve shell, which completely encloses the soft parts of the body. They are widely distributed in all freshwater environments, whether permanent or temporary, especially those associated with benthos. Their great representativeness in the fossil record and their ecological characteristics have led to their frequent use in palaeoenvironmental, paleoclimatic, and palaeoceanographic interpretations. They also have a high potential in estimating ecological alterations in water bodies and serve to identify sources of contamination. A synopsis of the fauna of continental ostracods and keys for the identification of the main families and genera of Argentina are provided.

Introducción

Los ostrácodos son pequeños crustáceos acuáticos, morfológicamente muy conservadores y fácilmente identificables por su pequeño tamaño y la presencia de un exoesqueleto o caparazón bivalvo, de naturaleza quitinoso-calcárea y con proporciones variables de magnesio, que cubre completamente las partes blandas del cuerpo. El tamaño de un adulto oscila entre 0,3 - 5,0 mm, aunque algunas especies de agua dulce pueden alcanzar los 8 mm; mientras que las especies marinas del género *Gigantocypris* Müller, 1895, miden hasta 32 mm y algunas especies paleozoicas de *Leperditia* Jones, 1856, median 50 mm (Meisch, 2000). Representan el grupo más diverso de crustáceos y son considerados los más antiguos en el registro fósil. El grupo fue nombrado por Latreille (1802) y su nombre deriva del griego *ostrakon*, que significa "concha". Se originaron en el Ordovícico, con un registro fósil que se remonta a 500 millones de años (Martens *et al.*, 1998). Si bien son de hábitos marinos en sus comienzos paleozoicos, muchas especies invadieron los medios continentales durante el Jurásico Medio, aunque con algunos intentos satisfactorios ya en el Triásico (Whatley & Ballent, 1996; Kempf, 2006), llegando a dominar esos medios hasta el presente. La ma-

yoría de las especies de agua dulce han sido descritas viviendo principalmente en el bentos de lagos, lagunas, humedales, charcos temporarios y en ambientes subterráneos, marginales y fitotérmicos.

La posición filogenética de estos microcrustáceos dentro de los crustáceos y artrópodos sigue siendo tema de debate (ver Aspectos filogenéticos). La clase Ostracoda se divide en dos subclases, Myodocopa y Podocopa (Horne *et al.*, 2002). La primera incluye a los órdenes Myodocopida y Halocyprida. Los representantes de este último están asociados con ambientes marinos pelágicos, con escasa representación en el registro fósil debido a su débil calcificación, que disminuye su potencial de fosilización. El orden Myodocopida, que supera las 900 especies, contiene cinco familias de ostrácodos marinos que habitan todos los océanos en todas las profundidades, desde la superficie a los fondos abisales. La subclase Podocopa incluye especies marinas, de aguas salobres, dulceacuícolas e incluso terrestres, distribuidas en tres órdenes: Platycopida, exclusivamente marino, a partir del Ordovícico, con solo dos géneros actuales; Paleocopida, con integrantes exclusivamente marinos paleozoicos (extintos a fines del Triásico, hace 200 millones de años), diversificados en el Ordovícico, con registros en la Precordillera Argentina; y Podocopida, originados en el Paleozoico (entre 450 y 360 millones de años), ampliamente representados a través de los diferentes períodos geológicos, agrupan la mayoría de los ostrácodos actuales bentónicos, ocupando una amplia gama de hábitats en ambientes marinos, salobres e incluso terrestres.

En este capítulo se hará especial referencia a los ostrácodos del orden Podocopida, que incluyen tres linajes de ostrácodos continentales actuales. Su separación en taxones menores se basa en el diseño de las impresiones musculares e incluyen a las superfamilias Cypridoidea Baird, 1845, Cytheroidea Baird, 1850 y Darwinuloidea Brady & Robertson, 1885.

Morfología del caparazón

Cuerpo en general alargado, comprimido lateralmente y totalmente encerrado en un caparazón compuesto por quitina y carbonato de calcio en forma de calcita, con proporciones variables de magnesio. El caparazón generalmente refleja muchos de los caracteres de la morfología de las partes blandas y en algunos grupos, es translúcido, por lo que las partes internas del animal pueden verse en parte, a través del mismo. El caparazón totalmente cerrado ofrece protección de posibles depredadores (larvas de insectos, peces, anfibios y aves) y en algunas especies, ofrece resistencia a la posible desecación del ambiente (Meisch, 2000). En caso de agresión o perturbación, el individuo se retrae completamente dentro del caparazón, que se cierra mediante músculos aductores.

El caparazón se origina en la región cefálica, en un punto cercano a la unión entre el céfalo y el tórax, y consiste en un doble repliegue de la pared del cuerpo segregado por la epidermis. Está integrado por un par de expansiones laterales, las valvas izquierda y derecha, que se extienden hacia adelante, abajo y atrás, de modo que rodean

completamente el cuerpo. Las valvas se articulan dorsalmente mediante una charnela (Fig. 1). Existen ocho tipos diferentes de charnelas, aunque la más común entre las especies de agua dulce (con excepción de Cytheroidea) es la de tipo adonta, que es simple, con un solo elemento de articulación y sin ninguna otra estructura accesoria (Smith, 2020).

Cada valva consta de dos lamelas, externa e interna (Fig. 2). La externa secreta carbonato de calcio en toda su extensión, en tanto que la interna sólo se halla calcificada en la región periférica. Esta parte calcificada de la lamela interna también es conocida como duplicadura y suele tener estructuras de valor taxonómico (Sylvester-Bradley & Benson, 1971). La línea que marca su límite interno se denomina margen interno. El ancho de la duplicadura es variable, pudiendo estar parcial o totalmente fusionada a la lamela externa, y esta zona fusionada se conoce como zona marginal y su límite más interno recibe el nombre de línea de concrecencia (Laprida & Ballent, 2008).

Cada valva presenta cuatro márgenes (dorsal, ventral, anterior y posterior) (Fig. 3), los que coinciden con la ubicación del organismo dentro del caparazón. El margen ventral, que suele ser flexuoso y levemente cóncavo en su parte media, es subparalelo al margen dorsal (Fig.4). El margen anterior, generalmente redondeado, corresponde a la cabeza. El margen posterior, variablemente redondeado o acuminado, corresponde a la porción final del abdomen. La altura de la valva es la máxima distancia que existe entre el margen dorsal y el margen ventral, medida perpendicularmente a la longitud, que es la máxima distancia entre el margen anterior y el posterior. Las valvas suelen ser más largas que altas, presentando un contorno subelíptico, reniforme o subrectangular, aunque en las formas planctónicas son, en vista lateral, típicamente subcirculares. Como norma, se considera izquierda si una valva, en vista lateral externa, presenta el borde dorsal hacia la parte superior y la región anterior hacia la izquierda. La valva es derecha si la parte anterior está situada hacia la derecha. La ubicación e identificación correcta es de gran importancia para la adecuada descripción y clasificación taxonómica.

La superficie interna de la valva (en la lamela externa calcificada) presenta una variedad de marcas o hendiduras producidas por partes blandas, que de acuerdo con el origen pueden ser:

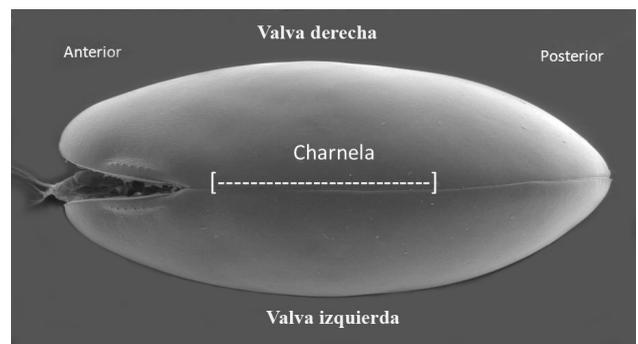


Fig. 1. Caparazón, vista dorsal.

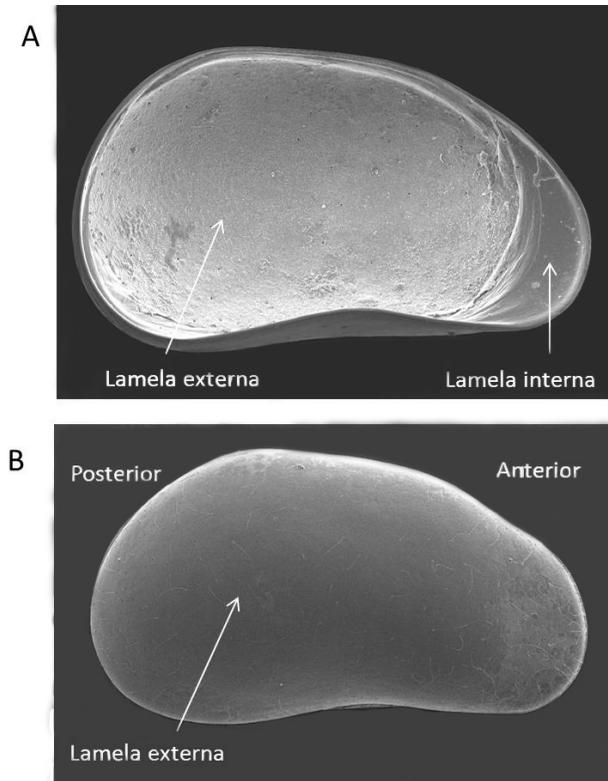


Fig. 2. A, valva izquierda, vista lateral interna; B, valva derecha, vista lateral externa.

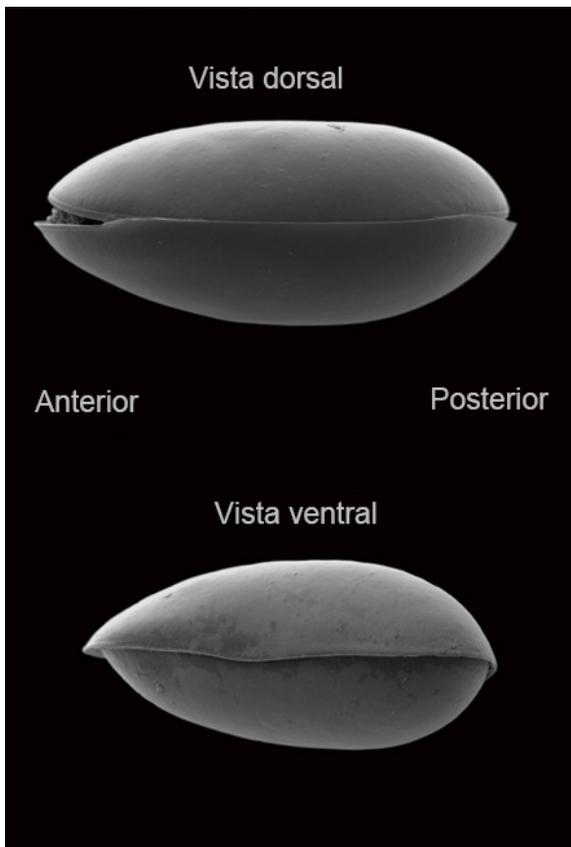


Fig. 3. Caparazón, vista dorsal y ventral.

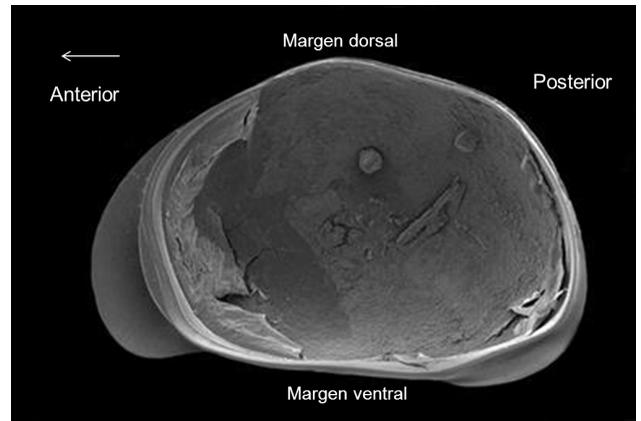


Fig. 4. Valva derecha, vista lateral interna.

(1) Impresiones o improntas musculares (*scars*) (Figs. 5a-c, 6): las más conspicuas consisten en paquetes de músculos aductores estriados. Las fibras musculares son perpendiculares al plano de unión de las valvas y se unen a su cara interna por lo que, cuando se contraen, el caparazón se cierra. Al distenderse los músculos, las valvas tienden a abrirse como consecuencia de la contracción de un ligamento elástico dorsal. Existe una impronta muscular dorsal situada en la región antero-dorsal de las valvas, que marca el punto de unión de varios músculos del primer y segundo par de antenas y mandíbulas. El diseño general del área donde se hallan las impresiones musculares aductores centrales, constituye una de las más importantes características taxonómicas en las valvas de los ostrácodos. El diseño, número, forma y posición relativa de estos músculos varían considerablemente en los diferentes grupos. En Darwinuloidea las impresiones se disponen formando una roseta y el número de las impresiones es pequeño, mientras que en Cypridoidea las impresiones de los aductores forman una hilera de tres impresiones con otras pocas situadas inmediatamente detrás y una impresión grande más dorsal. En Cytheroidea las impresiones se disponen en hilera vertical, en general de cuatro músculos. La impresión mandibular está situada frente a los aductores u ocasionalmente se pierde.

(2) Impresiones mandibulares (Fig. 6): producidas por la porción quitinosa de la mandíbula, están asociadas a las de los aductores. En los cypridoideos (Fig. 5C) existen dos impresiones mandibulares debajo de los músculos aductores y dos músculos frontales situados frente a los mismos. La posición y número también varía dentro de los grupos.

(3) Impresiones de órganos (*imprints*) (Fig. 7): corresponden a las impresiones en la superficie interna de la lamela externa de ciertos órganos como testículos, ovarios y divertículos del tubo digestivo. Solamente son visibles en caparazones no ornamentados.

La superficie externa de las valvas está más o menos cubierta por pequeñas setas cortas sensoriales, que las cruzan a través de poros y que son las encargadas de mantener el contacto con el medio exterior, aun cuando el caparazón se encuentre cerrado. Estas setas son particularmente abundantes en la región anterior del cuerpo, es decir en la extremidad cefálica (Fig. 8). Existen dos tipos de poros. Los poros normales (o laterales) son orificios que corren per-

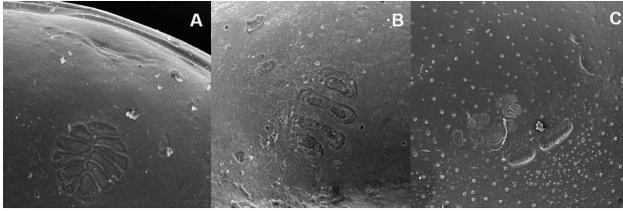


Fig. 5. Impresiones de músculos aductores en: A, Darwinuloidea; B, Cytheroidea; C, Cypridoidea.

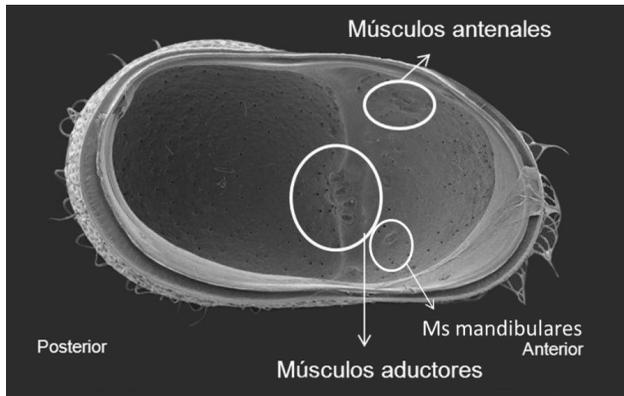


Fig. 6. Impresiones musculares. Valva izquierda, vista lateral interna.

pendiculares a la superficie de la valva (de lamela externa) y pueden ser redondeados y pequeños, rodeados o no por un anillo (poros normales simples) o pueden estar rodeados por un número de pequeños poros ciegos y ser más grandes, típicos de cytheroideos. El tipo de poros normales es constante en cada género. Los poros canales marginales se sitúan en la zona marginal que se originan en la línea de concrecencia y alcanzan el margen externo a través de canales; su número es de importancia taxonómica.

