
FILOGENIA

¿ARTICULATA O ECDYSOZOA?: UNA REVISIÓN CRÍTICA DE LA POSICIÓN DE LOS ARTRÓPODOS EN EL REINO ANIMAL

Gonzalo Giribet¹

ABSTRACT. Two conflicting hypotheses of protostome relationships, Articulata and Ecdysozoa, are reviewed by evaluating the evidence in favor and against each one of them. Understanding embryonic level and segmentation in non-arthropod non-annelid protostomes seems crucial to the debate. New ways of coding Metazoan matrices, avoiding ground-patterns and higher taxa, and incorporating fossil evidence seems the best way to avoid circular debates. Molecular data served as the catalyzer for the Ecdysozoa hypothesis, although morphological support had been implicitly suggested. Most molecular analyses published so far have shown some support for Ecdysozoa, and none has ever supported Articulata.

INTRODUCCIÓN

Existen muchas hipótesis sobre el origen y la evolución de los distintos grupos de metazoos, pero una en particular ha generado grandes debates, por confrontar tradición con modernidad, morfología con moléculas, Articulata *versus* Ecdysozoa. Pero, ¿es real esta confrontación? ¿Cuál es el soporte para cada una de estas hipótesis irreconciliables?

Mi objetivo es discutir el apoyo morfológico y molecular para ambas hipótesis e intentar de una vez por todas desmitificar algunos caracteres que han sido citados erróneamente en soporte del cla-

do Articulata. Asimismo, algunos de los caracteres utilizados en apoyo de Ecdysozoa son revisados de una forma crítica.

REVISIÓN HISTÓRICA

El clado Articulata, incluyendo anélidos y artrópodos, fue propuesto por Cuvier en 1817, y desde entonces ha sido ampliamente aceptado por zoólogos durante casi dos siglos, siendo aún la hipótesis favorita en numerosos libros de texto (p. ej. Westheide & Rieger, 1996; Ax, 2000; Nielsen, 2001; Brusca & Brusca, 2003), que unen a los artrópodos y grupos afines (tardígrados y onicóforos) con los anélidos (Fig. 2.1).

En la literatura moderna, uno de los primeros trabajos en refutar la hipótesis de los articulados es el estudio de Eernisse y colaboradores (1992), quienes al evaluar las relaciones entre anélidos, moluscos y artrópodos, mediante un análisis cladístico de caracteres morfológicos, concluyeron que los artrópodos y los anélidos no eran grupos hermanos. De hecho, dicho estudio pretendía evaluar la hipótesis de los articulados, pero en cambio obtuvo soporte para el clado Eutrochozoa (Ghieselin, 1988), que incluye anélidos, moluscos y otros protostomados espiralados y braquiópodos, pero no a los artrópodos. Otro aspecto interesante de dicho artículo, a menudo olvidado, es lo que ellos denominaron el clado 4 (Eernisse *et al.*, 1992: fig. 4), que unía artrópodos, onicóforos y tardígrados con quinorrincos y nemátodos; los priapúlidos aparecían sin resolver entre el 'clado 4' y los 'Eutrochozoa' (Fig. 2.2).

¹ Department of Organismic and Evolutionary Biology, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, 16 Divinity Avenue, Cambridge, MA 02138, USA. Correo electrónico: ggiribet@oeb.harvard.edu

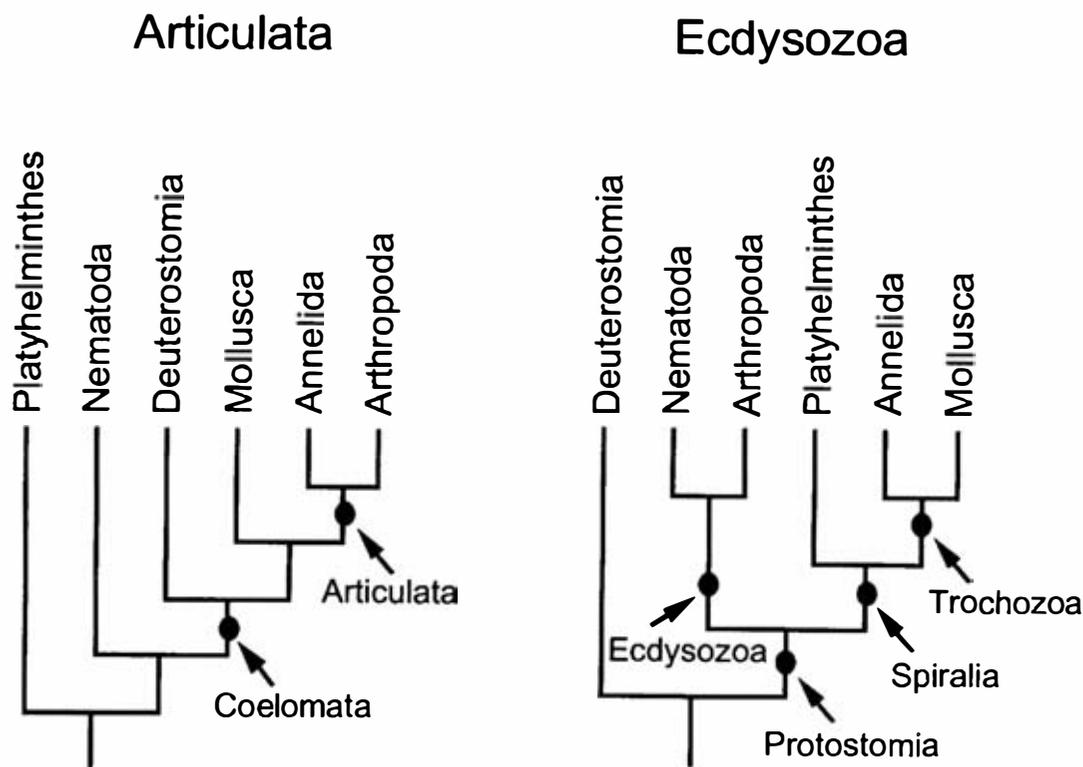


Fig. 2.1. Cladogramas compatibles con las hipótesis de Articulata (izquierda) y Ecdysozoa-Spiralia (derecha). Otras topologías también pueden ser compatibles con dichas hipótesis.

La adición de datos moleculares procedentes de la secuenciación de la subunidad pequeña de los ribosomas (SSU de su nombre en inglés: *small subunit*) o 18S rRNA. Halanych y colaboradores propusieron un clado que incluía a los eutrocozoos de Eernisse y a los grupos de lofoforados (Phoronida, Brachiopoda y Bryozoa), formando el clado Lophotrochozoa (Halanych *et al.*, 1996). En dicho estudio, los artrópodos permanecían separados de los anélidos. A partir de entonces, se empezaron a publicar análisis de genes ribosómicos que eran compatibles con estas topologías (Winnepenninckx *et al.*, 1995a, b, 1996; Giribet *et al.*, 1996; Carranza *et al.*, 1997). El concepto de Ecdysozoa finalmente fue introducido con base al análisis del gen ribosómico 18S rRNA (Aguinaldo *et al.*, 1997). Dicho análisis mostraba un clado de metazoos formado por nemátodos, artrópodos y otros animales que compartían con ellos el hecho de que mudan sus cutículas durante al menos una vez durante su ciclo vital. Hoy en día, se considera que los ecdisozoos incluyen a los panartrópodos (Onychopho-

ra, Tardigrada y Arthropoda) y a los cinco phyla de Cycloneuralia (Nematoda, Nematomorpha, Priapula, Kinorhyncha y Loricifera). Desde entonces varios análisis de genes ribosómicos (SSU y LSU) concluyeron con la monofilia de ecdisozoos (Giribet & Ribera, 1998; Giribet & Wheeler, 1999; Giribet *et al.*, 2000; Giribet, 2002a, 2004; Jondelius *et al.*, 2002; Mallatt & Winchell, 2002; Ruiz-Trillo *et al.*, 2002; Zrzavý, 2003). Además, otros análisis incluyeron a quetognatos o gnatostomúlidos en un concepto más laxo de ecdisozoos (Eernisse, 1998; Littlewood *et al.*, 1998; Zrzavý *et al.*, 1998b, 2001; Peterson & Eernisse, 2001). Actualmente, la mayoría de autores que reconocen el clado Ecdysozoa, consideran que está compuesto por los phyla de Cycloneuralia y Panarthropoda (pero no gnatostomúlidos o quetognatos), hipótesis aceptada por numerosos paleontólogos y biólogos del desarrollo (véase por ejemplo Knoll & Carroll, 1999; Valentine *et al.*, 1999; Budd & Jensen, 2000; Valentine & Collins, 2000; Bergström & Hou, 2001; Eriksson *et al.*, 2003; Minelli, 2003; Pasquinelli *et al.*, 2003), e

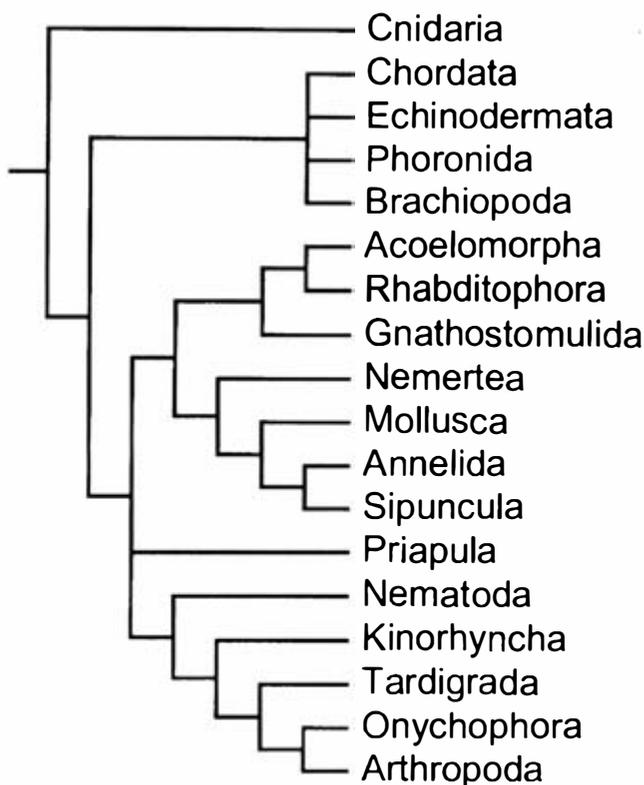


Fig. 2.2. Cladograma publicado por Eernisse *et al.* (1992), en su propuesta de Eutrochozoa. Éste es el primer análisis cladístico basado en datos morfológicos en apoyo de parte de Ecdysozoa.

incluso en algunos libros de texto (Lecointre & Guyader, 2001; Valentine, 2004).

El nuevo concepto de Ecdysozoa, sin embargo, necesitaba una reinterpretación drástica de los caracteres morfológicos empleados en los estudios sobre filogenia de metazoos, si tenía que ganar seguidores fuera de los campos de la sistemática molecular y de la nueva disciplina de evolución y desarrollo (*evodevo* de su acepción en inglés). La reinterpretación morfológica necesitada no se dejaría esperar mucho tiempo; Schmidt-Rhaesa *et al.* (1998) iniciaron el debate morfológico en una revisión excelente de los caracteres morfológicos que favorecían sendas hipótesis, concluyendo que la plausibilidad de los ecdisozoos como clado había sido subestimada desde un punto de vista morfológico. El debate estaba servido, y desde entonces han aparecido numerosos artículos discutiendo ambas hipótesis alternativas (Giribet, 1999, 2004; Wägele *et al.*, 1999; Garey, 2001; Schmidt-Rhaesa,

2001; Wägele & Misof, 2001; Zrzavý, 2001; Scholtz, 2002). Incluso otros autores han intentado, aunque de forma poco convincente, reconciliar las dos hipótesis al proponer a los ecdisozoos como el grupo hermano de los anélidos (Nielsen, 2003), o haciendo a los anélidos parafiléticos con respecto a ecdisozoos y enterocelomados (Almeida *et al.*, 2003).

A menudo se ha centrado el debate entre Articulata/Ecdysozoa como una batalla entre zoólogos tradicionales y moleculares, respectivamente, y se quiere dar la idea de que ningún zoólogo ha propuesto una relación compatible con Ecdysozoa. Pero esto no es cierto. Aparte de algún árbol filogenético anecdótico, como el presentado por Bütschli (1876) (Fig. 2.3), en la literatura zoológica moderna se encuentran numerosas referencias, implícitas y explícitas, sobre las relaciones entre ciertos grupos de "asquelmintos" (= Cycloneuralia) y los grupos de panartrópodos (Higgins, 1961; Kristensen, 1981, 1991; Ruppert, 1991b).

Dados estos hechos, el objetivo del presente capítulo es revisar el debate sobre Articulata *versus* Ecdysozoa, reevaluando los datos morfológicos, paleontológicos, del desarrollo embrionario y de la sistemática molecular. Para seguir dicho debate, es importante que el lector esté familiarizado con otros conceptos sobre filogenia de metazoos, como los discutidos anteriormente (Eutrochozoa, Lophotrochozoa), y con otros como Protostomia, Pseudocoelomata, Gastroneuralia, Spiralia, Platyzoa, etc. Dichas hipótesis de por sí pue-

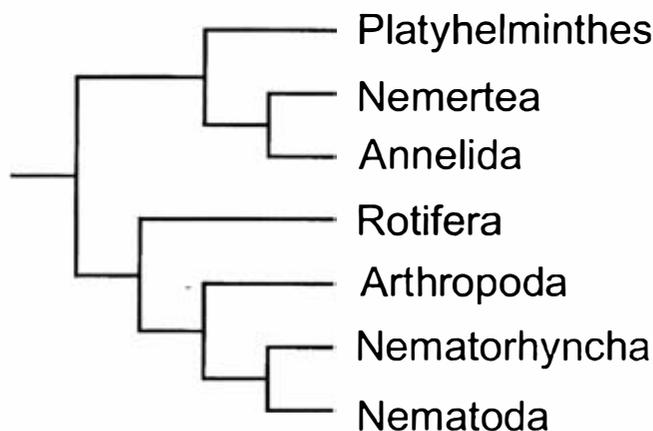


Fig. 2.3. Representación del árbol filogenético propuesto por Bütschli (1876), en el que se indica una relación filogenética entre nemátodos y artrópodos.

den ser tan debatidas como las dos que se discuten en este artículo. Para una descripción de los taxones por encima del nivel de *phylum* empleados en este artículo, véase el Cuadro 2.1.

EVIDENCIA MORFOLÓGICA

Los análisis cladísticos basados en datos morfológicos continúan divididos entre aquellos que apoyan la hipótesis de Articulata (Schram, 1991; Backeljau *et al.*, 1993; Schram & Ellis, 1994; Nielsen *et al.*, 1996; Sørensen *et al.*, 2000; Brusca & Brusca, 2003) y los que apoyan la de Ecdysozoa (Zrzavý *et al.*, 1998b, 2001; Giribet *et al.*, 2000; Peterson & Eernisse, 2001; Zrzavý, 2003). En principio esto parece contradictorio, ya que los análisis cladísticos deberían basarse en matrices de datos explícitas, aunque en realidad esto no significa que las matrices sean necesariamente objetivas (Jenner, 2001, 2002). Cada autor debe evaluar los caracteres previamente a incluirlos en sus análisis, lo cual en general se traduce en matrices más o menos sesgadas (interpretadas).

La evidencia morfológica en apoyo del clado Articulata (= Euariculata de Nielsen, 1995, 2001) está constituida por una serie de caracteres supuestamente compartidos por artrópodos y anélidos (revisados en Scholtz, 2002): segmentación con crecimiento a partir de teloblastos, musculatura longitudinal en haces, segmentación homónoma con apéndices de tipo parapodio y un sistema nervioso central escaleriforme (Westheide & Rieger, 1996; Ax, 2000; Nielsen, 2001). Mientras que algunos de estos caracteres podrían estar correlacionados entre sí, en principio parecen caracteres apropiados para evaluar hipótesis filogenéticas entre grupos de metazoos. Sin embargo, se conocen excepciones numerosas: por ejemplo, varios

grupos de anélidos carecen de segmentación, y el sistema nervioso central escaleriforme se encuentra en muchos otros metazoos, incluyendo equiúridos y quinorrincos.

Otros caracteres a menudo citados en soporte de Articulata están relacionados con el modo de desarrollo embrionario; la presencia de desarrollo espiral se considera una de las sinapomorfías clave de dicha relación de parentesco (Nielsen, 1995, 1998, 2001; Nielsen *et al.*, 1996; Sørensen *et al.*, 2000; Brusca & Brusca, 2003). Mientras que la presencia de desarrollo espiral en artrópodos no es condición *sine qua non* para unirlos con los anélidos (hay muchos otros grupos de protostomados con este tipo de desarrollo), es verdad que sería un carácter 'deseable' para un miembro putativo del clado Spiralia. El supuesto de que los artrópodos presentan reminiscencias de desarrollo espiral se basa en unos estudios embriológicos de cirrípedos (Anderson, 1969, 1973, 1979), pero la reevaluación de dichos datos en éstos y otros artrópodos sugiere una conclusión diferente (Valentine, 1997; Scholtz, 1998; Wolff & Scholtz, 2002).

A menudo los defensores de Articulata han basado sus ideas en la inferencia de caracteres putativamente plesiomórficos en los artrópodos. Estos caracteres con frecuencia son considerados como su *groundplan*. Por ejemplo, en su texto reciente sobre invertebrados, Brusca & Brusca (2003: Apéndice B) incluyeron en su matriz de datos un carácter (18) para el cual el tipo de desarrollo de anélidos, artrópodos, tardígrados y onicóforos fue codificado como 'fundamentalmente espiral'; y el carácter (74), especificando 'endomesodermo deriva de una única célula (mesentoblasto), típicamente la célula 4d' como presente en estos taxones. A parte de la redundancia de este carácter, constituye tan solo uno de los numerosos ejemplos (el más reciente) que consideran a los artrópodos

Cuadro 2.1. Principales taxones por encima del nivel de *phylum* utilizados en el texto.

Articulata	Annelida + Panarthropoda
Cephalorhyncha	Kinorhyncha + Priapula + Loricifera (= Scalidophora <i>sensu</i> Lemburg)
Cycloneuralia	Nematoida + Cephalorhyncha (= Introverta <i>sensu</i> Nielsen)
Ecdysozoa	Cycloneuralia + Panarthropoda
Nematoida	Nematoda + Nematomorpha
Panarthropoda	Onychophora + Tardigrada + Arthropoda

como espiralados, a pesar de la falta total de evidencia. Actualmente, y a pesar de lo que digan algunos libros de texto, la evidencia de un tipo de desarrollo espiral en los artrópodos o en los panartrópodos es nula, y por tanto dicho carácter no sirve para diagnosticar el clado Articulata.

El apoyo morfológico a favor de Ecdysozoa está abanderado por la presencia de un tipo especial de cutícula, que es mudado al menos una vez durante el ciclo vital del organismo. Este proceso de la muda posiblemente es inducido por la presencia de moléculas de la familia de los esteroides. Otros caracteres que apoyan a Ecdysozoa son la presencia de quitina α , la ausencia de ciliación en la epidermis, y la carencia de una 'larva primaria'. Al igual que en el caso de Articulata, se podría postular falta de independencia de algunos de estos caracteres, así como homoplasia o carencia de conocimiento detallado de algunos de estos caracteres. Por ejemplo, no hay evidencia alguna sobre qué sustancia (ecdisona u otras) induce el proceso de muda en nematomorfos, quironrincos, priapúlidos o loricíferos (Brusca & Brusca, 2003). Pero en este caso se debe a la ausencia de datos sobre el mecanismo de la muda en estos organismos; tampoco hay evidencia en contra. En nemátodos y panartrópodos se han identificado compuestos basados en ecdisteroides como los responsables del proceso de la muda. Sin embargo, también se han hallado ecdisteroides en plantas, hongos y en algunos phyla de metazoos que no se consideran ecdisozoos, como cnidarios y nemertinos (Okazaki *et al.*, 1998), y que no mudan su cutícula. Además, se han encontrado ecdisteroides en los hirudíneos, donde se cree que pueden estar involucrados en la muda cuticular (Sauer *et al.*, 1983).

Éstos representan algunos ejemplos de caracteres que han sido propuestos como apoyo de sendas hipótesis, e ilustran los problemas más recurrentes en análisis cladísticos de datos morfológicos: definición errónea o ambigua, errores de codificación, interdependencia de caracteres y homoplasia. Ninguno de los caracteres en apoyo de Articulata o Ecdysozoa (o cualquier hipótesis alternativa) se puede considerar libre de estos errores. La crítica (rechazo) de una de estas hipótesis basadas únicamente en caracteres morfológicos requerirá un examen más detallado de és-

tos y otros caracteres, algunos de los cuales discuto a continuación.

CARACTERES MORFOLÓGICOS

Se han utilizado varios caracteres para sustentar las hipótesis de Articulata o Ecdysozoa. Algunos de estos caracteres más importantes son: segmentación, sistema nervioso ganglionar escaleriforme, apéndices laterales, adición de segmentos en la parte posterior del cuerpo a partir de teloblastos, cavidades corporales y nefridios, ciliación en el epitelio, cutícula, ecdisis, larva, apertura bucal en posición terminal con faringe trirradiada y presencia de espinas en la faringe. Estos caracteres han sido discutidos en detalle en otros trabajos (Schmidt-Rhaesa, 1998; Miyazaki, 2002; Scholtz, 2002; Giribet, 2004). No pretendo repasar todos estos caracteres de nuevo. Por el contrario, he preferido proveer una revisión crítica de los caracteres más importantes que apoyan cada una de las hipótesis en discusión, caracteres de la segmentación y sistema nervioso, y caracteres cuticulares y de la muda. Finalmente, discuto un carácter que aunque especialmente relevante para esta discusión, a menudo ha sido excluido de la discusión entre Articulata/Ecdysozoa, la presencia de una boca terminal.

El carácter principal mencionado en apoyo de Articulata es el tipo especial de segmentación compartido entre artrópodos y anélidos; la repetición seriada de unidades a lo largo del eje anteroposterior del cuerpo. Scholtz (2002) presentó una discusión de los caracteres relacionados con la segmentación y sentó las bases para una definición operacional de segmento en un contexto morfológico: un segmento es una unidad corporal repetida anteroposteriormente y que puede definirse por una serie de subestructuras o caracteres en una determinada relación espacio-temporal. En el caso de artrópodos y anélidos, un segmento puede consistir en (a) un anillo exterior, (b) un par de cavidades mesodérmicas huecas, (c) un par de ganglios ventrales, (d) un par de metanefridios, (e) musculatura, y (f) un par de apéndices laterales o ventrales. A continuación paso a discutir cada una de estas subestructuras buscando una respuesta a la cuestión sobre la homología de la segmentación en anélidos y artrópodos.

La primera pregunta que nos podemos plantear de acuerdo con esta definición sería, ¿qué metazoos presentan este tipo de segmentación? Reuniendo la mayoría de estos caracteres, podemos constatar que los artrópodos, onicóforos y la mayoría de anélidos son organismos segmentados. Hasta cierto punto, también encontramos segmentación en todos los miembros de los phyla Tardigrada y Kinorhyncha, aunque carecen de cavidades mesodérmicas huecas, metanefridios y, en el caso de los quinorrincos, también carecen de apéndices. Si consideramos como organismos segmentados aquellos que presentan repetición de estructuras, también podríamos incluir al menos una especie de nemertino (Berg, 1985), así como algunos moluscos (p. ej. Monoplacophora y Polyplacophora) y platelmintos (Cestoda). Sin embargo, la repetición serial de estructuras no suele ser condición suficiente para cualificar de segmentación verdadera; desde luego no bajo la definición propuesta por Scholtz (2002).

Mientras que encontramos segmentación en todos los miembros de Panarthropoda (y posiblemente en quinorrincos), la segmentación en anélidos es mucho más variable. De hecho, Hessling & Westheide (2002: 112) discuten la dificultad de enumerar los requerimientos mínimos para la segmentación típica de anélidos porque hay ejemplos numerosos donde uno o varios de los elementos típicos de la segmentación no están presentes. Tal es el caso de los compartimientos celómicos, quetas, parapodios y nefridios, que podrían haberse reducido secundariamente, por lo menos en algunas regiones del animal. Sin embargo, en la mayor parte de los casos, el sistema nervioso es distintamente metamérico, lo cual incluso permite determinar el número de segmentos que componen el organismo. ¿Sería por lo tanto el sistema nervioso una forma objetiva de definir la segmentación?

El sistema nervioso de ciertos anélidos, artrópodos y tardígrados tiene un patrón similar, en forma de escalera, con un par de ganglios por segmento conectados por cordones nerviosos intersegmentales y por comisuras intrasegmentales (Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998; Brusca & Brusca, 2003). Cabe destacar que este tipo de sistema nervioso ha sido modificado severamente en algunos grupos, como por ejemplo varios quelicerados

(Wegerhoff & Breidbach, 1995). Schmidt-Rhaesa *et al.* (1998: 270) consideran que el tipo de sistema nervioso plesiomórfico en los bilaterales es no ganglionar, con la porción extrasomática de las células nerviosas distribuida a lo largo de los cordones nerviosos, y no únicamente en los ganglios nerviosos. El sistema nervioso ganglionar escaleariforme, típico de anélidos y artrópodos (Hessling *et al.*, 1999; Hessling & Westheide, 1999; Hessling & Purschke, 2000; Müller & Westheide, 2002; Mittmann & Scholtz, 2003), también se halla en grupos no segmentados como equiúridos (Hessling, 2002; Hessling & Westheide, 2002), dinoflidos con segmentación 'imperfecta' (Müller & Westheide, 2002) y mizostómidos (Müller & Westheide, 2000). En algunos anélidos, como Sternaspidae y Flabelligeridae (citados en Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998), el sistema nervioso es no ganglionar y el soma neuronal se localiza a lo largo de los cordones nerviosos ventrales. Una situación similar se puede encontrar en onicóforos, donde las comisuras nerviosas no se corresponden con la segmentación indicada por los apéndices locomotores (Schürmann, 1995). Además, el sistema nervioso de los onicóforos muestra otras diferencias con el sistema típico de anélidos y artrópodos.

El sistema nervioso de quinorrincos es especialmente interesante porque su región anterior presenta la típica configuración de los Cycloneuralia, con un cerebro circumentérico basiepitelial dividido en tres regiones (perikarion—neuropilo—perikarion), como en nemátodos, nemátomorfos, loricíferos y priapúlidos (Nebelsick, 1993; Neuhaus, 1994). El sistema nervioso postcerebral difiere de los otros Cycloneuralia porque consiste de 10 haces longitudinales, que se originan a partir de los 10 lóbulos del ganglio cerebral anterior e inervan la cabeza retráctil, el cuello y el tronco. En la región posterior del primer segmento del tronco, los cordones nerviosos subventrales y ventrolaterales se fusionan formando un haz nervioso dorsal a ambos lados (Nebelsick, 1993: figs. 9-12). Dicha configuración de los haces nerviosos se mantiene en el resto de troncos, excepto en la parte posterior del tronco donde se forma un ganglio caudal. La cadena nerviosa ventral, por el contrario, forma un ganglio por segmento. En la articulación de los segmentos hay nervios sin soma, y la cadena nerviosa ventral conecta con las cade-

nas nerviosas ventrolaterales y dorsales mediante dos comisuras.

En cuanto a los onicóforos, estudios recientes (Eriksson & Budd, 2001; Eriksson *et al.*, 2003) han sugerido una reinterpretación de su sistema nervioso cefálico, como si hubiese sufrido una modificación del anillo circumoral de tipo Cycloneuralia, con base en la innervación de la zona oral mediante nervios que se originan en tres regiones distintas del cerebro.

En definitiva, el estudio de la segmentación y del sistema nervioso no provee evidencia conclusiva sobre la homología en anélidos y artrópodos. Ambos complejos de caracteres muestran cierta variabilidad en ambos grupos así como en otros miembros de los clados Panarthropoda y Cycloneuralia, y parece que la defensa de la hipótesis de Articulata no puede basarse exclusivamente en estos caracteres. De ser así, organismos como tardígrados, onicóforos y quinorrincos requerirían un estudio más detallado, así como un mejor entendimiento de su anatomía.

Otro carácter a menudo utilizado en la discusión de Articulata/Ecdysozoa es la presencia de muda cuticular. En varios animales, incluyendo anélidos, panartrópodos y los phyla de Cycloneuralia, las células epidérmicas secretan un material a la superficie extracelular, que se conoce como cutícula. Los anélidos tienen una cutícula de colágeno, que consiste en una matriz fibrosa de complejidad variable atravesada por microvilli (Rieger & Rieger, 1976), similar a la de platelmintos y nemertinos. Además los anélidos tienen setas formadas por quitina β (Richards, 1984; Schroeder, 1984).

La cutícula de panartrópodos y de los miembros del clado Cycloneuralia es claramente similar (Crowe *et al.*, 1970; Kristensen & Higgins, 1991; Neuhaus *et al.*, 1996, 1997a, b, c; Lemburg, 1998; Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998; Kristensen & Neuhaus, 1999) y contiene quitina (Neville, 1975; Zhang *et al.*, 2000; Pratoomchat *et al.*, 2002). Los tipos de quitina diferentes (α , β , γ) solo pueden detectarse mediante análisis por difracción de rayos X (Neville, 1975), y en el reino Animal, aparte de los artrópodos, la quitina α únicamente se ha detectado en onicóforos y priapúlidos (Lotman & Picken, 1950; Shapeero, 1962). En el caso de los tardígrados, no se conoce el tipo de quitina, porque no se han realizado estudios de difracción de ra-

yos X en ninguna especie del phylum. En el caso de los nemátodos, se ha publicado un análisis de difracción de rayos X en *Meloidogyne javanica* (Bird & Self, 1995), aunque no se especifica el tipo de quitina encontrada. Por lo tanto, hasta el momento, aunque solo se conocen quitina α en algunos miembros de Ecdysozoa, no hay evidencia sobre la presencia de este tipo de quitina en animal alguno fuera de este clado. Por el contrario, si se considera a los pentastómidos como artrópodos (p. ej. Abele *et al.*, 1989) o relacionados con los artrópodos (Maas & Waloszek, 2001), éste sería el primer caso de homoplasia de tal carácter en ecdisozoos, porque su cutícula contiene quitina β (Karrupaswamy, 1977).

Aunque hay cutículas en diferentes grupos de animales, la cutícula de panartrópodos y de los miembros de Cycloneuralia consiste de al menos tres capas: epicutícula, exocutícula y endocutícula (del exterior al interior) (Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998). La epicutícula de Cycloneuralia y la capa de cuticulina de los panartrópodos presenta una estructura trilaminada. También se han descrito epicutículas trilaminadas en otros phyla, como Cycliophora (Funch & Kristensen, 1997), Mollusca y Brachiopoda (Williams, 1997). Además, la cutícula de los gastrotricos consta de varias capas con dicha estructura trilaminada (Ruppert, 1991a). La estructura de las otras dos capas, exocutícula (a menudo llamada epicutícula en artrópodos) y endocutícula (= procutícula + exocutícula en artrópodos) es igualmente similar entre panartrópodos y Cycloneuralia (para una discusión más detallada véase Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998). Otra característica particular de la cutícula de varios grupos de Cycloneuralia, onicóforos, palaeoescolécidos y varios lobopodios cámbricos es la presencia de una cutícula anular (Conway Morris, 1997; Bergström & Hou, 2001). Entre los phyla de Cycloneuralia, priapúlidos, algunos nemátodos (p. ej. Wright, 1991: figs. 3, 14, 26, 79) y las 'larvas' de nematomorfos (p. ej. Schmidt-Rhaesa, 1999: figs. 16, 18) tienen cutículas anuladas. Un patrón de anulación de la cutícula similar se puede hallar en hirudíneos.

Pero no tan solo la presencia de cutícula parece definir a los ecdisozoos; sino que todos los miembros de este clado putativo también comparten la muda de dicha cutícula. De hecho, el nombre del clado deriva de la presencia de muda supuesta-

mente mediada por hormonas de tipo ecdisteroides (Aguinaldo *et al.*, 1997) o ecdisis. El clado también se denominó 'clado de la muda' (molting clade) (Giribet & Ribera, 1998). Mientras que es evidente que los gastrotricos tienen una cutícula similar a la de los miembros de Cycloneuralia y artrópodos (aunque carecen de quitina), estos metazoos crecen sin mudar su cutícula, y por tanto la presencia de cutícula y su muda deben ser consideradas como caracteres independientes. El proceso de la muda en los artrópodos principalmente está inducido y controlado por ecdisona β . Nematodos y onicóforos además de ecdisona β presentan otros esteroides similares a la ecdisona (Hoffmann, 1997; Schmidt-Rhaesa, 1998). También hay evidencia de que los extractos hormonales de insectos son capaces de inducir la muda prematura en nemátodos *in vitro*. Sin embargo, no hay evidencia (o contraevidencia) que la muda cuticular en tardígrados, nematomorfos, quinorrincos, priapúlidos o loricíferos esté basada en moléculas de tipo ecdisona (Brusca & Brusca, 2003).

Pero la presencia de ecdisteroides no está restringida a los ecdisozoos; también se han hallado en plantas (Lafont, 1997), hongos y en otros metazoos como cnidarios y nemertinos (Okazaki *et al.*, 1998), los cuales no mudan. También se han encontrado en la sanguijuela medicinal, donde parecen estar involucrados en el proceso de muda cuticular (Sauber *et al.*, 1983), así como en doliólidos y apendiculariáceos, donde también están involucrados en un proceso de muda (Nielsen, 2003). Bajo determinadas circunstancias, los sipuncúlidos también pueden mudar la cutícula (Rice, 1993), aunque se desconoce el mecanismo que produce dicha muda. Dada la información disponible sobre los procesos de muda cuticular, no está del todo claro en qué animales el proceso de la muda está basado en ecdisona y en cuales está basado en mecanismos independientes.

Por último, parece interesante prestar atención a un carácter que ha sido ignorado en la mayoría de discusiones sobre Articulata *versus* Ecdysozoa, éste es la presencia de una boca terminal. La mayoría de miembros del clado Cycloneuralia tiene una apertura bucal en posición terminal (Nielsen, 2001), un carácter extremadamente raro entre los animales triploblásticos, pero que también se da en algunos tardígrados y picnogónidos (Schmidt-

Rhaesa *et al.*, 1998; Giribet, 2004). En el caso de los onicóforos, ningún miembro actual del phylum presenta una boca terminal, pero varios lobopodios fósiles como *Aysheaia pendunculata* y *Paucipodia inermis* tienen bocas en posición terminal sin mandíbulas, similares a las de los tardígrados (Ramsköld & Chen, 1998; Bergström & Hou, 2001). Por esa razón es que Eriksson y colaboradores (Eriksson & Budd, 2001; Eriksson *et al.*, 2003) han postulado un modelo donde la boca de los onicóforos actuales ha sufrido una rotación hacia una posición ventral, como parece indicar la contribución del ectodermo dorsal en la formación del cono bucal.

En el caso de los artrópodos la mayoría de especies tiene cavidades orales situadas en posición ventral o subventral y dirigidas en dirección posterior, posiblemente debido a una rotación caudal del cono bucal (Dewel *et al.*, 1999). Los artrópodos más primitivos, como *Kerygmachela* y varios lobopodios, tenían aperturas bucales en posición terminal, a veces con apéndices frontales que ayudaban en el proceso de alimentación. Una idea que ha sido propuesta recientemente es que los artrópodos posteriormente pasaron a un modo de alimentación toracofágico en algunos anomalocaríidos y en la mayoría de euartrópodos (Dewel *et al.*, 1999; Budd, 2002). Sin embargo, los picnogónidos tienen una apertura bucal situada en el extremo de la proboscis (King, 1973), tanto en juveniles como en adultos. Este estado de carácter es especialmente interesante, ya que algunos autores consideran a los picnogónidos como el grupo hermano del resto de los artrópodos vivientes (Zrzavý *et al.*, 1998a; Giribet *et al.*, 2001).

Al considerar la información sobre la posición de la boca en los lobopodios fósiles, tardígrados y picnogónidos, así como el grupo hermano putativo de los panartrópodos (Cycloneuralia), parece posible que la posición terminal de la apertura bucal podría constituir el estado plesiomórfico en los artrópodos, y por tanto constituir una sinapomorfía de Ecdysozoa. Este estado se habría perdido en el resto de artrópodos actuales, así como en onicóforos y en algunos tardígrados.