La superficie externa de la valva además varía desde lisa hasta ornamentada con elevaciones y depresiones que se llaman surcos (*sulci*). En algunas especies existen proyecciones laterales conspicuas o nodos. Los márgenes pueden ser lisos, denticulados o tener pústulas. El desarrollo de estas estructuras muchas veces está influenciado por factores ambientales como la salinidad o la temperatura. La forma y ornamentación del caparazón en los últimos estadios de desarrollo es la misma que en el adulto, aunque pueden darse cambios marcados en la última muda (ver Desarrollo y ciclo de vida). En la superficie externa del caparazón también pueden observarse las marcas o "manchas" oculares. Gran número de ostrácodos carece de ojos (ver Sistema nervioso y órganos de los sentidos), pero la mayoría posee un ojo simple de posición mediana (ojo nauplius), situado entre el primer par de antenas. Estas marcas pueden observarse por debajo del margen dorsal de las valvas (Fig. 9).

Otras características notorias que se pueden observar en el caparazón de algunas especies es la presencia de caracteres sexuales. Muchas especies presentan dimorfismo sexual en la forma y tamaño del caparazón que aparece sólo después de la última muda. El incremento de tamaño de los machos en la parte posterior se debe a la necesidad de

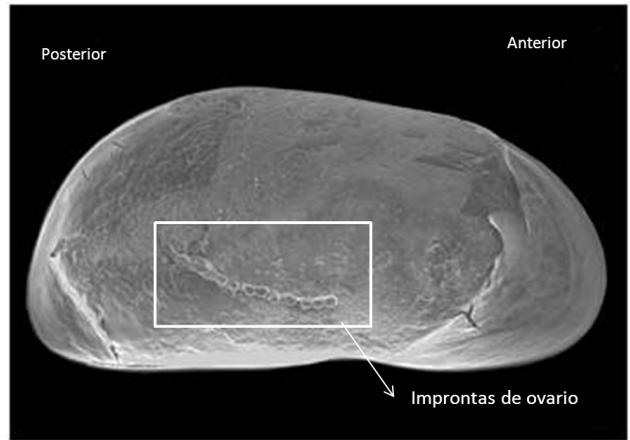


Fig. 7. Impresiones de ovarios. Valva derecha, vista lateral interna.

contar con un compartimento que aloje el gran aparato de cópula (Fig. 17). La parte posterior del caparazón en las hembras es más alta y ancha que en el macho, debido a que en muchos casos funciona como cámara incubadora para la retención de los huevos (Díaz & Lopretto, 2011) (Figs. 10A, B). El caparazón puede presentar un color característico, a veces importante para identificar especies. El color proviene de pigmentos depositados en la epidermis de la lamela externa calcificada. En las especies que tienen caparazón traslúcido, se pueden observar los huevos en la porción posterior del caparazón (Morkhoven, 1962) (Fig. 11).

Morfología apendicular

Dentro del caparazón, los ostrácodos tienen un cuerpo complejo sin tagmosis evidente, con un pequeño estrechamiento detrás de la cabeza que marca el límite entre el céfalo y el tórax. Existen típicamente ocho pares de apéndices, cuyas funciones incluyen locomoción, alimentación, apareamiento y percepción de estímulos, entre otras. Cuando el caparazón está abierto, los apéndices se extienden a través del mismo para cumplir dichas funciones (Fig. 12). Los apéndices del céfalo y el tórax, constituidos por segmentos o artejos, derivan del apéndice birramoso típico de los crustáceos, con un protopodito y un endopodito con exitas a modo de epipodito, que forma la placa respiratoria. El abdomen, completamente reducido y fusionado al tórax, culmina mediante un par de ramas caudales no articuladas, de importancia taxonómica.

Los cuatro pares de apéndices derivados del céfalo son las anténulas (o primer par de antenas), antenas (o segundo par de antenas), mandíbulas y maxilas (o maxílulas o primer par de maxilas).

Anténulas (A1) o primer par de antenas (Fig. 13): unirramosas y provistas de setas simples (transformadas en uñas en las formas cavadoras) y órganos sensoriales (estetascos). En las formas netamente nadadoras llevan largas setas nadadoras.

Antenas (A2) o segundo par de antenas: son los apéndices locomotores principales. Típicamente birramosas en los cytheroideos con un exopodito bien desarrollado (Fig. 13).

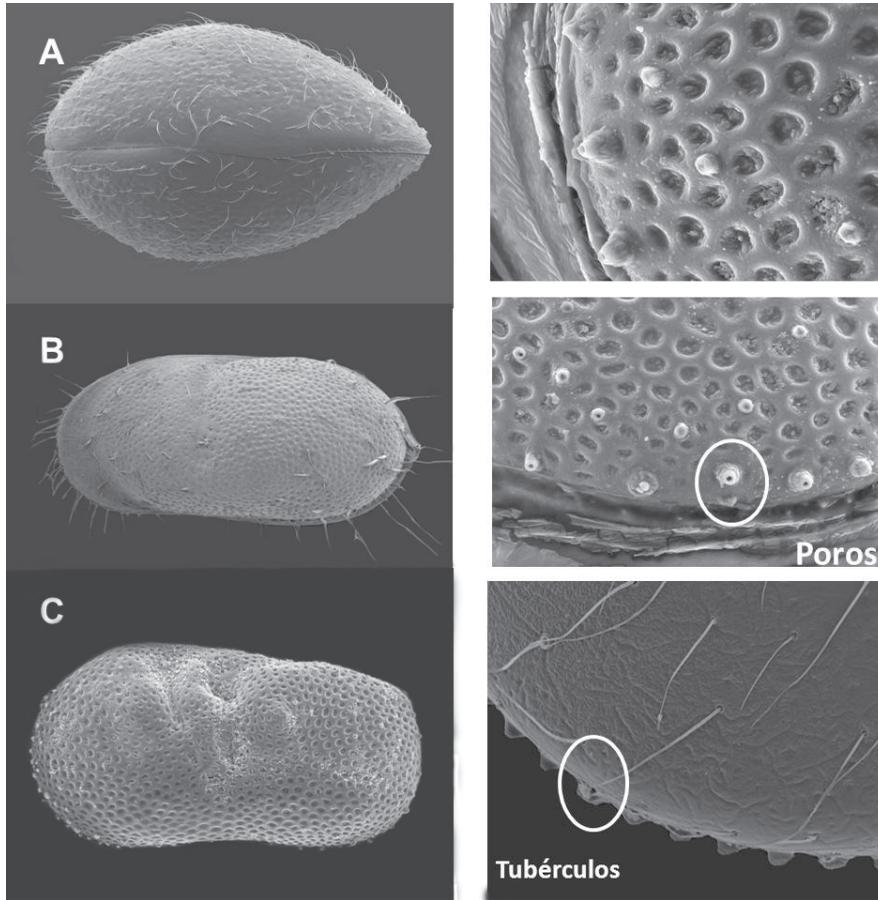


Fig. 8. Superficie externa del caparazón. A, Caparazón, vista dorsal; B-C, valva izquierda, vista lateral externa.

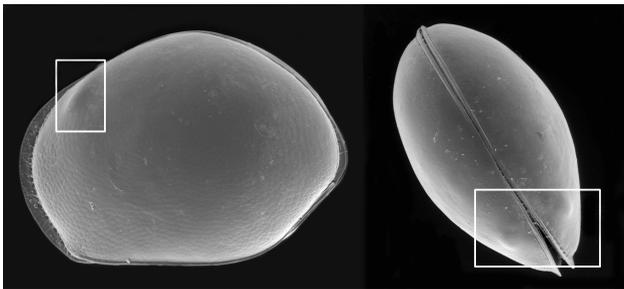


Fig. 9. Manchas oculares. Caparazón, vista dorsal.

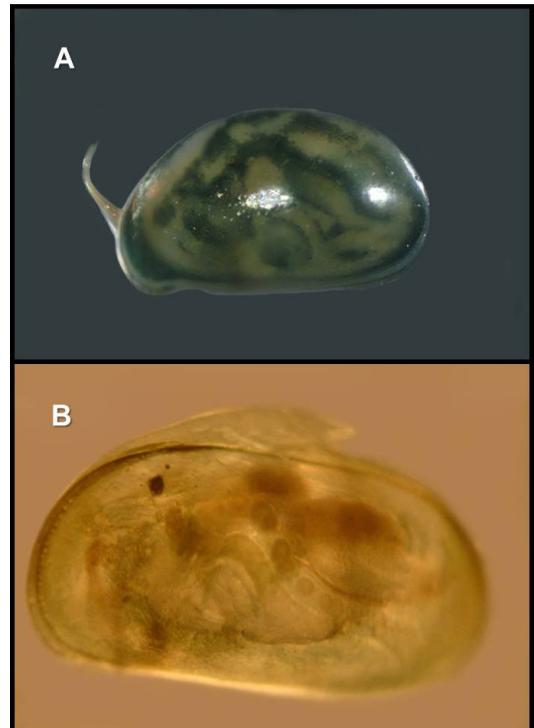


Fig. 11. A, Caparazón, vista lateral izquierda; B, caparazón, vista lateral izquierda.

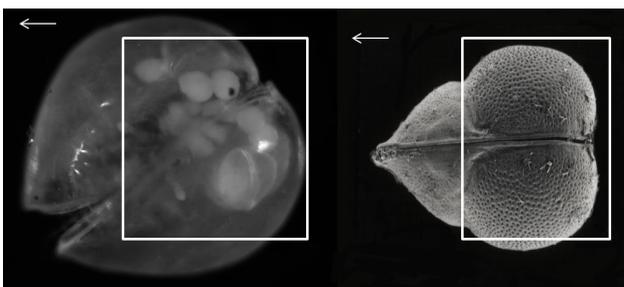


Fig. 10. Cámara incubadora. Caparazón, vista dorsal.

Presentan setas nadadoras en el primer artejo del endopodito, muy desarrolladas en las formas nadadoras y más o menos reducidas en las cavadoras o ramoneadoras. En algunos cypridoideos la antena es sexualmente dimórfica en estructura y quetotaxia. En los machos los caracteres masculinos aparecen después de la última muda.

Mandíbulas (Md) (Fig. 13): procesos masticatorios con fuertes dientes unidos a un palpo y una placa respiratoria. Dentro de la cavidad oral se encuentran dos procesos masticatorios (Rlo = *Rake-like organ*) que asisten a las mandíbulas en triturar el alimento y en su pasaje hacia el esófago (Fig. 13).

Maxilas (Mx), maxílulas o primer par de maxilas (Fig. 13): presentan un palpo de dos artejos y tres lóbulos masticatorios (enditas). Por lo general llevan una placa respiratoria que genera corrientes ventilatorias.

Los apéndices torácicos son tres pares y corresponden al primer, segundo y tercer par de toracópodos:

Primer par (T1) o maxilas o segundo par de maxilas (Fig. 14): en podocópidos utilizado en locomoción o alimentación e incluso en reproducción en machos, transformado en un órgano de sujeción que se usa durante la cópula.

Segundo par (T2) (Fig.14): siempre aparecen como apéndices locomotores de cuatro o cinco artejos y terminan en una uña apical.

Tercer par (T3) (Figs.14, 15, 16): en cytheroideos y darwinuloideos pueden ser apéndices locomotores iguales

que el segundo par, pero en cypridoideos se transforman en apéndices de limpieza. El anteúltimo artejo ha evolucionado en un complejo aparato (*pincer-shape organ*), que en algunos casos está muy desarrollado (Cyprididae) y se estima que sirve de limpieza del caparazón y de algunos apéndices.

El abdomen termina en un par de ramas caudales o furcas. Las ramas caudales (RC) o furcas (Figs. 14, 15) son consideradas como el último par de apéndices, sin segmentación evidente. Pueden llevar dos uñas distales y dos o más setas en los cypridoideos. En los darwinuloideos pueden estar reducidas o como un flagelo en hembras y ausentes en machos, en tanto en los cytheroideos (Fig.15) en machos están incorporadas a los hemipenes. Existe además un soporte quitinoso de las ramas caudales (CRa, *caudal ramus attachment*), cuya morfología tiene valor taxonómico (Fig. 14).

La parte posterior del cuerpo (en podocópidos) lleva una especie de lóbulo que representaría un remanente del telson; se encuentran, además, los órganos genitales o reproductores, los cuales se hallan duplicados. En las hembras existen dos poros vaginales ubicados por delante de las ramas caudales y por detrás del tercer par de patas torácicas. Los órganos internos incluyen un par de ovarios y un par de oviductos que concentran los huevos fecundados y los dirigen hacia un par de aberturas uterinas, a través de las cuales son eliminados al exterior. En los machos existe un órgano copulatorio o hemipene de naturaleza quitinosa, ubicado entre el tercer par de patas torácicas.

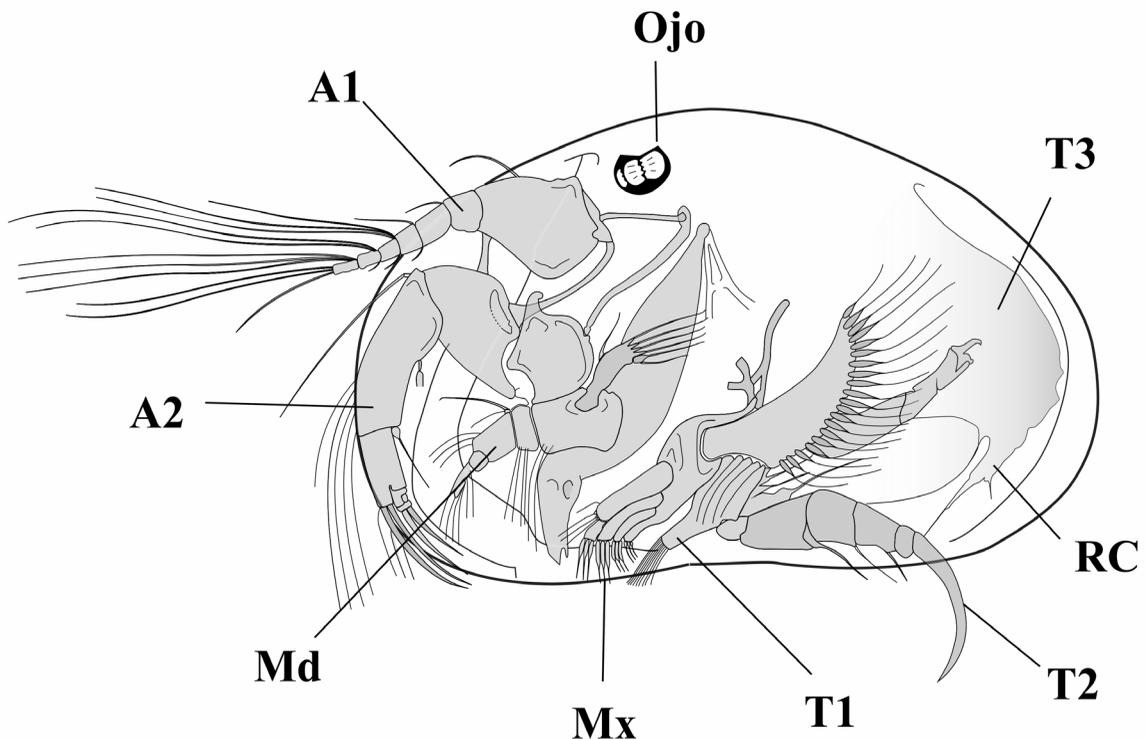


Fig. 12. Esquema general de la anatomía interna de un ostrácodo (Podocodida, Cypridoidea) (modificado de Laprida & Ballent, 2008).

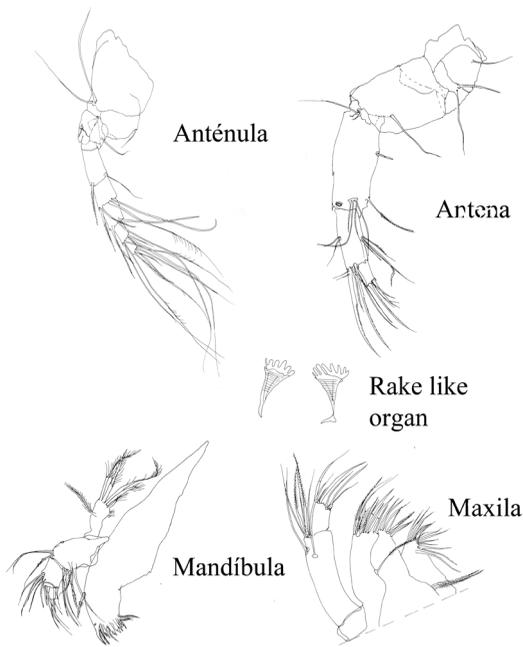


Fig. 13. Cypridoidea. Apéndices cefálicos.

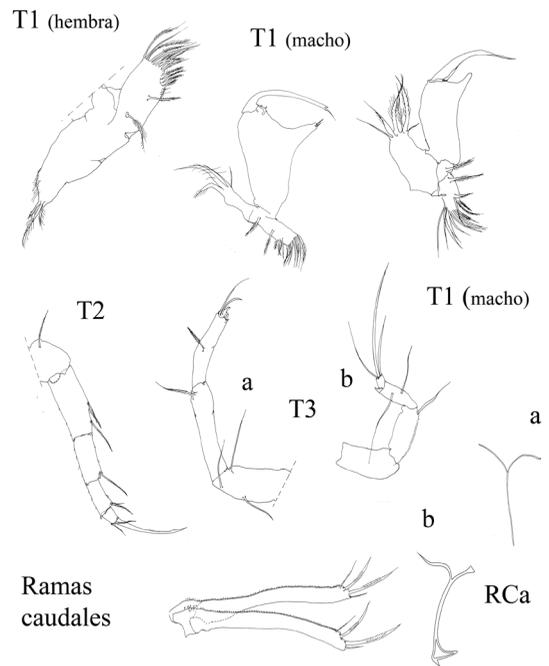


Fig. 14. Cypridoidea. Apéndices torácicos y abdominales. T1-3, primer, segundo y tercer par de toracópodos; RCa: attachment (soporte quitinoso) de las ramas caudales.

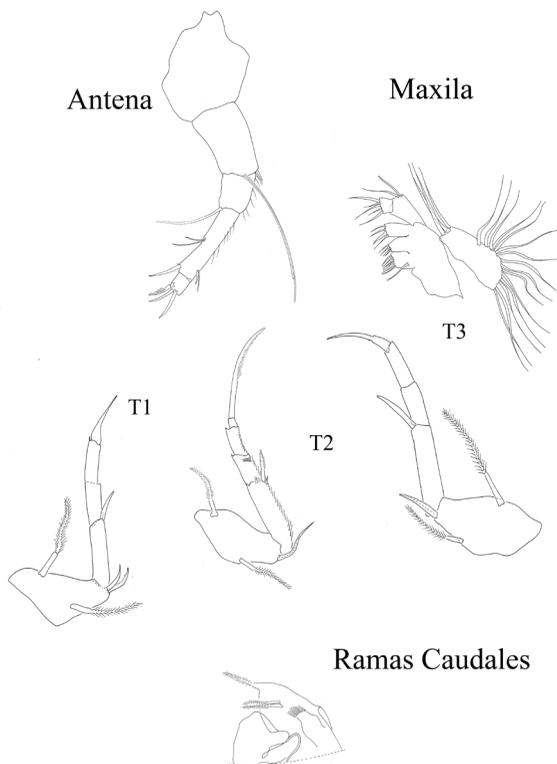


Fig. 15. Cytheroidea, apéndices. T1-3, primer, segundo y tercer par de toracópodos

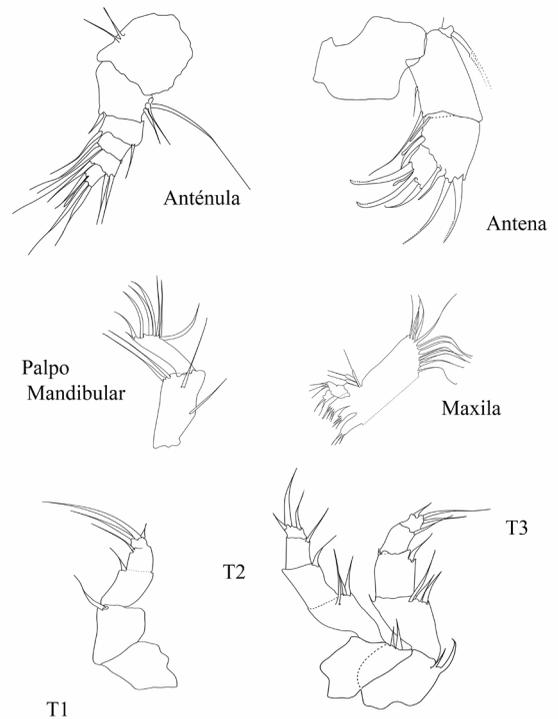


Fig. 16. Darwinuloideos, apéndices. T1-T3, primer, segundo y tercer par de toracópodos

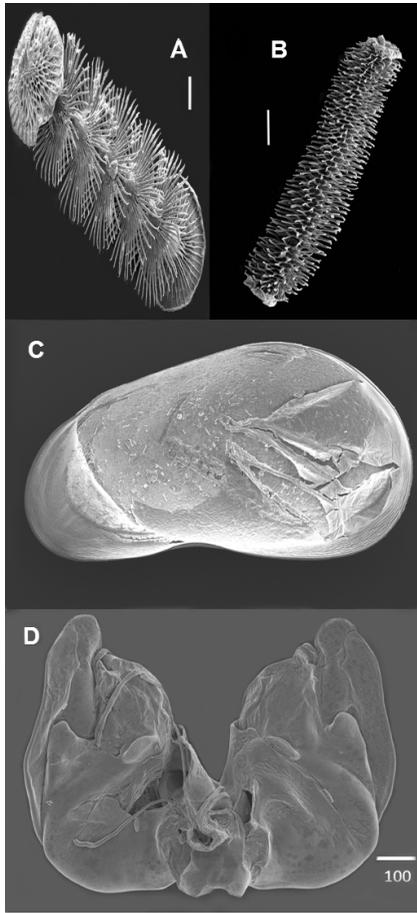


Fig. 17. Macho. A, B, Órgano de Zénker; C, valva derecha, vista lateral interna; D, hemipenis.

Se han encontrado hemipenes fosilizados y el más antiguo registrado pertenece a un ostrácodo de 425 millones de años (Smith, 2020). El hemipene es par en todos los linajes de ostrácodos, excepto en Halocyprida. Es de gran tamaño y ocupa la mitad posterior del caparazón (Fig. 17C-D). Su compleja estructura es diagnóstica en las diferentes especies. Un grupo complejo de espermiductos espiralados conecta los hemipenes con los testículos. En cipridoideos, que a su vez son los productores de espermatozoides de mayor tamaño en todo el reino animal (11,7 mm, 3,6 veces el tamaño del cuerpo del macho), el hemipene está dorsalmente conectado con un par de largas bombas musculares llamadas órganos de Zenker (ZO) (Fig. 17A-B), utilizados en la transferencia espermática. En ceteroideos estos órganos están directamente incorporados a la estructura de los hemipenes. A pesar de ser taxonómicamente muy importante, la estructura del hemipene es la menos entendida de todos los apéndices, y aún es difícil identificar las estructuras homólogas en diferentes linajes, debido a que puede haber surgido de un número diferente de segmentos del cuerpo y por lo tanto involucrar apéndices diferentes.

La morfología apendicular puede resumirse en el siguiente cuadro (Díaz, 2009):

Apéndices cefálicos	Orden Podocopida		
Primer par	Anténulas o primer par de antenas		
Segundo par	Antenas o segundo par de antenas		
Tercer par	Mandíbula (con palpo mandibular)		
Cuarto par	Maxilulas o primer par de maxilas		
Torácicos	Darwinuloidea	Cypridoidea	Cytheroidea
Primer par	Primer par de toracópodos o maxilas o segundo par de maxilas	Primer par de toracópodos o maxilas o segundo par de maxilas	Primer par de toracópodos o primeros apéndices locomotores
Segundo par	Segundo par de toracópodos o primeros apéndices locomotores	Segundo par de toracópodos o primeros apéndices locomotores	Segundo par de toracópodos o segundos apéndices locomotores
Tercer par	Tercer par de toracópodos o segundos apéndices locomotores	Tercer par de toracópodos o aparato de limpieza	Tercer par de toracópodos o terceros apéndices locomotores
Ramas caudales	Ramas caudales	Ramas caudales	Ramas caudales

Anatomía interna y aspectos generales

El sistema digestivo presenta una cavidad bucal flanqueada por un par de mandíbulas. El alimento ingresa a la cavidad bucal luego de haber sido procesado físicamente por dichas mandíbulas, con la ayuda de las maxilas y el primer par de toracópodos. Las mandíbulas y el *Rake-lake organ* empujan la bola de alimento hacia el esófago, que desemboca en un estómago alargado, al que sigue un intestino largo y musculoso. La mayor parte del proceso digestivo ocurre en el estómago, que recibe las secreciones del hígado, ubicado en la zona de duplicadura, en estrecha relación con las valvas. El final del tubo digestivo consta de un recto que culmina en el ano. El contenido estomacal a menudo es visible a través de las valvas y se han observado movimientos peristálticos (McGregor, 1967).

Los ostrácodos carecen de un sistema circulatorio definido y respiratorio diferenciado. El intercambio gaseoso se efectúa a través de la superficie interna de la pared del cuerpo por simple difusión, con ayuda de las placas branquiales (exopoditos) de las mandíbulas, las maxilas y el primer par de toracópodos. Algunos autores consideran que las células epidérmicas de la lamela interna y los tejidos blandos que ocupan el vestíbulo (un espacio interior situado cerca del margen de las valvas) participarían del proceso de intercambio gaseoso y la osmorregulación (Yamada *et al.*, 2004). Los podocópodos (a diferencia de los mydocópodos que presentan un vaso dorsal al tubo digestivo) no tienen corazón y la circulación de los fluidos corporales es probablemente lograda por una contracción rítmica de los músculos de la pared del cuerpo e intestino o por movimiento general del animal.

El órgano más conspicuo del sistema nervioso es un cerebro de posición subcentral. Adicionalmente existe un anillo circumesofágico y una cadena ventral de pares de ganglios fusionados que recorre longitudinalmente el cuerpo. Ganglios más pequeños, conectados al sistema central por nervios secundarios, inervan todos los apéndices cefálicos. Un gran número de ostrácodos carece por completo de ojos, aunque la mayoría exhibe gran variedad de fotorreceptores. Algunos Mydocopa poseen tanto ojos compuestos como ojos frontales (ojo naupliar u ojo nauplio), mientras que los Podocopa presentan solo ojos frontales, de posición mediana, situado entre las anténulas, justo por debajo del margen dorsal de las valvas. Los ojos frontales son tripartitos: dos ocelos laterales y uno solo ocelo ventral. Cada ocelo lateral a veces se une a las valvas y desarrolla una lente cuticular en la valva misma. (Oakley & Cunningham, 2002; Tanaka, 2006). Las setas sensoriales son particularmente abundantes en la región anterior del cuerpo, es decir, en la extremidad cefálica. En las antenas de muchas especies existen setas especialmente modificadas, llamadas estetascos, cuya morfología es variable y pueden estar particularmente bien desarrolladas, especialmente en especies de aguas subterráneas (Danielopol, 1971, 1973).

Los ostrácodos poseen sexos separados y la fecundación es interna. No existe cópula en sentido estricto. El par de hemipenes es introducido en la cavidad entre las valvas y allí se elimina el esperma. La fecundación es indirecta y externa. La reproducción bisexual se da principalmente en las especies marinas, aunque tiene lugar también en

ambientes dulceacuícolas continentales, en especial estables, como en la zona más profunda de los grandes lagos (Horne & Martens, 1998). La reproducción mixta implica que una especie puede tener tanto reproducción bisexual como partenogenética, dependiendo de las condiciones imperantes. En los ambientes permanentes de la pampa bonaerense la gran mayoría de las especies posee reproducción sexual (Laprida, 2006). Es común que en los ambientes temporarios existan poblaciones de hembras que se reproducen por partenogénesis y ligada a ésta existe una generación anfigónica encargada de producir huevos de resistencia para soportar épocas desfavorables. Una particularidad de los ostrácodos es que muchas especies pueden reproducirse asexualmente por clonación.

El crecimiento de los ostrácodos es típicamente discontinuo y está dado por un número característico de mudas. La muda es rápidamente seguida por una reorganización de tejidos antes de que sea segregada la nueva cubierta de quitina. Presentan crecimiento determinado y el número de estados juveniles en cada especie es fijo. El desarrollo anamórfico (indirecto) consta de ocho estadios postembrionarios que se van sucediendo hasta alcanzar el estado adulto. Del huevo eclosiona una larva nauplius (típica de los crustáceos) que es libre, nadadora y presenta un caparazón bivalvo escasamente calcificado, de menor tamaño que el adulto (Kesling, 1951). La larva nauplius presenta generalmente tres pares de apéndices cefálicos: anténulas, antenas y mandíbulas, y se ha demostrado, además, que al menos en dos géneros de cypridoideos el esbozo de las maxilas está presente (Díaz, 2009; Díaz & Lopretto, 2018). El caparazón es eliminado periódicamente y reemplazado por otro mayor, conforme a las nuevas dimensiones del cuerpo. Existen muchos caracteres morfológicos que son conservadores. El caparazón del nauplius es siempre redondeado y tiene la forma elíptica del huevo del que ha eclosionado. A medida que crece, va adquiriendo una forma subtriangular, con la mayor altura en la porción anterior, y el margen ventral es convexo. Los estadios más avanzados van adquiriendo la forma y dimensiones propias del adulto. En cuanto a la consistencia de las valvas, la secreción de calcio aumenta con el crecimiento, por lo que la lamela calcárea se va engrosando. El patrón de ornamentación definitivo, por lo general no aparece sino hasta alcanzar el estado adulto. Respecto de las impresiones musculares y de órganos, la impresión muscular central se vuelve aparente en los dos últimos estadios juveniles. Trazos de órganos genitales están presentes en el séptimo y octavo estadio de desarrollo. Los poros canales marginales difieren en los distintos estadios en tipo y número, e incluso en los estadios posteriores son menos numerosos. Los poros normales están reducidos en casi todos los estadios juveniles. Los apéndices también se adicionan en cada muda. En los últimos estadios juveniles se desarrollan los órganos genitales, alcanzando el máximo desarrollo en el estado adulto.