La presencia de una faringe succionadora con un lumen trirradiado es otro carácter que ha sido sugerido como posible sinapomorfía de Ecdysozoa (Schmidt-Rhaesa, 1998; Giribet, 2004). Faringes

musculares con un lumen trirradiado se han descrito en briozoos, gastrotricos, nemátodos, quino-rrincos, loricíferos, tardígrados y onicóforos; por el contrario, nematomorfos, priapúlidos, quino-rrincos ciclorrágidos y algunos nemátodos tienen un lumen circular (Ruppert, 1982; Neuhaus, 1994; Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998; von Lieven, 2003). En algunos casos, se ha observado una transición de una forma circular a una trirradiada o viceversa durante la ontogenia de gastrotricos y nemátodos (Ruppert, 1982). En los artrópodos, la mayoría de especies tienen una faringe con lumen circular, pero los picnogónidos (Miyazaki, 2002), algunos quelicerados (véanse referencias específicas en Miyazaki, 2002) y los mistacocáridos (Herrera-Álvarez *et al.*, 2000) también tienen faringes con un lumen trirradiado. Aunque a menudo se considera que las faringes trirradiadas representan un estado derivado, la hipótesis de Ecdysozoa hace que este estado de carácter optimice como el estado plesiomórfico. Sin embargo, la presencia de faringes trirradiadas en otros taxones, como en los hirudíneos (Moser & Desser, 1995), pone en evidencia que el carácter ha evolucionado más de una vez, probablemente como un requerimiento funcional para succionar fluidos. Posiblemente éste sea también el caso de algunas de las faringes trirradiadas de por lo menos algunos artrópodos.

EVIDENCIA BASADA EN DATOS DEL DESARROLLO Y PALEONTOLÓGICOS

Los biólogos evolutivos del desarrollo enseguida adoptaron la idea de Ecdysozoa, porque parecía encajar con algunos de sus datos sobre genes homeóticos (de Rosa *et al.*, 1999), o sobre el hallazgo de ciertos marcadores de tejido específicos (Haase *et al.*, 2001). Una de las razones por la que la comunidad de biólogos del desarrollo adoptaron esta nueva idea podría basarse en su entendimiento del patrón del desarrollo embrionario de los metazoos. En muchos phyla de protostomados hay una serie de células embrionarias individuales que pueden ser identificadas y trazadas en embriones de phyla diferentes (p. ej. moluscos, nemertinos, entoproctos y anélidos). Es decir, que en estos animales con planes morfológicos tan distintos, las células embrionarias pueden homologarse fácil-

mente. Con las técnicas más modernas de trazado celular se pueden identificar qué partes del organismo adulto derivan de qué células. Un ejemplo típico de un tipo de desarrollo embrionario claramente estereotipado es el que se conoce como 'desarrollo espiral'. El estudio de los linajes celulares sugiere que el destino final de los blastómeros está muy conservado (Henry & Martindale, 1998), y dicho tipo de desarrollo ha sido descrito en varios phyla de animales protostomados. En estos organismos, el endomesodermo se genera a partir de un precursor único, el micrómero 4d (Weisblat & Shankland, 1985; Shankland, 1991; Damen & Dicus, 1994; Boyer *et al.*, 1996, 1998; Henry & Martindale, 1996; Seaver & Shankland, 2001). Por el contrario, en los mismos organismos el origen de los precursores del ectomesodermo presenta gran variabilidad (Boyer & Henry, 1998). Sin embargo, muchos grupos carecen de datos apropiados sobre su desarrollo embrionario, como es el caso de quino-rrincos, loricíferos, nematomorfos y priapúlidos, y datos de otros grupos como es el caso de los artrópodos han sido claramente malinterpretados (véase la revisión sobre el desarrollo embrionario de artrópodos presentada por Scholtz, 1998). En consecuencia, hasta que no se tenga un mejor conocimiento del desarrollo embrionario temprano de gran variedad de protostomados, tanto a nivel celular como a nivel molecular, no será posible la exploración de estos caracteres para el estudio filogenético de los metazoos.

Los paleontólogos también adoptaron la nueva hipótesis de ecdysozoos (Knoll & Carroll, 1999; Valentine *et al.*, 1999; Eriksson & Budd, 2001; Eriksson *et al.*, 2003), que parecía adaptarse a sus datos mejor que la hipótesis de Cuvier. Una razón posible sería la presencia clara de miembros del clado putativo Ecdysozoa en el Cámbrico temprano (artrópodos, lobopodios, tardígrados y priapúlidos) (Ramsköld & Chen, 1998; Wills, 1998; Wills *et al.*, 1998; Budd & Jensen, 2000; Bergström & Hou, 2001; Maas & Waloszek, 2001), mientras que los linajes de animales espiralados no aparecían tan claramente definidos (p. ej. los anélidos cámbricos se definen con base en la presencia de quetas, un carácter posiblemente plesiomórfico entre los espiralados). La verdad es que raramente se han tenido en consideración estos fósiles en la evaluación de hipótesis evolutivas de metazoos y su incorpo-

ración en las matrices morfológicas será fundamental. Dichos fósiles deberían contribuir al entendimiento de las relaciones filogenéticas de los metazoos, sin limitarnos a los taxones vivientes.

EVIDENCIA BASADA EN DATOS MOLECULARES

Los biólogos o sistemáticos moleculares en general están de acuerdo con la monofilia de Ecdysozoa, a pesar que hasta hace poco dicho clado se basaba únicamente en análisis de datos ribosómicos. Quizás la razón por la que los sistemáticos moleculares adoptaron esta hipótesis tan rápidamente es porque todos los datos señalaban hacia la polifilia de Articulata, ya desde los primeros análisis moleculares (Field *et al.*, 1988; Ghiselin, 1988; Lake, 1990). Más recientemente, Wägele y colaboradores sugirieron que los datos del gen ribosómico 18S rRNA, responsable de la hipótesis de los ecdisozoos, únicamente apoyaba dicha hipótesis con base en similitud al azar (Wägele *et al.*, 1999; Wägele & Misof, 2001). Dicha sugerencia, sin embargo, está en conflicto con un estudio que compara el gen 18S rRNA con varios otros genes e indica que el 18S es el gen más congruente con los datos morfológicos (Giribet, 2002b). Pero si por un momento nos permitimos asumir que Wägele y colaboradores tuvieran razón, sería de esperar que otras moléculas sugiriesen una alternativa a los análisis del gen 18S rRNA. Aunque esto no es así. Un análisis reciente de otro gen ribosómico, el 28S rRNA, igualmente sugiere monofilia de Ecdysozoa (Mallatt & Winchell, 2002). Pero uno podría argumentar que estos dos genes evolucionan en condiciones similares, ya que constituyen parte del mismo casete génico. El hecho que análisis combinados de datos de genes ribosómicos y morfología (Zrzavý *et al.*, 1998b, 2001; Giribet *et al.*, 2000; Peterson & Eernisse, 2001; Zrzavý, 2003) también sugieran la monofilia de Ecdysozoa puede no parecer satisfactorio para los detractores de los ecdisozoos. Mientras que estos datos parecen suficientes para aquellos sin ideas preconcebidas (y obviamente para los defensores de Ecdysozoa), para los escépticos hace falta más evidencia.

Inmediatamente después de que se publicase esta crítica aparecieron datos moleculares nuevos

que apoyaban al clado Ecdysozoa, esta vez se trataba de datos de un gen nuclear que codifica para la proteína que es cadena pesada de la miosina (*myosin heavy chain type II*) (Ruiz-Trillo *et al.*, 2002). Dicho análisis, que se centraba en la posición de acelos y nemertodermátidos, identificaba la presencia de un clado que incluye a artrópodos, nemátodos y priapúlidos como representantes de los ecdisozoos. Otros datos moleculares han seguido sugiriendo una relación filogenética entre artrópodos y nemátodos, pero no con los anélidos u otros espiralados, como la comparación de homólogos de la limosina- β (Manuel *et al.*, 2000). Además, se puede encontrar evidencia molecular adicional en el epitopo que es reconocido por un antisuero contra una glucoproteína de plantas que se expresa diferencialmente en las proteínas de membrana en tejidos neuronales de insectos, onicóforos, nemátodos, nematomorfos y priapúlidos, pero que no muestra expresión en anélidos, moluscos, rotíferos, quetognatos, foronideos, briozoos, equinodermos, vertebrados, cnidarios o ctenóforos (Haase *et al.*, 2001). Un análisis reciente de datos concatenados de varios genes, incluyendo genes ribosómicos, miosina, factor de elongación 1- α e histona H3, también sugiere la monofilia de ecdisozoos bajo diferentes condiciones, si bien es cierto que no todos los parámetros analizados sugieren dicha hipótesis.

Por el contrario, también hay algunos análisis moleculares que rechazan Ecdysozoa, como los análisis de múltiples genes en *Homo sapiens*, *Drosophila melanogaster* y *Caenorhabditis elegans* (Mushegian *et al.*, 1998; Blair *et al.*, 2002), aunque dichos estudios no permiten discutir la hipótesis de Articulata. Otro análisis que utiliza las secuencias de aminoácidos de varios genes nucleares también rechaza Ecdysozoa, a la vez que otros grupos como Spiralia y Protostomia, ya que sitúa a los platelmintos como el grupo hermano de Nematoda + Coelomata (Hausdorf, 2000). Estos estudios que rechazan Ecdysozoa y Articulata, aunque loables por la cantidad de caracteres incluidos, tienen en común el muestreo taxonómico deficiente, lo cual tiene importancia fundamental en el proceso de reconstrucción filogenética (Wheeler, 1992; Hillis, 1996; Giribet & Carranza, 1999; Zwickl & Hillis, 2002). Obviamente, intentar resolver la filogenia de los metazoos utilizan-

do únicamente muestras de tres especies, parece inadecuado independientemente de cuantos caracteres sean utilizados. Por lo tanto, si se fuese a rechazar Ecdysozoa basándose en estos análisis, también debería rechazarse la monofilia de Prostostomia, ya que los datos sugieren que *Homo* y *Drosophila* son grupos hermanos cuando se los compara con *Caenorhabditis*. Sin embargo, con la excepción de estos análisis, la mayoría de análisis moleculares no rechaza la hipótesis de monofilia de Ecdysozoa. Lo que es más importante, hasta la fecha no se ha publicado ningún análisis molecular que corrobore la hipótesis de Cuvier que une a anélidos y artrópodos.

QUINORRINCOS, TARDÍGRADOS E HIRUDÍNEOS

C'est en quelque sorte un Copépode sans pieds avec une bouche de Siponcle et un cou d'Echinorhynche, et un œsophage musculéux comme celui des Systolides, des Tardigrades et des Helminthes nématoïdes. J'espère qu'un autre observateur plus heureux trouvera le complément de l'histoire d'un animal réunissant un si singulier assemblage de caractères en apparence disparates. (Félix Dujardin, 1851: 160). [Traducción del autor: Se trata de una clase de copépodo sin pies con una boca de sipuncúlido y un cuello de acantocéfalo, y un esófago muscular como el de los rotíferos, los tardígrados y el de los nemátodos. Espero que otro observador más afortunado complete la historia natural de un animal reuniendo un conjunto de caracteres tan singular y de apariencia tan disparatada.]

El estatus de los enigmáticos phyla Tardigrada y Kinorhyncha ha fascinado a los zoólogos durante más de un siglo, y en la actualidad representan grupos tan importantes para el debate entre Ecdysozoa/Articulata como lo son anélidos y artrópodos. Es interesante recordar que los tardígrados a menudo han sido emparentados con los nemátodos con base en sus estructuras sensoriales cuticulares y con base en algunas propiedades fisiológicas. Los quinorrincos han permanecido como un misterio entre los grupos de Cycloneuralia debido a su segmentación externa, con 13 segmentos presentes en los individuos adultos. Como los artrópodos, poseen una epidermis con células sin ciliación, haces musculares intersegmentales, un sistema ganglionar segmental, y una cutícula que mudan periódicamente (Kristensen & Hi-

ggins, 1991; Brusca & Brusca, 2003; Müller & Schmidt-Rhaesa, 2003), aunque no se sabe si la muda está mediada por la hormona ecdisona. No es de extrañar por tanto que cuando se descubrieron los quinorrincos fuesen considerados como una forma intermedia entre 'vermes' y crustáceos (Dujardin, 1851). Aunque la mayoría de autores modernos los consideran relacionados con los otros phyla de Cycloneuralia (Malakhov, 1980; Nielsen, 1995, 2001; Wallace *et al.*, 1995, 1996; Schmidt-Rhaesa, 1997), la mayoría no consideran la posibilidad que Cycloneuralia y Panarthropoda sean grupos hermanos. Por lo tanto, cualquier carácter que sugiera una relación entre quinorrincos y panartrópodos por lo general ha sido descartado o considerado homoplástico.

La idea de una relación filogenética entre Cycloneuralia y Panarthropoda, especialmente teniendo en consideración a tardígrados, nemátodos (y gastrotricos), artrópodos y algún otro *phylum* de Cycloneuralia no es una novedad (p. ej. Bütschli, 1876). Varios autores han destacado la similitud entre tardígrados y nemátodos (y a menudo también gastrotricos) con respecto a su aparato bucal (Dewel & Clark, 1973a, b; Ruppert, 1982; Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998) y su cutícula (Crowe *et al.*, 1970; Rieger & Rieger, 1977; Malakhov, 1994; Schmidt-Rhaesa *et al.*, 1998). Loricíferos y tardígrados comparten un tipo especial de anulación de la cutícula flexible del tubo bucal, la presencia de un cono bucal telescópico y las tres filas de placoides (Kristensen, 1983). Tardígrados, artrópodos y quinorrincos comparten un tipo de esfínter similar entre el mesodeo y el recto (Kristensen & Higgins, 1991). Finalmente, las sensilias de los nemátodos, tardígrados y artrópodos son extraordinariamente similares (Ward *et al.*, 1975; Kristensen, 1981; Bauer-Nebelsick *et al.*, 1995; Dewel & Dewel, 1998). En definitiva, los quinorrincos podrían considerarse como el 'eslabón perdido' entre Cycloneuralia y Panarthropoda, si la hipótesis de Ecdysozoa fuese correcta.

Pero si los quinorrincos constituyen la salvación para los proponentes de Ecdysozoa, los hiru-díneos son claramente su pesadilla, como se ha venido discutiendo en este capítulo. Los hiru-díneos (sanguijuelas) forman un subtaxón de los anélidos clitelados, mayoritariamente adaptados a alimentarse de fluidos, y tienen una faringe con

un lumen trirradiado (Moser & Desser, 1995), como varios miembros de Cycloneuralia y algunos panartrópodos. Los hirudíneos han perdido la segmentación externa y en cambio muestran una anulación cuticular, como priapúlidos, las larvas de nematomorfos, onicóforos y otros lobopodios fósiles. Además, se han encontrado ecdistroides presuntamente implicados en un proceso de muda cuticular (Sauber *et al.*, 1983). Todas estas características, sin embargo, pueden ser únicamente explicadas como convergencias, tengamos en consideración Ecdysozoa o Articulata, porque los hirudíneos se consideran anélidos derivados (Westheide, 1997; McHugh, 2000) (pero véase también Westheide *et al.*, 1999; Purschke, 2002 para una discusión de hipótesis alternativas).

CONCLUSIONES

El debate sobre Articulata *versus* Ecdysozoa aún está abierto, porque ningún carácter morfológico apoya sin ambigüedad ninguna de las dos hipótesis. Hasta el momento, todos los caracteres discutidos aquí o en cualquier otro artículo muestran homoplasia, y los pocos caracteres que minimizan la homoplasia permanecen sin ser estudiados en muchos de los grupos de Cycloneuralia. El futuro del estudio de las relaciones entre los *phyla* animales nos depara responder una serie de preguntas fundamentales como la homología entre la segmentación de anélidos y artrópodos. ¿Es su segmentación apomórfica, o el resultado de la convergencia hacia una única solución para el origen de la segmentación? Parece que hay progreso en la definición de la segmentación, que siempre aparece conectada a un sistema nervioso ganglionar. Quizá la comparación más detallada de la segmentación de otros metazoos con un sistema nervioso ganglionar como tardígrados y quinorrincos ayude a esclarecer la homología entre la segmentación de anélidos y artrópodos.

Los datos moleculares sirven como un ensayo independiente para las hipótesis de Articulata y Ecdysozoa. En este frente, todos los datos moleculares rechazan la hipótesis de Articulata, mientras que la mayoría de análisis moleculares o combinados (de datos morfológicos y moleculares) muestran apoyo por la hipótesis de Ecdysozoa.

Esto es así para los datos de genes ribosómicos nucleares (18S rRNA y 28S rRNA), datos de la segunda cadena pesada de la miosina (*myosin heavy chain II*) y datos combinados de genes ribosómicos, miosina, factor de elongación 1α , e histona H3, así como los análisis combinados de datos morfológicos y moleculares (Aguinaldo *et al.*, 1997; Zrzavý *et al.*, 1998b, 2001; Giribet *et al.*, 2000; Peterson *et al.*, 2000; Giribet, 2002a, 2004; Jondelius *et al.*, 2002; Mallatt & Winchell, 2002; Ruiz-Trillo *et al.*, 2002; Zrzavý, 2003).

El estudio de las relaciones de los *phyla* animales, y en particular de la posición de los artrópodos en el reino Animal es muy interesante. La aplicación de toda una gama de nuevas técnicas, incluyendo la microscopía confocal (cLSM), los estudios de *evodevo* y embriología, y la utilización de técnicas moleculares están revolucionando la zoología, que ha resurgido como una ciencia moderna e integradora. El descubrimiento de nuevos fósiles y el desarrollo de nuevas técnicas de preparación y disección del material fósil nos ponen en una posición privilegiada para incorporar esta información en nuestras matrices de caracteres en los años venideros. Todos estos desarrollos, acompañados de un incremento en el poder computacional y desarrollos teóricos en sistemática, incluyendo la elección de taxones terminales, caracteres, etc., hacen que las matrices de caracteres sean más explícitas y 'testables', haciéndolas más científicas. Con todas estas mejoras en las puertas del futuro de la zoología, se espera que la posición de los artrópodos en el reino animal debería resolverse de una vez por todas durante la presente década. Por el momento, para aquellos que deseen sustituir la hipótesis de Articulata por la de Ecdysozoa, se presenta un cladograma (Fig. 2.4) de las relaciones entre los miembros de Ecdysozoa (Giribet, 2002b; Mallatt *et al.*, 2003).

AGRADECIMIENTOS

El presente artículo no hubiera sido escrito sin la colaboración de Antonio Melic, mecenas de los artrópodos en España, y de Jorge Llorente y Juan J. Morrone, mecenas de los artrópodos en México. Los tres conspiraron para que escribiese esta versión en español de mi artículo en *Zoology*, basado en la charla

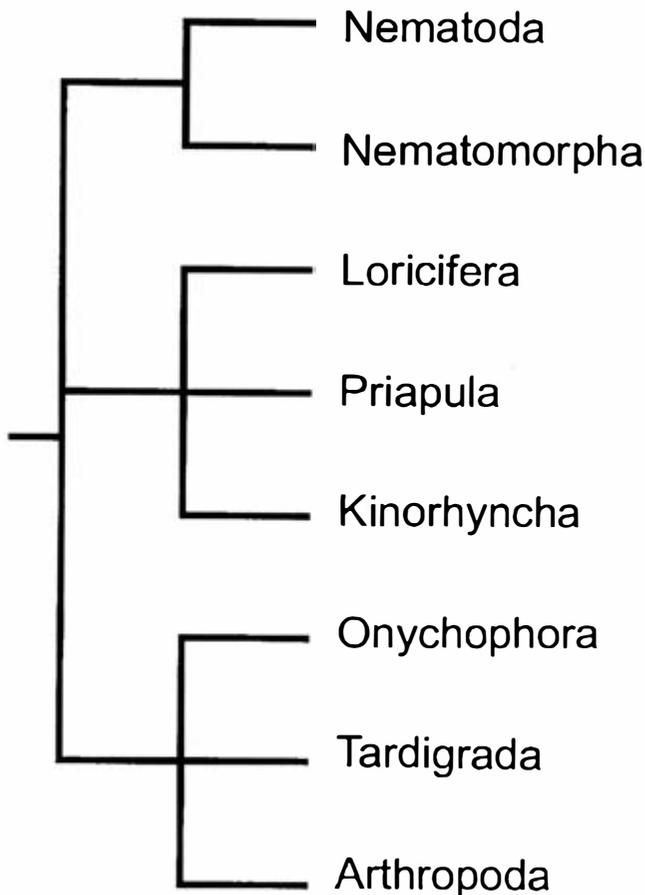


Fig. 2.4. Representación esquemática de las relaciones filogenéticas entre los grupos de Ecdysozoa.

presentada en el 96 Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Berlin. Esta investigación ha estado financiada en parte por NSF Assembling the Tree of Life Program (AToL #0334932).

REFERENCIAS

- ABELE, L.G., W. KIM & B.E. FELGENHAUER. 1989. Molecular evidence for inclusion of the phylum Pentastomida in the Crustacea. *Mol. Biol. Evol.*, 6: 685-691.
- AGUINALDO, A.M.A., J.M. TURBEVILLE, L.S. LINDFORD, M.C. RIVERA, J.R. GAREY, R.A. RAFF & J.A. LAKE. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489-493.
- ALMEIDA, W.O., M.L. CHRISTOFFERSEN, D.S. AMORIM, A.R.S. GARRAFONI & G.S. SILVA. 2003. Polychaeta, Annelida, and Articulata are not monophyletic: Articulating the Metameria (Metazoa: Coelomata). *Rev. Bras. Zool.*, 20.
- ANDERSON, D.T. 1969. On the embryology of the cirripede crustaceans *Teraclita rosea* (Krauss), *Teraclita purpurascens* (Wood), *Chthamalus antennatus* Darwin and *Chamaesiphon columna* (Spengler) and some considerations of crustacean phylogenetic relationships. *Phil. Trans. R. Soc. London. B*, 256: 183-235.
- . 1973. *Embryology and phylogeny in annelids and arthropods*. Pergamon. Oxford.
- . 1979. Embryos, fate maps, and the phylogeny of arthropods, pp. 59-106. En: Gupta, A.P., (ed.) *Arthropod phylogeny*, Van Nostrand, Nueva York.
- AX, P. 2000. *Multicellular animals, Volume II. The phylogenetic system of the Metazoa*. Springer. Berlín.
- BACKELJAU, T., B. WINNENPENNINCKX & L. DE BRUYN. 1993. Cladistic analysis of metazoan relationships: A reappraisal. *Cladistics*, 9: 167-181.
- BAUER-NEBELSICK, M., M.J.F. BLUMER, W. URBANCIK & J.A. OTT. 1995. The glandular sensory organ of Desmodoridae (Nematoda)—ultrastructure and phylogenetic implications. *Invertebr. Biol.*, 114: 211-219.
- BERG, G. 1985. *Annulonemertes* gen. nov., a new segmented hoplonemertean, pp. 97-200-209. En: Conway Morris, S., George, J.D., Gibson, R. & Platt, H.M., (eds.) *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford University Press. Oxford.
- BERGSTRÖM, J. & X.-G. HOU. 2001. Cambrian Onychophora or Xenusians. *Zool. Anz.*, 240: 237-245.
- BIRD, A.F. & P.G. SELF. 1995. Chitin in *Meloidogyne javanica*. *Fundam. Appl. Nematol.*, 18: 235-239.
- BLAIR, J.E., K. IKEO, T. GOJOBORI & S.B. HEDGES. 2002. The evolutionary position of nematodes. *BMC Evol. Biol.*, 2: 1-7.
- BOYER, B.C. & J.Q. HENRY. 1998. Evolutionary modifications of the spiralian developmental program. *Amer. Zool.*, 38: 621-633.
- , ——— & M.Q. MARTINDALE. 1996. Dual origins of mesoderm in a basal spiralian: cell lineage analyses in the polyclad turbellarian *Hoploplana inquilina*. *Dev. Biol.*, 179: 329-338.
- , ——— & ———. 1998. The cell lineage of a polyclad turbellarian embryo reveals close similarity to coelomate spiralian. *Dev. Biol.*, 204: 111-123.
- BRUSCA, R.C. & G.J. BRUSCA. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland.
- BUDD, G.E. 2002. A palaeontological solution to the arthropod head problem. *Nature*, 417: 271-275.
- & S. JENSEN. 2000. A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biol. Rev.*, 75: 253-95.
- BÜTSCHLI, O. 1876. Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*. *Zeitschrift wiss. Zool.*, 26: 363-413, 3 láminas.
- CARRANZA, S., J. BAGUÑA & M. RIUTORT. 1997. Are the Platyhelminthes a monophyletic primitive group? An assessment using 18S rDNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 485-497.
- CONWAY MORRIS, S. 1997. The cuticular structure of the 495-Myr-old type species of the fossil worm *Palaeoscolex*, *P. piscatorum* (?Priapulida). *Zool. J. Linnean Soc.*, 119: 69-82.
- CROWE, J.H., I.M. NEWELL & W.W. THOMSON. 1970. *Echiniscus viridis* (Tardigrada) fine structure of the cuticle. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 89: 316-325.

- CUVIER, G. 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. t. 2. Les reptiles, les poissons, les mollusques, et les annélides.* Deterville, Paris.
- DAMEN, P. & W.J.A.G. DICTUS. 1994. Cell lineage of the prototroch of *Patella vulgata* (Gastropoda, Mollusca). *Dev. Biol.*, 162: 364-383.
- DE ROSA, R., J.K. GRENIER, T. ANDREEVA, C.E. COOK, A. ADOUTTE, M. AKAM, S.B. CARROLL & G. BALAVOINE. 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature*, 399: 772-776.
- DEWEL, R.A. & W.H. CLARK. 1973a. Studies on the tardigrades. II. Fine structure of the pharynx of *Milnesium tardigradum* Doyère. *Tissue and Cell*, 5: 147-159.
- & ———. 1973b. Studies on the tardigrades. I. Fine structure of the anterior foregut of *Milnesium tardigradum* Doyère. *Tissue and Cell*, 5: 133-146.
- & W.C. DEWEL. 1998. The place of tardigrades in arthropod evolution, pp. 109-123. En: Fortey, R.A. & Thomas, R.H., (eds.) *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres.
- , G.E. BUDD, D.F. CASTANO & W.C. DEWEL. 1999. The organization of the subesophageal nervous system in tardigrades: Insights into the evolution of the arthropod hypostome and tritocerebrum. *Zool. Anz.*, 238: 191-203.
- DUJARDIN, F. 1851. Sur un petit animal marin, l'*Echinodère*, formant un type intermédiaire entre les Crustacés et les Vers. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 15: 158-160.
- EERNISSE, D.J. 1998. Arthropod and annelid relationships re-examined, pp. 43-56. En: Fortey, R.A. & Thomas, R.H., (eds.) *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres.
- , J.S. ALBERT & F.E. ANDERSON. 1992. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Syst. Biol.*, 41: 305-330.
- ERIKSSON, B.J. & G.E. BUDD. 2001. Onychophoran cephalic nerves and their bearing on our understanding of head segmentation and stem-group evolution of Arthropoda. *Arthr. Struct. & Dev.*, 29: 197-209.
- , N.N. TAIT & G.E. BUDD. 2003. Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system. *J. Morphol.*, 255: 1-23.
- FIELD, K.G., G.J. OLSEN, D.J. LANE, S.J. GIOVANNONI, M.T. GHISELIN, E.C. RAFF, N.R. PACE & R.A. RAFF. 1988. Molecular phylogeny of the Animal kingdom. *Science*, 239: 748-753.
- FUNCH, P. & R.M. KRISTENSEN. 1997. Cycliophora, pp. 409-474. En: Harrison, F.W. & Woollacott, R.M., (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 13: Lophophorates, Entoprocta, and Cycliophora*, Wiley-Liss, Nueva York.
- GAREY, J.R. 2001. Ecdysozoa: The relationship between Cycloneuralia and Panarthropoda. *Zool. Anz.*, 240: 321-330.
- GHISELIN, M.T. 1988. The origin of molluscs in the light of molecular evidence. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 5: 66-95.
- GIRIBET, G. 1999. Ecdysozoa versus Articulata, dos hipótesis alternativas sobre la posición de los artrópodos en el reino Animal, pp. 145-160. En: Melic, A., de Haro, J.J., Méndez, M. & Ribera, I., (eds.) *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- . 2002a. Relationships among metazoan phyla as inferred from 18S rRNA sequence data: a methodological approach, pp. 85-101. En: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W.C., (eds.) *Molecular systematics and evolution: Theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- . 2002b. Current advances in the phylogenetic reconstruction of metazoan evolution. A new paradigm for the Cambrian explosion? *Mol. Phylogenet. Evol.*, 24: 345-357.
- . 2004. Molecules, development and fossils in the study of metazoan evolution; Articulata versus Ecdysozoa revisited. *Zoology*.
- & S. CARRANZA. 1999. What can 18S rDNA do for bivalve phylogeny? *J. Mol. Evol.*, 48: 256-261.
- & C. RIBERA. 1998. The position of arthropods in the animal kingdom: a search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol. Phyl. Evol.*, 9: 481-488.
- & W.C. WHEELER. 1999. The position of arthropods in the animal kingdom: Ecdysozoa, islands, trees, and the "parsimony ratchet". *Mol. Phyl. Evol.*, 13: 619-623.
- , G.D. EDGEcombe & W.C. WHEELER. 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 413: 157-161.
- , S. CARRANZA, J. BAGUÑA, M. RIUTORT & C. RIBERA. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, 13: 76-84.
- , D.L. DISTEL, M. POLZ, W. STERRER & W.C. WHEELER. 2000. Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: A combined approach of 18S rDNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 49: 539-562.
- HAASE, A., M. STERN, K. WÄCHTLER & G. BICKER. 2001. A tissue-specific marker of Ecdysozoa. *Dev. Genes Evol.*, 211: 428-433.
- HALANYCH, K.M., J.D. BACHELLER, A.M.A. AGUINALDO, S.M. LIVA, D.M. HILLIS & J.A. LAKE. 1996. Lophophorate phylogeny. *Science*, 272: 283.
- HAUSDORF, B. 2000. Early evolution of the Bilateria. *Syst. Biol.*, 49: 130-142.
- HENRY, J.Q. & M.Q. MARTINDALE. 1996. The establishment of embryonic axial properties in the nemertean, *Cerebratulus lacteus*. *Dev. Biol.*, 180: 713-721.
- & ———. 1998. Conservation of the spiralian developmental program: cell lineage of the nemertean, *Cerebratulus lacteus*. *Dev. Biol.*, 201: 253-269.
- HERRERA-ÁLVAREZ, L., I. FERNÁNDEZ, J. BENITO & F. PARDOS. 2000. Ultrastructure of the midgut and hindgut of *Derocheilocaris remanei* (Crustacea, Mystacocarida). *J. Morphol.*, 244: 177-189.
- HESSLING, R. 2002. Metameric organisation of the nervous system in developmental stages of *Urechis caupo* (Echiura) and its phylogenetic implications. *Zoomorphology*, 121: 221-234.
- , M.C.M. MÜLLER & W. WESTHEIDE. 1999. CLSM analysis of serotonin-immunoreactive neurons in the central nervous system of *Nais variabilis*, *Slavina appendiculata* and *Stylaria lacustris* (Oligochaeta: Naididae). *Hydrobiologia*, 406: 223-233.

- & G. PURSCHKE. 2000. Immunohistochemical (cLSM) and ultrastructural analysis of the central nervous system and sense organs in *Aeolosoma hemprichi* (Annelida, Aeolosomatidae). *Zoomorphology*, 120: 65-78.
- & W. WESTHEIDE. 1999. CLSM analysis of development and structure of the central nervous system of *Enchytraeus crypticus* ("Oligochaeta", Enchytraeidae). *Zoomorphology*, 119: 37-47.
- & ———. 2002. Are Echiura derived from a segmented ancestor? Immunohistochemical analysis of the nervous system in developmental stages of *Bonellia viridis*. *J. Morphol.*, 252: 100-113.
- HIGGINS, R.P. 1961. *Morphological, larval, and systematic studies on the Kinorhyncha*. Duke University, Durhampp.
- HILLIS, D.M. 1996. Inferring complex phylogenies. *Nature*, 383: 130-131.
- HOFFMANN, K.H. 1997. Ecdysteroids in adult females of a "walking worm": *Euperipatoides leuckartii* (Onychophora, Peripatopsidae). *Invertebr. Repr. Dev.*, 32: 27-30.
- JENNER, R.A. 2001. Bilaterian phylogeny and uncritical recycling of morphological data sets. *Syst. Biol.*, 50: 730-742.
- . 2002. Boolean logic and character state identity: pitfalls of character coding in metazoan cladistics. *Contrib. Zool.*, 71: 67-91.
- JONDELIUS, U., I. RUIZ-TRILLO, J. BAGUÑA & M. RIUTORT. 2002. The Nemertodermatida are basal bilaterians and not members of the Platyhelminthes. *Zool. Scripta*, 31: 201-215.
- KARUPPASWAMY, S.A. 1977. Occurrence of β -chitin in the cuticle of a pentastomid *Raillettiella gowrii*. *Experientia*, 33: 735-736.
- KING, P.E. 1973. *Pycnogonids*. St. Martin's Press, Nueva York.
- KNOLL, A.H. & S.B. CARROLL. 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. *Science*, 284: 2129-2137.
- KRISTENSEN, R.M. 1981. Sense organs of two marine arthrotardigrades (Heterotardigrada, Tardigrada). *Acta Zool.*, 62: 27-41.
- . 1983. Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from meiobenthos. *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.*, 21: 163-180.
- . 1991. Loricifera, pp. 351-375. En: Harrison, F.W. & Ruppert, E.E., (eds.) *Microscopic anatomy of invertebrates, Volume 4: Aschelminthes*, Wiley-Liss, Nueva York.
- & R.P. HIGGINS. 1991. Kinorhyncha, pp. 377-404. En: Harrison, F.W. & Ruppert, E.E., (eds.) *Microscopic anatomy of invertebrates, Volume 4: Aschelminthes*, Wiley-Liss, Nueva York.
- & B. NEUHAUS. 1999. The ultrastructure of the tardigrade cuticle with special attention to marine species. *Zool. Anz.*, 238: 261-281.
- LAFONT, R. 1997. Ecdysteroids and related molecules in animals and plants. *Arch. Inst. de Bioch. Physiol.*, 35: 3-20.
- LAKE, J.A. 1990. Origin of the Metazoa. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 763-766.
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER. 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris.
- LEMBURG, C. 1998. Electron microscopical localization of chitin in the cuticle of *Halicryptus spinulosus* and *Priapulida* using gold-labelled wheat germ agglutinin: phylogenetic implications for the evolution of the cuticle within the Nematelminthes. *Zoomorphology*, 118: 137-158.
- LITTLEWOOD, D.T.J., M.J. TELFORD, K.A. CLOUGH & K. ROHDE. 1998. Gnathostomulida—an enigmatic metazoan phylum from both morphological and molecular perspectives. *Mol. Phyl. Evol.*, 9: 72-79.
- LOTMAN, W. & L.E.R. PICKEN. 1950. A new crystallographic modification of chitin and its distribution. *Experientia*, 6: 58-59.
- MAAS, A. & D. WALOSZEK. 2001. Cambrian derivatives of the early arthropod stem lineage, pentastomids, tardigrades and lobopodians — an 'Orsten' perspective. *Zool. Anz.*, 240: 451-459.
- MALAKHOV, V.V. 1980. Cephalorhyncha, a new type of animal kingdom uniting Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, and a system of Aschelminthes worms. *Zool. Zhurnal*, 59: 485-499.
- . 1994. *Nematodes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MALLATT, J. & C.J. WINCHELL. 2002. Testing the new animal phylogeny: First use of combined large-subunit and small-subunit rRNA gene sequences to classify the protostomes. *Mol. Biol. Evol.*, 19: 289-301.
- , J.R. GAREY & J.W. SHULTZ. 2003. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Mol. Phyl. Evol.*
- MANUEL, M., M. KRUSE, W.E.G. MÜLLER & Y. LE PARCO. 2000. The comparison of β -thymosin homologues among metazoa supports an arthropod-nematode clade. *J. Mol. Evol.*, 51: 378-81.
- MCHUGH, D. 2000. Molecular phylogeny of the Annelida. *Can. J. Zool.*, 78: 1873-1884.
- MINELLI, A. 2003. *The development of animal form: Ontogeny, morphology, and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MITTMANN, B. & G. SCHOLTZ. 2003. Development of the nervous system in the "head" of *Limulus polyphemus* (Chelicerata: Xiphosura): Morphological evidence for a correspondence between the segments of the chelicerae and of the (first) antennae of Mandibulata. *Dev. Genes Evol.*, 213: 9-17.
- MIYAZAKI, K. 2002. On the shape of foregut lumen in sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 82: 1037-1038.
- MOSER, W.E. & S.S. DESSER. 1995. Morphological, histochemical, and ultrastructural characterization on the salivary glands and proboscis of three species of glossiphoniid leeches (Hirudinea: Rhynchobdellida). *J. Morphol.*, 225: 1-18.
- MÜLLER, M.C. & A. SCHMIDT-RHAESA. 2003. Reconstruction of the muscle system in *Antygomonas* sp. (Kinorhyncha, Cyclorhagida) by means of phalloidin labelling and cLSM. *J. Morphol.*, 256: 103-110.
- & W. WESTHEIDE. 2000. Structure of the nervous system of *Myzostoma cirriferum* (Annelida) as revealed by immunohistochemistry and cLSM analyses. *J. Morphol.*, 245: 87-98.
- & ———. 2002. Comparative analysis of the nervous system in presumptive progenetic dinophilid and