El hecho de que los ostrácodos de agua dulce produzcan huevos de manera asincrónica es típico de los ambientes inestables donde viven. Muchos ostrácodos depositan los huevos fecundados en el medio, quedando a merced de depredadores y expuestos a cambios del ambiente hasta que las larvas eclosionan. Como se mencionó anteriormente, algunas hembras llevan sus huevos e incluso los pri-

meros estadios de desarrollo, en las cámaras de cría que presentan en la parte posterior del caparazón (Maddocks, 1992). La existencia de tales cámaras de incubación, común en muchos podocópidos, les permite soportar períodos de sequía típicos de charcas temporarias sometidas a desecación periódica, asegurando la recolonización cuando las condiciones son nuevamente propicias. Asimismo, la producción de huevos de resistencia que eclosionan solo después de que el ambiente se haya inundado, aumenta la supervivencia en dichos ambientes inestables y representa la estrategia de dispersión y colonización más importante en hábitats continentales (Horne *et al.*, 1998). Algunos huevos pueden incluso sobrevivir al secado completo y ser viables muchos años después (Smith, 2020). Los huevos están rodeados por una cubierta consistente en dos capas de las cuales la más externa es ornamentada. Dicha ornamentación puede diferir según los géneros y especies e incluso si se trata de huevos de resistencia, en ostrácodos de agua dulce, tiene valor identificador a nivel genérico y específico (Díaz & Lopretto, 2007) (Fig. 18). Los huevos son depositados aislados o en grupos unidos por una sustancia cementante. Además de producir huevos de resistencia, muchos adultos pueden pasar condiciones adversas manteniendo sus valvas fuertemente cerradas (Horne & Martens, 1998) e incluso en estado tórpido, en el cual reducen casi completamente su metabolismo (Delorme & Donald, 1969). Algunas especies pueden sobrevivir fuera del agua al llevar un pequeño suministro de agua en sus

valvas (Smith, 2020). En términos generales, las especies con reproducción partenogenética pueden colonizar nuevos cuerpos de agua con mayor facilidad que aquellas que poseen exclusivamente reproducción bisexual. Sin embargo, la colonización involucra también competencia con otras especies, circunstancia en la que la reproducción bisexual puede ser una ventaja.

En cuanto a los hábitos alimenticios, son detritívoros y cavadores, formando una fracción importante en ecosistemas acuáticos consumiendo, en función de la oferta alimenticia, protozoos, algas, crustáceos de pequeño tamaño e incluso larvas. Algunas especies se alimentan de materia orgánica en descomposición, otras son depredadores ocasionales de copépodos y varias se alimentan de diatomeas o macrófitos litorales. Los ostrácodos filtradores se alimentan pasivamente de partículas que ingresan al caparazón con las corrientes generadas por el movimiento sincronizado de los apéndices cefálicos. Algunos ostrácodos detritívoros compiten con las Chironomidae (Diptera) en el “pastoreo” de algas. Pueden utilizar sus dientes mandibulares para raspar la superficie de partículas orgánicas, plantas y algas. Al atacar en grupos los ostrácodos pueden aprovecharse de animales mucho más grandes que ellos (Smith, 2020). Pueden ser depredados, a su vez, por peces y aves, y se han observado especies capaces de reducir su movilidad ante una posible amenaza (Meisch, 2000).

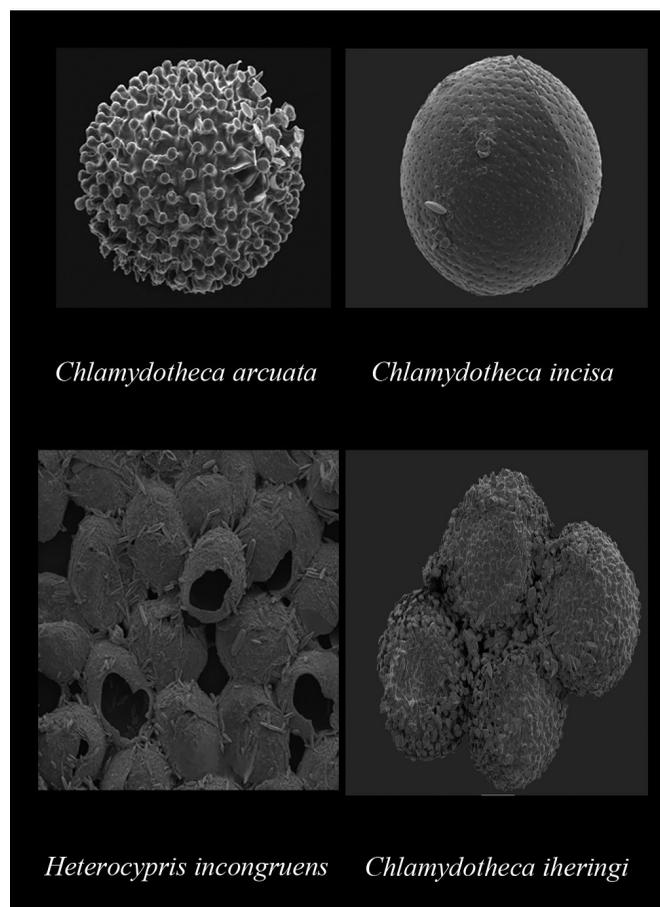


Fig. 18. Tipos de huevos.

La mayoría de los ostrácodos adapta sus ciclos de vida a la estacionalidad del hábitat. Los ambientes acuáticos temporarios son más sensibles a la degradación ambiental y cambios hidrológicos locales (Delorme, 1991). Debido a ello, las especies que habitan en estos ambientes tienen ciclos de vida cortos. Suele observarse más de una generación de ostrácodos juveniles antes de que estos cuerpos de agua se sequen. Por el contrario, en ambientes acuáticos permanentes, los juveniles aparecen en la primavera temprana y prosiguen hasta la primavera tardía, mientras que los adultos están presentes hasta finales de otoño y principios de invierno. Los ostrácodos pueden dispersarse pasivamente por invertebrados y vertebrados. Los huevos de algunas especies, resistentes a la desecación, son excelentes candidatos para dispersarse por el viento. Existen registros de especies de ostrácodos hallados en apéndices de coleópteros acuáticos *Dytiscus marginalis* Linnaeus 1758; tal el caso del cipridoideo *Cyclocypris laevis* O.F. Müller, 1976, que también se ha encontrado adherida a renacuajos y adultos de anfibios, alimentándose del mucus de su piel. Algunas especies viven en las branquias de otros crustáceos como cangrejo de río (Smith, 2020). Peces y aves también contribuyen a la dispersión, ya que los ostrácodos pasan a través de su tracto digestivo e incluso pueden permanecer adheridos, con su caparazón cerrado, a patas o plumajes de aves migratorias, lo que probablemente explique la ocurrencia de ostrácodos en áreas de distribución disyunta (Díaz & Lopretto, 2009). Como se mencionó anteriormente, en lo que refiere a la dispersión de los ostrácodos, existen además, varios factores que controlan la abundancia y distribución de los mismos en los ecosistemas acuáticos en los que se viven. Tales factores son la profundidad y permanencia del cuerpo de agua, nivel de energía, turbidez (material en suspensión), naturaleza del sustrato, temperatura y química del agua, así como el grado de abastecimiento de alimento y la competencia con otros animales. Los ostrácodos además son sensibles a cambios en el contenido total de iones disueltos en el agua (salinidad) y a la composición iónica propiamente dicha.

La gran capacidad de dispersión, el modo de reproducción, la adaptación morfológica y barreras geográficas constituyen otros factores que juegan un papel importante en la biogeografía de estos microcrustáceos (Smith & Horne, 2002). Los ostrácodos continentales se hallan ampliamente distribuidos en ambientes acuáticos lénticos permanentes o temporarios tanto dulceacuícolas como salobres, epigeos o hipogeos, desde charcas conteniendo poca agua hasta grandes lagos. Los lagos antiguos son lugares que tienen una gran biodiversidad y un alto endemismo de ostrácodos (Schon & Martens, 2004). Se pueden encontrar, además, en ambientes con abundante vegetación marginal. Muchas especies se encuentran en ambientes lóticos (arroyos, ríos o canales). Sin embargo, en ríos de montaña, por la elevada velocidad de corriente, se refugian en áreas calmas e intersticiales. Muchas especies prefieren ambientes con estacionalidad intermitente como lagunas o charcas que se secan en primavera o verano y también en ambientes costeros rocosos optan por los piletones. Los ambientes temporales en zonas áridas pueden presentar una fauna altamente endémica e incluso de gran tamaño (>5 mm) debido principalmente a la ausencia de peces

(Higuti & Martens, 2020). Se los ha registrado, además, en depósitos artificiales de agua como bebederos de ganado, tanques, etc. y en campos con plantaciones de maíz y arrozales (Pieri *et al.*, 2007). En las llanuras de inundación de grandes ríos de América del Sur, los ostrácodos se encuentran frecuentemente asociados con los sistemas de raíces de plantas flotantes, integrando la comunidad denominada pleuston (Higuti *et al.*, 2007). Se ha registrado, además, su presencia en aguas termales del sur del Altiplano a más de 4000 m s.n.m. (Laprida *et al.*, 2006) y en ambientes tan peculiares como los fitotélmicos (Díaz & Lopretto, 2008). Un número limitado de ostrácodos se encuentra en ambientes semiterrestres y terrestres con fondo lodoso, entre hojas en descomposición o asociados con algas o vegetación acuática, también en musgos húmedos, en suelo húmedo con mantillo y cavidades de árboles. En este tipo de ambientes son más comunes en América del Sur que en cualquier otro lugar del mundo (Pinto *et al.*, 2003, 2008). Son muy diversos en aguas subterráneas y se encuentran en zonas hiporreicas, aunque con menor frecuencia.

Diversidad a nivel mundial, sudamericano y de la Argentina

Entre todas las regiones biogeográficas donde se distribuyen los ostrácodos continentales, la región Paleártica ha sido siempre la más investigada, seguida por la región Neártica. La región Holártica contiene la mitad de la biodiversidad conocida de ostrácodos continentales seguida por las regiones Afrotropical, Neotropical, Oriental y Australiana (Martens *et al.*, 2008). Las regiones Afrotropical y Australiana tienen los porcentajes mayores de especies endémicas. Sólo alrededor de 1/10 de todas las especies tienen distribución intercontinental y respecto a todas las especies conocidas, cerca del 94% de ellas se conocen solo en una región biogeográfica (Martens *et al.*, 2008). Alrededor del 60% de los géneros se registran solo en una región biogeográfica, mientras que el endemismo a nivel supragenérico es raro y conocido solo para ciertas tribus de especies subterráneas. En los últimos 20 años, se describieron aproximadamente 377 especies nuevas continentales, aumentando un porcentaje considerable de especies descritas en la región Neotropical y en todo el mundo actualmente existen aproximadamente 2330 especies continentales, distribuidas en 270 géneros, 17 familias y cuatro superfamilias.

La mayoría de los ostrácodos pertenecen a la superfamilia Cypridoidea (75,5%), que representa la familia más diversa en ambientes de agua dulce, seguida por Cytheroidea (22,8%) y Darwinuloidea (1,5%). A su vez, la familia más diversa en estos hábitats es Cyprididae, que comprende el 43,2% de todas las especies, seguida de Candonidae (29,0%), Entocytheridae (9,1%) y Limnocytheridae (7,0%). Otras 13 familias comprenden el 11,8% restante de las especies descritas (Meisch *et al.*, 2019). El mayor grupo, los Cypridoidea, es el más abundante y más extensamente distribuido en ambientes de agua dulce. Consta de cuatro familias: Cyprididae, Candonidae, Ilyocyprididae y Noto-dromatidae (Martens *et al.*, 2008). Los Cytheroidea son mayormente marinos, aunque varios de sus especies han

incursionado en ambientes acuáticos continentales. Es el grupo más diverso de todos los ostrácodos bentónicos. Cuenta con dos familias dulceacuícolas: Limnocytheridae y Entocytheridae. Los integrantes de la primera invadieron las aguas dulces en el Pérmico, dejando desde ese entonces un registro fósil muy completo. Las Entocytheridae son ostrácodos muy especializados, ectoparásitos o subterráneos, confinados a América del Norte, Europa y África, sin registro fósil. Los Darwinuloidea incluyen una familia, Darwinulidae, que constituye un grupo de ostrácodos bentónicos dulceacuícolas muy antiguo y conservador, con sus primeros registros fósiles en el Devónico-Carbónico. Recientemente se ha incluido la superfamilia Terrestrecytheroidea, siendo los únicos ostrácodos que han invadido el medio terrestre.

Los ostrácodos podocópidos probablemente escondan una diversidad mucho mayor que la que se viene observando con los métodos morfológicos tradicionales, ya que además, en algunos casos se ha descubierto una enorme diversidad de “fauna escondida” conocida como especies crípticas. Así ocurre, por ejemplo, con *Eucypris virens* Jurine 1820, que incluye más de 40 especies crípticas halladas con evidencia molecular (Bode *et al.*, 2010). Otras especies comunes también podrían estar realmente constituidas por complejos de especies filogenéticamente diferenciadas e incluso géneros como *Chlamydotheca* Saussure 1858 o *Strandesia* Stuhlmann, 1888, comprenden varias especies inciertas (Higuti & Martens, 2020).

En la Argentina, el área Andino-Patagónica es la mejor representada, con aproximadamente el 75% de las especies de ostrácodos de agua dulce, citadas para el país. La provincia Pampeana presenta aproximadamente el 30% de las especies. En las provincias Paranaense y de las Yungas los valores descienden a la mitad, aunque se estima que un porcentaje de ese total son especies exclusivas en dichas provincias. Existen especies que pueden considerarse ubicuas, ya que fueron registradas en más de una provincia biogeográficas del país: *Heterocypris incongruens* (Ramdohr, 1808), *Cypridopsis vidua* (Müller, 1776), *Potamocypris smaragdina* Vávra, 1891, Brady, 1870, *Strandesia bicuspis* (Claus, 1893) Müller, 1912, *Chlamydotheca incisa* (Claus, 1892), *C. arcuata* (Sars, 1901), *C. iheringi* (Sars, 1901) Klie, 1931, *Darwinula stevensoni* (Brady & Robertson, 1870), *Penthesilenula incae*, *Limocythère* sp. Brady, 1868, *Herpetocypris helenae*, Müller, 1908, *Ilyocypris ramirezi*, Cusminsky & Whatley, 1996, *Cyprideis salebrosa* Van Den Bold, 1963 y *Cytheridella ilosvayi* Daday, 1905. Para las provincias de las Yungas, Chaqueña, Insular, Subantártica y Antártica, se cuenta con información muy escasa o nula. En general, los estudios de ostrácodos en regiones del sur y oeste de América del Sur siguen siendo limitados (Higuti & Martens, 2020).

En lo que respecta a la fauna actual, en el país se han descrito más de 40 especies (algo más del 10% de los registros mundiales), algunas de ellas con distribución exclusiva en áreas neotropicales. Muchas de ellas fueron registradas en humedales de la Puna y la Patagonia, en áreas de distribución disyunta, en aguas termales del sur del Altiplano a más de 4000 m sobre el nivel del mar y en ambientes tan peculiares como los fitotérmicos. También

se han registrado especies endémicas de las regiones Pampeana y Patagónica.