- dorvilleid polychaetes (Annelida) by immunohistochemistry and cLSM. *Acta Zool.*, 83: 33-48.
- MUSHEGIAN, A.R., J.R. GAREY, J. MARTIN & L.X. LIU. 1998. Large-scale taxonomic profiling of eukaryotic model organisms: a comparison of orthologous proteins encoded by the human, fly, nematode, and yeast genomes. *Gen. Res.*, 8: 590-598.
- NEBELSICK, M. 1993. Introvert, mouth cone, and nervous system of *Echinoderes capitatus* (Kinorhyncha, Cyclorhagida) and implications for the phylogenetic relationships of Kinorhyncha. *Zoomorphology*, 113: 211-232.
- NEUHAUS, B. 1994. Ultrastructure of alimentary canal and body cavity, ground pattern, and phylogenetic relationships of the Kinorhyncha. *Microfauna Mar.*, 9: 61-156.
- , J. BRESCIANI & W. PETERS. 1997b. Ultrastructure of the pharyngeal cuticle and Lectin labelling with wheat germ agglutinin-gold conjugate indicating chitin in the pharyngeal cuticle of *Oesophagostomum dentatum* (Strongylida, Nematoda). *Acta Zool.*, 78: 205-213.
- , C.M. CHRISTENSEN & F. FRANDSEN. 1997c. Ultrastructure and development of the body cuticle of *Oesophagostomum dentatum* (Strongylida, Nematoda). *Acta Zool.*, 78: 205-213.
- , N.P. KRISTENSEN & C. LEMBURG. 1996. Ultrastructure of the cuticle of the Nematelminthes and electron microscopical localization of chitin. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 89: 221.
- & W. PETERS. 1997a. Ultrastructure of the cuticle of Loricifera and demonstration of chitin using gold-labelled wheat germ agglutinin. *Acta Zool.*, 78: 215-225.
- NEVILLE, A.C. 1975. *Biology of the arthropod cuticle*. Springer Verlag, Nueva York.
- NIELSEN, C. 1995. *Animal evolution, interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- . 1998. The phylogenetic position of the Arthropoda, pp. 11-22. En: Fortey, R.A. & Thomas, R.H., (eds.) *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres.
- . 2001. *Animal evolution, interrelationships of the living phyla. Second Edition*. Oxford University Press, Oxford.
- . 2003. Proposing a solution to the Articulata-Ecdysozoa controversy. *Zool. Scripta*, 32: 475-482.
- , N. SCHARFF & D. EIBYE-JACOBSEN. 1996. Cladistic analyses of the animal kingdom. *Biol. J. Linn. Soc.*, 57: 385-410.
- OKAZAKI, R.K., M.J. SNYDER, C.C. GRIMM & E.S. CHANG. 1998. Ecdysteroids in nemerteans: further characterization and identification. *Hydrobiologia*, 365: 281-285.
- PASQUINELLI, A.E., A. MCCOY, E. JIMENEZ, E. SALÓ, G. RUVKUN, M.Q. MARTINDALE & J. BAGUÑA. 2003. Expression of the 22 nucleotide *let-7* heterochronic RNA throughout the Metazoa: a role in life history evolution? *Evol. Dev.*, 5: 372-378.
- PETERSON, K.J. & D.J. EERNISSE. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol. Dev.*, 3: 170-205.
- , R.A. CAMERON & E.H. DAVIDSON. 2000. Bilaterian origins: Significance of new experimental observations. *Dev. Biol.*, 219: 1-17.
- PRATOOMCHAT, B., P. SAWANGWONG, R. GUEDES, M.D. REIS & J. MACHADO. 2002. Cuticle ultrastructure changes in the crab *Scylla serrata* over the molt cycle. *J. Exp. Zool.*, 293: 414-426.
- PURSCHKE, G. 2002. On the ground pattern of Annelida. *Org. Divers. Evol.*, 2: 181-196.
- RAMSKÖLD, L. & Y.-J. CHEN. 1998. Cambrian lobopodians: Morphology and phylogeny, pp. 107-150. En: Edgecombe, G.D., (ed.) *Arthropod fossils and phylogeny*, Cambridge University Press, Nueva York.
- RICE, M.E. 1993. Sipuncula, pp. 237-325. En: Harrison, F.W. & Rice, M.E., (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 12: Onychophora, Chilopoda, and lesser Protostomata*, Wiley-Liss, Nueva York.
- RICHARDS, K.S. 1984. Annelida. Cuticle, pp. 310-322. En: Be-reiter-Hahn, J., Matoltsy, A.G. & Sylvia Richards, K., (eds.) *Biology of the integument, 1. Invertebrates*, Springer-Verlag, Berlin.
- RIEGER, G.E. & R.M. RIEGER. 1977. Comparative fine structure study of the gastrotrich cuticle and aspects of cuticle evolution within the Aschelminthes. *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.*, 15: 81-124.
- RIEGER, R.M. & G.E. RIEGER. 1976. Fine structure of the archiannelid cuticle and remarks on the evolution of the cuticle within the Spiralia. *Acta Zool.*, 57: 53-68.
- RUIZ-TRILLO, I., J. PAPS, M. LOUKOTA, C. RIBERA, U. JONDELIIUS, J. BAGUÑA & M. RIUTORT. 2002. A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99: 11246-11251.
- RUPPERT, E.E. 1982. Comparative ultrastructure of the gastrotrich pharynx and the evolution of myoepithelial foreguts in Aschelminthes. *Zoomorphology*, 99: 181-200.
- . 1991a. Gastrotricha, pp. 41-109. En: Harrison, F.W. & Ruppert, E.E., (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 4: Aschelminthes*, Wiley-Liss, Nueva York.
- . 1991b. Introduction to the aschelminth phyla: A consideration of mesoderm, body cavities, and cuticle, pp. 1-17. En: Harrison, F.W. & Ruppert, E.E., (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 4: Aschelminthes*, Wiley-Liss, Nueva York.
- SAUBER, F., M. REULAND, J.-P. BERCHTOLD, C. HETRU, G. TSOUPRAS, B. LUU, M.-E. MORITZ & J.A. HOFFMANN. 1983. Cycle de mue et ecdystéroïdes chez une sangsue, *Hirudo medicinalis*. *Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, Sci. Vie*, 296: 413-418.
- SCHMIDT-RHAESA, A. 1997. Phylogenetic relationships of the Nematomorpha — a discussion of current hypotheses. *Zool. Anz.*, 236: 203-216.
- . 1998. Ecdysozoa - an alternative hypothesis for the relationships of the Arthropoda. *Zoology*, Suppl.1: 75.
- . 1999. Nematomorpha, pp. 333-341. En: Knobil, E. & Neill, J.D., (eds.) *Encyclopedia of Reproduction*, Academic Press, San Diego.
- . 2001. Tardigrades — Are they really miniaturized dwarfs? *Zool. Anz.*, 240: 549-555.
- , T. BARTOLOMAEUS, C. LEMBURG, U. EHLERS & J.R. GAREY. 1998. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system. *J. Morphol.*, 238: 263-285.

- SCHOLTZ, G. 1998. Cleavage, germ band formation and head segmentation: the ground pattern of the Euarthropoda, pp. 317-332. En: Fortey, R.A. & Thomas, R.H., (eds.) *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres.
- . 2002. The Articulata hypothesis -or what is a segment? *Org. Divers. Evol.*, 2: 197-215.
- SCHRAM, F.R. 1991. Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematica, pp. 35-46. En: Simonetta, A.M. & Conway Morris, S., (eds.) *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*, Cambridge University Press, Cambridge.
- & W.N. ELLIS. 1994. Metazoan relationships: A rebuttal. *Cladistics*, 10: 331-337.
- SCHROEDER, P.C. 1984. Annelida. Chaetae, pp. 297-309. En: Bereiter-Hahn, J., Matoltsy, A.G. & Sylvia Richards, K., (eds.) *Biology of the integument, 1. Invertebrates*, Springer-Verlag, Berlín.
- SCHÜRSMANN, F.W. 1995. Common and special features of the nervous system of Onychophora: A comparison with Arthropoda, Annelida and some other invertebrates, pp. 139-158. En: Breidbach, O. & Kutsch, W., (eds.) *The nervous systems of invertebrates: An evolutionary and comparative approach*, Birkhäuser Verlag, Basilea.
- SEEVER, E.C. & M. SHANKLAND. 2001. Establishment of segment polarity in the ectoderm of the leech *Helobdella*. *Development*, 128: 1629-1641.
- SHANKLAND, M. 1991. Leech segmentation: cell lineage and the formation of complex body pattern. *Dev. Biol.*, 144: 221-231.
- SHAPEERO, W.L. 1962. The epidermis and cuticle of *Priapulius caudatus* Lamarck. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 81: 352-355.
- SØRENSEN, M.V., P. FUNCH, E. WILLERSLEV, A.J. HANSEN & J. OLESEN. 2000. On the phylogeny of Metazoa in the light of Cycliophora and Micrognathozoa. *Zool. Anz.*, 239: 297-318.
- VALENTINE, J.W. 1997. Cleavage patterns and the topology of the metazoan tree of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 8001-8005.
- . 2004. *On the origins of phyla*. Chicago University Press, Chicago.
- & A.G. COLLINS 2000. The significance of moulting in ecdysozoan evolution. *Evol. Dev.*, 2: 152-156.
- , D. JABLONSKI & D.H. ERWIN. 1999. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development*, 126: 851-859.
- VON LIEVEN, F. 2003. Functional morphology and evolutionary origin of the three-part pharynx in nematodes. *Zoology*, 106: 183-201.
- WÄGELE, J.W. & B. MISOF. 2001. On quality of evidence in phylogeny reconstruction: a reply to Zrzavý's defence of the 'Ecdysozoa' hypothesis. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 39: 165-176.
- , T. ERIKSON, P.J. LOCKHART & B. MISOF. 1999. The Ecdysozoa: Artifact or monophylum? *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 37: 211-223.
- WALLACE, R.L., C. RICCI & G. MELONE. 1995. Through Alice's looking glass: A cladistic analysis of pseudocoelomate anatomy, pp. 61-67. En: Lanzavecchia, G., Valvassori, R. & Candia Carnevali, M.D., (eds.) *Body cavities: Function and phylogeny*, Selected Symposia and Monographs U.Z.I., Mucchi.
- & ———. 1996. A cladistic analysis of pseudocoelomate (aschelminth) morphology. *Invertebr. Biol.*, 115: 104-112.
- WARD, S., J.G. THOMSON, J.G. WHITE & S. BRENNER. 1975. Electron microscopical reconstruction of the anterior sensory anatomy of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *J. Comp. Neurol.*, 160: 313-338.
- WEGERHOFF, R. & O. BREIDBACH. 1995. Comparative aspects of the chelicerate nervous system, pp. 159-179. En: Breidbach, O. & Kutsch, W., (eds.) *The nervous system of invertebrates: An evolutionary and comparative approach*, Birkhäuser, Basilea.
- WEISBLAT, D.A. & M. SHANKLAND. 1985. Cell lineage and segmentation in the leech. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 312: 39-56.
- WESTHEIDE, W. 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. *J. Nat. Hist.*, 31: 1-15.
- & R.M. RIEGER. 1996. *Spezielle Zoologie. Erster Teil: Einzeller und Wirbellose Tiere*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- , D. MCHUGH, G. PURSCHKE & G. ROUSE. 1999. Systematization of the Annelida: different approaches. *Hydrobiologia*, 402: 291-307.
- WHEELER, W.C. 1992. Extinction, sampling, and molecular phylogenetics, pp. 205-215. En: Novacek, M.J. & Wheeler, Q.D., (eds.) *Extinction and phylogeny*, Columbia University Press, Nueva York.
- WILLIAMS, A. 1997. Brachiopoda: Introduction and integumentary system, pp. 237-296. En: Harrison, F.W. & Woollacott, R.M., (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 13: Lophophorates, Entoprocta, and Cycliophora*. Wiley-Liss, Nueva York.
- WILLS, M.A. 1998. Cambrian and recent disparity: the picture from priapulids. *Paleobiology*, 24: 177-199.
- , D.E.G. BRIGGS, R.A. FORTEY, M. WILKINSON & P.H.A. SNEATH. 1998. An arthropod phylogeny based on fossil and recent taxa, pp. 33-105. En: Edgecombe, G.D., (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*, Columbia University Press, Nueva York.
- WINNENPENNINCKX, B., T. BACKELJAU & R. DE WACHTER. 1995a. Phylogeny of protostome worms derived from 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 12: 641-649.
- & ———. 1996. Investigation of molluscan phylogeny on the basis of 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 13: 1306-1317.
- , L.Y. MACKEY, J.M. BROOKS, R. DE WACHTER, S. KUMAR & J.R. GAREY. 1995b. 18S rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distinct clades. *Mol. Biol. Evol.*, 12: 1132-1137.
- WOLFF, C. & G. SCHOLTZ. 2002. Cell lineage, axis formation, and the origin of germ layers in the amphipod crustacean *Orchestia cavimana*. *Dev. Biol.*, 250: 44-58.
- WRIGHT, K.A. 1991. Nematoda, pp. 111-195. En: Harrison, F.W. & Ruppert, E.E., (eds.) *Microscopic Anatomy of invertebrates, Volume 4: Aschelminthes*, Wiley-Liss, Nueva York.
- ZHANG, M., A. HAGA, H. SEKIGUCHI & S. HIRANO. 2000. Structure of insect chitin isolated from beetle larva cuticle and silkworm (*Bombyx mori*) pupa exuvia. *Int. J. Biol. Macromol.*, 27: 99-105.

- ZRZAVÝ, J. 2001. Ecdysozoa versus Articulata: clades, artifacts, prejudices. *J. Zool. Syst. Evol. Research*, 39: 159-163.
- . 2003. Gastrotricha and metazoan phylogeny. *Zool. Scripta*, 32: 61-81.
- , V. HYPŠA & D.F. TIETZ. 2001. Myzostomida are not annelids: Molecular and morphological support for a clade of animals with anterior sperm flagella. *Cladistics*, 17: 170-198.
- , ——— & M. VLASKOVA. 1998a. Arthropod phylogeny: Taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets, pp. 97-107. En: Fortey, R.A. & Thomas, R.H., (eds.), *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres.
- , J., S. MIHULKA, P. KEPKA, A. BEZDEK & D. TIETZ. 1998b. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14: 249-285.
- ZWICKL, D.J. & D.M. HILLIS. 2002. Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error. *Syst. Biol.*, 51: 588-598.

RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE ARTRÓPODOS, ONICÓFOROS, ANÉLIDOS Y LOFOFORADOS¹

Andrés De Haro²

ABSTRACT. A comparative study of the cephalic region of Arthropoda, Onychophora, Annelida, and Lophophorata is undertaken. A common origin is considered for them in a Coelomate trimeric organism. It is assumed that prebuccal prosome of this trimeric organism originates the epistome of Lophophorata, the labral segment of Arthropoda-Onychophora, and the prostomium of Annelida. The peribuccal mesosome originates respectively the lophophore, antennae, and peristome. The metasome, by mutational seriated duplication, originates the postbuccal region and body of Articulates.

INTRODUCCIÓN

Los artrópodos y anélidos tienen el carácter común de poseer un cuerpo con segmentos articulados que facilitan el desplazamiento en el medio marino originario. La unidad de organización de estos grupos motivó la creación por parte de Cuvier (1829) del tipo de organización de los Articulata. Éstos tienen su cuerpo formado por unidades llamadas metámeros, cada uno con un par de cavidades celómicas delimitadas por un epitelio mesodérmico constituyendo los somitos y con un par de ganglios. Expansiones pares laterales del cuerpo favorecen el desplazamiento.

La agrupación de los segmentos, junto con sus apéndices, en unidades morfológicas y funcionales especializadas, llamadas tagmas (Ray Lankester, 1904), favorecido por las presiones etológicas (De Haro, 1972), es sin dudas uno de los fenómenos que han marcado más la evolución de los artrópodos y de los articulados en general. La aparición de los tagmas, especialmente el cefálico, centro sensorial relacionado con su etología, ha sido un motor potente de su evolución, y junto con la especialización de sus apéndices, constituyen un rastro importante que nos permiten seguir las vicisitudes históricas seguidas en sus procesos evolutivos, y que motivan la aparición de los distintos grupos, originándose así una gran riqueza de organización.

FILOGENIA MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE LOS PROTOSTOMADOS

La aparición del celoma como cavidad dentro del mesoderma ha sido sin dudas una gran adquisición evolutiva, que ha permitido a los metazoos poseer una cavidad general secundaria, además de la blastocélica primaria, de potente acción esquelética y cuya comunicación con el exterior permite evacuación rápida de los productos de desecho y de las células reproductoras. Los Articulata son protostomados, considerados éstos por Alvarado *et al.* (1971), junto con varios autores, como los celomados más primitivos. La aparición del celoma, con sus ventajas hidrodinámicas en el desplazamiento, ha permitido muy probablemente el desarrollo de la polimetamería de los protostomados.

La metamerización de articulados, con sus caracteres morfológicos comunes, indica que los

¹ Trabajo originalmente publicado en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Méndez & I. Ribera (eds.), 1999, *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Boletín de la S. E. A., 26, Zaragoza, pp. 161-169.

² Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Universidad Autónoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, ESPAÑA.

metámeros que constituyen el cuerpo han de proceder de un proceso de metamerización con raíces compartidas. El crecimiento teloblástico de los mismos, como se ve en la larva nauplius de crustáceos y trocófora de anélidos, así como en sus embriones, muestra un proceso derivado a partir de organismos oligómeros, cuyas formas vivientes son los lofoforados, organismos trímeros que comprenden los braquiópodos, foronídeos y briozoos. Se ha dudado de la pertenencia de los lofoforados a los protostomados, por poseer aquellos caracteres de deuterostomados (Emig, 1976, 1984). Los lofoforados poseen efectivamente caracteres de deuterostomados, como son la división radial del huevo y una enterocelia primitiva. Pero también poseen caracteres de protostomados, como son la posesión de larvas trocóforoideas, el origen de la boca a partir de la zona del blastoporo y la posesión de metanefridios, caracteres que los sitúan como grupo central dentro de la evolución de los celomados, como reconocen Hyman (1940), Hadzi (1963), Clark (1979) y Jefferies (1986). En el cladograma del reino animal de Schram (1991) se ve la posición central de los lofoforados. Conway-Morris (1993), en una clasificación general basada en gran parte en caracteres moleculares, los considera protostomados.

El crecimiento teloblástico aumenta la longitud del cuerpo, originando los metámeros postnaupliales y los posteriores de la larva trocófora, quedando detrás de esta zona de crecimiento secundario la región terminal posterior del cuerpo, telson en artrópodos y pigidio en anélidos, que contiene el ano y carece de cavidades celómicas y ganglios (véase De Haro, 1998 para una mayor documentación sobre esta cuestión). Halanych *et al.* (1995) evidencian con 18S ADN ribosómico que los lofoforados son animales protostomados; también aparecen así en Giribet & Ribera (1998).

En conjunto se ve la agrupación de los celomados en dos grandes grupos: los protostomados y los deuterostomados. Los datos moleculares indican que los artrópodos están relacionados con los anélidos, pero que no han sido originados por éstos. Los artrópodos representan una línea de separación temprana del tronco articulado y del que también se han originado los anélidos. Estos datos corroboran a los caracteres morfológicos. Anélidos, artrópodos y onicóforos comparten caracte-

res plesiomorfos, como es la presencia de cuerpo polimetamérico, con cavidades celómicas pares y nefridios, así como la cadena nerviosa ganglionar que es ventral, aunque en los onicóforos hay caracteres derivados, no presentando la diferenciación en ganglios ventrales.

Los onicóforos y artrópodos se alejan tempranamente del tronco articulado, por la aparición de lobopodios y cavidad general hemocélica y en los artrópodos, por la aparición de un exoesqueleto quitinoso esclerosado y articulado. La cuestión está en dilucidar las relaciones filogenéticas precisas entre articulados y lofoforados. Se trata especialmente de dilucidar si la cabeza y tronco de los articulados obedecen a un patrón metamérico común entre ellos y compartido con los lofoforados, según la hipótesis inicial que desarrollaremos durante el presente trabajo, de que el tronco polimetamérico se ha originado a partir de una organización oligomérica, por mutación seriada de un cuerpo trímero relacionado con el lofoforiano, las formas de protostomados vivientes más simples actuales.

Los tardígrados, aunque se conoce mal su organización y desarrollo, tanto por su sistema nervioso ganglionar como por su musculatura están emparentados con los artrópodos, de tal forma que pueden considerarse que forman un adelfotaxón con éstos. Sus relaciones son confirmadas desde el punto de vista morfológico (Nielsen, 1995) y molecular (Giribet *et al.*, 1996). En este trabajo considero a los Tardigrada como adelfotaxón de los Arthropoda, y no los Onychophora, como en De Haro (1998).

CONSTITUCIÓN METAMÉRICA DE LA REGIÓN PREBUCAL SEGÚN LA EMBRIOLOGÍA

Prostomio de los anélidos. Los anélidos se caracterizan por tener formas nadadoras, de cuerpo alargado y segmentado que permite la natación por movimientos ondulantes del cuerpo, carácter típico de articulado. La región prebucal o prostomio, tiene un par de tentáculos dorsales y cuatro ocelos, con dos palpos ventrales. En la larva metamorfoseada del poliqueto *Ophelia* (Fig. 3.1) puede verse delante del primer segmento quetígero, un segmento anterior a la boca que formará el prostomio, y otro peribucal que originará el peristomio;

también en una sección sagital diagramática de una larva recién metamorfoseada del poliqueto *Owenia* (Fig. 3.2) y coincidente con la larva anterior, puede verse delante del primer segmento quetígero del tronco, una cavidad anterior celómica prostomial y otra posterior del peristomio. Hay, pues, dos segmentos anteriores al 1er. quetígero: el prostomial y peristomial, este último incorporado a la región prebucal.

Según Binard & Jeener (1928), las cavidades celómicas penetran el prostomio e invaden la cavidad de los palpos. En el prostomio solo están bien documentadas un par de cavidades celómicas (somitos) y ante la espera de aparición de estudios moleculares embriológicos, postulamos que está formado por un metámero (véase dendrograma, Fig. 3.13).

El centro nervioso correspondiente al prostomio es el arquicerebro, representado por los cuerpos pedunculados, desarrollado al servicio de la olfacción y fotorrecepción.

Región cefálica de onicóforos. El programa genético metamerizador de los articulados, además de en anélidos, se conserva en onicóforos y artrópodos, pero ocurre una remodelación importante, apareciendo evaginaciones alargadas y huecas de la pared del cuerpo, donde penetra el mesodermo, constituyendo los llamados lobopodios por Boudreaux (1979), o patas, que permiten el desplazamiento sobre el sustrato.

En la región prebucal de los onicóforos hay un metámero con vesículas mesodérmicas huecas, constituyendo un par de somitos antenales, como puede verse en los embriones de la figura 3.3a, b. En esta figura puede verse también, entre los territorios antenales ligeramente adorales, el territorio labral. En el corte del embrión de *Peripatus edwardsi* (Fig. 3.4) se ve el celoma antenal y en la figura 3.5, una cavidad celómica antenal y otra preantenal, que interpretamos por su posición como labral. Ontogenéticamente, los somitos antenales proceden de la parte posterior de la boca y se llegan a encontrar por encima de ella (Anderson, 1973). Así constituyen el metámero antenal, unidos con el correspondiente territorio ectodérmico, que diferencia la comisura nerviosa antenal prebucal. Por lo tanto, son dos los metámeros de la región prebucal de onicóforos (véase dendrograma, Fig. 3.13).

Los somitos pares antenales en los onicóforos son homólogos seriados de los somitos posteriores mandibular y papilar (Anderson, 1973). Constituyen autapomorfías de los onicóforos vivientes, la incorporación del primer par de apéndices postbucales a la cabeza bajo la forma de mandíbulas, con la incorporación de sus ganglios nerviosos al cerebro formando un tritocerebro y la incorporación a la cabeza del segundo metámero postbucal, formando papilas o tentáculos orales.

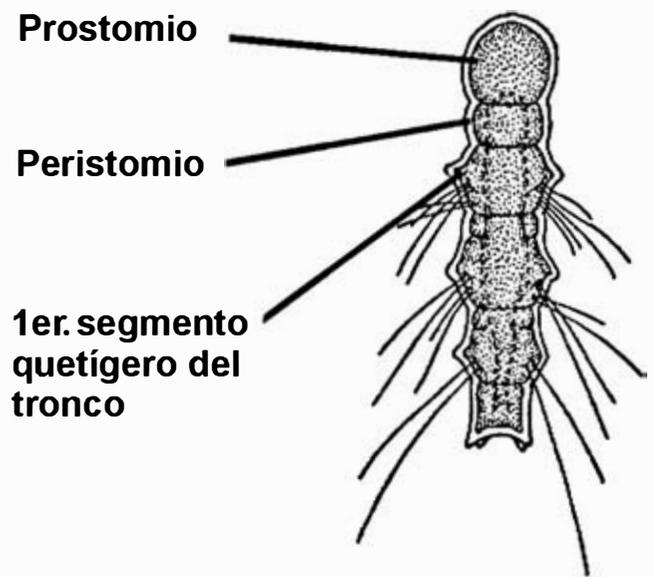


Fig. 3.1. Larva metamorfoseada del poliqueto *Ophelia bicornis* (según Wilson, 1948, en Anderson, 1973).

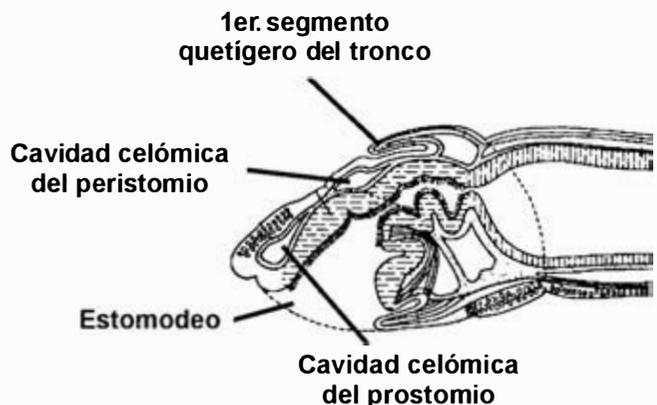


Fig. 3.2. Sección sagital de una larva recién metamorfoseada del poliqueto *Owenia* (según Wilson, 1932, en Anderson, 1973).

Región prebucal o cabeza primaria en crustáceos, miriápodos y quelicerados. Damos el nombre de acron al somito terminal anterior, según el sentido originario dado por Janet (1899) en su detallado estudio morfológico de la cabeza. Designa por tal a la región de la cabeza de los insectos situada delante de las antenas y que incluye el protocefalo y labro con los ojos, simples y compuestos. El término acron es así sinónimo de segmento labral. El término arquicefalon lo utilizamos en el sentido dado por Snodgrass (1938), para designar toda la región prebucal. Veamos los segmentos que la constituyen. Los términos acron y prostomio son equivalentes, ya que el prostomio de los anélidos, como hemos postulado, está formado por un metámero terminal anterior (véase dendrograma, Fig. 3.13). También de acuerdo con Snodgrass (1938), designamos como protocefalon a la unión del primer segmento postbucal con el arquicefalon.

El embrión de artrópodo desarrolla un amplio lóbulo cefálico en el que se desarrollan los ojos (simples y compuestos) y el labro. En el embrión del crustáceo *Macropodia* (Brachyura) (Fig. 3.6), podemos apreciar la gran diferenciación experimentada por el acron, poseyendo éste un labro y lóbulos cefálicos muy desarrollados. La gran ampli-

tud artropodiana del acron (zona del labro) onicoforiano, es debida al desarrollo de lóbulos ópticos. Posteriormente vienen los somitos antenales y mandibulares. El mesodermo cefálico de los crustáceos sólo tiene bien documentado un somito antenular. Sin embargo, en crustáceos, el mesodermo preantennular origina la musculatura labral y estomodeal (Anderson, 1973). Todo ello justifica nuestra interpretación que delante de los somitos antenales están los labrales, designados también como preantennales según los autores.

En la figura 3.7 puede verse, en coincidencia con la figura 3.6, la formación de la región cefálica y apéndices del embrión del miriápodo *Glomeris* (Diplopoda). El segmento antenular es peribucal y también son visibles los segmentos labral (cefálico) y antenal (intermediario de los insectos). En el embrión de siete días del miriápodo *Hanseniella* (Symphyla) (Fig. 3.8), se representa una vista lateral diagramática de los somitos del cuerpo. Coincidiendo con la figura 3.7, solo son visibles dos somitos cefálicos, con sus correspondientes cavidades celómicas; el antenal (antennular) y otro llamado preantenal, que por su posición, interpretamos como acronal (labral). Además se representan los constituyentes de la cabeza poste-

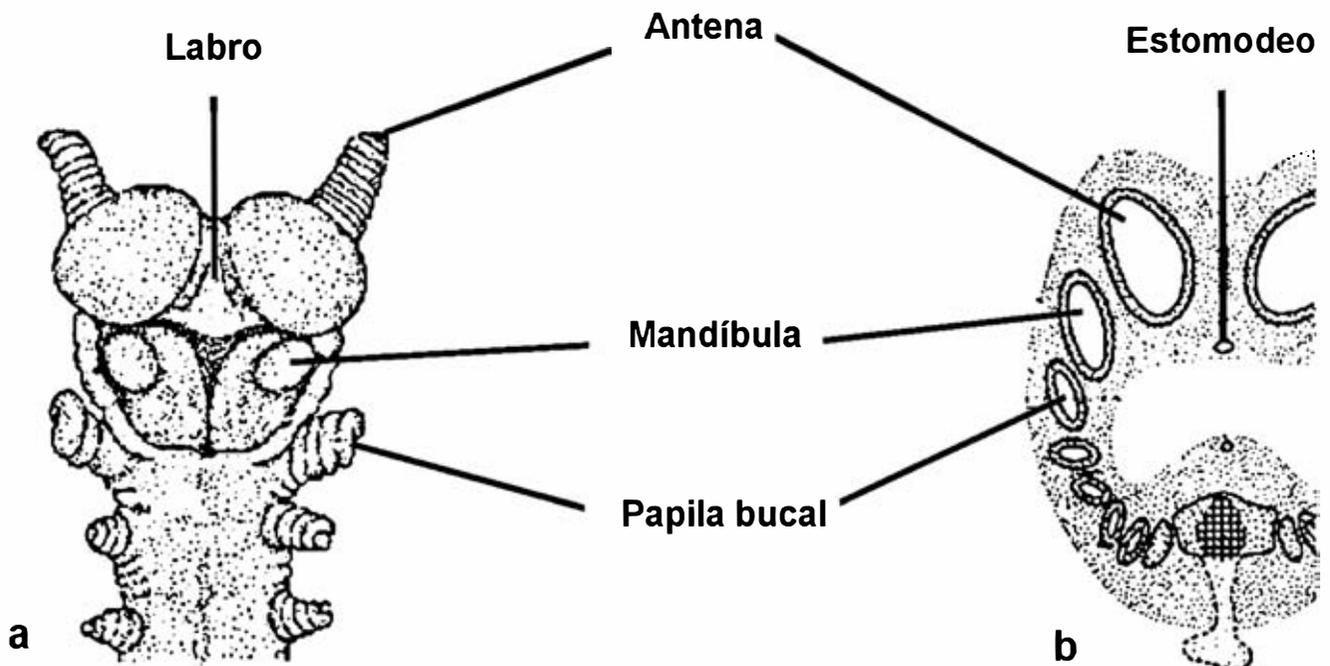


Fig. 3.3. a, Formación de la cabeza de *Epiperipatus trinidadensis* (según Kennel, 1885); b, formación de los somitos de *Peripatopsis sedwicki* (según Manton, 1949, en Anderson, 1973).

rior: el premandibular (antenal), mandibular, maxilar y labial.

En los quelicerados no hay restos de apéndices antenales, aunque Fage (1949) encuentra en *Limulus* (Xiphosura) dos núcleos deutocerebrales con comisura preoral. Pross (1966) ha encontrado en *Pardosa* (Lycosidae) dos pares de somitos delante de los quelíceros, interpretados como protocefálicos (labrales) y deutocefálicos (antenales). También hay en el embrión de algunos quelicerados un amplio lóbulo cefálico prequeliceraral, como puede observarse en el ácaro *Hyalomma dromedarii* (Fig. 3.9), que podemos homologar al lóbulo cefálico del crustáceo *Macropodia* (Fig. 3.6). Las cavidades celómicas correspondientes a los lóbulos quelicerarales y prequelicerarales pueden observarse en el arácnido *Agelena labyrinthica* (Fig. 3.10), en una sección parasagital de su desarrollo embrionario, que interpretamos como los somitos correspondientes a los quelíceros (antenas segundas o segmento intercalar de los mandibulados), y al segmento labral, careciendo de somito antenular. En resumen, en crustáceos, miriápodos y quelicerados hay dos metámeros prebucales, aunque en estos últimos el segmento antenular desaparece.

Cabeza anterior o prebucal de insectos. En los insectos podemos observar, como en crustáceos, miriápodos y quelicerados, el gran desarrollo del acron a través del labro y lóbulos cefálicos, teniendo las antenas (anténulas) incorporadas (véase dendrograma, Fig. 3.13). En los insectos se observa bien la formación de dos pares de somitos cefálicos prebucales. En la figura 3.11 se observa la segmentación embrionaria de *Tenebrio* (Coleoptera), mostrando el labro con un amplio lóbulo cefálico presente en las figuras 3.6 y 3.7 y con las antenas en posición adoral. En la figura 3.12 a y b puede verse el desarrollo del celoma labral en insectos.

Janet (1899), en su estudio amplio sobre *Myrmica robra* (Hymenoptera, Formicidae), representa el segmento acronal formado por el clipeo, labro y protocerebro con masas ganglionares ópticas, presentando abundante documentación. El segmento antenular representa el límite con el acronal. Los datos paleontológicos sobre insectos Paleodictyopteroidea, una línea extinguida de paleópteros paleozoicos, del Pérmico inferior de los Urales de Rusia, muestran también que la región cefálica

anterior solo consta de un segmento clipeo-labral y de otro antenal (Kukalová-Peck, 1992).

El segmento acronal tiene los neurómeros protocerebrales y el antenal los deutocerebrales con comisura nerviosa prebucal. Por la presencia del ganglio cerebroide en lofororados que inerva los dos primeros segmentos y la presencia de un

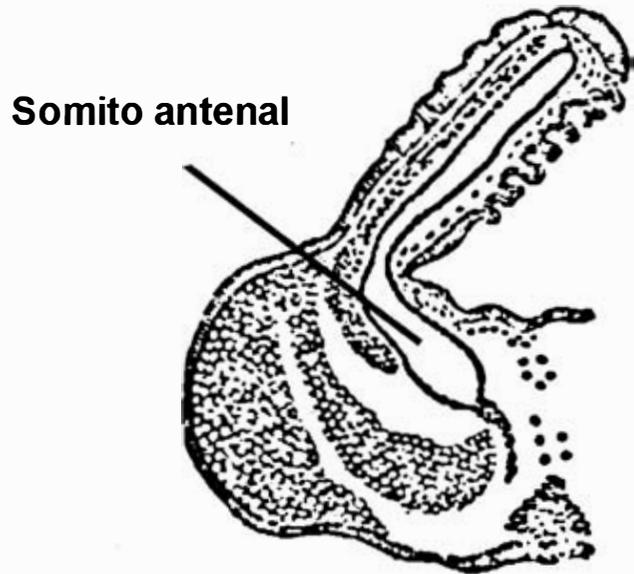


Fig. 3.4. Sección cefálica del embrión de *Peripatus edwardsi*, mostrando el celoma antenal (según Kennel, 1888, en Snodgrass, 1938).

Somito preantenal (labral)

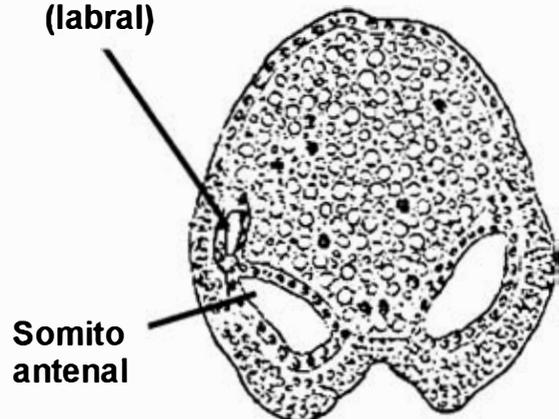
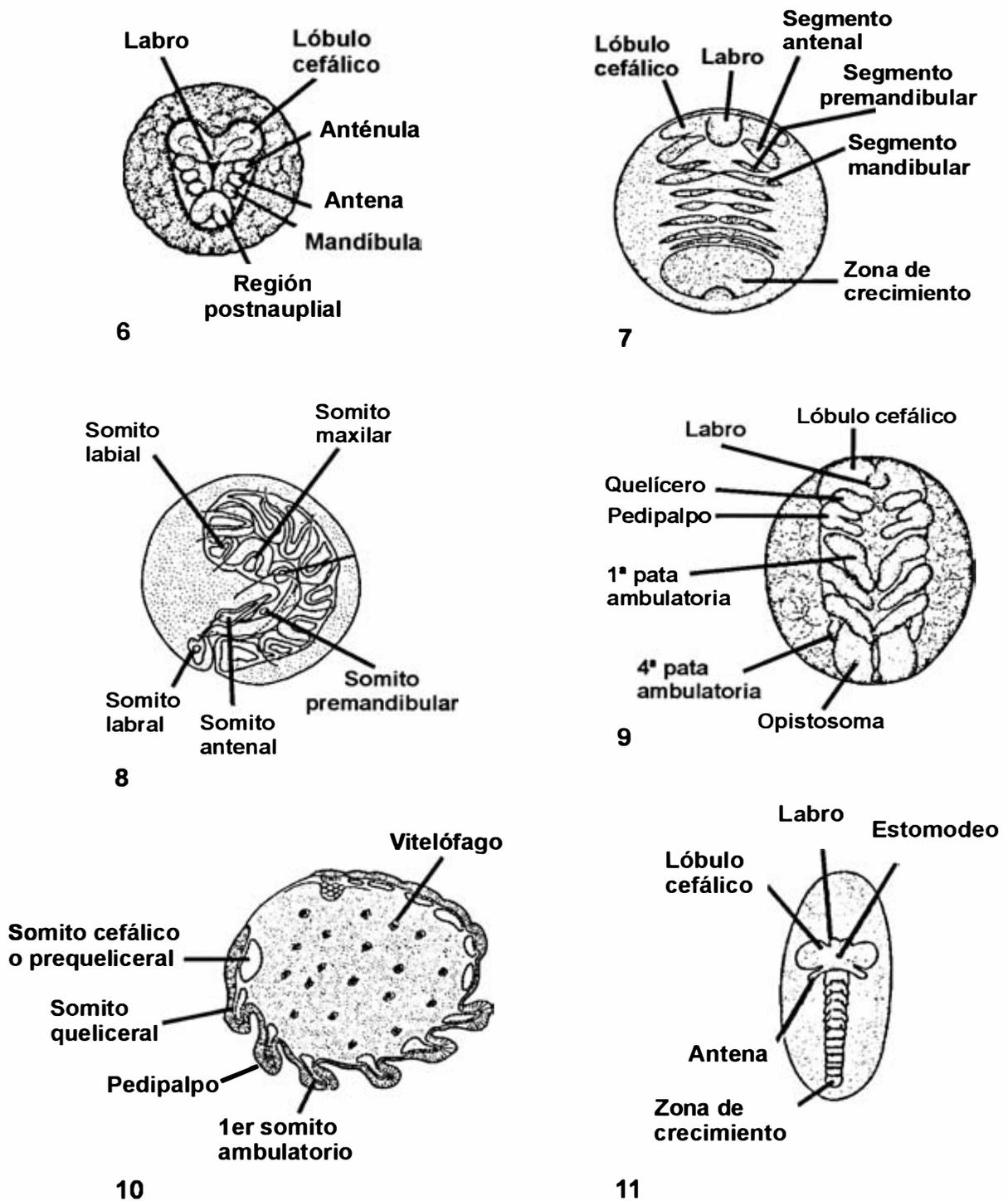


Fig. 3.5. Sección transversal cefálica del embrión de *Eoperipatus welldoni*, mostrando los dos sacos celómicos antenales y el saco preantenal izquierdo (según Evans, 1902, en Snodgrass, 1938).



Figs. 3.6-11. 6, Desarrollo del embrión de *Macropodia* (Brachyura) (según Lang & Fioroni, 1971, en Anderson, 1973); 7, segmentación ventral de *Glomeris* (Diplopoda), nótese las coincidencias con la región cefálica de la figura 6 (según Dohle, 1964, en Anderson, 1973); 8, embrión de siete días de *Hanseniella* (Symphyla) mostrando la distribución de los somitos (según Tiegs, 1940, en Anderson, 1973); 9, formación de apéndices en el ácaro *Hyalomma dromedario* (según Anderson, 1973); 10, sección parasagital diagramática del embrión del araneido *Agelena labyrinthica* (según Wallstabe, 1908, en Anderson, 1973); 11, segmentación embrionaria del coleóptero *Tenebrio*, compárese la región cefálica con las figuras 6 y 7 (según Ullman, 1973).

ganglio infraesofágico en braquiópodos, confirmamos las ideas de Holmgren (1916) y Hanström (1928) de la diferenciación del arquicerebro anelidiano en proto y deutocerebro de artrópodos.

Los datos embriológicos, morfológicos y paleontológicos expuestos, que muestran evidencia de solo dos segmentos prebucales en artrópodos, están conformes con otros hechos, como el desarrollo molecular de la segmentación cefálica en embriones de *Drosophila*, lo que indica la bondad de las interpretaciones morfológicas que hemos realizado.

EMBRIOLOGÍA MOLECULAR, GENES HOMEÓTICOS Y SEGMENTACIÓN

Ya hemos visto los caracteres morfológicos de la región prebucal de artrópodos y onicóforos, formada por dos segmentos: labral (acronal) y antenal, mientras que en los anélidos hay un segmento prebucal (prostomio) y otro peribucal (peristomio). Por lo tanto, la cabeza de artrópodos y onicóforos está morfológicamente formada por dos regiones: la cabeza anterior o prebucal (arquicéfalon), que consta del labro y segmento antenular, y la cabeza posterior formada por el segmento antenal (intercalar), unido al arquicéfalon (constituyendo un protocefalon), al que pueden incorporarse otros segmentos postbucales.

La embriología molecular muestra también que en insectos la cabeza prebucal consta de dos segmentos: labral y antenal (Cohen & Jürgens, 1990; Diederich *et al.*, 1991; Finkelstein & Perrimon, 1991). Los recientes avances de la embriología molecular, ponen de manifiesto en *Drosophila melanogaster*, la existencia de genes homeóticos o genes HOM que expresan proteínas de transcripción, con un motivo común de 60 aminoácidos similares u homeobox y que participan en la determinación topográfica del eje anteroposterior (A-P) del cuerpo. En la cabeza participan los genes 'orthodenticle' (*otd*) y 'empty spiracles' (*ems*), que determinan con solapamiento la posición secuencial de los segmentos labral, antenal e intercalar (Cohen & Jürgens, 1990; Diederich *et al.*, 1991). Estos tres segmentos son los que constituyen morfológicamente el protocefalon (Snodgrass, 1938). 'Orthodenticle' y 'empty spiracles' dependen de los genes maternos 'bicoid' (*bcd*) y 'torso' (*tor*) para su expresión. Torso es requerido para el desarrollo de la región insegmentada de la cabeza (acron), siendo distinto el desarrollo cefálico al del tórax y abdomen (Finkelstein & Perrimon, 1990).

En *Artemia* (Crustacea) también han sido puestos de manifiesto genes homeóticos en cabeza, tórax y abdomen, indicando que la evolución de los mismos se ha realizado antes de la separación de insectos y crustáceos (Averof & Akam, 1993).

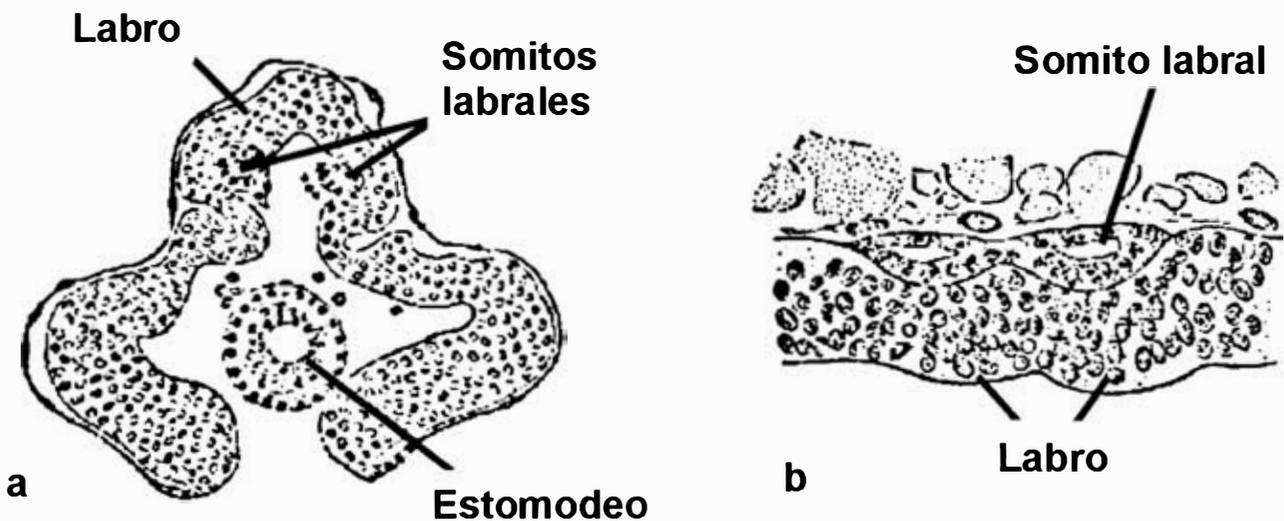


Fig. 3.12. a, Corte horizontal del mesodermo labral embrionario del ortóptero *Locusta migratoria* (según Roonwal, 1937; b, corte transversal del labro embrionario del fásmido *Carausus morosus* (según Wissmann, 1926) (ambas en Snodgrass, 1938).

LOFOFORADOS Y REGIONES DE LA CABEZA Y TRONCO DE ARTICULADOS

Desde el punto de vista de la embriología molecular, y coincidiendo con los datos morfológicos, la cabeza en *Drosophila* está formada por dos dominios, según Finkelstein & Perrimon (1991). El primero es el terminal anterior que incluye el acron con el la-

bro, primariamente especificado por un sistema genético de la clase 'torso' (*tor*), completamente diferente del utilizado en el tronco. El segundo dominio es la región segmentada especificada por la clase anterior bicoid (*bcd*); torso y bicoid son genes maternos presentes en las envolturas del huevo. Según estos autores, la evidencia sugiere que la segmentación cefálica está gobernada por reglas dis-

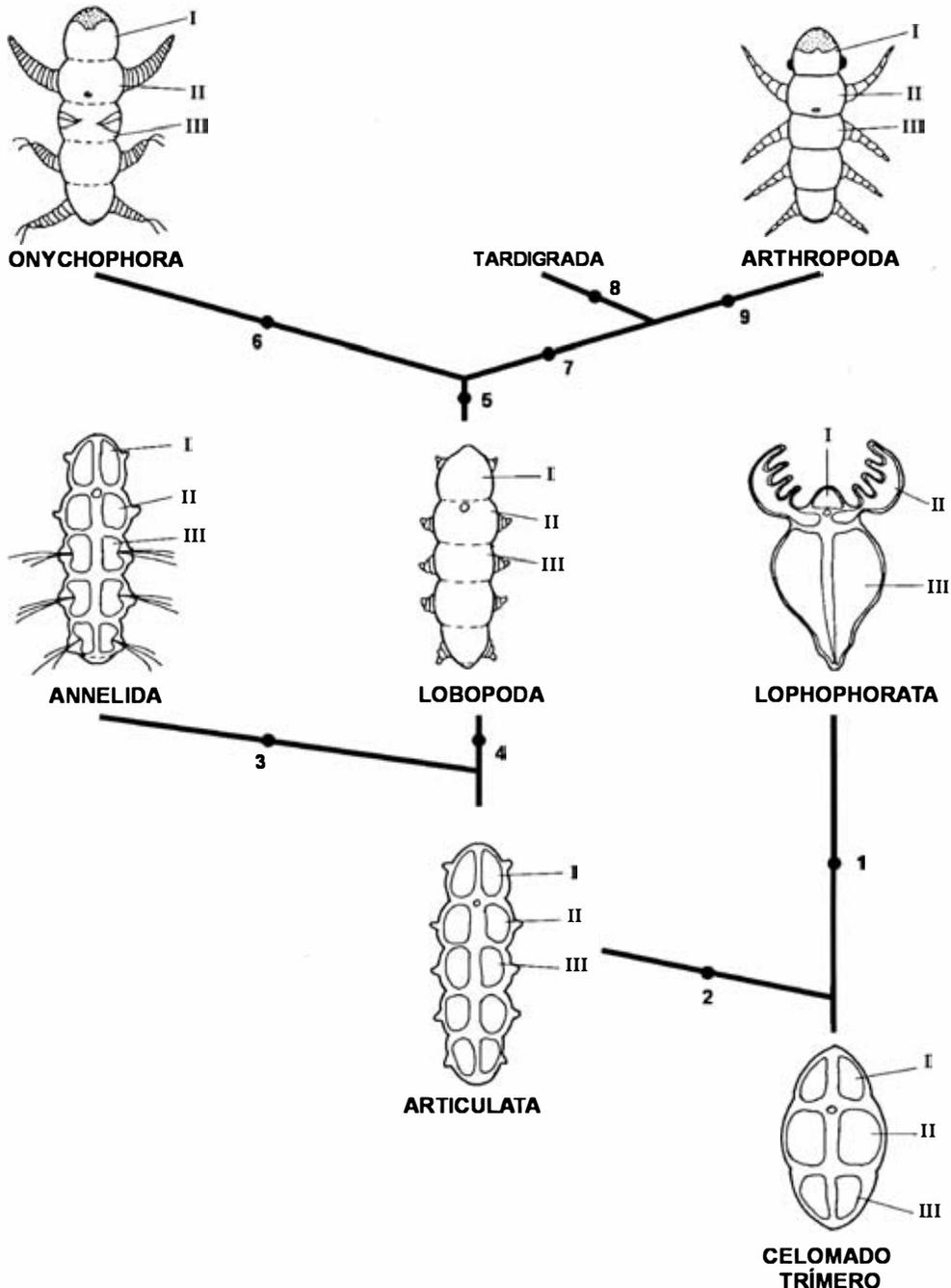


Fig. 3.13. Dendrograma con las relaciones filogenéticas de los grupos estudiados. Explicación en el texto.

tintas a las del tronco. Molecularmente se confirmaría así la existencia en *Drosophila* de las dos regiones morfológicas anteriormente señaladas en la cabeza, una que correspondería al acron (labro) y otra al protocefalon (segmentos antenular e intermediario incorporados al labro), a la que pueden añadirse nuevos segmentos posteriores.

Estos datos sobre *Drosophila* coinciden con los de *Helobdella* (Hirudinea), en que la región extrema anterior de la cabeza se origina de un linaje celular no segmentado, distinto al que origina la región rostral y resto del tronco (Weisblat *et al.*, 1984; Weisblat & Schanklad, 1985).

Los tres primeros segmentos de la cabeza de *Drosophila*, el organismo más estudiado desde la embriología molecular, tienen aspectos embrionarios distintos a los del resto del cuerpo, y están bajo la dependencia de genes maternos de las envolturas del huevo. Los otros segmentos están bajo la influencia preponderante de genes de la clase 'Antennapedia', reconocidos por sus caracteres de duplicación génica. Duplicación que sin duda ha influido en la polimetamería, incorporando ésta nuevos genes durante su evolución.

Los celomados protostomados más simples en los que encontramos estos tres segmentos cefálicos de *Drosophila* son los lofoforados, que tienen su cuerpo formado por tres metámeros (Emig 1976, 1984), cada uno con una morfología y función determinada: un prosoma o epistoma anterior y prebucal conteniendo el ganglio cerebroide, de función sensorial-gustativa, un mesosoma peribucal de función respiratoria y capturadora de alimento en relación con el ganglio cerebroide y un metasoma postbucal que contiene el tubo digestivo, metanefridios, ganglio infraesofágico en braquiópodos y gónadas (véase Fig. 3.13). Tanto los genes homólogos de segmentación estudiados en *Drosophila*, *Artemia* y *Helobdella*, como el crecimiento teloblástico en larvas y embriones, manifiestan que la segmentación que produce el crecimiento en longitud del cuerpo, se ha debido producir a partir de organismos trímeros, aprovechando mutacionalmente las ventajas de la oligomería. Los lofoforados son formas vivientes, trímeras en la larva y en el adulto (Emig, 1976) y además son protostomados (Halanych *et al.*, 1995) y como son ya organismos especializados, tenemos que suponer que es a partir de sus antecesores sin lofóforo

de donde se han originado los articulados (véase Fig. 3.13). Conforme se va conociendo la evolución y filogenia animal, se ve cómo un grupo animal no se ha originado directamente a partir de otro ya diferenciado, si no que se origina a partir de formas primitivas de éste y que tal vez no tuvieron duración histórica suficiente para dejar restos fósiles en abundancia y que pudieran ser reconocidos como tales antecesores. O también pueden no haber tenido éxito evolutivo suficiente para poder alcanzar los tiempos actuales. De aquí que muchas veces se haya de inferir la existencia de tales formas ancestrales. Por eso no es de deducción inmediata el origen común de anélidos, onicóforos, artrópodos y lofoforados, ya que son representantes de líneas evolutivas terminales. No obstante, la morfología, la filogenia molecular y la embriología morfológica y molecular señalan un tronco común de origen a partir del cual se fueron diferenciando los linajes respectivos, hipótesis apoyada por la existencia de genes homólogos en la embriogénesis de artrópodos y anélidos.

La representación molecular del cuerpo en tres regiones (Akam, 1989) abona la consideración de un organismo con celoma trímero como condición ancestral, deriva de la que corresponden a tres funciones básicas de los animales, ya presentes en sus larvas planctónicas: sensorial anterior (prosoma), alimenticia-locomotora media (mesosoma) y vegetativa posterior (metasoma).

Los datos experimentales anteriores confirmarían la hipótesis que en *Drosophila* la metamería cefálica bisegmentaria es la primaria: segmento labral (prosoma) + segmento antenal (mesosoma) = arquicéfalon y que la polimetamería se ha conseguido por duplicación seriada de la región correspondiente al metasoma de un celomado trímero, del que los lofoforados son los representantes vivientes actuales. Este crecimiento multiplicativo a lo largo del eje anteroposterior del embrión, formador de una homología seriada de segmentos con incorporación de genes, como se ve en el desarrollo, está en consonancia con el crecimiento teloblástico larvario y embrionario y con los datos de la duplicación génica que muestra la embriología molecular.

La condición de un tagma cefálico bimetamérico está presente, como hemos evidenciado anteriormente, en artrópodos, onicóforos y anélidos,

pero ha habido dos vías diferentes de cefalización: una consigue un tagma cefálico prebucal —arquicéfalon— en artrópodos y onicóforos y la otra —anélidos— consigue un tagma formado por un prostomio unisegmentado, al que se une un segundo segmento que permanece peribucal.

RELACIONES FILOGENÉTICAS GENERALES

En los articulados vivientes, el mesosoma, filogenéticamente peribucal, como hemos expuesto que se aprecia en sus formas larvianas y embrionarias y en los anélidos adultos, se hace prebucal en artrópodos y onicóforos, transformando sus apéndices en palpos o en antenas, y por dos vías distintas. Con los datos experimentales actuales, morfológicos, embriológicos y moleculares, podemos emitir razonablemente la hipótesis que los lofoforados representan un grupo central dentro de los celomados, y que conservarían los tres metámeros de los protostomados primitivos, que a su vez originarían también a los articulados.

En el dendrograma de la figura 3.13 pueden verse las relaciones filogenéticas de los lofoforados, anélidos, artrópodos y onicóforos. I: prosoma, epistoma, labro o acron; II: mesosoma o segmento antenal, peristomial o lofoforal; y III: metasoma. Se dan las novedades evolutivas o autapomorfías siguientes:

Los celomados trímeros son organismos marinos de cavidad general celómica, epibentónicos, reptadores y de alimentación detritívora. Cuerpo con tres segmentos: prosoma o epistoma, mesosoma peribucal y metasoma postbucal. A partir de ellos se han originado: 1. Lophophorata y 2. Articulata.

1. Lophophorata, organismos fijos al sustrato, que desarrollan en el mesosoma un lofoforo respiratorio y capturador de partículas alimenticias.

2. Articulata, en que el metasoma sufre un proceso de multiplicación mutacional, que permite el alargamiento del cuerpo y una vida más activa. En la evolución de los Articulata y debido al proceso de cefalización, el territorio ectodérmico peribucal del mesosoma lofoforiano tiende a hacerse prebucal, condición que se alcanza en artrópodos y onicóforos. De ellos se originan dos adelfotaxones: 3. Chaetopoda y 4. Lobopoda.

3. Chaetopoda (Annelida), con sacos quetales

formados por evaginaciones ectodérmicas laterales del cuerpo y carácter locomotor (quetopodios). Mesosoma peribucal.

4. Lobopoda con cavidad general hemocélica y evaginaciones huecas y pares de la pared del cuerpo (lobopodios), formando apéndices locomotores no articulados. A partir de los Lobopoda, se originan los:

5. Antennopoda, con mesosoma o segmento antenal cefalizado unido al acron y formación de un tagma cefálico prebucal con antenas dorsales. Dos adelfotaxones: 6. Onychophora y 7. Arthropodoidea.

6. Onychophora, con tráqueas y dos primeros segmentos postbucales cefalizados: primero con mandíbulas y segundo con papilas.

7. Arthropodoidea. Placas cuticulares. Sin musculatura circular en la pared del cuerpo. Con ganglios ventrales diferenciados y metamerizados y cerebro dividido en tres partes bien diferenciadas: proto, deuto y tritocerebro.

8. Tardigrada. Uñas del par de patas anteriores modificadas en estiletes.

9. Arthropoda. Lobopodios transformados en apéndices articulados y con quitina esclerosada (artropodios). Prosoma, epistoma o acron con ojos compuestos.

CONCLUSIONES

Queda documentada en artrópodos y onicóforos, tanto con datos morfológicos como moleculares, la existencia de dos metámeros prebucales: el labral (acronal) anterior y el antenal (= antenular) posterior, que forman un tagma cefálico prebucal (arquicéfalon). En anélidos el tagma cefálico bimetamérico está formado por un prostomio y un peristomio, éste todavía de posición peribucal, como en lofoforados. Esta bimetería de la cabeza primaria apoya la hipótesis, reforzada por la filogenia y embriología moleculares y por la existencia de genes homeóticos, de su origen común con los lofoforados. Las denominaciones de prostomio, segmento labral, preantenal y ocular de los diversos autores, corresponden todas al segmento acronal, homólogo con el epistoma de los lofoforados. El segmento lofoforal de éstos, peribucal, se corresponde con el segmento antenal de artrópodos y onicóforos, y con el peristomio uniseg-

mentado de anélidos, filogenéticamente peribucales, como se ve en sus embriones y larvas y en anélidos adultos.

La cabeza de los artrópodos consta así originariamente de dos segmentos prebucales: labral (protocerebral) y antenular (deutocerebral), de los que se puede suprimir el antenal y añadir otros segmentos postbucales en la evolución de los diversos grupos. En los onicóforos alcanza desarrollo preponderante el segmento antenal, incorporado a la cabeza anterior y relacionado con el olfato. En artrópodos, el segmento labral (acronal), crecido en onicóforos, ha aumentado grandemente en superficie y en importancia, produciendo el clipeolabro, siendo este segmento acronal el que ha experimentado la gran explosión evolutiva con el desarrollo de ojos compuestos, de tanta importancia etológica. Pero no ha habido división secundaria de este primer segmento, ni del segundo antenal, desaparecido éste en los queliceromorfos. Los territorios ectodérmicos de los dos primeros segmentos lofoforianos se han mantenido y extendido, de aquí la participación de solo uno o dos segmentos en la constitución de la cabeza anterior o cabeza prebucal de los articulados vivientes. En cambio, el aumento en longitud del cuerpo se ha conseguido por multiplicación mutacional del metasoma lofoforiano, de aquí la importancia futura del estudio de los genes homeóticos.

La embriología y filogenia moleculares están proporcionando nuevos métodos finos de estudio que ayudan poderosamente a salir de las vías muertas en las que se encontraba la filogenia morfológica, y que servirán de acicate para realizar nuevos estudios anatómicos y embrionarios en la gran mayoría de los grupos animales. Estos nuevos estudios morfológicos son imprescindibles para contrastar e interpretar la gran avalancha de datos filogenéticos moleculares, por otra parte también tan necesarios. El cultivo de los niveles moleculares, a completar también en toda la escala animal y especialmente en anélidos y lofoforados, ofrece metodologías para seguir las vías evolutivas que no podían ser detectadas por los niveles morfológicos, permitiendo seguir las ramas más finas del entramado filogenético, vigorizando con ello los estudios zoológicos. La conjunción de ambos métodos permitirá contrastar las hipótesis emitidas.

REFERENCIAS

- AKAM, M. 1989. Hox and HOM: Homologous gene clusters in insects and vertebrates. *Cell*, 57: 347-349.
- ALVARADO, R., E. GADEAM & A. DE HARO. 1971. Aspectos actuales de la Zoofilogenia. En: *I Simposio Internacional de Zoofilogenia* (Salamanca 13-17 de octubre de 1969). ———, ——— & ——— (eds), pp.19-47. Acta Salmanticensia, Ciencias 36. Universidad de Salamanca. 492 p.
- ANDERSON, D. T. 1973. *Embryology and phylogeny in annelids and arthropods*. Pergamon Press, Oxford. 495 p.
- AVEROF, M. & M. AKAM. 1993. HOM/Hox genes of *Artemia*: Implications for the origin of insect and crustacean body plans. *Curr. Biol.*, 3(2): 73-78.
- BINARD, A. & R. JEENER. 1928. Sur l'existence de cavités coelomiques dans le segment palpaire des Polychètes. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, 1: 173-178.
- BOUDREAUX, H. B. 1979. *Arthropod phylogeny*. John Wiley & Sons, Nueva York. 320 p.
- CLARK, R. B. 1979. Radiation of the Metazoa, pp. 55-102. En: House, M. R. (Ed.) *The origin of major invertebrate groups*, The Systematics Association Special Volume 12. Academic Press, Londres.
- COHEN, S. M. & G. JÜRGENS. 1990. Mediation of *Drosophila* head development by gap-like segmentation genes. *Nature*, 346: 482-485.
- CONWAY MORRIS, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, 361: 219-225.
- CUVIER, G. 1829. *Le règne animal distribué d'après son organisation* Vols. I-V. Bruselas. 2634 p.
- DE HARO, A. 1972. Evolución morfológica y etológica en los artrópodos. *Rev. Univ. Madrid*, 82: 1-34.
- . 1998. Origen y relaciones filogenéticas entre artrópodos onicóforos, anélidos y lofoforados, según datos moleculares y morfológicos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 94(1-2): 103-113.
- DIEDERICH, R. J., A. M. PATTATUCCI & T. C. KAUFMAN. 1991. Developmental and evolutionary implications of labial, deformed and engrailed expression in the *Drosophila* head. *Development*, 113: 273-281.
- EMIG, CH. C. 1976. Phylogénèse des Phoronida. *Sond. Z. Zool. Syst. Evolutionsf.*, 14(1): 10-24.
- . 1984. On the origin of the Lophophorata. *Sond. Z. Zool. Syst. Evolutionsf.*, 22(2): 91-94.
- FAGE, L. 1949. Classe des Merostomacés, pp. 906-941. En: Grassé, P.P. (ed.) *Traité de Zoologie*. Masson, Paris.
- FINKELSTEIN, R. & N. PERRIMON. 1990. The orthodenticle gene is regulated by bicoid and torso and specifies *Drosophila* head development. *Nature*, 346: 485-488.
- & ———. 1991. The molecular genetics of head development in *Drosophila melanogaster*. *Development*, 112: 899-912.
- GIRIBET, G., S. CARRANZA, J. BAGUÑA, M. RIUTORT & C. RIBERA. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, 13(1): 76-84.

- & C. RIBERA. 1998. The position of Arthropoda in the animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol. Phyl. Evol.*, 9(3): 481-488.
- HADZI, J. 1963. *The evolution of the Metazoa*. Pergamon Press, Oxford. 499 p.
- HALANYCH KENNETH M., J. D. BACHELIER, A. M. A. AGUINALDO, S. M. LIVA, D. M. HILLIS & J. A. LAKE. 1995. Evidence from 18S Ribosomal DNA that the Lophophorates are Protostome animals. *Science*, 267: 1641-1643.
- HANSTRÖM, B. 1928. *Vergleichende Anatomie der Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Berlín. 638 p.
- HOLMGREN, N. 1916. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. *K. Svenska Vetensk. Handl.*, 56(1): 1-38.
- HYMAN, L. 1940. *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw Hill, Nueva York. 726 p.
- IWANOFF, P. P. 1928. Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. *Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere*, 10: 62-161.
- JANET, C. 1899. *Essai sur la constitution morphologique de la tete de l'insecte*. París. 154 p.
- JEFFERIES, R P. S. 1986. *The ancestry of the vertebrates*. British Museum (N. H.), Londres. 376 p.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1992. The "Uniramia" do not exist: The groundplan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyoptera) *Can. J. Zool.*, 150: 236-255.
- NIELSEN, C. 1995. *Animal evolution*. Oxford University Press, 467 p.
- PROSS, A. 1966. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Araneae *Pardosa hortensis* (Thorell) und besonderer Berücksichtigung des vorderer Prosoma-abschnittes. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 58: 38-108.
- RAY LANKESTER, E. 1904. The structure and classification of the Arthropoda. *Q. J. Microsc. Sci., N.S.*, 415: 523-582.
- SCHRAM, F. R. 1991. Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematica, pp. 35-46. En: Simonetta, A. M. & S. Conway Morris (Eds.) *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*, Cambridge University Press, Cambridge.
- SNODGRASS, R. E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smiths. Misc. Coll.*, 97(6): 1-159.
- WEISBLAT, D. A., S. Y. KIM & G. S. STENT. 1984. Embryonic origins of cells in the leech *Helobdella triserialis*. *Dev. Biol.*, 104: 65-85.
- & M. SHANKLAND. 1985. Cell lineage and segmentation in the leech. *Phil Trans. Roy. Soc. London B*, 312: 39-56.

LOS ÁCAROS: ORIGEN, EVOLUCIÓN Y FILOGENIA¹

Ma. Lourdes Moraza²

ABSTRACT. The evolutionary history of Acari may have begun in the Devonian period and, after a second adaptative radiation at the end of the Mesozoic period, they have become one of the animal groups with the broadest specific and ecological diversity, modes of living, trophic habits, and reproductive models. The success of this taxon is due, aside from its size, to its genuine opportunism and plasticity. Our knowledge of these animals, while notable, is insufficient to fully explain phylogeny, not only with regard to other arachnids but also the group's relationship to higher taxonomic groups.

INTRODUCCIÓN

Si analizamos los distintos grupos de arácnidos que viven en la actualidad, nos encontramos con profundas diferencias en estructura, desarrollo y modo de vida entre ellos. Estas divergencias se deben a que se trata de animales muy antiguos que han tenido tiempo suficiente para diversificarse. Los arácnidos sufrieron una primera radiación adaptativa durante el Paleozoico Medio (Silúrico-Devónico) con un "descanso" posterior que ha continuado desde el final del Paleozoico hasta nuestros días. Como consecuencia de esto, los representantes actuales de la mayoría de los órdenes se parecen esencialmente a los que existieron hace 250 millones de años.

Los ácaros son animales cuya radiación adaptativa ha sido excepcional respecto a lo ocurrido

en otros arácnidos. Aparentemente, estos tuvieron una segunda y profunda radiación durante el final del Mesozoico y principio del Cenozoico. Sin embargo, esta segunda o segundas radiaciones parece ser que ocurrieron cuando los dos grupos de ácaros (Actinotrichida y Anactinotrichida) ya estaban perfectamente diferenciados.

Antes de afrontar la cuestión del origen y evolución de los ácaros, convendría definir a esta subclase, así como establecer la clasificación de sus categorías superiores. Lindquist (1984) definió a estos animales con base en 11 características, tras realizar una revisión de 40 caracteres filogenéticos importantes y compararlos en otros grupos de arácnidos. Según este autor, los ácaros son arácnidos con un par de rutella (*corniculi*) subcapitulares; un par subcapitular de labios laterales bilobulados que flanquean ventrolateralmente la boca; larva con un máximo de cinco pares de setas subcapitulares, dos de las cuales son adorales; reducción a un máximo de tres pares de lirifisuras esternas y a un máximo de tres pares de prodorsales; idiosoma primitivamente poco esclerotizado, sin tergitos y esternitos bien desarrollados en el opistosoma; pigmento violeta en la hipodermis idiosomal; ingestión y digestión interna de partículas alimenticias sólidas (condición solo observada en Xiphosura); y presencia de una prelarva hexápoda (condición que podría estar presente en los Ricinulei, aunque de momento es desconocido). Existen otros dos caracteres —segundo segmento del quelícero con un máximo de dos o tres setas y quelícero con una o dos lirifisuras (la antiaxial constante)— que han podido aparecer independientemente en otro u otros dos órdenes de arácnidos (opiliones y palpígrados). Otra posible característica exclusiva es la reducción del número de segmentos embrionarios a seis (o cinco más el telson).

¹ Trabajo originalmente publicado en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Méndez & I. Ribera (eds.), 1999, *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Boletín de la S. E. A., 26, Zaragoza, pp. 281-292.

² Departamento de Zoología y Ecología, Universidad de Navarra, Apdo. 177, 31080 Pamplona, Navarra, España.

La presencia de un gnatosoma móvil separado del idiosoma por una sutura circuncapitular, la presencia de una larva hexápoda seguida de tres estadios ninfales (protoninfa, deutoninfa y tritoninfa), un labro sobre la boca y trocánteres III y IV divididos en dos segmentos, son quizá los caracteres más utilizados para la diagnosis de los ácaros, pero estos son compartidos con los Ricinulei (salvo la prelarva hexápoda), grupo hermano de los ácaros.

¿CÓMO FUE EL ORIGEN DE LOS ÁCAROS?

Durante la primera mitad de este siglo, los ácaros en general fueron considerados como un grupo natural, pero luego las hipótesis sobre su origen se han diversificado dramáticamente, existiendo un desacuerdo total sobre si los ácaros tiene un simple origen, con un grupo hermano perfectamente identificado entre los otros arácnidos (monofiletismo) o son dos líneas independientes que convergen en un tipo 'ácaro' (difiletismo).

Los argumentos dados por los diversos autores en apoyo de una u otra hipótesis evolutiva ni siquiera se soportan entre sí. Por ejemplo, la clasificación difilética de los ácaros de Zachvatkin (1952) es discordante con la de van der Hammen (1977), y lo mismo ocurre con los argumentos monofiléticos de Sitnikova (1978) y Weygodt & Paulus (1979). Estas diferencias casi siempre son debidas al empleo de diferentes metodologías filogenéticas o al uso incorrecto de las mismas.

En la actualidad, además de utilizar los caracteres típicos (segmentación corporal, tagmosis, tráqueas y estigmas, birrefringencia de las setas, desarrollo postembrionario, canal podocefálico y morfología del esperma), se han tenido en cuenta otros, como sus restos fósiles, distribución geográfica, morfología de los espermatóforos, sistemas genéticos y modelos reproductivos y técnicas moleculares. Sin embargo, siguen sin dar una respuesta definitiva a la cuestión fundamental de su filogenia. Aunque todos terminan definiéndose como partidarios de una u otra hipótesis, todos ellos aceptan, clara o soterradamente, que el conocimiento que se tiene de estos animales, así como de otros arácnidos, aún es insuficiente y las hipótesis filogenéticas no pueden ser adecuadamente examinadas.