Colecciones biológicas

La presencia de ostrácodos en las colecciones de Instituciones y Museos de nuestro país es muy escasa. En la colección de Carcinología del Museo de La Plata (MLP-Cr) Buenos Aires, se hallan depositados 200 ejemplares, provenientes de varias provincias de la Argentina. De todos ellos, 89 están identificados a nivel específico y algunos géneros y especies nuevas para la ciencia como *Argentocypris sara* Díaz & Martens, 2014, *Argentodromas bellanella* Díaz & Martens, 2018, *Cypriconcha hypsophila* Díaz & Lopretto, 2009, *Keysercypris ivanae* Díaz & Lopretto, 2011 y *Cyprideis salebrosa* Van Den Bold, 1963, corresponden a material tipo, provenientes de las provincias de Neuquén, Misiones, Catamarca y Buenos Aires respectivamente (Díaz *et al.*, 2017).

En la colección de Invertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-In) Ciudad Autónoma de Buenos Aires, se hallan depositados aproximadamente 1050 ejemplares, la mayoría sin identificación taxonómica. Si bien unos pocos ejemplares de *Heterocypris salina* Brady, 1868 provienen de la provincia de San Juan, la mayoría son de la provincia de Buenos Aires.

En la Colección de Invertebrados de la Fundación Miguel Lillo (FML) Tucumán existen aproximadamente 100 ejemplares sin identificar de las provincias de Jujuy, Tucumán, Salta, Catamarca y Santiago del Estero.

Historia taxonómica y clasificación actual

Históricamente la importancia de los ostrácodos se basó en sus aplicaciones bioestratigráficas asociadas con la industria del petróleo, pero en la actualidad la mayoría de las investigaciones se desarrollan en centros académicos y se hallan más relacionadas con estudios paleoecológicos, paleogeográficos y paleoclimáticos. Si bien muchos científicos siguen contribuyendo al campo de la ostracodología, más de 270 años de trabajo nos lleva a registrar aproximadamente 8000 especies actuales en lagos, lagunas, humedales, charcos temporarios, ambientes subterráneos, marinos costeros y de mar abierto, hasta los lagos de los altiplanos de todo el mundo (Horne *et al.*, 2002). Sin embargo, el grupo es mejor conocido por sus fósiles. En la Argentina los ostrácodos continentales se describen por primera vez en las publicaciones de Wierzejski (1893), Claus (1893) y Vávra (1898). Continúan luego las publicaciones de Sars (1901), Daday (1902), Méhes (1914), Brehm (1924, 1934, 1935) y Klie (1934). Transcurren poco más de treinta años hasta la publicación de Ramírez (1967), que incluye además un listado bibliográfico de los ostrácodos sudamericanos conocidos hasta esa fecha y el registro de ocho especies nuevas para la Argentina halladas en cuerpos de agua de la provincia de Buenos Aires. Con excepción del trabajo de Ferguson (1967) y algunas menciones esporádicas sobre la presencia de “Ostracoda” en el marco de relevamientos de comunidades del sistema Parano-Platense (véase, por ejemplo, Marchese, 1984; Poi

de Neiff & Neiff, 1984; Bonetto *et al.*, 1985-86; Sampóns, 1988; Poi de Neiff & Carignan, 1997), no había en nuestro país otros antecedentes del siglo pasado sobre ostrácodos continentales actuales. Luego de varios años se realizan numerosos aportes al conocimiento de la fauna de ostrácodos continentales tanto para la provincia de Buenos Aires como para la región Patagónica (César *et al.*, 2001, 2004; Schwalb *et al.*, 2002; Cusminsky *et al.*, 2005; Fontana & Ballent, 2005; Martínez, 2005; Ferrero, 2006; Laprida, 2006; Laprida & Valero-Garcés, 2009; Díaz & Lopretto, 2009, 2011a y b; Laprida & Valero-Garcés, 2009; Ramón Mercau *et al.*, 2012; Ballent & Díaz, 2011; Liberto *et al.*, 2012, 2014; Díaz & Martens, 2014; Laprida *et al.*, 2014; Ramos *et al.*, 2015). Más recientemente se amplían los registros para la región de Cuyo y la región centro-este del país (D'Ambrosio *et al.*, 2015, 2017), la provincia de Buenos Aires (Kihn *et al.*, 2016; Díaz & Lopretto, 2017, 2018), el noreste del país (Díaz & Martens, 2018) y la Patagonia (Coviaga *et al.*, 2018a, b). Entre los trabajos más actuales se encuentran los de D'Ambrosio y colaboradores que describen una especie nueva de ostrácodo citeroideo para el norte de nuestro país (D'Ambrosio *et al.*, 2020) y Cusminsky y colaboradores que publican un trabajo en el cual caracterizan ecoregiones patagónicas en base a la presencia de ostrácodos actuales en sedimentos lacustres (Cusminsky *et al.*, 2020).

Aspectos filogenéticos

La posición de los ostrácodos dentro de Crustacea y Arthropoda, a pesar de su origen temprano, diversidad biológica e importancia en el registro fósil, ha sido y es tema de debate. De las especies vivientes y fósiles, muy pocas han sido incluidas en estudios más amplios de pancrustáceos o artrópodos (Horne *et al.*, 2002). A menudo se han asociado con Tantulocarida, Branchiura, Mystacocarida, Copepoda, Facetotecta, Rizocephala, Ascothoracica, Acrothoracica y Thoracica, formando la clase Maxilopoda, que incluía a crustáceos con cinco pares de apéndices cefálicos, seis pares de apéndices torácicos y cuatro segmentos abdominales más un telson, aunque al existir muchas variaciones de ese plan básico, han sido excluidos de esta clase (Martin & Davis, 2001; Horne *et al.*, 2005, 2002; Regier *et al.*, 2005; Newman, 2005, etc.) y entonces considerados uno de los grupos basales de Crustacea, estrechamente relacionados con otros taxones "primitivos" como Branchiopoda, Cephalocarida, Remipedia y Mystacocarida (Newman, 2005).

Por otro lado, los datos obtenidos del ADN conllevan a agrupar a los ostrácodos junto con Branchiura (crustáceos parásitos), siendo el más basal en el árbol filogenético de Pancrustacea (Crustacea + Hexapoda) (Regier *et al.*, 2005). Las diferentes posturas acerca de la polifilia de los ostrácodos, llevan a su vez a separar a las subclases Podocopa y Myodocopa en dos linajes diferentes. Partiendo del análisis morfológico existe gran evidencia de la polifilia de los ostrácodos. Se han utilizado marcadores moleculares como 18S para probar las relaciones filogenéticas dentro de los ostrácodos, usando como grupos externos Branchiura, Copepoda, Cirripedia, Mystacocarida, Pentastomida, Malacostraca, Branchiopoda, Cephalocarida, Insecta y

Chelicerata en el primer análisis, y solo Copepoda y Branchiopoda como grupos externos para el segundo análisis. Los resultados confirman la polifilia, pero también muestran que las relaciones filogenéticas entre las superfamilias de ostrácodos en ambas subclases (Podocopa y Myodocopa) no se resuelven. Sin embargo, myodocópidos, podocópidos y branchiuros se encuentran en la base del árbol filogenético de ostrácodos (Oakley & Cunningham, 2002).

La monofilia es sugerida por los análisis filogenéticos con evidencia morfológica, aunque no se analizaron los grupos externos cercanos. El estudio de la morfología y musculatura de los apéndices sugirió diferencias entre las placas branquiales, las mandíbulas y la posición de las ramas caudales de los podocópidos y myodocópidos. Este tipo de análisis a su vez muestra una buena resolución de la filogenia de las superfamilias de miocópidos, pero no de podocópidos (Horne, 2003). Un análisis reciente con 62 genes codificadores de proteínas también fue consistente con la monofilia de los ostrácodos, pero solo incluyó tres especies de dos subórdenes, y arrojó valores de soporte bajos (Regier *et al.*, 2010). Sin embargo, estos estudios limitados indican que Ostracoda tiene una posición importante dentro de Pancrustacea y sería miembro de Oligostraca (Regier *et al.* 2005, 2008), que puede formar el grupo hermano del resto de los Pancrustacea (Regier *et al.*, 2010). Muchos estudios soportan la monofilia de Pancrustacea y la polifilia de los Maxilopoda (Regier *et al.*, 2005). Oakley y colaboradores, mediante estudios moleculares conducen a nuevas ideas sobre la filogenia de ostrácodos y pancrustáceos y han encontrado un buen soporte para tres grandes clados de pancrustáceos que probablemente se originaron en el Cámbrico: Oligostraca (grupo hermano del resto de Pancrustacea, que incluye Ostracoda, Mystacocarida, Branchiura y Pentastomida); Multicrustacea (Copepoda, Malacostraca y Thecostraca); y Allotriocarida (Hexapoda, Remipedia, Cephalocarida y Branchiopoda). Dentro de Oligostraca, los resultados respaldan la cuestión no resuelta de la monofilia de los ostrácodos. Dentro de Multicrustacea, se encuentran Thecostraca + Copepoda, bajo el nombre Hexanauplia. Dentro de Allotriocarida, algunos análisis respaldan la hipótesis de que Remipedia es el taxón hermano de Hexapoda, pero otros apoyan Branchiopoda + Cephalocarida como grupo hermano de los hexápodos. Al combinar datos moleculares y morfológicos, se incluyen fósiles de pancrustáceos en la filogenia, que pueden ser utilizados para estudios de divergencia en Pancrustacea, artrópodos o metazoos. Los resultados y nuevos datos permitirían utilizar los atributos de Ostracoda, como su registro fósil y biología diversa, para ser aprovechado en estudios comparativos a mayor escala (Oakley *et al.*, 2013).

Papel en el ecosistema y aspectos biológicos fundamentales

No cabe duda que uno de los usos científicos más conocidos de los ostrácodos es su aplicación al estudio de las condiciones ambientales en el pasado. Ello se debe por una parte a su ubicuidad en todo tipo de ambientes acuáticos, pero también a la gran diversidad de especies adaptadas a diferentes condiciones ecológicas y a sus valvas de

carbonato cálcico que fosilizan con facilidad y que permiten la identificación específica. Su amplia representatividad en el registro fósil (Ordovícico, 500 M.a.) y sus características ecológicas, han motivado que, con frecuencia, sean utilizados en interpretaciones paleoambientales, paleoclimáticas, paleoceanográficas y aun en problemas vinculados con la contaminación ambiental y la tafonomía. Son además indicadores claves en estudios de estratigrafía y aprovechados desde el punto de vista comercial para la evaluación de depósitos de petróleo y otros minerales (Morkhoven, 1962; Delorme & Donald, 1969; De Deckker, 1982a, b). Los elementos traza y los isótopos estables de sus valvas también pueden ser analizados químicamente ofreciendo información adicional del medio en que vivieron. Junto con otros microfósiles tales como foraminíferos, polen o diatomeas, los restos de ostrácodos podocópidos presentes en sedimentos de océanos y lagos se utilizan habitualmente para entender los cambios climáticos acontecidos en el pasado. Los ostrácodos son en su gran mayoría sensibles a cambios de salinidad, y tienen un rango de tolerancia muy estrecho. Debido a que responden específicamente frente a otros factores abióticos (composición iónica, pH y temperatura), poseen un alto potencial en la estimación de alteraciones ecológicas en cuerpos de agua y su impacto en el ambiente (Griffiths & Holmes, 2000; Mezquita *et al.*, 2001). Características analizadas en las valvas pueden ser de utilidad como herramientas diagnósticas para identificar fuentes de contaminación. El conocimiento de las preferencias y limitaciones ecológicas de las especies de ostrácodos permite conocer la evolución de los principales parámetros ambientales. Por ello cobra especial interés el estudio del mayor número posible de especies actuales, su distribución y su caracterización ecológica (Kihn *et al.*, 2017).

Los ostrácodos constituyen una fuente de alimentación utilizado por estadios larvales y adultos de peces de aguas continentales, especialmente aquellos asociados con el bentos conforman un grupo de caminadores y cavadores, siendo los únicos ostrácodos bentónicos capaces de nadar que han adquirido tanto la reproducción singámica como la partenogenética. Han sido reiteradamente propuestos para su uso como organismos modelo en biología evolutiva. Su elevada diversidad taxonómica, pequeño tamaño, facilidad para el cultivo, abundante registro fósil y peculiaridades reproductivas (partenogénesis, poliploidía, espermatozoides gigantes) ofrecen numerosas oportunidades para el contraste de variadas hipótesis evolutivas.

Importancia sanitaria o agroeconómica

Muchas especies son susceptibles de enfrentar serios problemas para su supervivencia a largo plazo ya que en su gran mayoría viven en ambientes acuáticos en franca regresión —como muchos humedales y cuerpos de agua temporarios— o lo hacen en cuerpos de agua sujetos a degradación por efecto de contaminantes. Algunas especies son huéspedes intermediarios de ciertos cestodes (Platyhelminthes) y acantocéfalos (Pennak, 1978), y otras son depredadoras activas de caracoles vectores de esquistosomiasis. Muchos ostrácodos son portadores de protozoos ciliados (Díaz *et al.*, 2005) y se han registrado especies del

género *Entocythere* Marshall, 1903 comensales de langostas de agua dulce (Smith, 2020).

Claves para las superfamilias, familias y géneros más representativos de ostrácodos continentales de la Argentina

La presente clave dicotómica es válida para ostrácodos adultos, que se diferencian de los juveniles principalmente por sus caparazones calcificados con sus láminas internas bien desarrolladas y estructuras marginales asociadas, y por la condición del sistema reproductivo. Las hembras adultas son generalmente ovígeras. Los machos maduros tienen apéndices copulatorios bien desarrollados. La anatomía interna del hemipene y los tubos testiculares aparecen en el séptimo y octavo estadio juvenil, junto con el órgano Zenker (Cypridoidea).

Principales caracteres diagnósticos utilizados: tamaño del caparazón; superficie de las valvas (lisa/fosulada/con tubérculos); charnela dorsal (adonta/compleja), impresiones musculares (verticales/en roseta/tipo huella); manchas oculares (separadas/fusionadas); setas natatorias de las A2 (largas, reducidas/ausentes); morfología del primer par de toracópodos (T1); morfología del tercer par de toracópodos (T3); ramas caudales (bien desarrolladas/reducidas/ausentes).

Abreviaturas utilizadas: Al = anténula; A2 = antena; IMA = impresiones de músculos aductores; ms = músculos de la mandíbula; Cp. = caparazón; A = altura de las valvas; L = longitud de las valvas; VI = valva izquierda; VD = valva derecha; Md = mandíbula; Mx = maxila; Rlo = *rake like organ*; T1 = primer par de toracópodos; T2 = segundo par de toracópodos; T3 = tercer par de toracópodos, RC = ramas caudales; RCa = soporte de las ramas caudales; Hem. = hemipenes; ZO = órgano de Zenker.