Si las clasificaciones y relaciones filogenéticas de los taxones superiores de los ácaros son abundantes y controvertidas, la nomenclatura utilizada difiere de manera considerable. Con el fin de aclarar esta cuestión, se muestra la equivalencia entre los nombres más frecuentemente utilizados (Cuadro 4.1) y se sigue la siguiente clasificación:

Orden Opilioacariformes
Suborden Opilioacarida
Orden Parasitiformes
Suborden Holothyrida
Suborden Mesostigmata
Suborden Ixodida
Orden Acariformes (=Actinotrichida)
Suborden Trombidiformes (Prostigmata)
Suborden Sarcoptiformes (Astigmata + Oribatida)

Grandjean (1935) descubrió el fenómeno de la birrefringencia de estructuras de la superficie corporal de los ácaros debido a la presencia de una sustancia (actinopilina) que él denominó 'actinoquitina'. Este autor utilizó dicha sustancia para diferenciar dos grupos de ácaros, Actinochitinosi (= Actinotrichida) y Nactinochitinosi (= Anactinotrichida), con base en la presencia o ausencia de la misma. La actinopilina es característica solo de los Acariformes, pero en los Opilioacariformes y otros órdenes de arácnidos, también se han encontrado estructuras birrefringentes como consecuencia de la posible existencia de otra clase de actinopilina.

Los Anactinotrichida (Opilioacarida + Parasitiformes) presentan 11 características derivadas (Lindquist, 1984), de las cuales, la larva con una seda postanal impar, tarsos I con un agrupamiento dor-

Cuadro 4.1. Relación y equivalencia entre las distintas nomenclaturas utilizadas para la denominación de los subórdenes de Acari. 1: Baker & Wharton, 1952; 2: Evans *et al.*, 1961; 3: van der Hamem, 1968 y Krantz, 1978; 4: Johnston, 1982 y Norton *et al.*, 1993.

1	2	3	4
Notostigmata	Notostigmata	Opilioacarida	Opilioacarida
Ixodides	Metastigmata	Ixodida	Ixodida
Holothyroidea	Tetragostigmata	Holothyrida	Holothyrida
Mesostigmata	Mesostigmata	Gamasida	Mesostigmata
Trombidiformes	Prostigmata	Actinedida	Prostigmata
Oribatei	Cryptostigmata	Oribatida	Oribatida
Acaridia	Astigmata	Acaridida	Astigmata

sal y distal de solenidios (órgano de Haller en ixódidos), coxa de todas las patas articulada en su base, sin papilas genitales ni órgano de Claparede, sin tricobotrios ni ojos medianos y sin empodio en todas las patas, son los de más fácil observación.

Los Acariformes por otra parte, quedan agrupados con base en 14 caracteres derivados (Lindquist, 1984), de los cuales, la adición postlarval de segmentos opistosómicos, prodorso con seis pares de setas fundamentales, con papilas genitales y órgano de Claparede, sin estigmas primarios en los segmentos opistosómicos, sin apotele en el tarso del pedipalpo y sin tritosternum, son los caracteres fáciles de observar.

Las relaciones filogenéticas entre los taxones superiores, y asumiendo el monofiletismo de los mismos, quedan reflejados en el árbol filogenético que se muestra en la figura 4.1.

¿CUÁNDO Y DÓNDE APARECIERON LOS ÁCAROS?

La historia evolutiva de los ácaros puede comenzar en el Devónico (hace unos 400 millones de años), periodo en el que se desarrollaron complejos hábitats terrestres. Debido a su pequeño tamaño y fragilidad, la fosilización de estos animales, no es buena y el registro fósil más antiguo es escaso (solo cinco especies) (Bernini, 1986). Dentro de estos cabe destacar el fósil más antiguo que se conoce, *Protacarulus crani* (Hirst, 1923), descubierto en Escocia y que vivió aproximadamente hace 380-400 millones de años. Este ácaro muestra, como el resto de los fósiles, un aspecto muy moderno y carece de segmentación opistosómica. Al Mesozoico (Jurásico Inferior y Medio), pertenecen una serie de 67 especies de oribátidos fósiles y el ámbar del Cretácico aporta un reducido número (dos especies) de Prostigmata. El material encontrado perteneciente al ámbar Báltico del Oligoceno cuenta con numerosas formas casi modernas, la mayoría Oribatida, pero también Prostigmata y Astigmata (Fig. 4.2).

Los fósiles de Anactinotrichida no aparecen hasta la mitad del Oligoceno. Este hecho puede deberse a que estos ácaros son más modernos que los anteriores, pero no hay que desechar la posibilidad que esta ausencia se deba a que sus fósiles

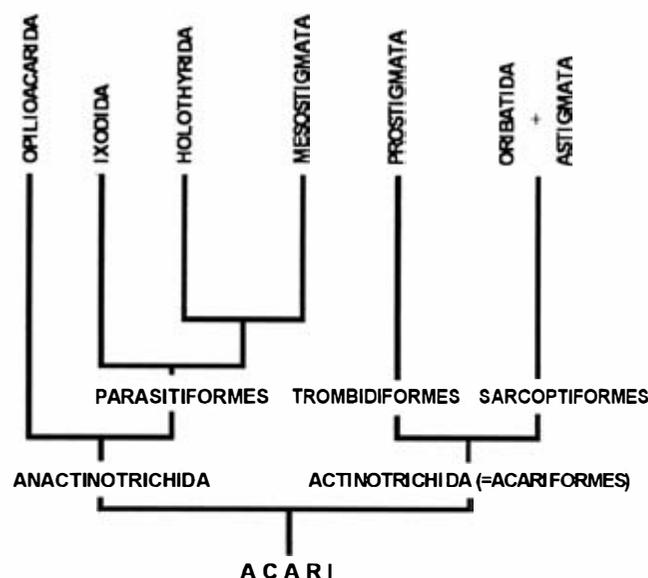


Fig. 4.1. Relaciones entre los grupos taxonómicos superiores de Acari (sin incluir las 10 de Endeostigmata) (según Norton *et al.*, 1993).

no hayan sido reconocidos por ser muy diferentes de lo esperado, o a que no hayan sido encontrados hasta la fecha. No obstante, muchos autores consideran a los Opilioacariformes como los ácaros más primitivos.

La similitud acusada (a simple vista) de los fósiles más antiguos con las especies actuales, hace que sea muy fácil asignarlos a familias y géneros vivientes y podemos asumir que estos fósiles reflejan verdaderamente la realidad y las biocenosis de los tiempos a los que se los asigna. Lamentablemente, a pesar de su antigüedad y semejanza con los ácaros actuales, los fósiles no aportan ninguna clave sobre el origen de los ácaros a partir de otros grupos de quelicerados.

Si atendemos a la distribución geográfica de los registros fósiles, todos los Acariformes han sido encontrados en el hemisferio boreal, en Laurasia. La distribución actual de los considerados como más primitivos o tempranamente derivados, es paleártica o cosmopolita y existen pocas dudas de que en sus comienzos estuviesen ampliamente distribuidos en el continente de la Pangea.

Por el contrario, los Anactinotrichida más primitivos (Holothyrida y Opilioacarida) tienen su origen en la Gondwana y su distribución ac-

Periodo	Millones de años	ACTINOTRICHIDA			ANACTINOTRICHIDA				
		ORIB.	ASTIG.	PROST.	OPILIO.	HOLOT.	MESOS.	IXOD.	
RECIENTE		■	■	■	■	■	■	■	
PLEISTOCENO	0.5-3	■	■	■	■	■	■	■	
PLIOCENO	7	■	■	■					
MIOCENO	25	■	■	■					
OLIGOCENO	40	■	11	2			10	2	
EOCENO	60	■	■	■					
PALEOCENO	70	■	■	■					
CRETACICO	135	■	2						
JURASICO	180	■							
TRIASICO	230	■							
PERMICO	280	■							
CARBONIFERO	310-345	■							
DEVONICO	405	1	4						
SILURICO	425								
ORDOVICICO	500								
CAMBRICO	600								

Fig. 4.2. Registro fósil de los distintos grupos de ácaros según Bernini (1986). El número en ciertas casillas se refiere al número de especies encontradas en el periodo. ORIB. = Oribatida; ASTIG. = Astigmata; PROST. = Prostigmata; OPILIO. = Opiliocarida; HOLOT. = Holothyrida; MESOS. = Mesostigmata; IXOD. = Ixodida.

tual está limitada a los continentes del sur. Esta consideración puede hacerse extensiva a los Mesostigmata tempranamente derivados, de origen paleoantártico, y con una distribución relicta fuera de la zona austral. Parece ser que la mayor radiación adaptativa de los Anactinotrichida ocurrió más tarde (Paleozoico Superior—Mesozoico Inferior).

A lo largo de la historia de los ácaros, diferentes subgrupos se han ido separando y, en repetidas ocasiones, adquiriendo nuevos tipos de vida. Esta diversificación sigue ocurriendo en la actualidad en algunos grupos de ácaros, mientras que otros quedaron completamente 'bloqueados' en uno u otro modo de vida hace ya mucho tiempo, como ha ocurrido con los parásitos Parasitengona y los fitófagos Eriophyoidea (ambos Prostigmata).

HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS ÁCAROS

Podemos remontarnos al Devónico, cerca del margen sureño de una gran masa terrestre continental rodeada de mares tropicales, que en la actualidad correspondería a América del Norte, Norte de Europa y parte del Lejano Este (ex URSS).

El clima era generalmente árido, pero en áreas próximas a las orillas de los mares y/o lagunas de agua dulce, existían condiciones de temperatura y humedad favorables a la flora. En estos ambientes particularmente húmedos se produjo la colonización de la tierra por las primeras plantas vasculares (finales del Silúrico). Las plantas devónicas predominantes eran *Rhynia gwynnevaughani* y *Asterxylon* sp., ambas Psilophyta.

El suelo era suelto, sujeto a erosión continua, y carente de microfauna, por lo que la descomposición de la materia orgánica aportada periódicamente al suelo funcionaba lentamente y sin sinergismo.

La fauna que presumiblemente siguió a las plantas en la conquista del medio terrestre estaba constituida por arácnidos, como Trigonotarbida (hoy extintos) y quizás arañas como *Palaeocteniza crassipes* y *Archaeometa devonica*, los cuales posiblemente depredaban sobre ácaros, ¿colémbolos? y miriápodos. Probablemente, también existían artrópodos anfibios (como los euríptéridos) y anélidos y nemátodos, que debido a sus cuerpos blandos no han dejado depósitos fósiles.

¿Cómo era el ancestro de los ácaros? Si los ácaros surgieron con anterioridad a la conquista del me-

dio terrestre de los arácnidos traqueados, se puede o no aceptar la hipótesis de que los ancestros de los ácaros eran quelicerados del Cámbrico o Precámbrico relacionados estrechamente con los trilobites olenélidos. Es estimulante pensar que, del stock ancestral de estos animales, un grupo muy particular de talla pequeña, derivó (con independencia de la línea Xiphosura-Eurypterida-Scorpionida y desde los otros arácnidos terrestres antes de su paso a la tierra) desarrollando unas características preadaptativas consecuencia de un modelo de vida bentónico en agua salada o dulce lodosa. Por lo tanto, este ancestro debió ser un animal acuático que habitaba en el fondo del mar, cerca de los estuarios.

Probablemente, este ancestro siguió a su recurso alimenticio hacia un ambiente intersticial donde en la actualidad habitan algunas formas primitivas de Acariformes (ciertas Nanorchestidae, Nematalycidae y Adamystidae), llegando al suelo a través del hábitat intermedio entre agua y tierra denominado porosfera (Vannier, 1973). Es probable que este ancestro ya poseyera una serie de preadaptaciones para este tipo de vida como: una talla pequeña, un tegumento poco esclerotizado y fino que facilitaba la respiración a su través haciendo innecesario la existencia de órganos respiratorios especializados, transferencia indirecta de esperma, un cuerpo acortado sin segmentación ni apéndices opistosómicos y buena movilidad entre las partículas del suelo en la porosfera (donde el aire estaba saturado con vapor de agua).

¿De qué se alimentaban los primeros ácaros? Casi todos los órdenes de arácnidos, excepto los ácaros, se caracterizan por presentar una digestión previa extraintestinal seguida de una ingestión de sustancias líquidas. Este comportamiento se puede relacionar con sus hábitos predadores terrestres y ser considerado como una condición derivada frente a la ingestión de alimento sólido encontrado en los xiphosuros marinos.

En muchos ácaros actuales, incluyendo los más primitivos, se observa una ingestión de partículas alimenticias sólidas seguida de una digestión interna. Este hecho está correlacionado, en un principio, con un hábito no depredador y la presencia de rutella bien desarrollada. Los opiliocáridos, a menudo considerados como los ácaros más primitivos, ingieren alimento sólido; los Endeostig-

mata ingieren alimento finamente triturado, al igual que la mayoría de oribátidos y Astigmata (excepto los parásitos); y los Prostigmata más derivados y Parasitiformes ingieren alimento líquido.

La ingestión de alimento líquido en arácnidos probablemente evolucionó, al menos en dos ocasiones, después de la colonización de la tierra por escorpiones y arácnidos traqueados (Dunlop, 1997). La evolución de la ingestión de alimento líquido en los ácaros depende de si estos colonizaron como tales ácaros la tierra o derivaron de arácnidos terrestres. Las observaciones llevadas a cabo por Walter & Proctor (1998) sugieren que el ácaro ancestral era un carroñero, fungívoro y depredador oportunista de pequeños invertebrados. Si los ácaros conquistaron la tierra independientemente de los arácnidos traqueados, este hábito trófico puede representar la retención de un carácter acuático primitivo. Si los ácaros derivaron de arácnidos terrestres con hábitos depredadores, se ha de haber producido uno o dos cambios a un tipo de alimentación con sólidos triturados en Acariformes y Opiliocarida.

Si el ancestro de los Parasitiformes cambió a una dieta líquida, esto le proporcionó la posibilidad de alimentarse de presas de gran tamaño y convertirse en los predadores dominantes en los ecosistemas edáficos (como ocurre con la mayoría de los Mesostigmata) y en los mayores hematófagos de vertebrados (como los Ixodida y Dermanyssina).

En los Prostigmata y Astigmata, y de forma independiente, el cambio a una dieta líquida supuso una mayor radiación dentro de la depredación y el parasitismo.

¿Cómo era su modelo reproductivo y sistemas genéticos? Los cromosomas encontrados en los Acariformes son holokinéticos, mientras que en los Parasitiformes son monofiléticos. Las arañas pueden presentar los dos tipos de cromosomas por lo que establecer la polaridad evolutiva de este carácter en los ácaros es difícil y no puede ser utilizado como prueba de su difilestismo.

El estudio realizado por Alberti (1984, 1991, 1995) pone de manifiesto que los espermatozoides de los ácaros son siempre aflagelados y con profundas diferencias entre los dos grandes grupos de ácaros. De cualquier modo, son muy derivados en relación a los de otros arácnidos. Los Opilioca-

rida, Holothyrida e Ixodida poseen un tipo de espermatozoides altamente derivado y de gran tamaño, con una gran vacuola acrosomal y un complejo acrosomal y filamento —espermatozoides vacuolados—. Los espermatozoides de los Acariformes y de algunas familias de Mesostigmata más derivadas (Parasitina y Dermanyssina), son del tipo 'acintado'. Los de los Acariformes son muy pequeños y simples, con la peculiaridad de que la envuelta nuclear desaparece, total o parcialmente, durante la espermatogénesis y que el filamento acrosomal queda libre en el citoplasma después de penetrar el cuerpo de cromatina. El tipo vacuolado parece ser evolutivamente muy estable y aparentemente ha dado origen al de tipo acintado, que obviamente es el derivado dentro de los Anactinotrichida. La morfología del espermatozoides pone de manifiesto la distancia filogenética que existe entre los dos grandes grupos de ácaros.

Las hembras de los Acariformes más primitivos, al igual que las de Opiliones, poseen un ovipositor eversible no presente en los Parasitiformes y cuya pérdida es considerada como un carácter evolucionado. El ovipositor que presentan los opilioacáridos no retiene todos los caracteres primitivos encontrados en el de Acariformes.

Excepto Xiphosura y Pycnogonida, todos los demás quelicerados muestran fecundación interna. El comportamiento en la transferencia de espermatozoides en los diferentes quelicerados es muy variada. La utilización de un espermatozoides ha evolucionado independientemente en muchos animales acuáticos (poliquetos, pogonóforos, gastrópodos, bivalvos, cefalópodos, crustáceos, anfibios...) y muchos autores consideran este modo de transferencia como un requisito previo para la conquista del medio terrestre por los artrópodos. Todos los Ixodida, Mesostigmata, Astigmata, algunos Prostigmata y al menos una especie de Oribatida, transfieren el espermatozoides directamente. Witte (1991) analizó la transferencia indirecta de espermatozoides en los Prostigmata desde un punto de vista filogenético, llegando a la conclusión que los espermatozoides de las especies terrestres de ácaros están perfectamente adaptados a las condiciones aéreas, aunque no siempre están libres de necesitar humedad atmosférica, y que la deposición del espermatozoides en ausencia de la hembra no es condición primitiva, sino que ha derivado de ancestros que se apareaban.

La diplodiploidía es el sistema genético común en todos los arácnidos (excepto en los ácaros). La determinación sexual en arácnidos es heterogamética y, salvo en raras ocasiones, los machos son el sexo heterogamético, con cromosomas XY, XO o con sistemas de múltiple X. Dada esta uniformidad, podemos pensar que en los ácaros la diplodiploidía (machos y hembras biparentales y somáticamente diploides) y la determinación sexual heterogamética son caracteres ancestrales.

Los Endeostigmata (tradicionalmente incluidos dentro de los Prostigmata) son aceptados como los Acariformes más tempranamente derivados. Estos ácaros representan el eslabón filogenético entre los otros órdenes de arácnidos y los grupos más derivados de este grupo de ácaros. Sus modelos reproductivos y sus rasgos citológicos no se conocen, pero Norton *et al.* (1993) predicen que estos ácaros mantienen la condición ancestral de la diplodiploidía, aunque datos reales serían de gran importancia para resolver la filogenia.

¿Cómo era su desarrollo postembrionario? La supresión del cuarto par de patas comienza en la prelarva y se mantiene en la larva, aunque pueden observarse vestigios de las patas IV en los Opiliocarida y en algunos Acariformes primitivos. La presencia del estadio tritoinfilar puede considerarse como un carácter primitivo (incluso en los Parasitiformes), ya que los Holothyrida y Opiliocarida retienen tres estadios ninfales y en los Uropodina pueden aparecer dos morfos deutoinfilar, uno forético y otro no.

La anamorfosis es considerada como un carácter derivado, aunque la apomorfosis ocurre en ácaros más derivados. Los Opiliocariformes retienen 11 ó 13 segmentos opistosómicos, y estos no se añaden anamórficamente, todos ellos son larvales. La corvatura caudal o posteroventral del opistosoma de la larva es característica de ácaros poco derivados, sin embargo, la ausencia de ésta en la larva y ninfa de los Opiliocarida se considera como una retención de una condición primitiva.

También este ancestro debió presentar la división dorsal por una sutura dorsoesjugal entre prosoma y opistosoma bien patente. Esta condición se conserva en Acariformes, opilioacáridos y en los embriones de Ixodida, pero queda enmascarada en los otros Parasitiformes por la presen-

cia de una gran placa podonotal en todos los estadios postlarvales.

En los Acariformes actuales se observa que la formación de las nuevas patas, al mudar de un estadio de desarrollo al siguiente, se realiza en el interior del idiosoma y no dentro del viejo esqueleto de las mismas, condición que es considerada como derivada. Por lo tanto, el ancestro debió presentar un proceso de apólisis rápido (de tal forma que el periodo de inactividad de estos animales era breve) y la epidermis de las patas se separaba de la cutícula vieja dando lugar a una nueva cutícula dentro del esqueleto viejo. Esta condición primitiva se retiene en los Anactinotrichida.

LA ÚLTIMA O ÚLTIMAS RADIACIONES ADAPTATIVAS DE LOS ÁCAROS

Actinotrichida. La distribución general y particular de los Acariformes más primitivos parece reflejar el cerco ambiental impuesto durante la evolución temprana de este grupo. Los Endeostigmata y otros ácaros primitivos probablemente evolucionaron en ambientes duros asociados a los márgenes de zonas acuáticas. La colonización de la tierra y su dispersión pudo llevarse a cabo asociándose a masas de algas y otros desechos que llegaban a la costa y en los que, al menos inicialmente, resolvieron el problema del agua impuesto por el medio estrictamente terrestre. La distribución actual de estos ácaros puede ser relictica y reflejar la antigua historia geológica. Familias enteras (Micropsammidae y Nematalycidae), solo han sido encontradas en capas muy profundas de suelos arenosos de playas o de origen aluvial. Todos los Acariformes más primitivos poseen su máxima diversidad en hábitats áridos o semiáridos e incluso pueden ser encontrados a grandes profundidades en suelos arenosos de praderas desértica.

Los Endeostigmata (Fig. 4.3), con una organización corporal muy primitiva, aunque algunas familias muestran caracteres altamente derivados, son considerados los Acariformes más primitivos y, aunque sistemáticamente son considerados como un grupo parafilético. Los monofiléticos Sarcopitiformes y los Prostigmata han surgido de diferentes ancestros 'endeostigmátidos'. Dos de sus familias

(Sphaerolichidae y Lordalycidae) están íntimamente relacionadas con los Prostigmata y el resto constituyen la línea que conduce hacia los Oribatida y Astigmata. Teniendo esto en cuenta, O' Connor (1984) propone el uso del nombre Trombidiformes para Prostigmata, Sphaerolichidae y Lordalycidae, y Sarcopitiformes para oribátidos, astigmatas y otras familias de Endeostigmata. Estos ácaros representan el puente filogenético entre el resto de los arácnidos y los acariformes más evolucionados.

Si la historia evolutiva de los Prostigmata (Fig. 4.4) comienza en la mitad del Paleozoico, a partir del stock fungívoro y fitófago habitante en la tierra, su siguiente paso evolutivo fue la adopción de hábitos depredadores, que les permitió una mayor radiación adaptativa al final del Mesozoico. Esta radiación quizá se llevó a cabo en conjunción con la dominancia de angiospermas e insectos polinizadores —radiación adaptativa ligada a las plantas (fitófagos) y radiación a expensas de los insectos—, cuyos huevos pudieron ser posibles presas y los adultos huéspedes para relaciones de foiesia, comensalismo o parasitismo. Siguiendo siempre el recurso alimenticio o al huésped en

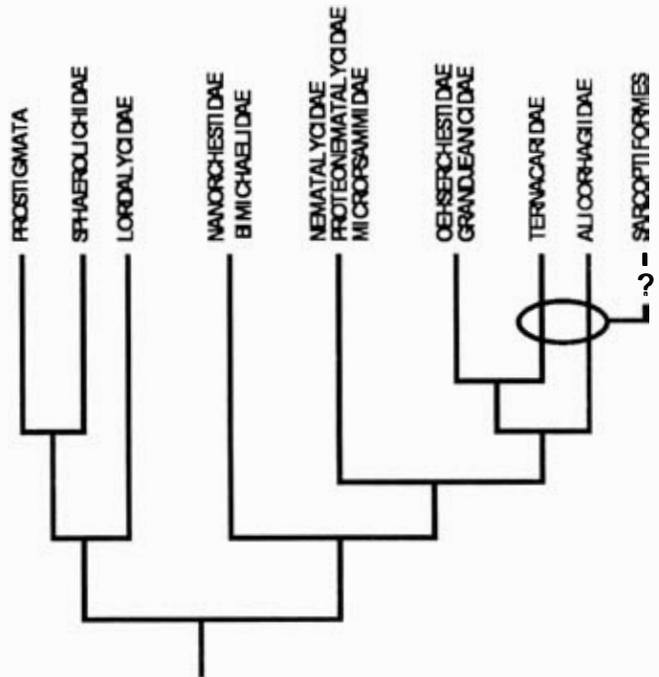


Fig. 4.3. Relaciones cladísticas de los Endeostigmata parafiléticos (hipótesis de J. B. Kethley, según Norton et al., 1993).

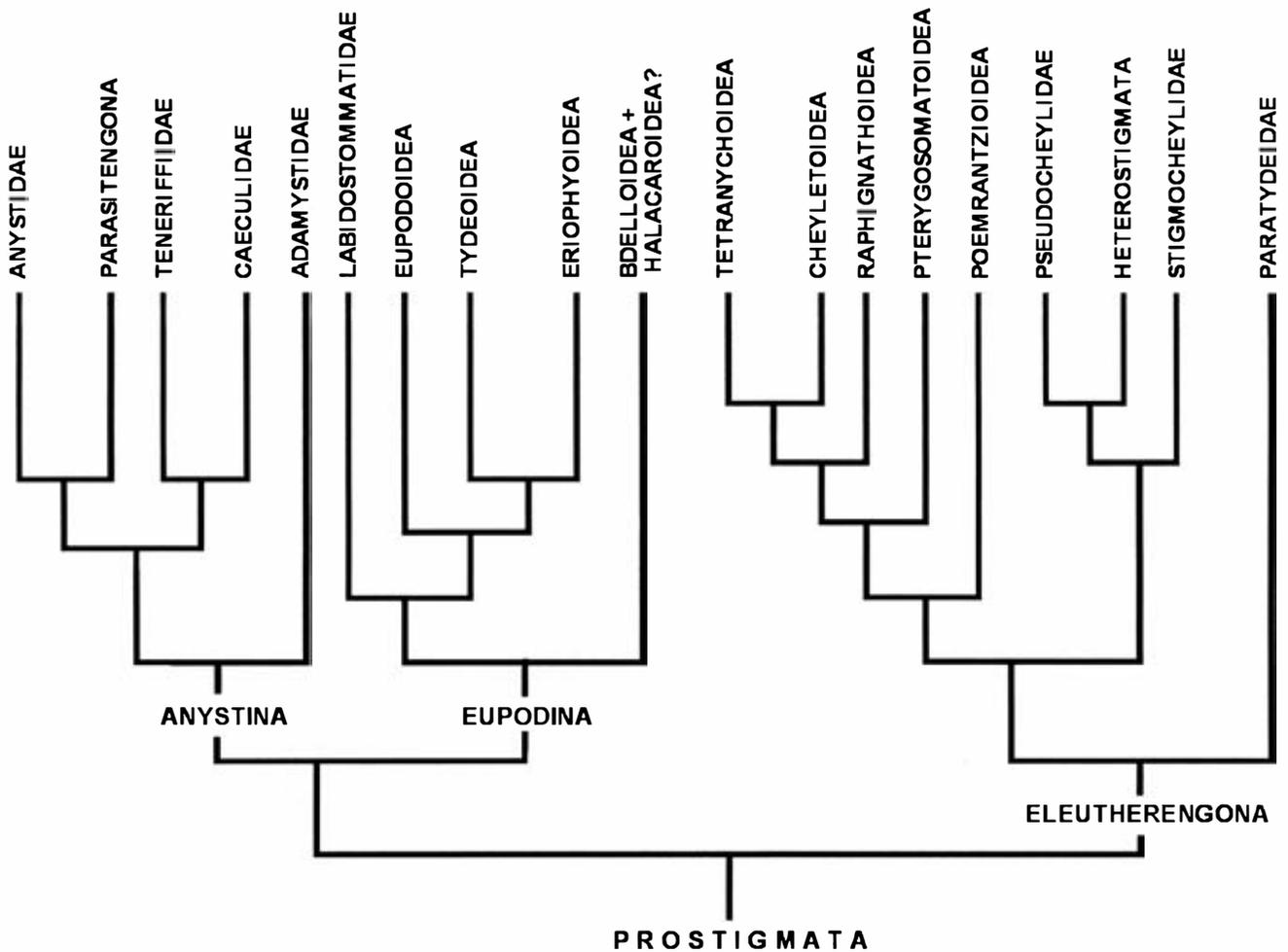


Fig. 4.4. Relaciones cladísticas de los Prostigmata según Norton *et al.* (1993).

cualquier nicho, se ha convertido en un grupo complejo, heterogéneo y con una gran variedad morfológica, ampliamente distribuido en todos los ecosistemas terrestres. Algunos Prostigmata volvieron a ambientes acuáticos (depredadores dulceacuícolas y marinos).

En la actualidad se reconocen cuatro cohortes en este suborden (Norton *et al.*, 1993) y la composición de las superfamilias puede obtenerse en Kethley (1982, 1990) (Fig. 4.4).

Los Anystina, 'grupo' parafilético según Kethley (1982), incluye familias depredadoras o parásitas de otros artrópodos. Los Parasitingona, anteriormente con rango equivalente a los Anystina, son considerados ahora como uno de sus miembros. Son ácaros con un ciclo de vida único y complejo y las relaciones entre sus grupos no son cla-

ras. Su agrupación en superfamilias se hace en función de su hábitat terrestre o acuático. Los terrestres tienden a estar débilmente esclerotizados y con un esclerito prodorsal lineal con uno o dos pares de tricobotrios. Los acuáticos tienden a estar moderada o fuertemente esclerotizados y carecen de esclerito prodorsal.

Los Eupodina son ácaros depredadores de vida libre, fungívoros, fitófagos o parásitos que aceleran su desarrollo mediante la supresión de uno o más de sus estadios ninfales. Incluyen cinco superfamilias, terrestres y acuáticas. Los Eriophyoidea, de gran importancia económica por el papel que juegan en los ecosistemas agrícolas, habían sido alineados anteriormente con los Tetranychoidea. Su posición actual resuelve el problema de presentar caracteres primitivos como la presencia

de espermatóforos con tallo. Los marinos Halacaroida siguen teniendo una posición incierta en el cladograma y su asociación con Bdelloidea es tenue.

Los Eleutherengona son ácaros depredadores, parásitos o fitófagos. Los inmaduros son homeomórficos respecto al adulto y tienden a suprimir estadios de desarrollo. Dentro de este grupo, los Heterostigmata son muy diversos y altamente derivados.

Muchos de estos ácaros son fitófagos obligados, mientras que esta condición está muy limitada en otros Acariformes. Las relaciones filogenéticas entre los fitófagos más importantes son pequeñas, por lo que su fitofagia obligada se debe a sucesos independientes. Este hábito trófico debió surgir independientemente al menos en tres ocasiones entre las grandes líneas de fitófagos (en Eriophyoidea, Tetranychoida y Penthaleidae), más otras tantas veces dentro de los taxones que incluyen ácaros con otros hábitos tróficos. En respuesta a las presiones selectivas similares para la adquisición de este modo de vida fitófago en todos ellos, parece que existe una convergencia evolutiva en su comportamiento y características de vida. Así, como una preadaptación, modifican el quelícero quelado pasando a ser todos estiliformes. Su dispersión generalmente es pasiva (con pocas evidencias de foresia); los individuos se mueven continuamente durante todo su ciclo vital y su determinación sexual suele ser arrenotoica (Lindquist, 1998).

En cuanto a la evolución de su modelo reproductor, la diplodiploidía sigue siendo el modelo seguido por los Parasitengona, pero, de forma independiente, derivó a una haplodiploidía (definida aquí de modo genérico como la existencia de machos somáticamente haploides y hembras somáticamente diploides) en los Empolina y Eleutherengona; en varios miembros de los Eriophyoidea y una especie de Tydeidae a una arrenotoquia (sistema genético haplodiploide, mediante el cual los machos son uniparentales procedentes de huevos producidos por hembras vírgenes y las hembras biparentales); existen evidencias para pensar que las Cunaxidae (Bdelloidea) muestran parahaploidía (=pseudarrenotoquia, sistema haplodiploide mediante el cual el genoma paterno de los embriones machos diploides se heterocromatiza en los comienzos de la embriogenia) y existen abundantes casos de telitoquia deriva-

da directamente de los tres sistemas sexuales antes mencionados.

El desarrollo postembrionario de los Prostigmata sigue el patrón acariforme primitivo con seis estadios: prelarva, larva, tres estadios ninfales y el adulto. Ancestralmente, la prelarva era activa y se alimentaba. En los taxones actuales, la prelarva no se alimenta y solamente se conoce la movilidad de este estadio en una especie, cuyo cuerpo, patas y el pretarso están bien desarrollados. En la mayoría de los grupos, los juveniles son homeomórficos con respecto al adulto, salvo diferencias a nivel de la quetotaxia de patas y/o palpos y región genital. Las diferencias ontogénicas entre juveniles y adultos pueden originar también dimorfismo sexual en los juveniles en unos pocos grupos. En Parasitengona, las larvas parásitas son heteromórficas respecto a las ninfas y adultos depredadores y las protoninfas y tritoninfas son inactivas. Dentro de los grupos se observa la tendencia a la supresión o eliminación total del número de estadios inmaduros. Esta tendencia culmina en las especies partenogénicas en las cuales las hembras 'alumbran' hembras adultas.

Los oribátidos han existido al menos desde el Devónico e incluso algunos géneros derivados se conocen desde el Jurásico. Si se los compara con otros ácaros, parece que han sido muy conservadores, en cuanto a su biología se refiere, dado que no han explotado el parasitismo en plantas y animales. Son un 'grupo' claramente parafilético, que ha dado origen a los Astigmata (O'Connor, 1982, 1984; Norton, 1998). Este conservadurismo biológico no se corresponde con su rica diversidad y varios autores explican este hecho en relación con su microdistribución y especificidad alimentaria. Parece muy probable que los oribátidos han constituido cuantitativa y cualitativamente el mayor componente de la fauna edáfica desde el Paleozoico Medio y desde entonces se han extendido por toda la superficie terrena explotando todo tipo de hábitats. En parte, la gran diversidad de estos ácaros edáficos (unas 150 familias) se debe a la heterogeneidad estructural del suelo, que ofrece un ilimitado número de nichos ecológicos, y a la gran disponibilidad y diversidad de sus recursos alimenticios (hongos, bacterias, algas y plantas), que permite tal especificidad por el alimento, que estos ácaros pueden influir decisivamente en la

estructura de las comunidades de hongos del suelo, de la misma forma que estos hongos influyen en la presencia o ausencia de determinadas especies de oribátidos. Aunque son esencialmente miembros de la fauna del suelo, existen formas arbóreas y unas pocas especies muestran hábitos foréticos (la mayoría en coleópteros). La saprofia quizá derivó de un modo facultativo cuando el micelio superficial era escaso.

Dos acontecimientos son fundamentales para la radiación adaptativa de los oribátidos: (1) la esclerotización y mineralización de la procutícula en los adultos, claramente relacionada con la protección ante sus depredadores, Norton & Behan-Pelletier (1991) y Norton (1994) sugieren además que este alto grado de esclerotización es el resultado indirecto de su baja tasa metabólica; y (2) la aparición de órganos respiratorios específicos para paliar la menor permeabilidad gaseosa de este tegumento esclerotizado.

Los oribátidos más primitivos (Palaeosomata, los Enarthronota tempranamente derivados, y los Parhyposomata, que ya poseen las glándulas opistosómicas, están poco esclerotizados, tienen una respiración cuticular y sus movimientos son rápidos, cosa que no ocurre en los Mixonomata y Desmonomata bien esclerotizados que han desarrollado una porosidad cuticular que soluciona el intercambio gaseoso. Los Brachypylyna más primitivos desarrollaron macroporos en el histerosoma, acetábula porosos y una variedad de apodemas profundas y braquitráqueas en la región coxiesternal como adaptaciones respiratorias.

Las tráqueas evolucionan en los Brachypylyna más derivados y quizá sea este hecho el que ha supuesto el gran éxito de estos ácaros. Estas tráqueas derivan de la misma forma que las tráqueas de las patas o como cualquier otro órgano poroso interno, por invaginaciones de la cutícula y no de glándulas o de conductos glandulares como había sido propuesto. Aparte del sistema respiratorio apodemato-acetabular, la interiorización de los órganos respiratorios es más común en los taxones que viven en ambientes periódica o permanentemente desecados y probablemente se trate de un mecanismo de ahorro de agua.

Con la aparición de las tráqueas, se hace necesario la creación de áreas hidrofóbicas alrededor de los estigmas y aparece el cerotegumento espe-

cial hidrofóbico, además de un sistema octotáxico (estructuras secretoras). Este sistema pudo haberse originado a partir de un par de glándulas dermales y los cuatro pares derivaron de este primer par ancestral por duplicación de genes o alguna otra modificación del control del desarrollo. Lo que si parece claro es que originalmente eran muy pequeños.

Los oribátidos que secundariamente han abandonado el ambiente terrestre para colonizar el acuático, muestran otras adaptaciones importantes relacionadas con la osmorregulación (las glándulas coxales de los dulceacuícolas son más grandes que en los terrestres y mucho más pequeñas que las de los marinos).

Salvo escasas excepciones, la transferencia de esperma es indirecta, no existiendo asociación entre machos y hembras (apareamiento) una vez que el espermátforo ha sido depositado. Estos ácaros retienen la condición ancestral de seis estadios postembrionarios, con una prelarva inactiva caliptostática y el resto de los estadios activos. La fecundidad de estos ácaros es muy baja. La mayoría de los oribátidos son diplodiploides, pero un indeterminado número de Brachypylyna muestran haplodiploidía y un reducido número de especies derivadas exhiben parahaploidía. Muchos exhiben telitoquia (Norton, 1994).

Este grupo está representado en la actualidad por más de 150 familias repartidas en cuatro cohortes (Fig. 4.5):

Los Palaeosomata se consideran los más primitivos o tempranamente derivados (Oligoceno). Muy poco esclerotizados, el rostro no está desarrollado, de modo que los quelíceros son visibles dorsalmente (condición que cumplen la mayoría de los estadios inmaduros de los oribátidos), no existe articulación sejugal, ni el par de glándulas opistosómicas *gla*, ni divisiones transversales en el hysterosoma y el fémur de las patas en el adulto está secundariamente dividido. No muestran heteromorfia entre inmaduros y adultos y los machos son raros.

Los Enarthronota son un grupo sumamente diverso que retiene caracteres primitivos, como su escasa esclerotización, ausencia de sistema traqueal y pequeño tamaño. Su tipo corporal es ancestral y el prosoma y el hysterosoma se esclerotizan de manera independiente (tipo dichoide), aunque también puede ser del tipo ptychoide y

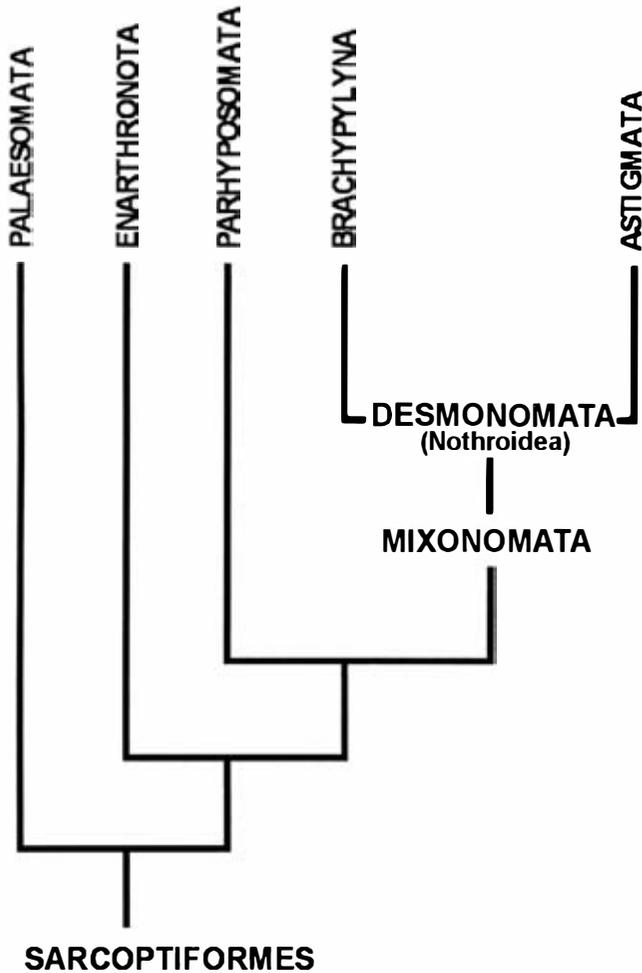


Fig. 4.5. Relaciones cladísticas de los Sarcoptiformes (los parafiléticos oribátidos y astigmatas), según Norton *et al.* (1993).

existen de una a tres divisiones transversales en el histerosoma.

Los Parhypochthonata son pequeños, poco o bien esclerotizados, el prodorso con rostro desarrollado o no, con o sin articulación sejugal o con un tipo corporal trichoide (con suturas transversales además de la sejugal). Tienen una división transversal en el histerosoma.

Los Mixonomata, con o sin rostro desarrollado y bien esclerotizados, con un tipo corporal similar al de los Enarthronota pero carecen de divisiones transversales en el histerosoma. Aparece el par de glándulas *gla* en el opistosoma.

Los Desmonomata presentan ya un rostro bien desarrollado y una fuerte esclerotización corpo-

ral. El tipo corporal es holoide, con una sutura secundaria —sutura circungástrica— y carecen de divisiones transversales en el histerosoma. Poseen órgano de Tragardh al igual que los Astigmata y muestran regresión del tricobotrio en los inmaduros así como reducción del Claparede.

Las cuatro cohortes anteriores constituyen los llamados oribátidos inferiores (Balogh, 1965) o Macropylina (Balogh, 1972).

Los Brachypylina (oribátidos superiores de Balogh, 1965) son un grupo grande y diverso definido por la presencia de un patrón circungástrico de ecdisis y presencia de tráqueas en la base de las patas I y III y en la base de la zona ventro-sejugal. Los adultos e inmaduros son extremadamente diferentes. El resto de los caracteres son similares a los exhibidos por los Desmonomata. Son los típicos de la fauna edáfica.

Palaeosomata y Enarthronota, los dos grupos más primitivos, parecen ser monofiléticos pero sus relaciones están por resolverse. Los Parhyposomata, posiblemente también monofiléticos, son el 'grupo hermano' de los otros taxones. Los Mixonomata son una reunión de taxones parafiléticos que están bien esclerotizados con una articulación sejugal bien desarrollada y los Desmonomata son otra reunión de taxones probablemente parafilético y que han derivado de los Mixonomata. Los Brachypylina son monofiléticos, y probablemente derivaron dentro de los Desmonomata.

Los Desmonomata son, sin duda, los que poseen la clave para entender la filogenia de los Sarcoptiformes superiores, ya que han dado lugar a los Brachypylina u oribátidos más derivados y a los Astigmata.

Los Astigmata (Fig. 4.6) son ácaros que explotan alimento de alta calidad, rico en proteínas pero limitado en espacio y en tiempo. Como consecuencia de esto, han desarrollado relaciones importantes con animales y plantas (O' Connor, 1982). Muestran, además, una gran diversidad, tanto los de vida libre como los parásitos.

Pudieron tener una radiación similar a la de los Prostigmata y a partir del tronco edáfico y de los relacionados con las raíces, se fueron asociando cada vez más con los insectos que fueron habitando la madera (escarabajos e himenópteros xilófagos) y ocasionalmente se convirtieron en parásitos. Lo mismo ocurrió con relación con otros in-

vertebrados y vertebrados, primero con aves y más tarde con mamíferos (de alimentarse de los restos en nidos y madrigueras, no perdieron la oportunidad de convertirse en comensales y parásitos). A diferencia de los oribátidos, tienen una fecundidad y tasa de reproducción muy elevadas, un desarrollo más rápido y una tasa metabólica más alta. Aunque generalmente los juveniles son homeomórficos respecto a sus adultos (salvo ligeros cambios en tamaño, adición de papilas (acetábula) genitales y quetotaxia del idiosoma y patas), en varias familias (Acaridides) podemos encontrar un estadio deutoninfal heteromórfico que difiere considerablemente de los estadios anteriores y posteriores en morfología y comportamiento. A diferencia de los oribátidos, que se dispersan como adultos, el hipopus es el estadio de dispersión, no se alimenta, y está perfectamente adaptado a la foresia. Algunas especies pueden omitir (o incluir facultativamente) este hipopus, reduciendo la edad reproductora, típico de las especies oportunistas.

Estos ácaros se caracterizan por su esclerotización escasa o incompleta y sus movimientos lentos. El mecanismo respiratorio es primitivo y, salvo en raras ocasiones en las que aparecen órganos respiratorios especializados, respiran a través del tegumento.

Tradicionalmente, los Astigmata han sido tratados como un suborden de Acariformes con una categoría taxonómica similar a la de los Oribatida y, en los dendrogramas, ambos son considerados como grupos hermanos. O' Connor (1981, 1984) ya indicó la hipótesis de que el origen de los Astigmata se encontraba dentro de la línea de Oribatida que poseían un par de glándulas opistosómicas y por lo tanto 'Oribatida' en su sentido usual, sería un grupo parafilético (Oribatida + Astigmata = Sarcoptiformes).

En un trabajo reciente, Norton (1998) aportó suficientes pruebas para apoyar la idea que los Astigmata se originaron dentro de los oribátidos y que son miembros de un clado con Desmonomata y Brachypylina. Estas pruebas se basan en 14 características derivadas (presencia del par lateral de glándulas opistosómicas, regresión del par de pelos *fl*, rutellum atelobásico, condilóforos pretarsales que articulan con el tarso posteriormente, entre otras) y tomando como comparación al grupo parafilético de los Endeostigmata

(dada la posición basal que ocupan estos dentro de los Acariformes).

El mismo autor argumentó que los Astigmata han derivado de Malaconothroidea, un grupo monofilético de Desmonomata, y para ello utilizó 13 características derivadas (presencia de una lamela rutellar distal, acortamiento del tarso del palpo, pérdida de pelos botridiales en todos los estadios de desarrollo, entre otros) además de similitudes morfológicas y ecológicas de los Astigmata con ciertos grupos de oribátidos.

En la actualidad se reconocen diez superfamilias, cuyas relaciones filogenéticas se muestran en la figura 4.6 y que han sido separadas tradicionalmente en dos supercohortes (Krantz, 1978):

Los Acaridides, que pueden presentar hypopus asociados a vertebrados e invertebrados, mientras que los demás estadios son de vida libre o nidícolas y a veces se asocian con otros animales.

Los Psoroptides, que carecen de hipopus y son parásitos o paráfagos de mamíferos, aves, crustáceos o insectos, ocasionalmente nidícolas o de vida libre.

La poca información sobre los espermatozoides de estos ácaros podría indicar que los Acaridides son más derivados que los Psoroptides. Estos

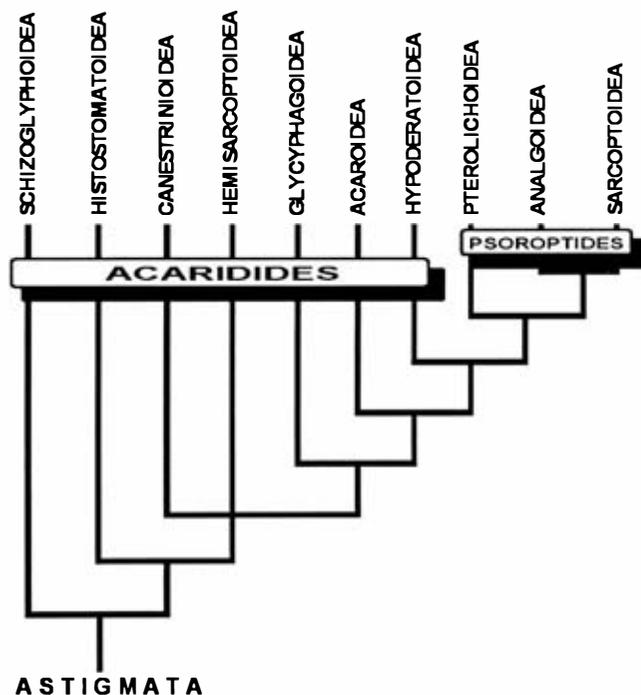


Fig. 4.6. Relaciones cladísticas de las superfamilias del suborden Astigmata, según Norton *et al.* (1993).

ácaros, con una gran diversidad en cuanto a ciclos de vida, mantienen preferentemente la condición primitiva de la diploploidía, pero esta ha evolucionado a una arrenotoquia en los Histiostomatidae y Epidermoptidae y existen datos que sugieren la existencia de parahaploidía. Existe una especie telitoca que produce machos espanátricos que son diploides y muestran meiosis normales. La transferencia de esperma es directa.

Si se adopta la idea que los Astigmata son simplemente un subgrupo derivado de ácaros oribátidos, surgirán inmediatamente una serie de preguntas de difícil respuesta, como por ejemplo ¿cómo pudo radiarse una forma telitoca, como parece ser Malacothroidea? y si así lo hizo ¿cómo una línea sexual, como los Astigmata, han derivado de una telitoca?

Anactinotrichida. Se caracterizan, entre otras cosas, por la presencia de un sistema traqueal provisto de grandes estigmas respiratorios que se abren en la superficie opistosómica, independientemente de cualquier apéndice o estructura.

El par de grandes estigmas presentes sobre las patas III o IV en los Holothyrida ha podido derivar al par simple que presentan los Ixodida y Mesostigmata. Este par de estigmas, común en Parasitiformes, ha podido derivar de uno de los cuatro pares de pequeños estigmas de los Opilioacarida.

Si en los Acariformes un par de glándulas tubulares desembocan dorsalmente en un par de canales podocefálicos, que a su vez reciben los conductos excretores o secretores de glándulas acinosas antes de converger y desembocar en la superficie dorsal del subcapitulum, en los Opilioacarida y Parasitiformes el par de glándulas desembocan ventralmente en la región de la coxa I.

La presencia de tritosternum en estos ácaros es un carácter primitivo, mientras que la ausencia de Claparede y papilas genitales es derivado. Sin embargo, los Opilioacarida presentan un par de estructuras llamadas "verrugas genitales" entre las bases de las patas IV de la larva y estadios post-larvales, que parecen ser homólogas al primer par de papilas o acetabula genital de los Acariformes.

La movilidad de la coxa en estos ácaros es un carácter derivado y el hecho que en los Ixodida esta movilidad sea reducida puede deberse a que las placas de la región esternal están reducidas. La fisura peripodomérica que se observa en todos los fémures

de las patas, y en todos los estadios de desarrollo, es un carácter no conocido en otros arácnidos.

Los Holothyrida (tres familias) son considerados como los Parasitiformes más primitivos y son relacionados con los opilioacáridos (una familia), con base en varios caracteres plesiomórficos. Los holotíridos tienen su origen en Gondwana y la familia más primitiva —Allothyridae— es aparentemente común en Australia y Nueva Zelanda. Su distribución geográfica es relictual, encontrándose bien radiados en Nueva Guinea, Seychelles y Mauritius. Solamente una especie ha sido citada en Perú (Lehtinen, 1991). Estos ácaros presentan un órgano derivado de secreción, 'órgano de Thon' (que frecuentemente ha sido mal interpretado como un par de estigmas respiratorios), y conservan los ojos ancestrales, como los Ixodida, con una clara tendencia evolutiva a perderlos. También comparten con los Ixodida la presencia del órgano de Haller con una gran variedad estructural, sin olvidar que, muy probablemente, el complejo receptor del tarso I de Mesostigmata es homólogo a éste, como puede serlo el órgano telo-tarsal de Opilioacarida. Al igual que en los Ixodida, el tritosternum se ha perdido en las familias más derivadas (Holothyridae y Neothyridae), mientras que en los más primitivos sigue conservando la estructura ancestral de los Opilioacarida.

El hábito trófico de los holotíridos es similar al observado generalmente en Mesostigmata (depredadores fluidícolas), alimentándose de pequeños artrópodos.

Sobre los sistemas genéticos de Opilioacarida y Holothyrida no se sabe nada. De ambos grupos se conocen machos y hembras y se asume que retienen la condición ancestral de la diploploidía.

Los Mesostigmata (Fig. 4.7) son en general ácaros de mediano o gran tamaño y el número y grado de esclerotización de sus placas dorsales y ventrales ponen generalmente de manifiesto el estadio de desarrollo en el que se encuentran. El dimorfismo sexual en estos es muy marcado. Taxones tempranamente derivados, como algunos Cercomegista, Uropodina y Sejina, son depredadores que ingieren solo alimento líquido de sus presas.

Tradicionalmente, se ha dividido a estos ácaros en dos supercohortes (Fig. 4.7):

Los Trigynaspida a menudo son ácaros muy ornamentados y de gran tamaño, la mayoría tropi-

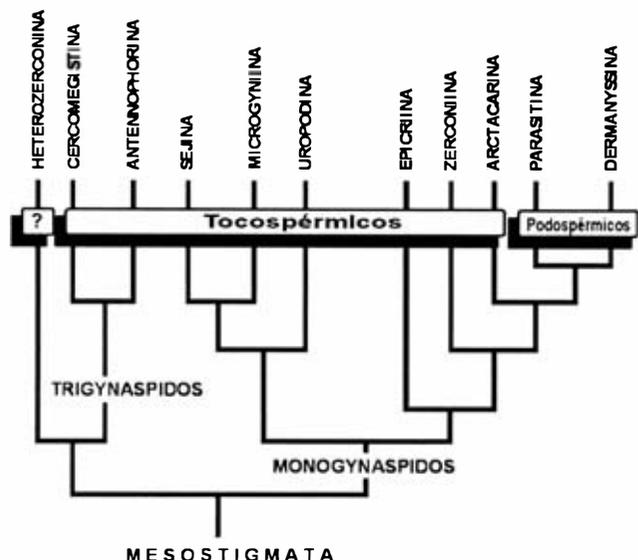


Fig. 4.7. Relaciones cladísticas de las cohortes del suborden Mesostigmata (modificada de Norton *et al.*, 1993).

cales o subtropicales, asociados a artrópodos y, ocasionalmente, a reptiles. Algunas especies se alimentan de las secreciones de sus huéspedes pero otras son foréticas. Sus hembras presentan un complejo epiginial derivado constituido por tres elementos o placas coalescentes o fusionadas, que en opinión de Lehtinen (1991) son las mismas que presentan los Holothyrida, y el dedo móvil de sus quelíceros está provisto de filamentos o excrecencias. Todos los machos carecen de espermatozóide y por lo tanto son tocospérmicos.

Los Monogynaspida son un grupo grande y muy diverso de vida libre, foréticos y parásitos, cuyas hembras se caracterizan por la presencia de una placa genital simple (se han reducido totalmente las placas latiginiales) que se abre en su margen anterior. Los machos de Dermanyssina poseen un espermatozóide que utilizan para transferir el espermátforo en el tracto reproductor de las hembras a través de un sistema genital accesorio, provisto de espermatecas, cuyos orificios externos se abren en los artejos basales de las patas posteriores (podospermia). En las otras cohortes, los machos carecen de esta especialización en su quelíceros y por lo tanto los espermátforos son transferidos directamente de un orificio reproductor a otro (tocospermia). En los machos de estos últimos ácaros, el orificio genital ocupa una

posición central en la placa esternal, carácter primitivo compartido por los Holothyrida e Ixodida. La presencia de podospermia dentro de los Mesostigmata es un fenómeno extraño, que pudo aparecer lentamente pasando por estados intermedios funcionales. Los Parasitina mostrarían la posición intermedia entre la podospermia de los Dermanyssina y la tocospermia primitiva que presentan los Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida y Mesostigmata tocospérmicos. Sus quelíceros ya presentan espermatozóide y la posición en los machos del orificio genital es anterior, así como otras similitudes de la anatomía interna de sus hembras con los Dermanyssina. Los espermatozoides acintados se adaptan a la condición podospérmica más derivada y a la intermedia, mientras que los taxones tocospérmicos poseen espermatozoides vacuolados (condición primitiva dentro de los Anactinotrichida) (Alberti, 1991).

Los Sejina han sido considerados como los Mesostigmata más primitivos, entre otros caracteres, por el patrón de las placas dorsales (podonotal, mesonotal y elementos pygidiales), fragmentación de la placa esternal y su hipertrichia dorsomarginal. Sus ninfas y adultos son foréticos de insectos y pequeños mamíferos. Se encuentran en América del Sur y Australia.

Los Microgyniina están poco esclerotizados y el dorso de deutoninfas y adultos, y la región esternal siguen presentando el patrón ancestral de los Sejina, además de la hipertrichia de las sedas marginales. La quetotaxia general de sus patas está reducida, destacando ya la desaparición de las setas *av4* y *pv4* del tarso, presentes en Sejina, Cercomegistiina y Antennophorina. La región anal de sus deutoninfas puede modificarse para su enganche forético. Son holárticos.

Los Uropodina incluyen aquí a los Diarthrophallina (Johnston, 1982), que son considerados como Uropodina muy derivados. Sus larvas y protoninfas tienen un patrón de esclerotización dorsal primitivo, pero en la deutoninfa las placas se fusionan y esta fusión se mantiene en el adulto. Las placas marginales pueden permanecer separadas y sigue persistiendo hipertrichia dorsal. La placa esternal no está fragmentada. Son cosmopolitas.

Los Epicriina muestran el dorso cubierto por una única placa dorsal, que a menudo se fusiona con otras placas ventrales dando lugar a animales

acorazados. Todos los estadios anteriores al adulto muestran una única placa dorsal (que no llega a cubrir toda la superficie en la larva). El pretarso de la pata I se han perdido y solo quedan vestigios de él en algunas especies. Solo se encuentran en el Hemisferio Norte.

En los Zerconina el dorso del adulto está cubierto por una única placa reducida o por dos placas subiguales pero la protoninfa posee una gran placa pigidial. Pueden quedar restos de hipertrichia dorsal. Solo presentes en el hemisferio Norte.

En los Parasitina el dorso puede estar cubierto por una o dos placas bien esclerotizadas. El endogino de la hembra puede estar muy desarrollado. Aparece una deutoninfa forética con un acrotarso derivado que será retenido por los Dermanyssina. Los Dermanyssina son los más derivados y más diversos.

Los Heterozerconina son comunes en los trópicos y regiones templadas. Con un espermatodáctilo, que no parece ser homólogo al de los otros Mesostigmata, su posición taxonómica y filogenética es incierta, aunque se los ha relacionado con los trigináspidos (Norton *et al.*, 1993).

La mayoría de los taxones superiores de Mesostigmata (Cercomegistina, Parasitina y quizá Dermanyssina) son diplodiploides. Al menos dos veces ha surgido la parahaploidía; en tres ocasiones la arrenotoquia (Eviphidoidea, Ascoidea y Dermanyssoidea) y en Ascoidea (y quizá convergentemente en algunos Dermanyssoidea) la parahaploidía apareció en su evolución temprana. La telitoquia, individual o poblacional, vuelve a surgir esporádicamente en estos ácaros.

El pasado de los Ixodida (tres familias) es más oscuro debido a la falta de fósiles. Sus propiedades biológicas, fisiológicas y estructurales parece que se establecieron durante sus asociaciones parásitas con los reptiles del Paleozoico o principios del Mesozoico en unas condiciones climáticas húmedas y cálidas (Hoogstraal & Aeschlimann, 1982), convirtiéndose en parásitos obligados. Estos reptiles de cuerpos grandes, epidermis lisa y que vivían en densos grupos, constituían el huésped ideal. Presentaban tres estadios de desarrollo (larva, ninfa y adulto), cada uno de los cuales requería una ingestión de sangre o de tejido animal abundante. La búsqueda de huésped en estas con-

diciones no requería la presencia de órganos visuales y la falta de pelos o plumas en estos huéspedes hacía fácil la localización de un lugar idóneo de enganche. Cuando los reptiles del Paleozoico se diversificaron y conquistaron gran variedad de hábitats terrestres y acuáticos, estos parásitos evolucionaron en dos líneas diferentes: Ixodidae y Argasidae.

Las Ixodidae más primitivas debieron ser grandes (adultos 9-12 mm de longitud y 1 mm las larvas). Probablemente requerían un huésped por cada estadio de desarrollo y las hembras necesitaban grandes cantidades de sangre o tejidos para obtener la energía necesaria para la producción de huevos (no muchos, con base en la información obtenida del primitivo y relicto *Haemaphysalis inermis*) durante varios días y para que estos huevos pudieran dar lugar a larvas capaces de encontrar su propio alimento. Por el contrario, los machos no necesitaban tanto alimento para llevar a cabo el proceso reproductor.

Las Argasidae asociadas con los reptiles del Paleozoico-Mesozoico eran probablemente más grandes que las Ixodidae y tres comidas no debieron ser suficientes para ellas. En sus principios, los estadios ninfales de argásidos debieron de ser dos o más, y cada ninfa necesitaba una comida en un huésped diferente. Los adultos también necesitaban varias ingestas de alimento y las hembras oviponían después de una comida completa.

Las larvas de estas garrapatas primitivas podían alimentarse durante varios días, y lo mismo pudieron hacer las ninfas y adultos. Sin embargo, este patrón primitivo en cuanto a la duración de sus comidas, fue ajustado posteriormente. Las larvas de argásidos siguieron alimentándose durante varios días pero sus ninfas y adultos sobrevivieron alimentándose rápidamente (30 a 60 minutos). Las larvas, ninfas y hembras adultas de ixódidos pasaron a alimentarse lenta y gradualmente durante varios días.

Al principio del Terciario (hace unos 70 millones de años), las aves y los mamíferos reemplazaron a los reptiles como vertebrados dominantes. La diversidad, abundancia y talla de los reptiles decreció y algunos grupos de Ixodida no pudieron adaptarse a los nuevos huéspedes y se extinguieron. La evolución de los que sobrevivieron fue paralela a la de los nuevos vertebrados pero de

un modo más lento y conservador. Estos ácaros disminuyeron su talla y modificaron ciertas estructuras, su biología y comportamiento, apareciendo también otros patrones de alimentación. Cuando el hombre incorpora los animales domésticos en el ambiente, estas dos familias llegan a causar los problemas veterinarios y médicos que existen en la actualidad.

En la actualidad, la mayoría de los argásidos siguen habitando cerca de sus huéspedes, condicionan su tamaño al tamaño de éste y se protegen de él acortando los tiempos de alimentación.

Por otro lado, los ixódidos se han adaptado biológica y ecológicamente mejor. Han reducido su tamaño de modo considerable (en algunos casos esta reducción está totalmente relacionada con la talla reducida de su huésped preferido) y se observa una clara reducción del hipostoma y del artejo 4ta. del palpo (que pasa a estar alojado en un foseta del artejo 3ro.). El palpo alargado (carácter primitivo) persiste en la larva y ninfas de especies actuales de *Ixodes* y *Haemaphysalis*, sin embargo sus adultos muestran un palpo corto y compacto. Además, se ha producido un alargamiento de la *basis capituli*. Las implicaciones de todas estas reducciones en el proceso de alimentación están siendo investigadas.

El ciclo de tres huéspedes se ha conservado en los ixódidos, dado que resulta seguro para aquellas especies que pasan toda su vida en nichos donde los huéspedes vuelven a dormir, reproducirse o hibernar. Especies más derivadas, ocupan hábitats más expuestos y se han adaptado a huéspedes con una mayor movilidad a expensas de una mayor mortalidad, sobre todo de su estadio larvario. Hay que tener en cuenta que la larva de ixódidos y argásidos carece de sistema traqueal y mantener el equilibrio hídrico interno, dentro de límites tolerables, con una respiración tegumentaria requiere mayor energía, por lo que la supervivencia de este estadio es más precario.

Los ixódidos y argásidos han modificado el número de huéspedes requeridos durante su ciclo biológico en varias ocasiones. El ciclo de dos huéspedes lo encontramos en unas 12 especies de ixódidos y el de un único huésped en 12 especies de ixódidos y en el argásido *Otobius megnini*. En la mayoría de las especies actuales de argásidos se

observa un ciclo vital en el que se requieren varios (más de tres) huéspedes y el mismo número de estadios ninfales.

Aunque estos ácaros muestran un alto grado de especificidad, en algunos casos toleran huéspedes alternativos en ausencia del específico, conservando sus características morfológicas y fisiológicas originales. La mayoría de los grupos de Ixodida son pantropicales (Ixodidae son prácticamente cosmopolitas).

La diplodiploidía ancestral constituye el sistema genético de todos los Ixodida, aunque la partenogénesis ha sido observada en condiciones experimentales. Los machos transfieren el espermátforo utilizando sus piezas bucales.

La familia Nuttalliellidae sigue estando representada por hembras de una única especie, *Nuttalliella namaqua*, encontrada en África y probablemente su huésped sea un mamífero de pequeño tamaño. El gnatosoma de estas garrapatas se articula anteriormente al igual que en los ixódidos (anteroventralmente en argásidos) y carecen de las glándulas gnatosomales dorsales.

¿A QUÉ SE DEBE EL ÉXITO DE LOS ÁCAROS?

En la historia evolutiva de los animales siempre es difícil establecer los factores críticos que han sido la causa de su rápida radiación. Existen factores clave pero no son tan definitivos y, además, son muy variables y diferenciados en las distintas líneas filéticas.

Para las deutoninfas foréticas de los astigmatas y otras pocas líneas, el elemento decisivo parece ser el tipo de desarrollo postembrionario, que les permite una división de responsabilidades en su ciclo vital y una mejor adaptación a ciertas condiciones, además de la posibilidad de coevolucionar. Para los oribátidos y mesostigmatas, en ciertos ambientes, el espesor de su cutícula ha sido crítico. Sin embargo, la cutícula fina de los prostigmatas no les ha impedido radiar impresionantemente en los mismos ambientes.

Con una gran variedad en su plan estructural, la única clave común para el éxito de todos ellos parece haber sido el pequeño tamaño, su oportunismo genuino y su plasticidad.

REFERENCIAS

- ALBERTI, G. 1984. The contribution of comparative spermatology to problems of acarine systematics, (1): 479-490. En: Griffiths, D. A. & C. E. Bowman (eds.), *Acarology VI*, Ellis Horwood Publ., Chichester.
- . 1991. Spermatology in the Acari: Systematic and functional implications, pp. 77-103. En: R. Schuster & P. W. Murphy (eds.), *The Acari, reproduction, development and life-history strategies*.
- . 1995. Comparative spermatology of the Chelicerata: Review and perspective. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 166: 203-230.
- BAKER, E. W. & G. W. WHARTON. 1952. *An Introduction to acarology*. MacMillan, Nueva York.
- BERNINI, F. 1986. Current ideas on the phylogeny and the adaptative radiations of Acarida. *Boll. Zool.*, 53: 279-313.
- DUNLOP, J. A. 1997. Paleozoic arachnids and their significance for arachnid phylogeny, pp. 65-82. En: *Proceedings of the 16th European Colloquium on Arachnology*.
- EVANS, G. O., J. G. SHEAL & D. MACFARNALE. 1961. *The terrestrial Acari of the British Islands. An introduction to their morphology, biology and classification*. Vol. I. Brit. Mus. Nat. Hist., Londres. 219 p.
- HIRST, S. 1923. On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 12: 455-474.
- HOOGSTRAAL, H. & A. AESCHLIMANN. 1982. Tick-host specificity. 2 Symp. Spéc. Parasit. Parasites Vertébr. Paris, 1981. *Mém. Mus. Natn. Hist., sér. A, Zool.*, 123: 157-171.
- JOHNSTON, D. E. 1982. Parasitiformes, pp. 111-117. En: Parker, S. B. (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, Nueva York.
- KETHLEY, J. B. 1982. Acariformes, pp. 117-146. En: Parker, S. B. (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, Nueva York.
- . 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida), pp. 667-756. En: Dindal, D. L. (ed.). *Soil biology guide*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- KRANTZ, G. W. 1970. *A manual of acarology*. Oregon State Univ., Corvallis.
- LEHTINEN, P. T. 1991. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida, (2): 101-113. En: Dusbábek, F. & V. Bukva (eds.), *Modern acarology*, Acad., Prague and SPB Publ., La Haya.
- LINDQUIST, E. E. 1984. Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Aracnida, with consequent implications for their classification, (1): 28-62. En: Griffiths, D. A. & C. E. Bowman (eds.), *Acarology VI*. Ellis Horwood Publ., Chichester.
- . 1998. Evolution of phytophagy in trombidiform mites. *Exp. Appl. Acarol.*, 22: 81-100.
- NORTON, R. A. 1994. Evolutionary aspects of Oribatid mite life histories and consequences for the origin of the Astigmata, pp. 99-135. En: Houck, M. (ed.). *Mites: Ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*.
- & G. ALBERTI. 1997. Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida): 3. Evolutionary and ecological aspects. *Zoology (Stuttgart)*, 146: 115-143.
- , J. B. KETHLEY, D. E. JOHNSTON & B. M. O'CONNOR. 1993. Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites, (1): 8-99. En: Wrensch, D. & M. Ebbert (eds.). *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman & Hall, Londres.
- & S. C. PALMER. 1991. The distribution, mechanisms, and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites, pp. 107-136. En: Schuster, R. & P. W. Murphy (eds.). *The Acari: Reproduction, development and life-history strategies*. Chapman and Hall, Londres.
- O'CONNOR, B. M. 1982. Acari: Astigmata, pp. 146-169. En: Parker, S. (ed), *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, Nueva York.
- . 1984. Phylogenetic relationships among higher taxa in Acariformes, with particular reference to the Astigmata, pp 19-27. En: Griffiths, D. A. & C. E. Bowman (eds.), *Acarology VI*. Ellis Horwood Publ., Chichester.
- PROCTOR, H. C. 1998. Indirect sperm transfer in arthropods: Behavioral and evolutionary trends. *Annu. Rev. Ent.*, 43: 153-174.
- SITNIKOVA, L. G., 1978. Major evolutionary trends of Acari and the problem of their monophyly. *Ent. Obozr.*, 57: 431-457.
- VANDER HAMMEN, L. 1968. Introduction générale a la classification, la terminologie morphologique, l'ontogénese et l'évolution des Acariens. *Acarologia*, 10: 401-412.
- . 1977. A new classification of Chelicerata. *Zool. Meded.*, 51: 1-62
- VANNIER, G. 1973. The importance of ecophysiology for both biotic and abiotic studies of the soil, pp. 289-314. En: Lebrun, Ph. et al. (eds.). *New trends in soil biology*. Proc. VIII Int. Coll. Soil Zoology, Louvain la Neuve.
- WALTET, D. E. & H. C. PROCTOR. 1998. Feeding behavior and phylogeny: observations on early derivative Acari. *Exp. Appl. Acarol.*, 22: 39-50.
- WEYGODLT, P. & H. F. PAULUS. 1979. Entersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 17: 177-200.
- ZACHVATKIN, A. A., 1952. The division of the Acarina into orders and their position in the system of the Chelicerata. *Prazit. Sbornik Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 14: 5-46.

EVOLUCIÓN Y FILOGENIA DE LOS CRUSTÁCEOS

Sven Lange¹ & Frederick R. Schram¹

ABSTRACT. We review recent advances in the understanding of crustacean evolution and phylogeny. Some interesting ideas on early crustacean evolution come from the description of small-sized Cambrian fossils, especially those from the Orsten fauna. Some of these fossils, called crustaceomorphs, are almost crustaceans but lack of some crucial characters exclude them from being true crustaceans. The crustaceomorphs may eventually relate the acquisition of the characteristic crustacean morphology to changes in locomotion and feeding. The coexistence of crustaceomorphs and true crustaceans in the Middle and Upper Cambrian indicates that Crustacea evolved at least by the Early Cambrian. True crustaceans have existed since the Cambrian and are usually easily recognizable as belonging to one of a number of crustacean groups treated here only summarily. Recent discovery of new distinct groups has heavily influenced phylogenetic considerations. The construction of cladistic phylogenies comprising all these crustacean groups have drawn on computers for little more than a decade. Several possible phylogenies have resulted from this, which we discuss, and while at least partial agreement exists on systematics at the lower levels, there are still significant problems in understanding the phylogenetic relationships of the four or five major groups. For instance substantial questions such as: which major groups are sister groups? and which major group constitute a sister group to all other crustaceans? still await answers, possibly through application of modern molecular techniques in combination with conventional fields like paleontology.

INTRODUCCIÓN

Durante las últimas décadas el origen, la evolución y la filogenia de los Crustacea han sido temas en permanente fermentación intelectual, y por varias razones justificadas. Del reducido número de grandes grupos de crustáceos, dos se han descubierto y descrito hace relativamente poco, concretamente en las décadas de los cincuenta y los ochenta, respectivamente. Estos dos grupos han tenido una enorme influencia en las ideas sobre la evolución y filogenia de los crustáceos. Durante el mismo periodo se ha desenterrado, descrito o redescrito una serie de fósiles interesantes, cuya importancia en relación con el origen y evolución de los crustáceos aun no se ha evaluado totalmente. Entre éstos están los fósiles cámbricos del famoso Burgess Shale y los recientemente descubiertos fósiles de Orsten, notablemente bien conservados. El uso de análisis cladístico basado en programas de cómputo ha incrementado las posibilidades de organizar la información disponible sobre morfología externa e interna y construir árboles filogenéticos nuevos con base en grandes cantidades de datos. El esfuerzo más reciente en este sentido (Fig. 5.1) es el trabajo de Schram & Hof (1998). Por otra parte, también se ha concentrado la atención en el empleo de datos de secuencias moleculares, especialmente la de 18S ADNr con vistas a dilucidar relaciones genéticas (Fig. 5.2) (Spears & Abele, 1997). La resolución de los árboles moleculares aun no es tan buena como la que se obtiene a partir de la morfología. Nos proponemos examinar los datos disponibles relativos a la filogenia y perfilar las ideas actuales sobre la evolución de los Crustacea.

TAXONES DEL CÁMBRICO

Los fósiles del phylum Arthropoda encontrados en esa aparición repentina de animales marinos

¹ Institute for Systematics and Population Biology, University of Amsterdam, Post Box 94766, NL-1090 GT, Amsterdam, Holanda.