Podocopida

- 1- Valvas elongadas o subcuadradas en vista lateral, superficie lisa, IMA arregladas en roseta (Fig. 5A); T1-T3 como patas caminadoras (Fig. 16)...Darwinuloidea.....
 -Darwinulidae
 - Valvas no elongadas o subcuadradas en vista lateral, superficie de las valvas lisas u ornamentadas, IMA no arregladas en roseta; T2 como pata caminadora, T1 y T3 con diferente morfología y función.....2
- 2- T1-T3 como patas caminadoras excepto T3 en machos; IMA en hilera vertical de cuatro músculos (Fig.5B).....Cytheroidea
 - T1-T3 con diferente forma y función (Fig. 14); IMA con número (mayoritariamente seis) y diseños variables, en forma de huella (Fig. 5C).....Cypridoidea

Darwinuloidea: Darwinulidae

Los darwinuloideos son de tamaño pequeño a mediano (0,4-0,8 mm), con caparazones elongados, sub-cuadrados o redondeados en vista lateral. Charnela generalmente adonta. Los miembros del género *Vestalenula* tienen una

quilla ventro-caudal en la valva derecha. Otros géneros como *Penthesilenu*, *Microdarwinula* y *Alicenu* tienen un diente interno ventral o caudal en la valva izquierda. *Darwinula* no presenta dichas características. Todas las especies pertenecientes a esta familia, con excepción de las del género *Microdarwinula* presentan una cámara incubadora externamente visible (Fig. 10a-b). Ojo frontal presente. Segundo par de antenas sin setas natatorias y las mandíbulas y maxilas con largas placas respiratorias. Segundo y tercer par de toracópodos son patas caminadoras. Ramas caudales cuando presentes son un simple flagelo (Figs. 15, 16). Aunque los darwinuloideos son poco habituales, se los puede encontrar en una gran variedad de hábitats (lagos, ríos, arroyos, aguas subterráneas, ambientes semiterrestres). Los estados de resistencia (presentes en cytheroideos y cypridoideos) aún no han sido descritos para los darwinuloideos. Existen unas 30 especies actuales, de las cuales solo tres han sido registradas en ambientes continentales de nuestro país.

- 1- VD sin quilla posteriorventral.....2
-VD con quilla posterior ventral; Cp. elongado, pequeño; VI con diente interno antero ventral, sin diente interno posterior ventral; IMA en roseta.....*Vestalenula* (Fig. 19N) (en Argentina: *V. plagiolii* Pinto y Kotzian, 1961).
- 2- VI sin diente interno posterior ventral; VD sobrepasa a VI en vista dorsal, longitud >0,65 mm; penúltimo segmento del palpo mandibular (Fig. 16), con cuatro uñas apicales, penúltimo segmento con seta z larga, seta y corta y con setas a y b.....*Darwinula* (Fig. 19M) (en Argentina: *D. stevensoni* Brady & Robertson, 1870).
-VI con diente interno ventral anterior y posterior; Cp. subcuadrado en vista lateral; último segmento del palpo mandibular con cinco uñas, penúltimo segmento con seta y tan larga como la seta z).....*Penthesilenu* (Fig. 19U) (en Argentina: *P. inca* Delacheaux, 1928).

Cytheroidea

Ostrácodos de pequeño tamaño (1 mm o menos). Valvas lisas u ornamentadas con reticulado, nudos, tubérculos y espinas y tienen una lámina interna bien desarrollada. Charnela bien desarrollada y rara vez adonta. Antenas carecen de setas natatorias y exopodito consiste en una larga seta hueca conectada a una glándula, en la base de las antenas. Placa respiratoria mandibular pequeña. Tres pares de toracópodos generalmente caminadores (excepto en formas parásitas o comensales como en Entocytheridae).

En machos órgano de Zenker no separado como en cypridoideos. Ramas caudales fuertemente reducidas o ausentes. La mayoría de las especies viven en grandes cuerpos de agua, aunque existen especies intersticiales. Algunos limnocytherídeos con cámaras de cría pueden desarrollarse en ambientes temporarios. El género *Elpidium* vive en ambientes fitotélmicos, mayormente en bromelias, mientras que otro sin registro en Argentina (*Intrepidocythere*) se encuentra únicamente en ambientes terrestres.

- 1- Valvas con numerosos canales de poros marginales (20-40) en el margen anterior, machos con T1-T3 como patas caminadoras asimétricas, modificadas en el lado derecho; charnela con un elemento positivo adi-

cional en VD; en aguas salobres o de baja salinidad..... Cytheroidea.....*Cyprideis* (en Argentina: *C. salebro* Van Den Bold, 1963 y *C. multidentata* Hartmann, 1955).

-Valvas con escasos canales de poros marginales (máx. 20) en margen anterior; machos con T1-T3 como patas caminadoras simétricas (T3 es asimétrico solo en *Leucocythere*); charnela adonta (sin dientes) o con un diente cardinal anterior o posterior.....Limnocytheridae.....2

2- Caparazón ancho en vista dorsal, en las hembras debido a una cámara de cría posterior; sin espinas laterales; palpo de la Mx reducido (con un segmento y pocas setas apicales).....Timiriaseviinae.....3

-Caparazón de las hembras angosto sin cámara de cría, pueden presentar espinas laterales, en ocasiones muy largas; palpo de la Mx bien desarrollado con dos segmentos; T3 normalmente desarrollado en ambos sexos; RC poco desarrollada e incorporada al hemipene; en ocasiones con espinas laterales en el caparazón.....

.....Limnocytherinae.....*Limnocythere* (Fig. 19J) (en Argentina: *L. staplinii* Gutentag & Benson, 1962, *L. patagonica* Cusminsky & Whatley, 1996, *L. rionegroensis* Cusminsky & Whatley, 1996, *L. cusminskyae* Ramón Mercader *et al.*, 2014 y *L. jujunensis* D'Ambrosio *et al.* 2020).

3- Superficie externa de las valvas lisa; T3 como patas caminadoras; exclusivamente en bromelias.....*Elpidium* (Fig. 19P) (en Argentina: *Elpidium* sp. O.F. Muller, 1880).

-Superficie externa de las valvas con poros y parches de color; T3 transformado en un apéndice prehensil especialmente en hembras; en lagos y ambientes temporarios.....*Cytheridella* (Fig. 19O) (en Argentina: *C. ilosvayi* Daday, 1905).

Cypridoidea

Incluye especies desde muy pequeñas (ca. 0,4 mm) hasta muy grandes (7-8 mm). Valvas lisas o con gran variedad de estructuras ornamentales. Forma del caparazón extremadamente variable (angosta, elongada, redondeada, ancha), puede ser simétrico o profundamente asimétrico. Valvas con márgenes muy simples o muy complejas. Segundo par de antenas en la mayoría de las especies con largas setas natatorias (5+1) y exopodito mayoritariamente reducido a placa con 2-3 setas pequeñas. Tres pares de toracópodos con diferente morfología y función. Primer par fuertemente dimórfico con claspers bien desarrollados en los machos. Segundo par es un apéndice netamente caminador y tercer par es un apéndice modificado para la limpieza de la parte posterior del caparazón (*cleaning limb*). Ramas caudales bien desarrolladas en algunos grupos con larga rama caudal y dos uñas y una o dos setas o muy reducidas. Machos con órgano de Zenker. Hemipenes grandes y se observan a través de la superficie de las valvas. Hembras sin cámara de cría.

El 75% de los ostrácodos continentales pertenece a Cypridoidea y habitan una gran variedad de ambientes acuáticos y semiterrestres. La gran mayoría de la familia Cypridoidea vive en ambientes temporarios, muchos candónidos son intersticiales y que las especies de Notodromatidae son generalmente hiponeustónicos.

- 1- Caparazón mayoritariamente subglobular, superficie del Cp. lisa o con ornamentación evidente; ojos presentes dorsalmente no fusionados y bien evidentes en

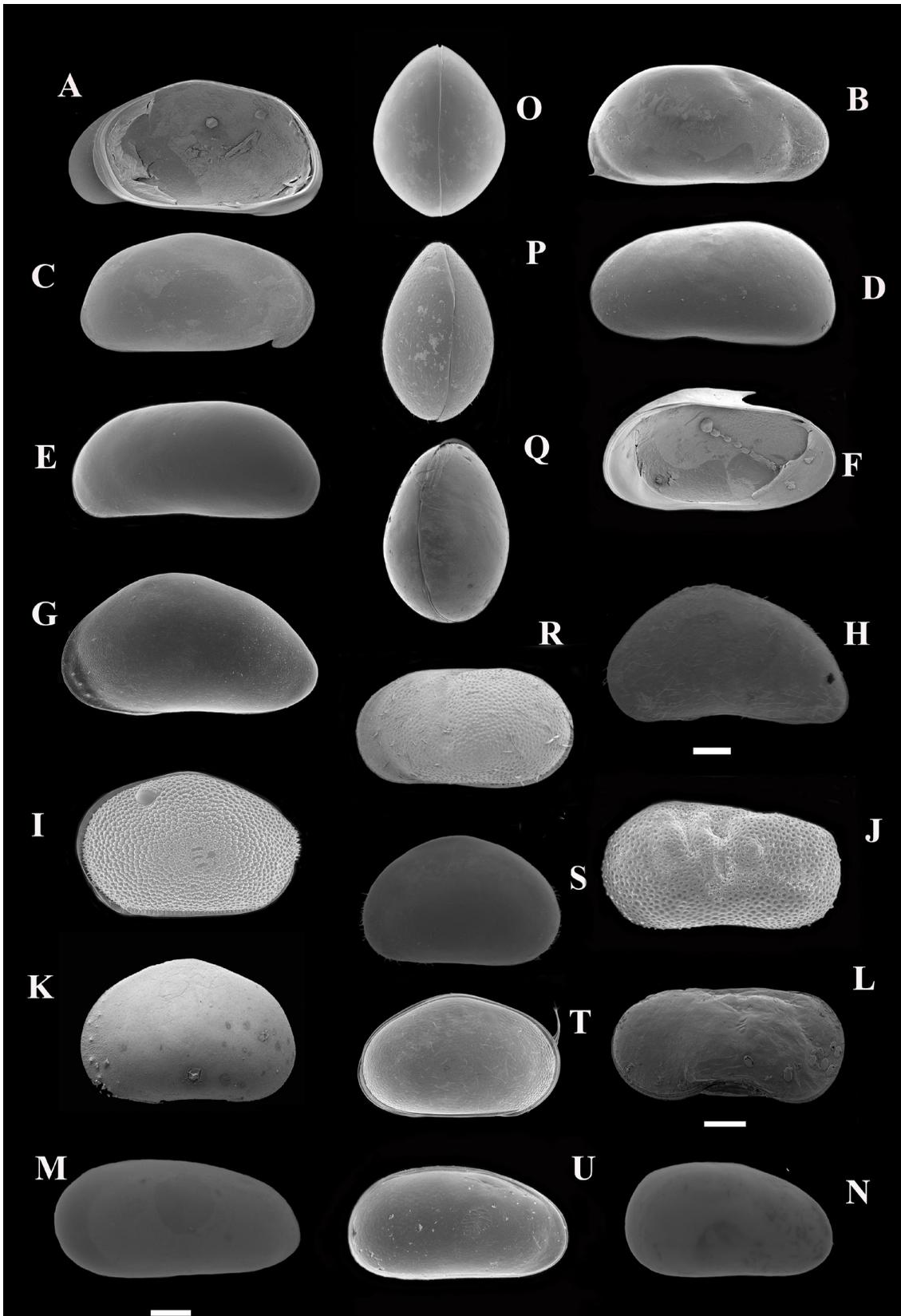


Fig. 19. Especies de la clave dicotómica. A, *Chlamydotheca arcuata*; B, *C. iheringi*; C, *C. incisa*; D, *Cypriconcha hip-sophyla*; E, *Herpetocypris helenae*; F, *Strandesia bicuspis*; G, *Argentocypris sara*; H, *Potamocypris smaragdina*; I, *Newn-hamia fenestrata*; J, *Ilyocypris ramirezi*; K, *Eucypris cecryphallum*; L, *Limnocythere staplinii*; M, *Darwinula stevensoni*, N, *Penthesilenula incaea*, O, *Elpidium* sp.; P, *Cypridopsis vidua*; Q, *Keysercypris ivanaea*; R, *Cytheridella ilosvayi*; S, *Heterocypris incongruens*; T, *Argentodromus bellanella*; U, *Vestalenula plagiolii*.

- la superficie externa o débilmente marcados (Fig. 9); proceso masticatorio de Mx con cuatro a seis uñas y varias setas.....Notodromadidae.....2
- Caparazón de forma variable, liso u ornamentado, ojos presentes o ausentes; proceso masticatorio de Mx con dos o tres uñas y varias setas.....3
- 2- Caparazón oval en vista anterior, superficie de las valvas fuertemente ornamentada con tubérculos y elevaciones poligonales; hiponeustónicos.....*Newnhamia* (Fig. 19I) (en Argentina: *N. fenestrata* King, 1855)
- Superficie externa de las valvas lisa; tubérculos oculares débilmente desarrollados, casi ausentes; hiponeustónicos.....*Argentodromas* (Fig. 19T) (en Argentina: *A. bellanella* Díaz & Martens, 2018).
- 3- Con sulcus medio dorsal, margen dorsal recto, caparazón subcuadrado, superficie de las valvas fuertemente ornamentadas; palpo de T1 generalmente con dos segmentos.....*Ilyocyprididae*.....*Ilyocypris* (Fig. 19J) (en Argentina: *I. ramirezi* Cusminsky & Whatley, 1996).
- Sin sulcus medio dorsal, en hembras palpo de T1 generalmente uniarticulado.....4
- 4-T3 con último y penúltimo segmentos claramente separados, sin formar un aparato de limpieza (Fig. 14b).....*Candonidae*.....5
- T3 con último y penúltimo segmentos fusionados formando un aparato de limpieza (Fig. 14a).....*Cyprididae*.....6
- 5- Caparazón liso, sin denticulos marginales. RC con dos uñas y una sola seta distal, sin seta proximal.....*Candonopsis* (en Argentina: *C. brasiliensis* Sars, 1901).
- Caparazón con denticulos marginales en ambas valvas; CR con dos uñas y setas proximal y distal presentes.....*Keysercypria* (Fig. 19S) (en Argentina: *K. ivanae* (Díaz & Lopretto, 2011)).
- 6- RC en hembras reducida a un flagelo, usualmente con una seta basal adicional, completamente ausente en machos (incorporada a los hemipenes) especies de pequeño tamaño (Fig. 15).....7
- RC bien desarrollada con una rama con al menos una o en general dos uñas terminales y con una o dos setas (Fig. 14); especies pequeñas y de gran tamaño.....8
- 7- Segmento terminal del palpo de Mx ensanchado y espatulado (Fig. 15).....*Potamocypris* (Fig. 19H) (en Argentina: *P. villosa* (Jurine, 1820), *P. smaragdina* Vávra 1891) y *P. unicaudata* (Coviaga 2017).
- Segmento terminal del palpo de Mx elongado, rectangular (Fig. 13).....9
- 8- Caparazón semi-gobular, y/o con proyección dorsal en la VD, algunas especies con espinas caudales....*Strandesia* (Fig. 19F) (en Argentina: *S. bicuspis* (Claus, 1892)).
- Caparazón sin crecimiento dorsal ni espinas caudales.....11
- 9- Caparazón globoso en vista dorsal. VI sobrepasa VD anteriormente; ancho del Cp. mayor que la mitad de su longitud; superficie lisa u ornamentada sin tubérculos ni espinas; setas natatorias de A2 bien desarrolladas.....*Cypridopsis* (Fig. 19Q) (en Argentina: *C. vidua* (O.F. Müller, 1776 y *C. furhmanni* Mehes, 1914)
- Caparazón sureniforme, relativamente ancho en vista dorsal; VD sobrepasa VI anteriormente, superficie del caparazón con ornamentación variable.....10
- 10- Superficie del caparazón con escasa ornamentación; setas natatorias de A2 reducidas.....*Kapocypridopsis* (en Argentina: *K. megapodus* Cusminsky *et al.*, 2005)
- Superficie del caparazón mayormente ornamentada con espinas, setas natatorias de A2 bien desarrolladas.....
- ..*Sarsocypridopsis* (en Argentina: *S. aculeata* (Costa, 1847)).
- 11- RCa con un triángulo proximal (Fig. 14 RCa,b); Cp. relativamente grande (1,5-2 mm) y subrectangular, RC con dos uñas y dos setas.....*Herpetocypris* (Fig. 19E) (en Argentina: *H. helenae* Müller, 1908)
- RCa sin triángulo esclerizado; Cp. de diferentes formas.....12
- 12- VD con denticulación a lo largo de los márgenes anterior y posterior; VI sobrepasa anteriormente a VD en vista dorsal.....*Heterocypris* (Fig. 19R) (en Argentina: *H. incongruens* Ramdohr, 1808)
- Sin denticulación marginal en valvas....13
- 13- Especies de gran tamaño (2,5-4 mm); T1 sin seta "c".....14
- Especies de pequeño tamaño, máximo: 2mm; poco comprimidas lateralmente; T1 con seta "c".....15
- 14- Cp. elongado, lateralmente comprimido.....*Amphicypris/Cypriconcha* (Fig. 19D) (en Argentina: *A. argentinensis* Fontana & Ballent, 2005 y *C. hypsophila* Díaz & Lopretto, 2009).
- Cp. Relativamente alto y redondeado, con reborde (pico) anteroventral o Cp. elongado sin pico pero posiblemente con una espina porteroventral.....
-*Chlamydotheca* (Fig. 19A-C) (en Argentina: *C. arcuata* Sars, 1901, *C. incisa* Claus, 1892, *C. iheringi* Sars, 1901, *C. leuckarti* Claus, 1892 y *C. symmetrica* Vávra, 1898).
- 15- Valvas subovales o elongadas, cortas y altas, anteriormente con un set de poros característicos en la superficie externa "Porenwarzen".....*Eucypris* (Fig. 19K) (en Argentina: *E. cecryphalium* Cusminsky & Whatley, 2005)
- Superficie externa de las valvas con un set pequeños "Porenwarzen" alternados con otros característicamente largos, superficie interna de las valvas con queños poro.....*Argentocypris* (Fig. 19G) (en Argentina: *Argentocypris sara* Díaz & Martens, 2014).

Agradecimientos

A Sergio Roig-Juñent, Lucía Claps y Juan J. Morrone por invitarme a participar de este volumen. A María Cristina Claps por la lectura crítica de este trabajo. A Hernán Benítez por su colaboración en el mejoramiento de dibujos. A mis amigas Fabiana Drago y Mónica Tassarà por el apoyo y por el aporte sobre colecciones biológicas. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). A mis grandes amores, Javier y mi pequeña Nina, por su amor y comprensión ante tantas horas de ausencia.

Literatura citada

- BALLENT, S.C. & DÍAZ, A.R. 2011. Contribution to the taxonomy, distribution and paleoecology of the early representatives of *Penthesilenula* Rossetti & Martens, 1998 (Crustacea, Ostracoda, Darwinulidae) from Argentina, with the description of a new species. *Hydrobiologia* 688: 125-138.
- BODE, S.N.S., ADOLFSSON, S., LAMATSCH, D.K., MARTINS, M.J.M., SCHMIT, O., VANDEKERKHOVE, J., MEZQUITA, F., NAMIOTKO, T., ROSSETTI, G., et. al. 2010. Exceptional cryptic diversity and multiple origins of parthenogenesis in a freshwater ostracod. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 542-552.
- BONETTO, A.A., VARELA, M.E. & BECHARA, J.A. 1985-86. El bentos del Paraná medio en el tramo Corrientes-Esquina. *Ecosur* 12/13: 37-57.
- BREHM, V. 1924. Entomostrakenaus der Laguna de Junin. *Göteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitterhetssamhälles Handlingar* 27: 1-14.
- BREHM, V. 1934. Über südamerikanische Ostrakoden des Zoologischen Staats institutes und Museums in Hamburg. *Zoologischer Anzeiger* 108: 74-85.
- BREHM, V. 1935. Über die Süßwasserfauna von Uruguay. *Archiv für Hydrobiologie* 28: 295-309.
- CÉSAR, I.I., ARMENDÁRIZ, L.C., BECERRA, R.V. & LIBERTO, R. (2004) Biodiversidad de Crustacea (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata, Ostracoda, Amphipoda y Brachyura Trichodactylidae) de la Mesopotamia argentina. En: *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. INSUGEO, Miscelánea* 12, páginas 247-252. San Miguel de Tucumán.
- CÉSAR, I.I., ARMENDÁRIZ, L.C. & DAMBORENEA, M.C. 2001. Ostrácodos (Crustacea) de la Isla Martín García, Río de la Plata, Argentina. *Natura Neotropicalis* 32: 147-151.
- CLAUS, C. 1893. Beiträge zur Kenntniss der Süßwasser-Ostracoden. I. Über den Körper und Gliedmassenbau der Cypriden nebst Bemerkungen über einzelne innere Organe derselben. *Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest* 10: 1-70.
- COVIAGA, C., CUSMINSKY, G. & PÉREZ, P. 2018a. Ecology of freshwater ostracods from Northern Patagonia and their potential application in paleo-environmental reconstructions. *Hydrobiologia* 816: 3-20.
- COVIAGA, C.A., PÉREZ, A.P., RAMOS, LY., ALVEAR, P. & CUSMINSKY, G.C. 2018b. On two species of *Riocypris* (Crustacea, Ostracoda) from Northern Patagonia and their relation to *Eucypris fontana*; implications in paleo-environmental reconstructions. *Canadian Journal of Zoology* 96: 801-817.
- CUSMINSKY, G.C., PÉREZ, P.A., SCHWALB, A. & WHATLEY, R.C. 2005. Recent lacustrine ostracods from Patagonia, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 37: 431-450.
- CUSMINSKY, G.C., COVIAGA, C.A., PÉREZ, A.P., RAMOS, LY. & ALVEAR, P. 2020. Characterizing ecoregions in Argentinian Patagonia using extant continental ostracods. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 92: 1-23
- D'AMBROSIO, D.S., DÍAZ, A.R., GARCÍA, A. & CLAPS, M.C. 2015. First description of the soft part anatomy of *Ilyocypris rami-rezi* Cusminsky & Whatley (Crustacea, Ostracoda) from Argentina, South America. *Zootaxa* 3957: 59-68.
- D'AMBROSIO, D.S., DÍAZ, A.R., GARCÍA, A. & CLAPS, M.C. 2017. Distribution of ostracods related to their host-water chemistry and climate from central-western Argentina wetlands and implications for palaeolimnology. *Journal of Paleolimnology* 58: 101-117.
- D'AMBROSIO, D.S., ROJO, L.D & FONTANA, S.L. 2020. Quaternary non-marine ostracods of Runtuyoc lake, northern Argentina: New taxonomic descriptions and the implication for Holocene paleoenvironment. *Journal of South American Earth Sciences* 98:1-43
- DADAY, E. 1902. Mikroskopische Süßwasserthiere aus Patagonien, gesammelt von Dr. Filippo Silvestri. *Természetrzaji Füzetek* 25: 201-310.
- DADAY, E. 1905. Untersuchungenüber die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays. *Zoologica* 18: 1-374.
- DANIELOPOL, D.L. 1971b. Quelques remarques sur le peuplement ostracodologique des eaux douces souterraines d' Europe. *Bulletin du Centre de Recherches de Pau-SNPA* 5: 179-190.
- DANIELOPOL, D.L. 1973. Sur la morphologie des aesthetascs chez quelques ostracodeshypogés de la sousfamille des Candoninae (Cyprididae, Podocopida). *Annales de Spéléologie* 28: 233-245.
- DE DECKKER, P. 1982a. On *Caboncypris nunkeri* De Decker gen. et sp. nov. *Stereo-Atlas Ostracod Shells* 9: 125-132.
- DE DECKKER, P. 1982b. On *Cyprretta yapinga* De Deckker sp. nov. *Stereo-Atlas Ostracod Shells* 9: 133-140.
- DELORME, L.D., 1991. Ostracoda, En: Thorp, J.H., & Covich, A.P. (eds.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, páginas 695-726. Academic Press, New York.
- DELORME, L.D. & DONALD, D. 1969. Torpidity of freshwater ostracodes. *Canadian Journal of Zoology* 47: 997-999.
- DÍAZ, A.R. 2009. Taxonomía, morfología funcional y ontogenia de Ostracoda (Crustacea) no-marinos de la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/4360>.
- DÍAZ, A.R., KÜPPERS, G.C. & LOPRETTO, E.C. 2005. Ostracoda (Crustacea) de un ambiente temporario de la provincia de Buenos Aires como basibiontes de Ciliophora (Protozoa). En: *Libro de Resúmenes III Congreso Argentino de Limnología, CAL 3*. Chascomús. pp. 29.
- DÍAZ, A.R. & LOPRETTO, E.C. 2007. Estudio comparativo de huevos de ostrácodos (Crustacea) no-marinos [CD-ROM]. En: *Libro de Resúmenes Sociedad de Ciencias Morfológicas de La Plata*. La Plata. pp. 27.
- DÍAZ, A.R. & LOPRETTO, E.C. 2008. Ostracoda (Crustacea) fitotélmicos de la Argentina. En: *Libro de Resúmenes IV Congreso Argentino de Limnología. CAL4*. Bariloche. p. 91.
- DÍAZ, A.R. & LOPRETTO, E.C. 2009. A new species of *Cypriconcha* Sars (Crustacea: Ostracoda) from high mountain wetlands of Argentina. *Zootaxa* 2291: 51-64.
- DÍAZ, A.R. & LOPRETTO, E.C. 2011a. A new species of *Keysercyprina* Karanovic (Crustacea: Ostracoda) from Argentina. *ZOOTAXA* 3063: 64-68.
- DÍAZ, A.R. & LOPRETTO, E.C. 2011b. The genus *Chlamydotheca* Saussure (Crustacea: Ostracoda) in northeastern Argentina. *Nauplius* 19: 97-107.
- DÍAZ, A.R. & LOPRETTO, E.C. 2018. Postembryonic development of non-marine ostracod *Chlamydotheca arcuate* (Sars, 1901) (Crustacea: Ostracoda), reared in the laboratory. *Turkish Journal of zoology* 41: 209-226.
- DÍAZ, A.R. & MARTENS, K. 2014. On *argentocypris sara* gen. nov., sp. nov. (ostracoda) from the patagonian wetlands of Argentina. *Crustaceana* 87: 513-530.
- DÍAZ, A.R. & MARTENS, K. 2018. On *Argentodromas bellanella* gen. nov., sp. nov. (Crustacea, Ostracoda) from a stream in northeastern Argentina (South America). *Zoological Studies* 57: 1-10.
- DÍAZ, A.R., MERLO ALVAREZ, V.H. & DAMBORENEA, C. 2017. Type material housed in the Carcinological Collection of the Museo de La Plata, Argentina. *Zootaxa* 4303: 88-102.
- FERGUSON, E. 1967. Three new species of freshwater ostracods (Crustacea) from Argentina. *Notulae Naturae of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 405: 1-7.
- FERRERO, L. 1996. Paleoecología de ostrácodos holocenos del estuario del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 33: 209-222.
- FERRERO, L. 2006. Micropaleontología y paleoecología del Cuaternario del sudeste de la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- FONTANA, S.L. & BALLENT, S. 2005. A new giant cypridid ostracod (Crustacea) from southern Buenos Aires Province, Argentina. *Hydrobiologia* 533: 187-197.
- FURTOS, N.C. 1933. The Ostracoda of Ohio. *Ohio Biological Survey* 5: 413-524.