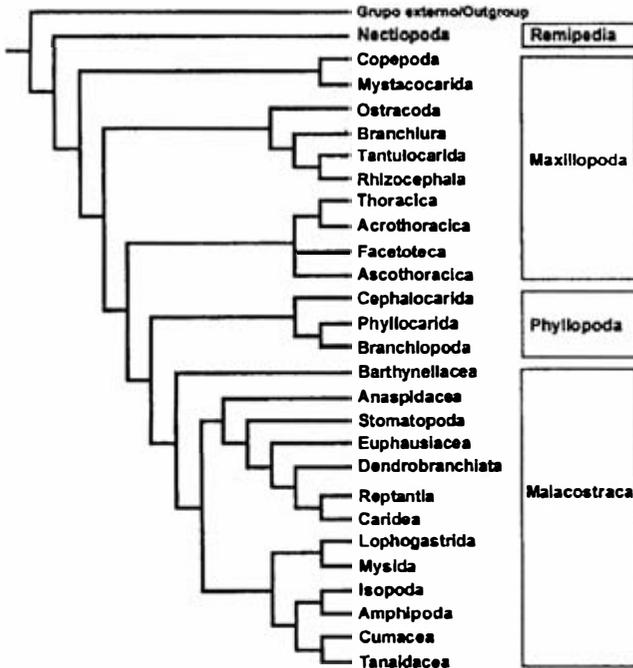


Fig. 5.1. Filogenia de los crustáceos, según la morfología. El grupo externo está constituido por un miriápodo y un insecto primitivo. De Schram & Hof (1998).

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

La fauna canadiense de Burgess Shale del Cámbrico Medio incluye varios artrópodos con concha bivalva que antes se clasificaban entre los Crustacea. El parentesco exacto de estas formas presenta problemas, con un excelente ejemplo en *Canadaspis perfecta* (Fig. 5.3A). Al redescubrir a *Canadaspis*, de concha bivalva y 5-10 cm de largo, Briggs (1978) descubrió que la cabeza tenía dos pares de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. Las maxilas solo diferían ligeramente de las extremidades torácicas. El modelo de tagmiosis del tronco se parece al del grupo actual de crustáceos Phyllocarida: un tórax de ocho

segmentos con extremidades birrámeas y un abdomen de siete segmentos (aunque sin extremidades en *Canadaspis*). La presencia de cinco pares de apéndices cefálicos con extremidades birrámeas es un rasgo clásico de los crustáceos y, consiguientemente, Briggs clasificó a *Canadaspis* como crustáceo. Sin embargo, según una interpretación alternativa, el parecido solo sería superficial y *Canadaspis* en realidad no sería un crustáceo (Schram & Hof, 1998; Walossek & Müller, 1998). Otro fósil

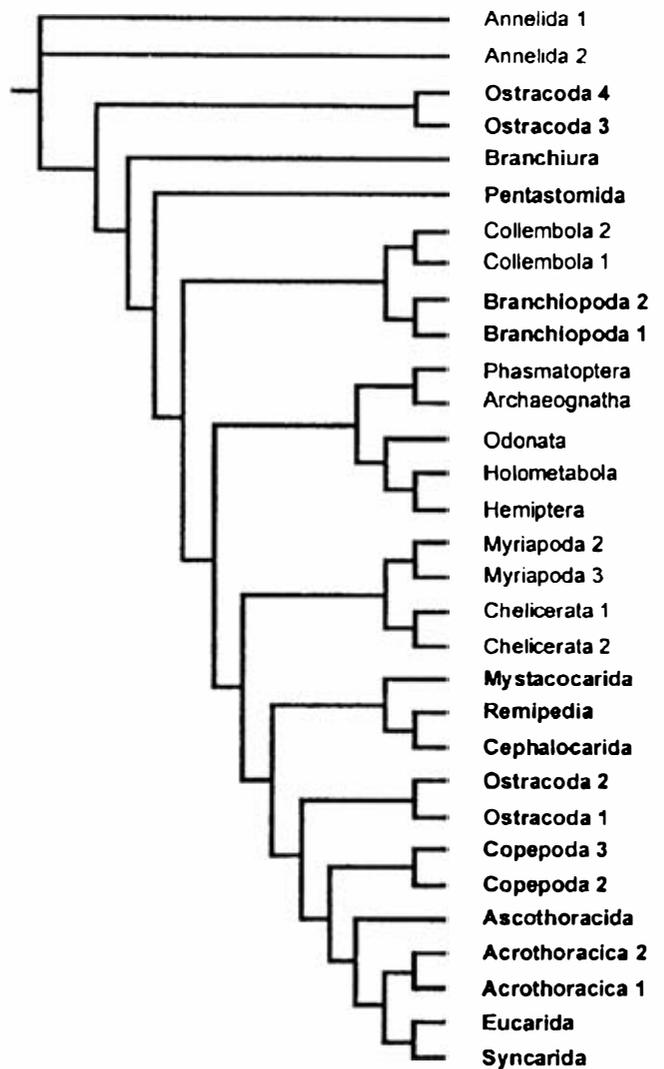


Fig. 5.2. Filogenia de los artrópodos, según el 18S ADNr. Los crustáceos no forman un grupo monofilético, sino que quedan entremezclados con los insectos y otros artrópodos. Las negritas indican crustáceos. Redibujado de Spears & Abele (1997).

de Burgess Shale, *Priscansermarinus barnetti*, es posiblemente un cirrípedo Thoracica y, por tanto, un verdadero crustáceo cámbrico (Collins & Rudkin, 1981).

En la fauna de Orsten aparecen fósiles indiscutibles de crustáceos del periodo Cámbrico. Descrita originalmente del sur de Suecia, ahora la fauna de Orsten parece cubrir un tiempo y un espacio amplios (Cámbrico Inferior-Ordovícico Inferior; Australia, Báltico, Gran Bretaña, Canadá y Siberia). Estas faunas comparten una serie de artrópodos diminutos, con frecuencia de menos de 2 mm de longitud, y probablemente meiobentónico. Durante la fosilización su cutícula a menudo quedó cubierta por una capa fosfatizada, resultando a veces fósiles tridimensionales con un excelente grado de conservación. El examen de los fósiles bajo el microscopio de barrido electrónico revela detalles de los que normalmente se esperan solo en preparaciones integrales de animales actuales. Se han descrito con detalle asombrosas larvas y adultos de una serie de especies relacionadas con los Crustacea (Walossek & Müller, 1997, 1998). En las últimas décadas, la fauna de Orsten ha sido reconocida, merecidamente, como una importante fuente de información sobre el origen, evolución primitiva y filogenia de los crustáceos.

Una serie de fósiles de Orsten aparentemente son crustáceos, y a menudo se los asigna a alguno de los órdenes de crustáceos actuales (Figs. 5.3B-D). Por ejemplo, *Rehbachella kinnekullensis* parece encajar bien en los Branchiopoda, mientras que *Bredocaris admirabilis* parece ser un maxilópodo (Müller & Walossek, 1988; Walossek, 1993). Por otro lado, parte importante de la fauna de Orsten la forman algunos fósiles que, como *Martinssonella elongata* (Fig. 5.3E) y *Goticaris longispinosa*, son casi, pero no del todo, crustáceos. Aunque a estas especies les faltan algunos de los caracteres cruciales de los crustáceos (ver más adelante), claramente tienen cierta afinidad con los Crustacea, como si se hubieran separado muy pronto de una línea evolutiva que al final llevó a los crustáceos verdaderos. En consecuencia, Walossek & Müller (1990) dividían a los 'Crustacea' de Orsten en dos grupos: crustáceos de la línea troncal y crustáceos del grupo superior del árbol filogenético. Esos términos describen dos partes de un grupo monofilético, como sugirió Ax (1985). El grupo supe-

rior incluye a todas las formas de crustáceos que descienden del último antepasado común de los Crustacea actuales y que tienen, por tanto (al menos en teoría), una gama completa de apomorfías o caracteres definitorios de los crustáceos. *Bredocaris* y *Rehbachella* estarían entre los fósiles del grupo superior de Orsten. Los fósiles que se sepa-

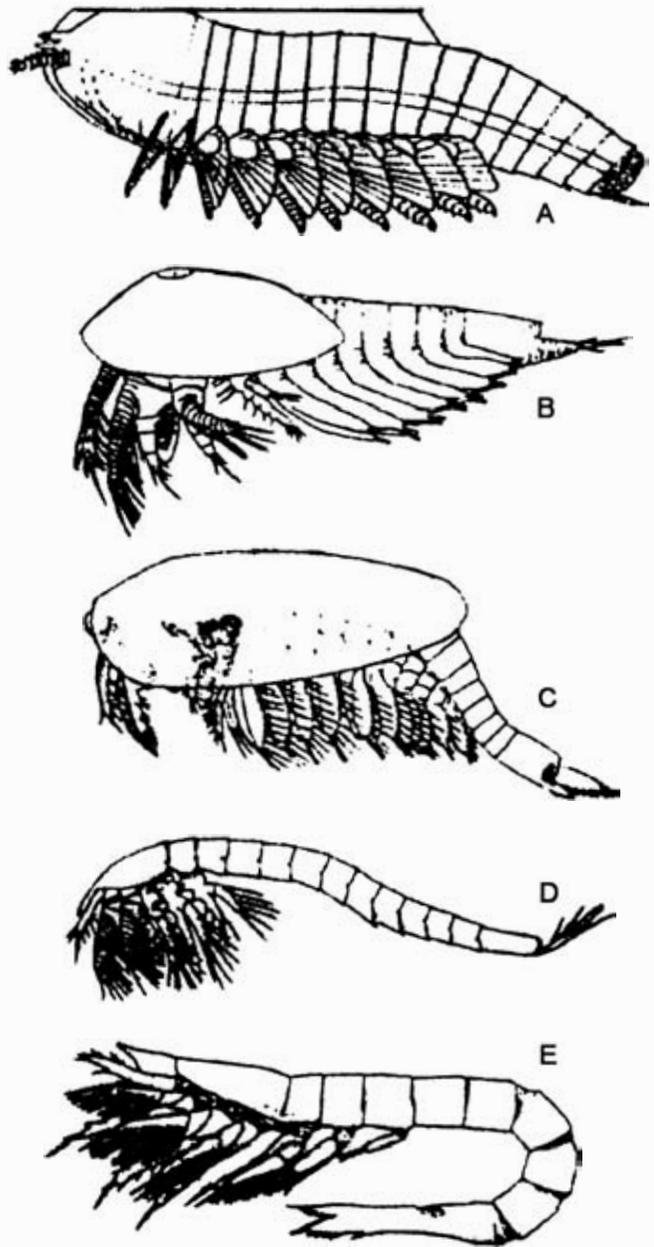


Fig. 5.3. Fósiles cámbricos: A) *Canadaspis*, B) *Bredocaris*, C) *Rehbachella*, D) *Skara*, E) *Martinssonella*. Figura 3A de Schram, 1986. Figuras 3B-E de Walossek & Müller (1997).

raron de la línea evolutiva antes de la concreción de todas las apomorfías que definen a los crustáceos son los crustáceos de la línea troncal (Walossek & Müller, 1990, 1998).

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

Walossek & Müller (1990) reconocen un grupo de apomorfías que caracterizan al grupo superior. 1) los nauplius con tres pares de extremidades (anténulas, segundas antenas y mandíbulas) forman la primera etapa de la ontogenia de los crustáceos; 2) el aparato de alimentación es bipartito: prime-

ro están implicadas las tres extremidades de los nauplius, pero luego hacen sus funciones las maxílulas posteriores. El aparato de alimentación de los nauplius sigue siendo funcional mientras se desarrolla el del adulto en una serie de mudas; 3) la zona bucal incluye un labro especializado, que cubre la boca, y un par de paramaxilas, elementos que no se han encontrado en el linaje troncal (con la posible excepción de los Phosphatocopina); 4) las extremidades posteriores están especializadas en la natación y en la alimentación a partir de materias en suspensión; y 5) el telson parece haber tenido un ano terminal y un par de *rami* articulados en forma de paleta. Estas características pueden tener relación con un cambio en la natación (modificaciones en las extremidades posteriores; *rami* caudales y quizás incluso los nauplius), en los hábitos alimentarios (aparato alimentador bipartito; inclusión de la maxílula en las piezas bucales; modificaciones en la zona bucal y en las extremidades posteriores) o en ambas cosas. Para Schram (1986) la forma de tomar la comida que se ve esencialmente en la larva nauplius y en los adultos de muchos crustáceos sería la forma primitiva de alimentarse, mientras que todas las demás (*e.g.* alimentación por filtración) serían derivadas.

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

Nuestros conocimientos de los crustáceos cámbricos parecen reducirse a formas diminutas. Esto bien podría ser una coincidencia de circunstancias especiales de conservación. Sin embargo, el siguiente periodo, el Ordovícico, también destaca por sus crustáceos pequeños. Persisten algunos de los animales de Orsten, a los que se suman miem-

bros de los ostrácodos, grupo también integrado por crustáceos de pequeño tamaño. Excepto por las posibles especies 'grandes' de Burgess Shale y los primeros posibles Phyllocarida, los primeros registros fósiles de crustáceos medianos o grandes datan del Silúrico y el Devónico, periodos en los que por supuesto también hay multitud de diminutos ostrácodos. Los crustáceos de las faunas silúrica y devónica incluyen parientes de los filocáridos, los estomatópodos, verdaderos decápodos semejantes a langostas, percebes con pedúnculo y posiblemente percebes cavadores. En el Carbonífero surgieron los Syncarida y varios órdenes de Peracarida. Los decápodos tienen un registro fósil relativamente escaso en el Paleozoico, apareciendo muchos grupos en la transición del Pérmico al Triásico (Schram, 1982, 1986).

GRUPOS PRINCIPALES DE CRUSTÁCEOS VERDADEROS

Los crustáceos actuales y sus parientes cercanos del registro fósil se encuadran normalmente en los siguientes cinco grupos principales (Apéndice 5.1).

Remipedia. Los Remipedia (Yager, 1981) son la clase de Crustacea de descripción más reciente. Las 11 especies actuales de Remipedia pertenecen todas al orden Nectiopoda (Fig. 5.4A); nueve están en la zona del Caribe, una en las Islas Canarias y una especie se ha descubierto recientemente en el oeste de Australia. Todas las especies habitan en cuevas anquialinas, donde se encuentran en una zona salobre caracterizada por un nivel bajo de oxígeno y un ambiente químico algo peculiar (Yager & Humphrey, 1996). Las observaciones de campo hablan de remípedos que, nadando boca arriba, se alimentan de gambas carídeas y desechan las cutículas vacías de las presas al acabar de comer. Las piezas bucales de este grupo están especializadas para agarrar y sostener las presas, e incluyen unas maxílulas exclusivas de este grupo que aparentemente atraviesan la cutícula de las presas e inyectan una sustancia tóxica y/o histolítica. Se piensa que esta sustancia disuelve los tejidos internos de la presa, permitiendo al remípedo succionar, literalmente, la masa digerida (Schram & Lewis, 1989).

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

El registro paleontológico de los Remipedia se remonta a *Tesnusocaris goldichi* (orden Enantio-poda), fósil de la última parte del Misisipiense del oeste de Texas, en América del Norte (Fig. 5.4B). Otra especie, *Cryptocaris hootchi*, está presente en el Pensilvaniense Medio de Illinois. Los apéndice

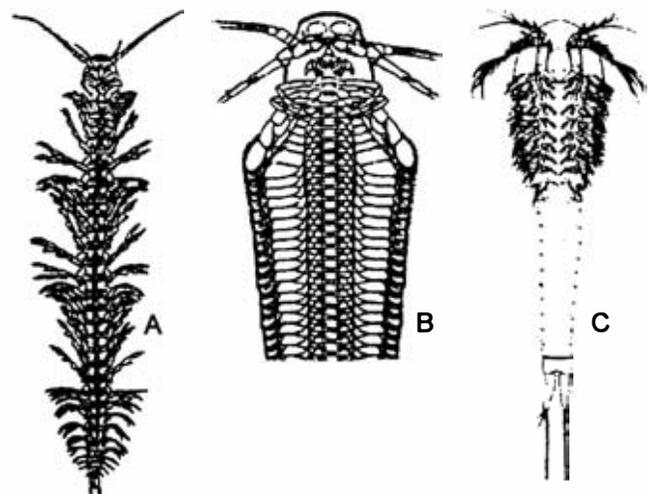


Fig. 5.4. Remipedia y Cephalocarida: A) Nectiopoda; B) *Tesnusocaris* (Misisipiense); C) Cephalocarida. A de Yager (1994); B de Emerson & Schram (1991); C de Schram (1986).

ces cefálicos raptos claramente visibles en *Tesnusocaris* decididamente se acercan a los de los remípedos actuales, sugiriendo un parentesco de grupo hermano entre los Enantiopoda y los Nectiopoda (Emerson & Schram, 1991).

La bien definida distribución geográfica de los Remipedia actuales conocidos sugiere que sus antepasados estarían en el antiguo mar de Tethys, que separaba Gondwana y Laurasia. De hecho, los enantiópodos paleozoicos se han encontrado en el antiguo continente de Laurasia, en lo que luego fue el Tethys occidental (Schram, 1986). Cuando las masas de Gondwana y Laurasia se apartaron una de otra, los remípedos probablemente quedaron aislados en sus áreas actuales.

Cephalocarida. Desde que Sanders describió el primer cefalocárido, en 1955, el número de especies conocidas ha ido creciendo, lentamente, hasta unas diez, formando el orden Brachypoda. Solo tienen unos milímetros de largo y normalmente viven en la capa superficial floculada de los fondos de fango. Se han recogido en zonas costeras de muchas partes de los océanos del mundo, generalmente a poca profundidad, pero al menos una especie baja más de un km (ver Schram, 1986). La tagmosis es evidente en los cefalocáridos (Fig. 5.4C). A continuación de la cabeza hay 20 segmentos, de los que los ocho anteriores constituyen el tórax y los restantes forman el abdomen. Típicamente, el abdomen solo tiene un par anterior de apéndices reducidos, portadores de huevos, y el segmento anal lleva *rami* largos. La cabeza de los cefalocáridos consta de los cinco segmentos habituales, pero solo los cuatro apéndices delanteros difieren significativamente de los toracópodos. Dicho de otra forma, las maxilas básicamente tienen el mismo aspecto que las extremidades postcefálicas. Se supone que las maxilas también funcionan como las extremidades postcefálicas. Estas extremidades se mueven de forma metacrónica, cubriendo al mismo tiempo locomoción y alimentación. La alimentación se produce al ser atrapadas las partículas por las sedas de la parte central de las extremidades postcefálicas y transportadas hacia delante hasta la boca siguiendo el canal alimentario medio (Sanders, 1963). El aspecto de toracópodos que presentan las maxilas parece ser primitivo, a tenor de las observaciones de

Walossek & Müller (1990) sobre los fósiles de Orsten. Los cefalocáridos presentan un desarrollo anamórfico (crecen gradualmente, pasando por una serie de mudas y adquiriendo nuevos segmentos y extremidades a un paso prefijado y lento) (Sanders & Hessler, 1963), lo cual parece ser primitivo. Walossek (1993) comentó que la adquisición de segmentos y extremidades es menos sincrónico en los Cephalocarida que en algunas de las especies de Orsten.

Aunque desde el momento de su descripción se los caracterizó como primitivos, los autores han señalado que algunos de los rasgos aparentemente primitivos del grupo en realidad pueden ser adaptaciones muy derivadas relacionadas con el hábitat y modo de vida especiales de los cefalocáridos. Hay abundantes razones para sospechar que muchos aspectos de la morfología de los cefalocáridos sean el resultado de paedomorfosis progenética, *i.e.* la aparición de las gónadas reproductoras en lo que en esencia es una fase inicial semilarvaria del ciclo vital (Schram, 1982). Por consiguiente, en lugar de ser primitivos, los cefalocáridos están muy especializados.

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

Branchiopoda. Tradicionalmente esta clase (Fig. 5.5) contiene cuatro órdenes actuales, los Anostraca

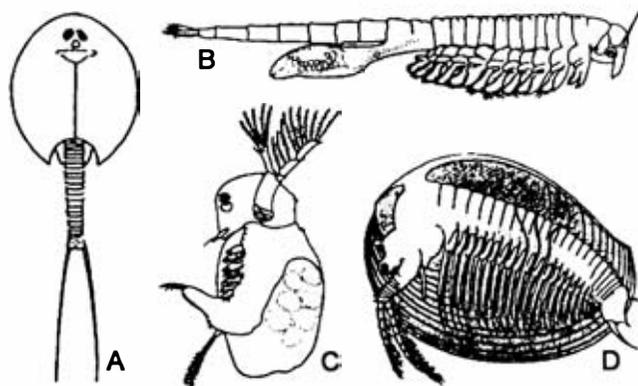


Fig. 5.5. Branchiopoda: A) Notostraca; B) Anostraca; C) Cladocera; D) Conchostraca sin el lado izquierdo del caparazón. De Schram (1986).

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

El registro fósil de los branquiópodos es largo pero modesto, aun si se incluyen grupos extintos lejanamente emparentados. *Rehbachella*, del Cámbrico Superior de Orsten, parecería sugerir la presencia de los Branchiopoda cerca del nacimiento de los Crustacea (Walossek, 1993). Se conocen comparaciones de conchostráceos a partir del Devónico. Otros branquiópodos iniciales incluyen los Kazacharthra jurásicos, que podrían ser Notostraca o bien su grupo hermano. Lógicamente, los delicados Cladocera y Anostraca se fosilizan mal, aunque sí se conocen del Oligoceno y del Mioceno, respectivamente, y quizás se remonten más atrás. Hay otros fósiles, de apariencia ambigua, con aspecto general de Anostraca, de épocas anteriores como el Silúrico o el Carbonífero (Schram, 1986).

Maxillopoda. Dahl estableció la clase Maxillopoda en 1956 para englobar a una serie de crustáceos extraordinariamente diversos (Fig. 5.6) que se distinguen por un tronco relativamente corto y compuesto con frecuencia por no más de 11 segmentos, que incluyen un máximo de seis segmentos torácicos y seis toracópodos. El séptimo segmento postcefálico a menudo tiene funciones reproductoras y puede llevar un pene central. Sorprendentemente, ningún subgrupo de maxilópodos

posee todos los caracteres que definen a la clase (Boxshall, 1992; Newman, 1992). Los análisis modernos con base en datos moleculares (Abele *et al.*, 1992) o morfológicos (Schram & Hof, 1998) cuestionan la monofilia de los Maxillopoda. Estos crustáceos normalmente son de tamaño pequeño o mediano. Algunos nos son familiares, como los Copepoda o los Cirripedia (percebes), mientras otros llevan vidas apartadas y solo son conocidos por los especialistas. Los maxilópodos han explorado el modo de vida parásito con notable frecuencia, y de hecho incluyen a todos los grupos principales de crustáceos parásitos con excepción de los isópodos parásitos (ver más adelante). Muchos maxilópodos usan sus anténulas prensiles, relativamente bien desarrolladas, para agarrarse, siendo lógico pensar que esta capacidad haya sido importante en el camino evolutivo hacia el parasitismo (Grygier, 1983). Visto en su conjunto, el grupo tiene una historia impresionante, estando representado en el Cámbrico y en todas las eras posteriores. Como ya se ha señalado, algunos de los fósiles del Cámbrico Superior de Orsten se han encuadrado en los Maxillopoda, y el Cámbrico Medio de Burgess Shale puede incluir un percebe. Los grupos actuales se enumeran alfabéticamente a continuación (más detalles en Schram, 1986).

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

Copepoda. Incluyen más de 10 000 especies que viven en prácticamente todo tipo de medio acuático imaginable, así como un buen número de parásitos. La historia fósil de los copépodos es relativamente pobre, pero incluye parásitos de peces del Cretácico. Como los copépodos parásitos, casi con certeza derivan de formas libres, que deben datar del Mesozoico (Cressy & Patterson, 1973).

Mystacocarida. Pocas especies intersticiales de tamaño pequeño que viven en playas arenosas de la cuenca del Atlántico. Los Mystacocarida probablemente evolucionaron hacia un aspecto 'primitivo' por progénesis. No hay material fósil, a no ser que

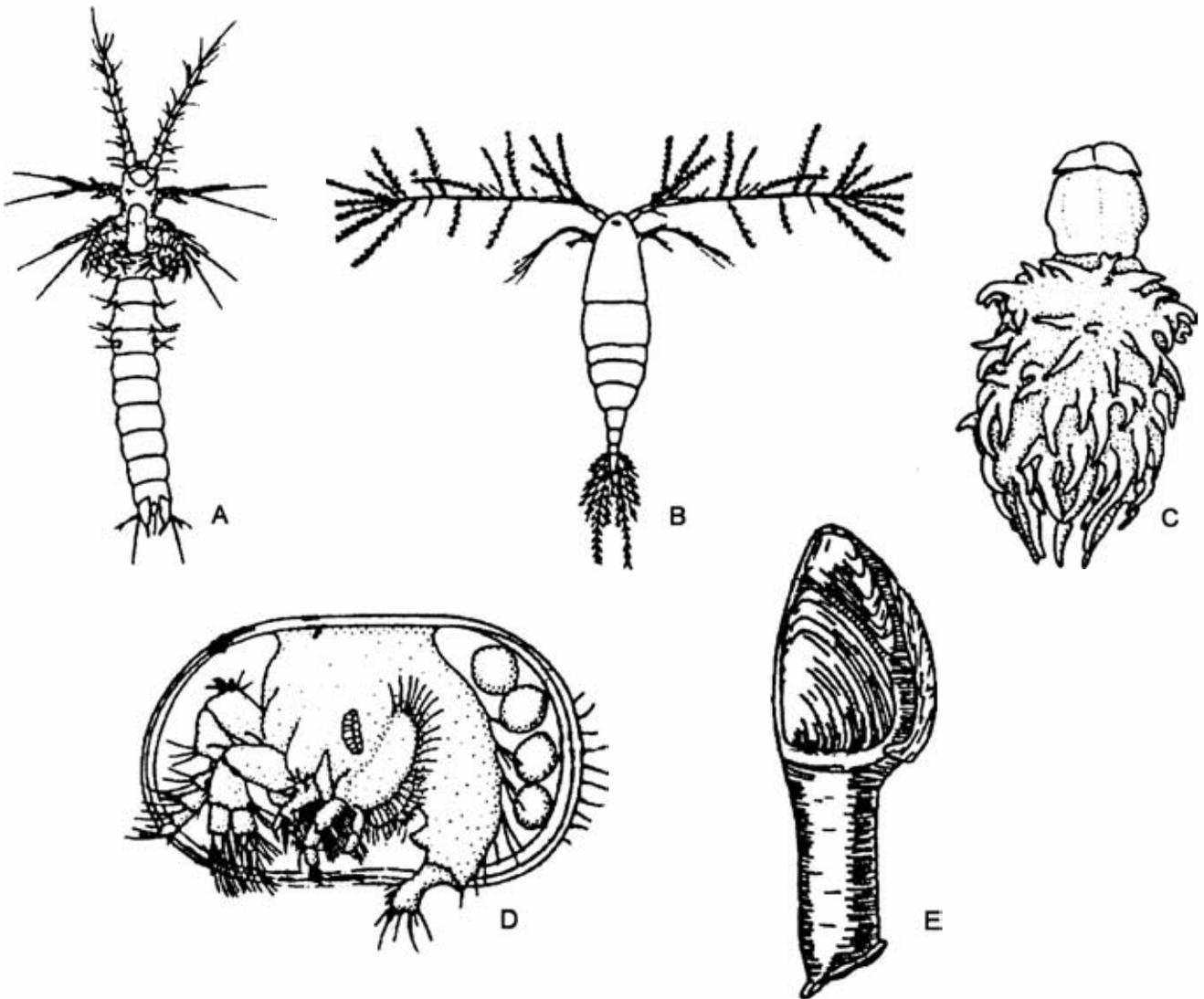


Fig. 5.6. Maxillopoda: A) Mystacocarida; B) Copepoda de vida libre; C) Copepoda parásito; D) Ostracoda sin el lado izquierdo del caparazón; E) Thoracica. De Schram (1986).

el género *Skara*, de Orsten, esté emparentado, pero la distribución peculiar de los mistacocáridos sugiere una evolución post-jurásica.

Ostracoda. Crustáceos bivalvos pequeños de vida libre con una asombrosa abundancia de especies. Se calcula un total aproximado de 40 000 especies entre las fósiles y las actuales (McKenzie *et al.*, 1983). Las especies fósiles tienen una notable importancia estratigráfica. La reevaluación de los Phosphatocopina y Bradoriida, del Cámbrico, permite llegar a la conclusión de que estas formas no son ostrácodos, como se creía antes, sino que están entre las formas de la línea troncal (Walossek

& Müller, 1992; Hou *et al.*, 1996). Aun así, los ostrácodos siguen teniendo un registro fósil inmenso a partir del Ordovícico.

Tantulocarida. Parásitos diminutos de copéodos, ostrácodos e isópodos de vida libre. Tienen ciclos vitales muy complicados y pueden estar estrechamente emparentados con los Thecostraca.

Thecostraca. Incluyen los siguientes grupos: los Ascothoracia son parásitos de cnidarios y equinodermos, los Cirripedia incluyen a los conocidos Thoracica, a los Acrothoracica y a unos parientes de vida totalmente parásita llamados Rhizocephala. Los enigmáticos Facetotecta se han

añadido a los Thecostraca y cien años después de su descubrimiento sigue sin encontrarse su supuesta fase adulta parásita.

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

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

Phyllocarida. Las 20 especies actuales pertenecen al orden Leptostraca (Fig. 5.7A). Tienen un caparazón bivalvo que rodea el tórax, el cual lleva extremidades foliáceas destinadas a la alimentación. Las extremidades nadadoras están en el abdomen, que consta de siete segmentos, uno más que la mayoría de los demás malacostráceos (Schram, 1986). Se ha asignado a los Phyllocarida un número considerable de fósiles. Un abdomen fosilizado de crustáceo del Pérmico (Schram & Malzahn, 1984) podría ser un leptostráceo primitivo. Aparentemente los Hymenostera (Fig. 5.7B), del Cámbrico, los Archaeostraca, ordovícico-pérmicos y los Hoplostraca, del Carbonífero, tenían todos un abdomen de siete segmentos y un caparazón bivalvo. Sin embargo, hace falta precaución, porque estos rasgos parecen ser primitivos y prácticamente se desconocen los detalles de los apéndices (Schram, 1986).

Hoplocarida. Esta subclase incluye algunos grupos estrictamente fósiles y unas 400 especies actuales de Stomatopoda (galeras), que normalmen-

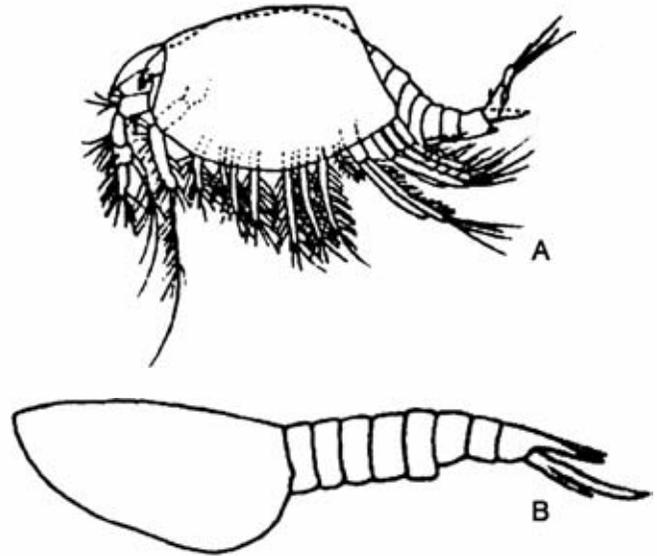


Fig. 5.7. Phyllocarida: A) Leptostraca; B) Hymenostera (Ordovícico). De Schram (1986).

te viven en mares cálidos poco profundos (Fig. 5.8A). Los estomatópodos son carnívoros obligados con una visión excelente para localizar a sus presas y una técnica de caza peculiar. Los toracópodos segundo a quinto tienen garras subqueladas, en forma de navaja. Los toracópodos segundos, ensanchados y especializados, están orientados hacia delante y se extienden repentinamente con suficiente velocidad y fuerza como para inmovilizar a la mayoría de las presas, ya sea atravesando animales de cuerpo blando, como los

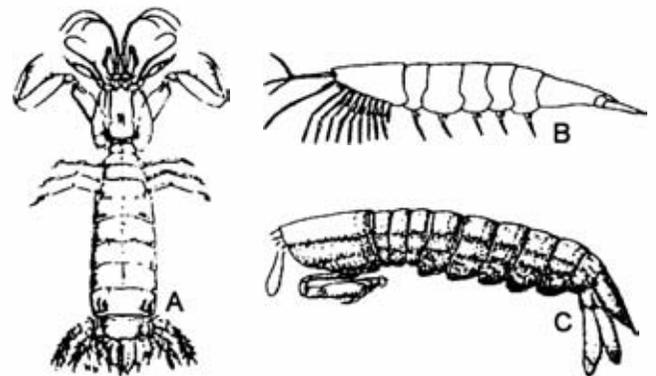


Fig. 5.8. Hoplocarida: A) Stomatopoda; B) Aeschronectida (Paleozoico); C) Archaeostomatopoda (Misisipiense). De Schram (1986).

poliquetos, o rompiendo las conchas de moluscos y otros grupos de concha dura. Los toracópodos tercero a quinto se ocupan posteriormente de desmembrar la presa (Schram, 1986). La considerable fuerza balística requerida para este tipo de ataques ha dado a las especies de estomatópodos grandes cierta reputación de rompedores de acuarios de cristal.

Los hoplocáridos hicieron su primera aparición en el Devónico y el Carbonífero. Todos los Palaeostomatopoda y los Archaeostomatopoda (Fig. 5.8C) de estos periodos probablemente tuvieron cuatro toracópodos subquelados de tamaño muy similar. Ninguno se podía comparar con el segundo toracópodo de los Stomatopoda actuales. Por lo tanto, parece claro que las formas paleozoicas se alimentaban de otra forma, y se ha sugerido la carroña como alimento (Jenner *et al.*, 1998). Los Aeschronectida (Fig. 5.8B), con toracópodos sin garras, son otro grupo de hoplocáridos del Carbonífero. Pueden ser representantes de una línea de hoplocáridos que se alimentaban por filtración o quizás de carroña (Schram, 1986). Hay Stomatopoda fósiles con extremidades de morfología moderna en el Mesozoico, aunque el grupo radió durante el Cenozoico. Aparentemente, las galeras actuales con los segundos toracópodos avanzados y el modo de caza correspondiente, evolucionaron en el Mesozoico Inferior. Los fósiles mesozoicos y cenozoicos, junto con las especies actuales, se incluyen en el grupo Unipeltata (Schram, 1986).

Syncarida. Los Syncarida comprenden unas 150 especies actuales repartidas entre los órdenes Anaspidacea y Bathynellacea (Fig. 5.9A). Todos son dulceacuícolas, viviendo muchas especies de forma intersticial en agua del suelo (Schram, 1986). Se ha reconocido un anaspidáceo fósil del Triásico (Schram, 1984). Hasta la fecha no ha aparecido material fósil de los Bathynellacea, pero su distribución geográfica indica un origen no posterior al Paleozoico Superior (Schram, 1977). Los Palaeocaridacea, del Carbonífero y el Pérmico (Fig. 5.9B), forman un tercer orden de Syncarida. Los paleocaridáceos pueden haber vivido en agua salobre y dulce de los continentes paleozoicos (Schram, 1986). La paedomorfosis progenética claramente ha jugado un papel en la evolución de los sincáridos, pero la paedomorfosis puede haberse dado de forma convergente en las tres líneas (Schram, 1982).

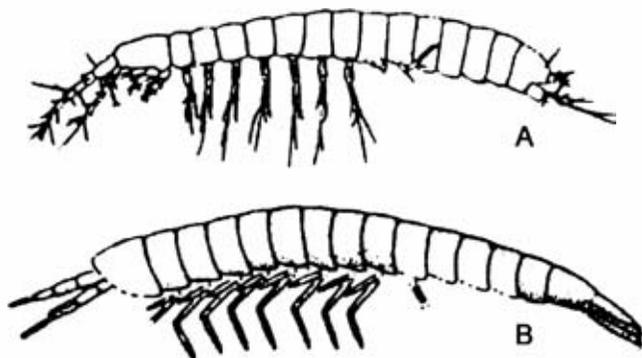


Fig. 5.9. Syncarida: A) Bathynellacea; B) Paleocaridacea (Carbonífero). De Schram (1986).

Peracarida. Los miembros actuales son los Amphipoda (Fig. 5.10A), Isopoda (Fig. 5.10B), Mysidacea (Fig. 5.10C), Cumacea, Tanaidacea y algunos grupos menores. Aunque la mayoría de los más de 15 000 peracáridos conocidos son marinos, varios grupos han pasado al agua dulce y un grupo de isópodos (las cochinillas de la humedad) ha protagonizado la invasión terrestre de mayor éxito de todos los crustáceos. Como rasgo distintivo del cuerpo de los peracáridos está la cámara de incubación llamada marsupio, que con toda probabilidad es la clave del éxito del grupo. El marsupio solo se encuentra en las hembras, ubicándose entre la cara ventral del tórax y las placas características (oostegitos) que sobresalen de algunos de los toracópodos. Los huevos y embriones se desarrollan dentro del marsupio protector hasta que escapan de él en una fase posterior independiente, la fase juvenil (Schram, 1986).