- GRIFFITHS, H.R. & HOLMES, A. 2000. *Non-marine Ostracods and Quaternary Palaeoenvironments*. QRA Technical Guide No 8. Quaternary Research Association, Londres.
- HENDERSON, P.A. 2003 *Freshwater ostracods* [CD-ROM]. Pisces Conservation Ltd., Reino Unido.
- HIGUTI, J., VELHO, L.F.M., LANSAC-TOHA, F.A. & MARTENS, K. 2007. Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: The example of ostracods in the Paraná River floodplain, Brazil. *Freshwater Biology* 52: 1930-1943.
- HIGUTI, J. & MARTENS, K. 2020. Class Ostracoda: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates* (Fourth Edition) Vol 5. (ed. Damborenea, C.), pp. 631-661.
- HORNE, D.J., BALTANÁS, A. & PARIS, G. (1998) [Chapter 5] Geographical distribution of reproductive modes in living non-marine ostracods. En: Martens, K. (eds.) *Sex and parthenogenesis. Evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods*, páginas 77-99. Backhuys Publishers, Leiden.
- HORNE, D.J. 2003. Key events in the ecological radiation of the Ostracoda. Bridging the gap: Trends in the ostracode biological and geological sciences (ed. Park, L.E., & Smith, A.J.) *The Paleontological Society Papers* 9: 181-201
- HORNE, D.J. & MARTENS, K. 1998. An assessment of the importance of resting eggs for the evolutionary success of Mesozoic non-marine cypridoidean Ostracoda (Crustacea). *Advances in Limnology* 52: 549-561.
- HORNE, D.J., COHEN, A. & MARTENS, K. 2002. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda. En: Chivas, R.A. & Holmes, J.A. (eds.) *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research, Geophysical Monograph Series*, páginas 5-36. AGU, Washington, DC.
- HORNE, D.J., SCHON, I., SMITH, R.J. & MARTENS, K. 2005. What are Ostracoda? A cladistic analysis of the extant superfamilies of the subclasses Myodocopa and Podocopa (Crustacea: Ostracoda). En: Koenemann, S. & Jenner, R.A. (eds.) *Crustacea and arthropod relationships*. Crustacean issues, vol.16, páginas 249-273. Taylor and Francis, Londres.
- KARANOVIĆ, I. 2012. *Recent freshwater ostracods of the world: Crustacea, Ostracoda, Podocopida*. Springer, Heidelberg.
- KEMPF, E.K. 2006 *Fossil and Living Ostracoda of the World. Index and Bibliography of Nonmarine Ostracoda 16, Index D: Recent Non-marine Ostracoda of the World*. CD-ROM. Edition, Colonia.
- KIHN, R.G., MARTÍNEZ, D.A., GÓMEZ, E. & BOREL, C. 2017. Asociaciones de ostrácodos bentónicos actuales y del Holoceno del estuario de Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina): Interpretaciones paleoambientales. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19: 465-480.
- KESLING, R.V. 1951. The morphology of ostracod molt stages. *Illinois Biological Monographs* 21: 1-324.
- KLIE, W. 1934. Zur Kenntnis der Ostracoden-Gattung *Limnocythere*. *Archiv für Naturgeschichte* 3: 534-544.
- LAPRIDA, C. 2006. Ostrácodos recientes de la llanura pampeana, Buenos Aires, Argentina: ecología e implicancias paleolimnológicas. *Ameghiniana* 43: 181-204.
- LAPRIDA, C. & BALLENT, S. 2008. Ostracoda. En: Camacho, H. (ed.) *Los invertebrados fósiles. Tomo II.*, páginas. 599-624. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides, Buenos Aires.
- LAPRIDA, C., DÍAZ, A.R. & RATTO, N. 2006a. Ostracods (Crustacea) from thermal waters, southern Altiplano, Argentina. *Micropaleontology* 52: 177-188.
- LAPRIDA, C., MICHEL, J. & DÍAZ A.R. 2006b. Ecología de ostrácodos de Tinogasta (Catamarca) como base para la reconstrucción de paleoambientes holocenos del noroeste argentino. *Ameghiniana* 42: 34R.
- LAPRIDA, C. & VALERO-GARCÉS, B. 2009. Cambios ambientales de épocas históricas en la pampa bonaerense en base a ostrácodos: historia hidrológica de la laguna de Chascomús. *Ameghiniana* 46: 95-111.
- LAPRIDA, C., MASSAFERRO, J., RAMÓN MERCAU, J. & CUSMINSKY, G.C. 2014. Paleobioindicadores del fin del mundo: ostrácodos y quironómidos del extremo sur de Sudamérica en ambientes lacustres Cuaternarios. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 21: 97-117.
- LIBERTO, R., MESQUITA-JOANES, F. & CÉSAR, I. 2012. Dynamics of pleustonic ostracod populations in small ponds on the Island of Martín García (Río de la Plata, Argentina). *Hydrobiologia* 688: 47-61.
- LIBERTO, R., CÉSAR, I.I. & MESQUITA-JOANES, F. 2014. Postembryonic growth in two species of freshwater Ostracoda (Crustacea) shows a size-age sigmoid model fit and temperature effects on development time, but no clear temperature-size rule (TSR) pattern. *Limnology* 15: 57-67.
- MADDOCKS, R.F. 1992. Ostracoda, En: Harrison, F.W., & Humes, A.G. (eds.) *Microscopic anatomy of invertebrates*, páginas. 415-441. Wiley-Liss, Nueva York.
- MARCHESE, M. 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná. XI: Zoobentos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 15: 157-174.
- MARTENS, K. & BEHEN, F. 1994 A checklist of the recent non-marine ostracods (Crustacea, Ostracoda) from the inland waters of South America and adjacent islands. *Travaux Scientifiques du Musée National d'Histoire Naturelle de Luxembourg* 22: 1-81.
- MARTENS, K., WÜRDIG, N.L. & BEHEN, F. 1998. Maxillopoda - Non-Marine Ostracoda, En: Young, P. S. (ed.) *Catalogue of Crustacea of Brazil*, páginas. 45-65. Editora do Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- MARTENS, K., SCHÖN, I., MEISCH, C. & HORNE, D.J. 2008. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 185-193.
- MARTENS, K. & SAVATENALINTON, S. 2011 A subjective checklist of the Recent, free-living, non-marine Ostracoda (Crustacea). *Zootaxa* 2855: 1-79.
- MARTIN, J.W. & DAVIS, G.E. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Scientific Series* 39: 1-124.
- MARTÍNEZ, D.E. 2005. Asociaciones de ostrácodos modernos del estuario de Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 42: 669-684.
- MCGREGOR, D.L. 1967 Rhythmic pulsation of the hepatopancreas in freshwater ostracods. *Transactions of the American Microscopical Society* 86: 166-169.
- MÉHES, G. 1914. Süßwasser-Ostracodenaus Columbien und Argentinien. *Mémoires de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 5: 639-663.
- MEISCH, C. 2000. *Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe*. Süßwasserfauna von Mitteleuropa 8/3. Spektrum Akademischer Vlg, Gustav Fischer, Heidelberg y Berlín.
- MEISCH, C., SMITH, R.J. & MARTENS, K. 2019. A subjective global checklist of the recent non-marine Ostracoda (Crustacea). *European Journal of Taxonomy* 492: 1-135.
- MEZQUITA, F., GRIFFITH, H.I., DOMÍNGUEZ, M.I. & LOZANO-QUILIS, M.A. 2001. Ostracoda (Crustacea) as ecological indicators: a case study from Iberian Mediterranean brooks. *Archiv für Hydrobiologie* 150: 545-560.
- MOGUILJEVSKY, A., & WHATLEY, R.C. 1995 Crustacea Ostracoda En: Lopretto, E.C & Tell, G. (eds.). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo III*, páginas: 937-999. Ediciones Sur, La Plata.
- MORKHOVEN, F.P.C.M. 1962. *Post-Paleozoic Ostracoda. Their morphology, taxonomy and economic use*. Elsevier, Amsterdam.
- NEWMAN, W.A., 2005. Origin of the Ostracoda and their maxillopodan and hexapodan affinities. *Hydrobiologia* 538: 1-21.
- OAKLEY, T.H. & CUNNINGHAM, C.W. 2002. Molecular phylogenetic evidence for the independent evolutionary origin of an arthropod compound eye. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 1426-1439.
- OAKLEY, T., WOLFE, J.M, LINDGREN, A.R. & ZAHAROFF, A.K. 2013. Phylotranscriptomics to bring the understudied into the fold: monophyletic ostracoda, fossil placement, and pancrustacean phylogeny. *Molecular Biology and Evolution* 30: 215-233.

- PENNAK, R.W. 1978. Ostracoda (seed shrimps) En: Wiley, J., & Sons (eds.) *Freshwater invertebrates of the United States*, páginas. 421-435. Nueva York.
- PIERI, V., CASERINI, C., GOMARASCA, S., MARTENS, K. & ROSSETTI, G. 2007. Water quality and diversity of the Recent ostracod fauna in lowland springs from Lombardy (northern Italy). En: Matzke-Karasz, R., Martens, K., & Schudack, M. (eds.) *Ostracodology – Linking Bio- and Geosciences. Developments in Hydrobiology*, vol. 197, 79-87, Springer, Dordrecht.
- PINTO, R.L., ROCHA, C.E.F. & MARTENS, K. 2003. On two species of the genus *Vestalenula* Rossetti and Martens, 1998 (Crustacea, Ostracoda, Darwinulidae) from semiterrestrial habitats in Sao Paulo State (Brazil). *Zoological Journal of the Linnean Society* 139: 305-313.
- PINTO, R.L., ROCHA, C.E.F. & MARTENS, K. 2008. On the first terrestrial ostracod of the Superfamily Cytheroidea (Crustacea, Ostracoda): description of *Intrepidocythere ibipora* n. gen. n. sp. from forest leaf litter in Sao Paulo State, Brazil. *Zootaxa* 1828: 29-42.
- POI DE NEIFF, A. & BRUQUETAS DE ZOZAYA, I.Y. 1991. Colonización por invertebrados demacrófitos emergentes durante su descomposición en el río Paraná. *Revista de Hidrobiología Tropical* 24: 209-216.
- POI DE NEIFF, A. & CARIGNAN, R. 1997. Macroinvertebrates on *Eichhorniacrassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 345: 185-196.
- POI DE NEIFF, A. & NEIFF, J.J. 1984. Dinámica de la vegetación acuática flotante y su fauna en charcos temporarios del sudeste del Chaco (Argentina). *Physis* B42: 53-67.
- RAMÍREZ, F.C. 1967. Ostrácodos de lagunas de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie) Zoología* 73: 5-54.
- RAMÓN MERCAU, J., LAPRIDA, C., MASSAFERRO, J., ROGORA, M., TARTARI, G. & MAIDANA, N.I. 2012. Patagonian ostracods as indicators of climate-related hydrological variables: Implications for paleoenvironmental reconstructions in southern South America. *Hydrobiologia* 694: 235-251.
- RAMOS, L.Y., ALPERIN, M., PÉREZ, P., COVIAGA, C., SCHWALB, A. & CUSMINSKY, G.C. 2015. *Eucypris fontana* (Graf, 1931) (Crustacea, Ostracoda) in permanent environments of Patagonia Argentina: A geometric morphometric approach *Annales de Limnologie. International Journal of Limnology* 51: 125-138.
- REGIER, J.C., SHULTZ, J.W. & KAMBIC, R.E. 2005. Pancrustacean phylogeny: Hexapods and terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 272: 395-401.
- REGIER, J.C., SHULTZ, J.W., & GANLEY, A.R.D. *et al.* 2008. Resolving arthropod phylogeny: Exploring phylogenetic signal within 41 kb of protein-coding nuclear gene sequence. *Systematic Biology* 57: 920-938.
- REGIER, J.C., SHULTZ, J.W., ZWICK, A., HUSSEY, A., BALL, B., WETZER, R., MARTIN, J.W. & CUNNINGHAM, C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463: 1079-1083.
- ROESSLER, E.W. 1982. Estudios taxonómicos, ontogenéticos, ecológicos y etológicos sobre los ostrácodos de agua dulce en Colombia - III. El prenauplio y su papel en la eclosión del huevo en el género *Chlamydotheca* Saussure 1858 (Ostracoda, Podocopa, Cyprididae). *Caldasia* 13: 635-646.
- ROESSLER, E.W. 1998. On crucial developmental stages in podocopid ostracod ontogeny and their prenauplius as a missing link in crustacean phylogeny. *Archiv für Hydrobiologie* 52: 535-547.
- ROSSETTI, G. & MARTENS, K. 1996. Redescription and morphological variability of *Darwinula stevensoni* (Brady & Robertson, 1870) (Crustacea, Ostracoda). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 66: 73-92.
- ROSSETTI, G. & MARTENS, K. 1998. Taxonomic revision of the Recent and Holocene representatives of the Family Darwinulidae (Crustacea, Ostracoda), with a description of three new genera. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 68: 55-110.
- ROSSI, V., GANDOLFI, A. & MENOZZI, P. 1996. Egg diapause and clonal structure in parthenogenetic populations of *Heterocypris sincongruens* (Ostracoda). *Hydrobiologia* 320: 45-54.
- ROSSI, V., GANDOLFI, A. & MENOZZI, P. 2003. Egg polyphenism in *Heterocypris* clonal lineages (Ostracoda, Crustacea). *Journal of Limnology* 63: 98-113.
- SAMPÓNS, M.R. 1988. Zoobentos del río Arrecifes (Buenos Aires, Argentina) y sus principales tributarios. *Iheringia Série Zoológica* 68: 63-82.
- SARS, G.O. 1901. Contributions to the knowledge of the freshwater Entomostraca of South America as shown by artificial hatching from dried material. Part II. Copepoda-Ostracoda. *Archiv for Mathematik og Naturvidenskab* 24: 1-52.
- SCHWALB, A., BURNS, S.J., CUSMINSKY, G.C., KELTS, K. & MARGRAFF, V. 2002. Assemblage diversity and isotopic signals of modern ostracods and host waters from Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 187: 323-339.
- SCHRAM, F.R. 1986 *Crustacea*. Oxford University Press, Nueva York.
- SCHREIBER, E. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasser-Ostracoden. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 43: 485-538.
- SCHON, I. & MARTENS, K. 2004. Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review. *Organisms Diversity & Evolution* 4: 137-156.
- SMITH, R.J. 2020. *Ostracoda Research at the Lake Biwa Museum*, Kusatsu, Japan [CD]
- SMITH, R.J. & HORNE, D.J. 2002. Ecology of marine, marginal marine and non marine ostracodes. En: Holmes, J.A. & Chivas, A.R. (eds.) *The Ostracoda, applications in quaternary research, Geophysical Monographs*, 131, páginas 37-64. American Geophysical Union, Washington, DC.
- SMITH, R.J. & KAMIYA, T. 2005. The ontogeny of the entocytherid ostracod *Uncinocythere occidentalis* (Kozloff & Whitman, 1954) Hart, 1962 (Crustacea). *Hydrobiologia* 538: 217-229.
- SYLVESTER-BRADLEY, P.C. & BENSON, R.H. 1971. Terminology for surface features in ornate ostracods. *Lethaia* 4: 249-286.
- TANAKA, G. 2006. Functional morphology and light-gathering ability of podocopid ostracod eyes and the paleontological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 147: 97-108.
- VÁVRA, W. 1898. Süßwasser-Ostracoden. *Hamburger Magalhaensis che Sammelreise*, 1892-1893, 2: 1-26.
- VON REUMONT, B.M., MEUSEMANN, K. & SZUCSICH, N.U. *et al.* 2009. Can comprehensive background knowledge be incorporated into substitution models to improve phylogenetic analyses? A case study on major arthropod relationships. *BMC. Evolutionary Biology*, 9-119.
- WHATLEY, R. & BALLENT, S. 1996. In search of the earliest non marine Cypridacean ostracods: new discoveries from the early Mesozoic of Western Argentina. En: Riccardi, A.C. (eds.) *Advances in Jurassic Research. GeoResearch Forum*, Vol. 1-2, páginas: 111-118. Transtec Publications, Switzerland.
- WIERZEJSKI, A. 1893. Skorupiaki i wrotki (*rotatoria*) słodkowodne zebrane Argentynie. *Rozprawy Akademii Umiejętności, Wydział Matematyczno-Przyrodniczy Krakowie* 2: 229-246.
- YAMADA, S., TSUKAGOSHI, A. & IKEYA, N. 2004. Ultrastructure of the carapace in some *Semicytherura* species (Ostracoda: Crustacea). *Micropaleontology* 50: 381-289.

Apéndice 1. Lista de especies de Ostracoda de aguas continentales de Argentina y su distribución por provincias

- Amphicypris argentinensis* Fontana & Ballent, 2005. Bs.As.
Argentocypris sara Diaz & Martens 2014. Nq.
Argentodromas bellanella Diaz & Martens, 2008. Mnes.
Candonopsis brasiliensis Sars 1901. Bs.As.
Chlamydotheca arcuata (Sars, 1901) Müller, 1912. Mnes., Fo., Cs., Bs. As.
Chlamydotheca iheringi (Sars, 1901) Klie, 1930 Brehm, 1934. Fo., Cha., Cs., Bs. As.

- Chlamydotheca incisa* (Claus, 1982). Fo., Cha., Cs., Bs. As.
Chlamydotheca leuckarti (Claus, 1892) Sharpe, 1910. Bs. As.
Chlamydotheca symmetrica (Vavra, 1898) Sharpe, 1910. Malv. T.F.
Cypriconcha hipsophila Díaz & Lopretto 2009. Cm.
Cypridopsis furhmanni Mehes, 1914. Cm.
Cyprideis multidentata Hartmann, 1955. Bs. As.
Cyprideis salebrosa Van Den Bold, 1963. Bs. As., E.R.
Cypridopsis vidua (O.F. Müller, 1776) Brady, 1867. Bs. As., Fo., Cha., Tuc., E.R., Nq., R.N.
Cytheridella ilosvayi Daday, 1905. Bs. As., Co., E.R.
Darwinula stevensoni (Brady & Robertson, 1870). Bs. As., Cm., Tuc., Mnes., Chu.
Elpidium sp. Bs. As.
Eucypris cecryphallum Cusminsky & Whatley, 2005. R.N.
Heterocypris incongruens Ramdohr, 1808. Bs. As., Mza., R.N.
Heterocypris similis (Wierzejski, 1893). Ju., Bs. As., Mza.
Herpetocypris helenae Muller, 1908. Mza.
Ilyocypris ramirezi Cusminsky & Whatley, 1996. Mza.
Kapcypridopsis megapodus Cusminsky *et al.*, 2005. R.N.
Keysercypris ivanae Díaz & Lopretto 2011. Bs. As.
Limnocythere cusminskyae Ramón-Mercau *et al.*, 2014. Bs. As.
Limnocythere jujunensis D' Ambrosio *et al.* 2020. Ju.
Limnocythere patagonica Cusminsky & Whatley, 1996. R.N.
Limnocythere rionegroensis Cusminsky & Whatley, 1996. R.N.
Limnocythere staplinii Gutentag & Benson, 1962. Mza.
Newnhamia fenestrata King, 1855. R.N.
Penthesilenula incae (Delachaux, 1928). Ca., R.N., Chu, Mza., S.C.
Potamocypris smaragdina Vavra, 1891. Bs. As.
Potamocypris unicaudata Coviaga, 2017. Mza.
Potamocypris villosa (Jurine, 1820) Sars, 1890. Bs. As., R.N.
Sarscypridopsis aculeata (Costa, 1847). Bs. As., R.N.
Strandesia bicuspis (Claus, 1893) Müller, 1912. Bs. As.
Vestalenula plagiolii (Pinto & Kotzian, 1961). Bs. As.