Casi todos los grandes grupos de Peracarida cuentan con un registro fósil que se remonta al Carbonífero. Los extintos Pygocephalomorpha (Fig. 5.10D) eran un elemento faunístico corriente en ambientes marinos superficiales y dulces del Carbonífero y el Pérmico. Parecen parientes de los Lophogastridae y Mysidacea actuales. Los Lophogastridae están representados por material fósil a partir del Carbonífero, mientras que se han atribuido fósiles jurásicos, con dudas, a los Mysidacea. Los primeros isópodos marinos son del Pensilvaniense Medio. Los isópodos aparentemente lanzaron una primera invasión del agua dulce en la transición del Pérmico al Triásico. Su llegada al ambiente terrestre ha resultado más difícil de fe-

char. Pruebas indirectas, consistentes en decápodos deformes, indican que los isópodos parásitos llevan infectando crustáceos desde el Mesozoico Medio. Por lo menos, las deformidades de estos decápodos del Jurásico se parecen mucho a las que causan los isópodos parásitos actuales. Otros fósiles del Carbonífero se han asignado a los Spelaeogriffacea, los Tanaidacea y los Cumacea. Los Amphipoda son la excepción, al no contar con fósiles paleozoicos ni mesozoicos (Schram, 1986). Sin embargo, las circunstancias biogeográficas implican que los anfípodos deben tener su origen, con toda probabilidad, en el Paleozoico Superior (Barnard & Karaman, 1983). El anfípodo más antiguo que se conoce está incrustado en ámbar báltico del Eoceno. Curiosamente, se han encontrado fósiles de anfípodos, de modo exclusivo en Europa (Schram, 1986), lo cual probablemente sea más indicativo de dónde se encuentran los paleontólogos que de dónde se han conservado los fósiles.

Eucarida. Constan de tres grupos: 1) los pelágicos Amphionidacea, monoespecíficos (carentes de registro fósil), 2) casi 100 especies de Euphausiacea (krill), y 3) unos 10 000 Decapoda. Los Euphausiacea (Fig. 5.11A) son animales pelágicos, de unos pocos centímetros de longitud, presentes en todos los océanos. Tienen ocho toracópodos semejantes, todos con agallas no cubiertas por el caparazón. Los euphausiáceos son conocidos sobre todo como fuente de alimento importante para las ballenas, y por su facultad de emitir luz con unas estructuras especiales llamadas fotóforos. Los euphausiáceos podrían estar representados por fósiles del Carbonífero (Schram, 1986).

Los Decapoda (Figs. 5.11B-D) incluyen animales ubicuos como los Brachyura (cangrejos), Anomura (cangrejos ermitaños y sus parientes), Astacidea (langostas y cangrejos de río), Palinura (langostas de roca), a menudo denominados, de forma colectiva, Reptantia; y crustáceos con aspecto de gamba como los Carida, Dendrobranchiata y Stenopodida.

El fósil de decápodo más antiguo es *Palaeopalaemon newberryi* (Fig. 5.11E), del Devónico Superior americano. *Palaeopalaemon* combina de forma ambigua elementos morfológicos de los Astacidea y Palinura y, por lo tanto, no ha sido atribuido a ninguno de esos dos grupos (Schram *et al.*, 1978).

Se conocen fósiles de Astacidea y Palinura del Pérmico y el Triásico respectivamente, y ambos grupos desarrollaron amplias radiaciones en el Mesozoico.

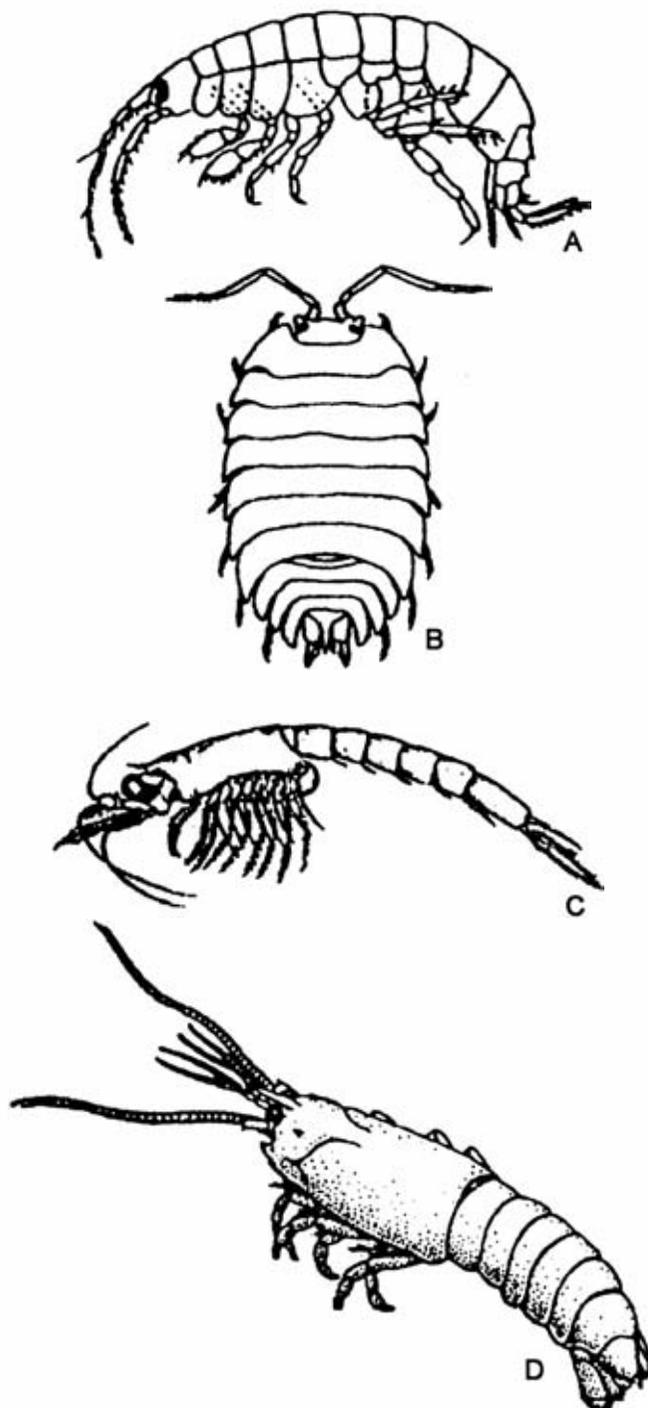


Fig. 5.10. Peracarida: A) Amphipoda; B) Isopoda; C) Mysidacea; D) Pygocephalomorpha (Pérmico). De Schram (1986).

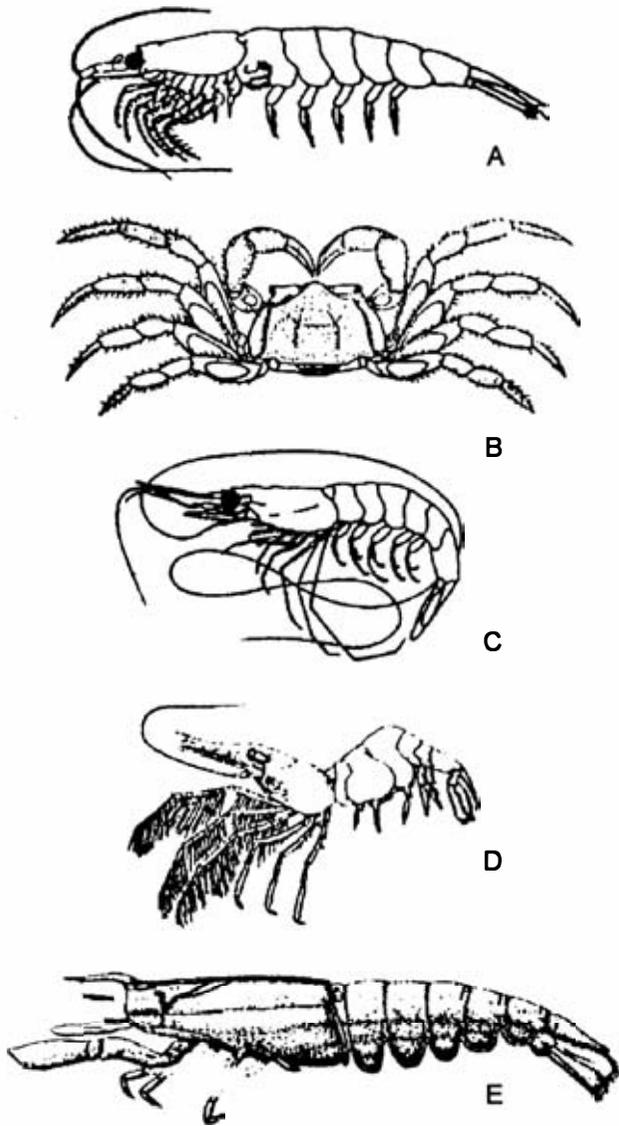


Fig. 5.11. Eucarida: A) Euphausiacea; B) Branchiura; C) Dendrobranchiata; D) Caridea; E) *Palaeopalaemon* (Devónico). De Schram (1986).

Las 'gambas' dendrobranquiadas estaban presentes en el Mesozoico, radiando durante el mismo periodo (Schram, 1982), mientras que las gambas carideas, también conocidas del Mesozoico, parecen haber radiado más tarde, en el Cenozoico (Glaessner, 1969). Se han reconocido anomuros, incluidos parientes de los Paguroidea (cangrejos ermitaños), del Jurásico (Glaessner, 1969). El primer fósil de cangrejo es el *Imocaris tuberculata*, del Carbonífero, descrito a partir de un caparazón que parece ser de un cangrejo dromiáceo (Schram &

Mapes, 1984). Radiaciones amplias posteriores, en el Jurásico, el Cretácico y especialmente en el Eoceno, han dado lugar a la actual diversidad de los cangrejos (Schram, 1982, 1986). Antes del Jurásico la mayoría de los crustáceos decápodos utilizaban la fuerza muscular de su abdomen para escapar de los predadores. La diversificación post-jurásica de los cangrejos (abdomenes reducidos plegados bajo el tórax) y cangrejos ermitaños (abdomenes blandos escondidos en conchas) coincidió con la enorme radiación de los peces teleósteos. Se ha sugerido que la expansión de los peces teleósteos, eficientes cazadores de crustáceos, aceleró la tendencia evolutiva de los decápodos hacia la reducción de la longitud del abdomen. La forma resultante, más corta y más compacta, se ve en los cangrejos y cangrejos ermitaños actuales (Wägele, 1989, 1992).

De todos los grupos principales de crustáceos hay representación fósil a partir del Cámbrico. La excepción son los malacostráceos superiores (Hoplocarida y Eumalacostraca), cuya primera aparición data del Devónico Superior (Fig. 5.12). ¿Dónde estaban los primeros malacostráceos? Se pueden hacer algunas deducciones a partir del registro fósil de artrópodos devónicos de los mares antiguos de lo que es ahora América del Norte.

Eldredge inicialmente basó lo que ahora se considera la descripción del conocido fenómeno del equilibrio puntuado (Eldredge & Gould, 1972) en un estudio meticuloso de la taxonomía y distribución de los trilobites facópidos del Devónico Superior (Eldredge, 1971). Este autor reconoció dos hábitats principales como operativos en la evolución de estas formas. El primero es un hábitat superficial cercano a la costa, situado cerca de los mares marginales de América del Norte justo al oeste de los Apalaches actuales, que repetidamente sirvió como centro de especiación del grupo. El segundo es un hábitat acuático más profundo situado más al oeste, en el mar epéirico de esa época, y en el que se produjeron evoluciones sucesivas de los facópidos. De especial interés para nuestra historia, sin embargo, es la localización de *Palaeopalaemon* y *Archaeocaris*, malacostráceos del Devónico Superior. Estos crustáceos se encuentran en los mismos depósitos que los trilobites epéiricos de aguas profundas. Es tentadora la teoría que los mares epéiricos de los continentes del Devónico

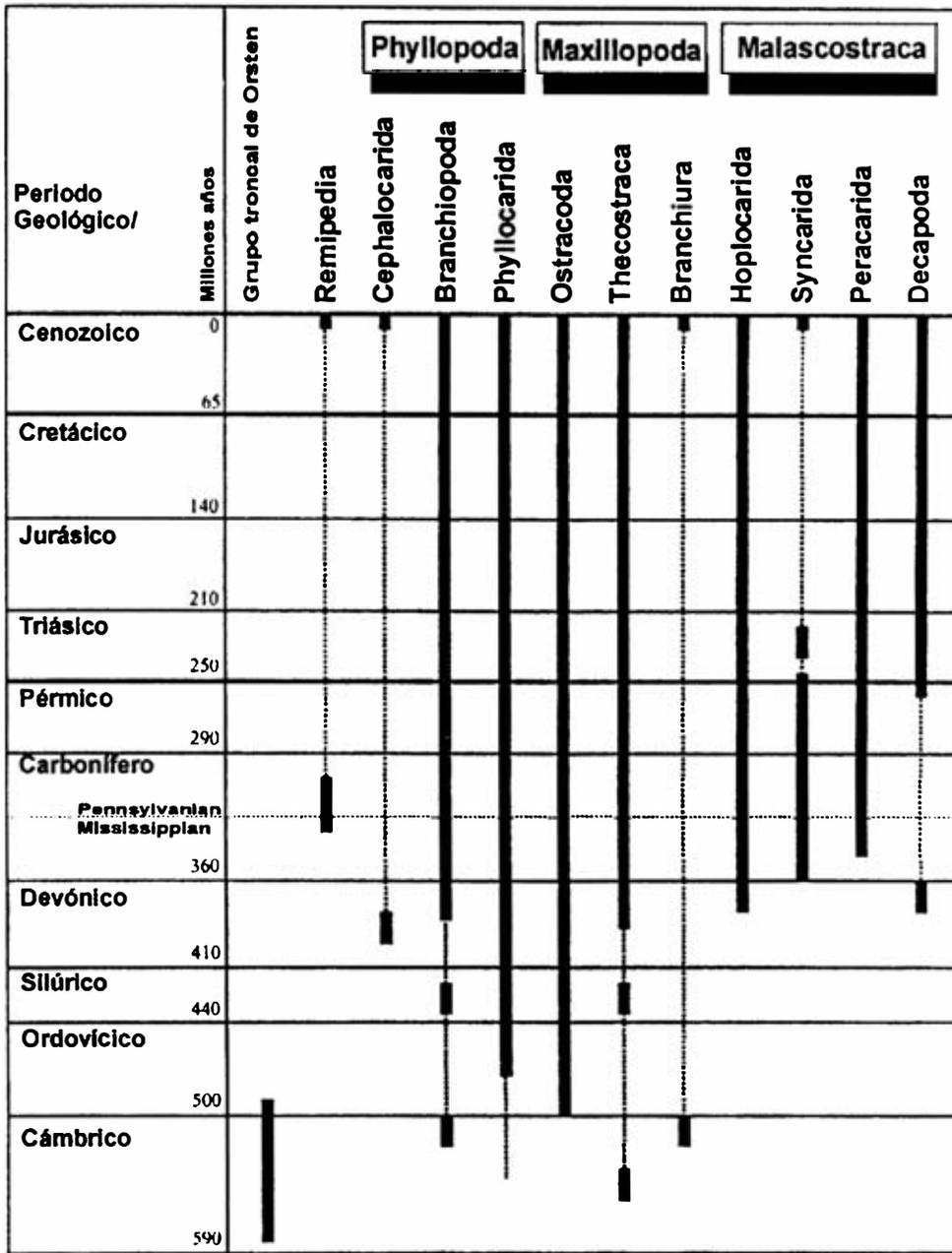


Fig. 5.12. Registro fósil de algunos grupos de crustáceos. Los Cephalocarida incluyen los Lipostraca devónicos. Los Pentastomida cámbricos van incluidos en los Branchiura.

Superior en realidad eran una zona de superposición de faunas. Las especies de trilobites parecen haber ido evolucionando a partir de los mares marginales de agua superficial e invadiendo las aguas profundas. Queremos proponer que los malacostráceos pueden haber desarrollado su evolución en aguas mucho más profundas (quizás en la plataforma continental y en el mar pro-

fundo), y haberse dispersado hacia arriba, hasta los mares epéiricos.

Esta hipótesis explicaría la ausencia fundamental de taxones de malacostráceos superiores en las rocas del Paleozoico Inferior y Medio. Los hábitats de las profundidades están prácticamente ausentes del registro fósil. Hay otras dos pistas que sugieren que la idea merece ser analizada. En pri-

mer lugar, sí hay una fauna fósil que quizás sea representativa de hábitats acuáticos profundos, la fauna devónica de Hunsrück Shales (ver Bartels *et al.*, 1998). Este depósito todavía no ha proporcionado malacostráceos superiores, pero sí presenta una muestra diversa de grupos filogenéticamente importantes (incluidos algunos filocáridos interesantes). Aunque en estos momentos sea mera especulación, sospechamos que cuando sepamos más de los mares profundos del Paleozoico Inferior y Medio, puede que hayamos descubierto formas primitivas de hoplocáridos y eumalacostráceos. En segundo lugar, las profundidades de los mares actuales son el hogar de una increíble diversidad de decápodos y todo tipo de peracáridos. Aunque muchos expertos creen que la diversidad actual es resultado de una evolución hacia las zonas profundas a partir de las zonas superficiales, es decir, que las profundidades son un refugio para acontecimientos evolutivos que tienen lugar más arriba en las comunidades superficiales, es posible que al menos parte de la fauna de las profundidades en verdad sea antigua.

RELACIONES ENTRE LOS CRUSTÁCEOS

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

Generalmente los Remipedia (Figs. 5.4A-B) aparecen en la base de los árboles (ver, por ejemplo, Fig. 5.1) cuando solo se analizan sus especies actuales (Schram, 1986; Schram & Hof, 1998). En parte como consecuencia imprevista de basar su análisis en las piezas bucales, Wilson (1992) sitúa a los remípedos (y cefalocáridos) como miem-

bro de los Maxillopoda (Schram & Hof, 1998). Cuando Schram & Hof (1998) incluyeron las especies fósiles, los Remipedia mantuvieron su posición de grupo hermano de los demás Crustacea actuales (Schram & Hof, 1998). El esquema filogenético de Wills (1998) situaba a los Remipedia en la raíz.

En los análisis cladísticos repetidamente se ha observado una intrigante tendencia a agrupar, al menos en parte, a los Branchiopoda (Fig. 5.5), Cephalocarida (Fig. 5.4C) y Phyllocarida (Fig. 5.7) en un grupo, los Phyllopoda. Los Phyllopoda aparecen como grupo coherente en el análisis de Schram (1986), que les dedica mucha atención. Vuelve a aparecer un esquema similar cuando Schram & Hof (1998) desarrollan un árbol para los crustáceos actuales (como en la Fig. 5.1). Sin embargo, al incluir los fósiles, los Phyllocarida salen de los Phyllopoda y se emparentan con los Malacostraca, aunque los Cephalocarida y Branchiopoda permanecen juntos como taxones hermanos. Wills (1998) también obtuvo un grupo de tipo filópodo integrado por los Branchiopoda y los Phyllocarida, pero en su planteamiento los cefalocáridos aparecen más emparentados con los Remipedia que con los otros grupos.

La posición de los Maxillopoda (Fig. 5.6) también parece inestable. En algunas filogenias aparecen bastante arriba en el árbol de los Crustacea, en otras más abajo (Fig. 5.13). Esta inestabilidad no puede resultar sorprendente si se considera la morfología tan claramente reducida de este grupo, relativamente 'nuevo'. En efecto, apenas se ha llegado a un consenso sobre cuántos crustáceos actuales deben incluirse en el grupo. Aparte, grupos fósiles como *Skara* (Fig. 5.3D) y los Cycloidea muestran afinidades claras con los maxilópodos, y también se ha discutido la posibilidad de una relación con los maxilópodos en el caso del grupo de artrópodos de los Thylacocephala, que es sumamente enigmático (Schram & Hof, 1998).

Schram & Hof (1998) concluyeron que los Maxillopoda (Fig. 5.6) son parafiléticos, y los separaron en dos grupos contiguos y monofiléticos (Fig. 5.13). A menudo los Thecostraca se unen con los Branchiura en un solo grupo, mientras los copépodos y mistacocáridos tienden a unirse con los ostrácodos y algunos fósiles de Orsten. Schram & Hof (1998) observaron que la posición de los

Maxillopoda era muy sensible a la incorporación de los fósiles. Cuando se analizan solo animales actuales, los maxilópodos (Fig. 5.6) quedan situados justo al lado de los remípedos (Figs. 5.4A-B), en la base. Al introducir fósiles en el análisis, los grupos maxilópodos se apartan de los Remipedia y quedan separados de ellos por la mayoría de los crustáceos filópodos (Fig. 5.13A). Luego Schram

& Hof (1998) comentan que se conoce más sobre los animales actuales que sobre los fósiles (especialmente en lo que respecta a la anatomía interna 'blanda'), y que esto tiende a distorsionar los análisis. No obstante, este efecto imprevisto puede evitarse excluyendo todos los caracteres 'blandos' del análisis. Una vez excluidos los caracteres 'blandos', los Maxillopoda vuelven a ocupar su posi-

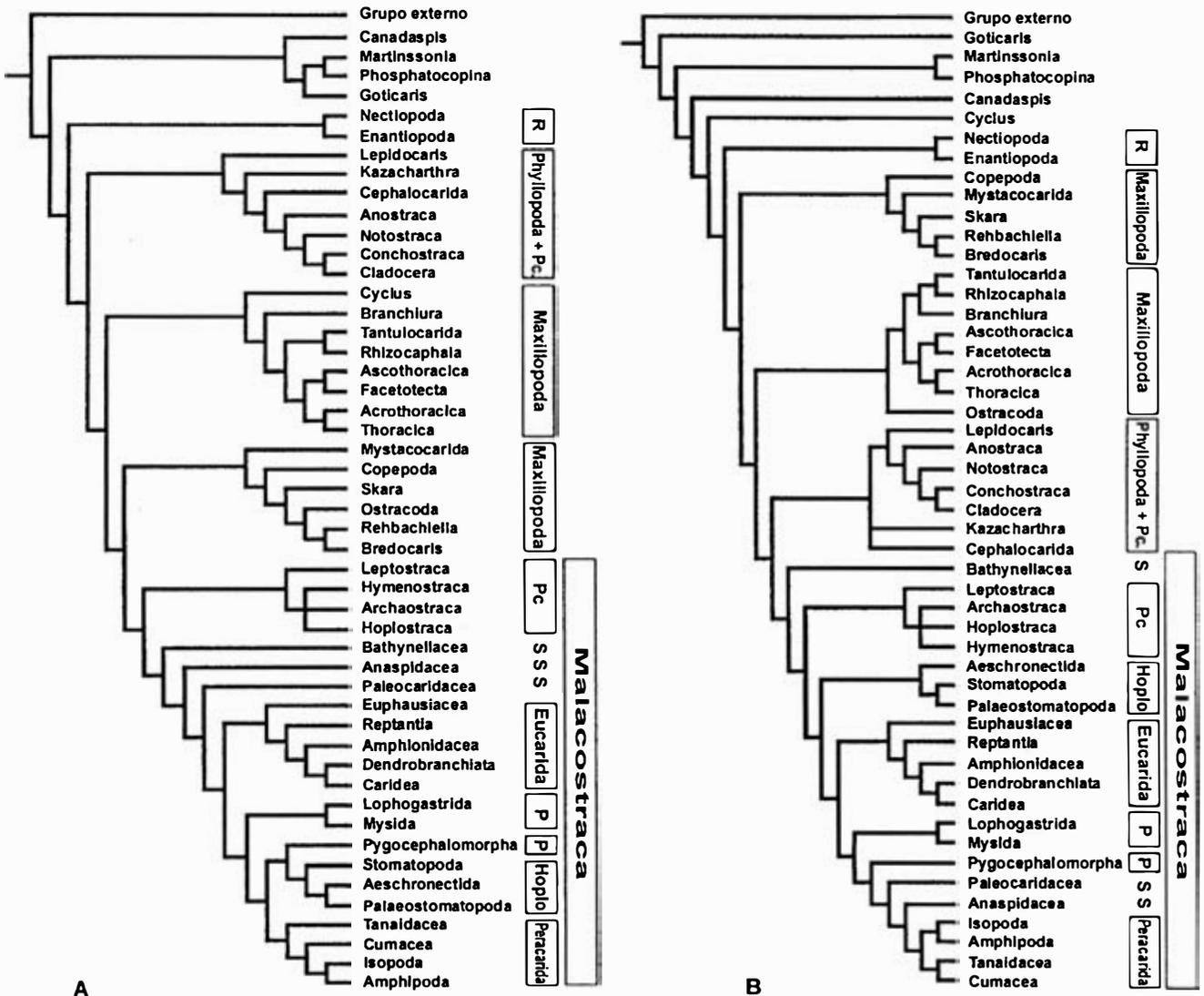


Fig. 5.13. Filogenias de Crustacea actuales y fósiles. En 13A se han empleado en el análisis todos los datos del corpus. Si se excluyen del análisis algunos datos, como los 'blandos', varios grupos cambian de posición, como se ve en B. Los Maxillopoda, parafiléticos, intercambian puesto con los Phyllopoda (sin los Phyllocarida). Los Hoplocarida salen de los Peracarida, que siguen siendo parafiléticos (pero acogen entonces a algunos Syncarida). La idea de una serie de transición al linaje troncal se ve apoyada si se excluyen los caracteres 'blandos'. Abreviaturas: R = Remipedia; Pc = Phyllocarida; S = Syncarida; P = Peracarida; Hoplo = Hoplocarida. El grupo externo está constituido por un miriápodo y un insecto primitivo. De Schram & Hof (1998), modificado.

ción anterior justo encima de los remípedos (Fig. 5.13B) (Schram & Hof, 1998). Wills (1998) defiende la monofilia de los Maxillopoda. También los divide en dos subunidades, emparentando de nuevo a los ostrácodos (Fig. 5.6D) con los fósiles de Orsten (Figs. 5.3D-E), pero surge una relación algo diferente entre los otros grupos de maxilópodos. Evidentemente, falta mucho para que llegemos a entender las relaciones de los Maxillopoda.

La organización interna de los Malacostraca también varía en los diferentes esquemas filogenéticos. Desde la época de Calman (1909), y antes de él, los leptostráceos (Fig. 5.7A) se han clasificado como los más primitivos de los malacostracos. Sin embargo, los resultados del análisis de Schram (1986) sugerían que los filocáridos pueden estar más emparentados con los cefalocáridos y branquiocáridos. Esta teoría se ve apoyada por los análisis de Wills (1998) y Schram & Hof (1998). Schram & Hof (1998) revelan que esa solo es una de entre varias posibilidades, y que la posición de los filocáridos podría variar (comparar la Fig. 5.1 con la Fig. 5.13), según los análisis se hagan con o sin fósiles y con o sin anatomía 'blanda'. Las bases de datos más completas engloban a los filocáridos en un clado amplio de Phyllopoda, cerca de la base de los Crustacea del *grupo superior*. Pero, si se utilizan bases de datos menores, que dan menos pie a vacilaciones, los filocáridos entran en los Malacostraca (Schram & Hof, 1998). Por supuesto, la evolución de los filocáridos solo se puede abordar embarcándose en líneas de investigación nuevas, quizá con secuencias moleculares o genética del desarrollo.

Los hoplocáridos (Fig. 5.8) aparecen en posiciones diversas, a veces sorprendentes, dentro de los Malacostraca. Unas veces se emparentan con los Eucarida (Wills, 1998), otras con los Peracarida o los Syncarida (Fig. 5.13) (Schram & Hof, 1998). De todas formas, y dado que los hoplocáridos claramente son muy apomórficos, esta perturbación se debe, posiblemente, a la falta de apomorfías sólidas que caracteriza a los eumalacostracos. En otras palabras, muchos de los caracteres que definen a los eumalacostráceos podrían ser homoplasias (semejanzas que no dicen nada sobre la filogenia). Por ejemplo, los caparazones se han formado, modificado y reducido en ocasiones repetidas durante la historia de los Malacostraca y los Crus-

tacea en general. Los Eucarida (Fig. 5.11) y los Peracarida (Fig. 5.10) normalmente constituyen entidades independientes, aunque no siempre monofiléticas. Los Syncarida (Fig. 5.9) siempre aparecen como parafiléticos y en la base de los Malacostraca (Schram & Hof, 1998; Wills, 1998), posiblemente reflejando la auténtica falta de caracteres definitorios identificables de los Syncarida.

Finalmente, se ha sometido a análisis cladístico al material de Orsten y a otros fósiles. Los fósiles de Orsten que Walossek & Müller (1998) consideran como Crustacea del grupo superior suelen mostrar, de hecho, afinidad fuerte con algunos crustáceos actuales (Fig. 5.13). *Rehbachella* (Fig. 5.3B) y *Bredocaris* (Fig. 5.3C) aparecen asociados con los copépodos (Figs. 5.6B-C) y mistacocáridos (Fig. 5.6A) y, en menor medida, con los ostrácodos, todos ellos maxilópodos (Schram & Hof, 1998). Wills (1998) prefiere pensar en una afinidad entre *Bredocaris*, *Rehbachella* y un clado que incluye tanto a los Cephalocarida (Fig. 5.4C) como a los Phyllocarida (Fig. 5.7) en algunas versiones, si bien en otras circunstancias demuestran afinidad con los Maxillopoda. Moura & Christoffersen (1996) y Schram & Hof (1998) opinan que los crustaceomorfos de la línea basal de Orsten (Fig. 5.3E) quedan excluidos de los crustáceos del grupo superior (Fig. 5.13). La existencia de una serie de transición al linaje troncal por debajo del grupo superior, como la que sugieren Walossek & Müller (1990) se ve apoyada por el análisis de Moura & Christoffersen (1996) y en parte por el de Schram & Hof (1998). Schram & Hof (1998) identificaron dos fases anteriores al grupo superior; una primera fase caracterizada por la adquisición de un segundo par de antenas bien desarrollado, y una segunda fase en la que se forma el labro. Wills (1998) coloca como raíz de su esquema filogenético a los Remipedia, y 'obliga' a *Canadaspis* y a animales de la línea troncal como *Martinssonina* a entrar en el grupo superior.

Para concluir: mientras la mayoría de los subgrupos concretos de los Crustacea claramente están definidos y son fácilmente reconocibles, las relaciones entre los subgrupos principales no están tan claras. Esta inestabilidad del conjunto se puede atribuir, sin duda, a lo insuficiente que resulta la información actualmente disponible para el análisis filogenético. Sin embargo, el esquema gene-

ral actual de parentesco y desarrollos evolutivos probables es razonable, y forma una base sólida sobre la que se pueden basar la investigación actual y la futura. Hemos hablado poco de los datos moleculares, pero eso no quiere decir que dichos datos no sean importantes. Una línea de investigación de indudable importancia es la combinación de los estudios morfológicos con los moleculares en un enfoque de 'evidencia total' (e.g., Wheeler *et al.*, 1993).

REFERENCIAS

- ABELE, L.O., T. SPEARS, W. KIM, & M. APPLIGATE. 1992. Phylogeny of selected maxillopodan and other crustacean taxa based on 18S ribosomal nucleotide sequences: a preliminary analysis. *Acta Zool.*, 73: 373-382.
- AX, P. 1985. Stem species and the stem lineage concept. *Cladistics*, 1: 279-287.
- BARNARD, J. L. & O. S. KARAMAN. 1983. Australia as a major evolutionary centre for Amphipoda. *Mem. Aust. Mus.*, 18: 45-61.
- BARTELS, C., D.E.G. BRIGGS & G. BRASSEL. 1998. *The fossils of the Hunsrück Slate: Marine life in the Devonian*, 1-309. Cambridge University Press, Oxford y Nueva York.
- BOXSHALL, G. A. 1992. Synopsis of group discussion on the Maxillopoda. Co-chairmen: Newman, W. A. & G. A. Boxshall. *Acta Zool.*, 73: 335-337.
- BRIGGS D.E.G. 1978. The morphology, the mode of life, and affinities of *Canadaspis perfecta* (Crustacea: Phyllocarida), Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B*, 281: 439-487.
- CALMAN, W.T. 1909. Crustacea. En: Lankester, E.R. (ed.). *A treatise on zoology*, Vol. 7. Adam and Charles Black, Londres.
- COLLINS, D.H. & D.M. RUDKIN, 1981. *Pricansermarinum barnetti*, a probable lepadomorph barnacle from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *J. Paleont.*, 55: 1006-1015.
- CRESSY R. & C. PATTERSON. 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science*, 180: 1283-1285.
- DAHL, E. 1956. Some crustacean relationships, pp. 138-149. En: Wingstrand, K.G. (ed.). *Bertil Hanström, Zoological Papers in Honour of this 65th Birthday*. Zoological Institute, Lund.
- ELDRIDGE, N. 1971. The allopatric model and the evolution in Paleozoic invertebrates. *Evolution*, 25: 156-167.
- & S. J. GOULD. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism, pp. 82-115. In: Schopf, T.J.M. (ed.), *Models in paleobiology*. Freeman, Cooper, San Francisco.
- EMERSON, M. J. & F. R. SCHRAM. 1991. Remipedia, Part 2: Paleontology. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 7: 1-52.
- FELDMANN, R.M. 1998. Parasitic castration of the crab, *Tumidocarcinus giganteus* Glaessner, from the Miocene of New Zealand: Coevolution within the Crustacea. *J. Paleont.*, 72(3): 493-498.
- GLAESSNER, M. F. 1969. Decapoda, 4: R399-R533. En: Moore, R.C. & C. Teichert (eds.), *Treatise on invertebrate paleontology*, Part R, Arthropoda. Geological Society of America and Kansas University Press, Lawrence.
- GLENNER, H., M. J. GRYGIER, J. T. HØEG, P. G. JENSEN & F. R. SCHRAM. 1995. Cladistic analysis of the Cirripedia Thoracica. *Zool. J. Linn. Soc.*, 114: 365-404.
- GRYGIER, M. J. 1983. Ascothoracida and the unity of Maxillopoda. In: Schram, F. R. (ed.), *Crustacean Issues*, 1: 73-104.
- HOU, X.G., D.J. SIVETER, M. WILLIAMS, D. WALOSSEK & J. BERGSTRÖM. 1996. Appendages of the arthropod *Kunmingella* from the early Cambrian of China: its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B*, 351: 1131-1145.
- JENNER, R. A., C. H. J. HOF & F. R. SCHRAM. 1998. Paleo and Archaeostomatopods (Hoplocarida: Crustacea) from the Bear Gulch Limestone, Mississippian (Namurian), of Central Montana. *Cont. Zool.*, 67: 155-185.
- MCKENZIE, K.G., K.J. MÜLLER & M.N. GRAMM. 1983. Phylogeny of Ostracoda. En: SCHRAM, F. R. (ed.), *Crustacean Issues*, 1: 29-46.
- MEGLITSCH, P. A. & F. R. SCHRAM. 1991. *Invertebrate Zoology*. 3rd edition. Oxford University Press, Londres y Nueva York.
- MOURA, G. & M. L. CHRISTOFFERSEN 1996. The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and remipedia as sister groups; "Crustacea" non-monophyletic. *J. Comp. Biol.*, 1(3/4): 95-113.
- MÜLLER, K. J. & D. WALOSSEK. 1988. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. *Fos. Str.*, 23: 1-70.
- NEWMAN, W. A. 1992. Origin of Maxillopoda. *Acta Zool.*, 73: 319-322.
- SANDERS, H. L. 1955. The Cephalocarida, a new subclass of Crustacea from Long Island Sound. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA.*, 41(1): 61-66.
- . 1963. Significance of the Cephalocarida, pp. 163-176. En: Whittington, H. B. & W. D. L. Rolfe (eds.), *Phylog. Evol. Crust.*, Special Publication, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.
- & R. R. HESSLER. 1963. The larval development of *Lightiella incisa* Gooding (Cephalocarida). *Crustaceana*, 7: 81-97.
- SCHRAM, F. R. 1977. Paleozoogeography of late Paleozoic and Triassic Malacostraca. *Syst. Zool.*, 26: 367-379.
- . 1982. The fossil record and the evolution of Crustacea, pp. 93-147. En: Abele, L.G. (ed.), *The biology of Crustacea: Systematics, the fossil record, and biogeography*, Academic Press, Nueva York.
- . 1984. Fossil Syncarida. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20: 189-246.
- . 1986. *Crustacea*. Oxford University Press, Oxford y Nueva York. 606 p.
- , R. M. FELDMANN & M. J. COPELAND. 1978. The late Devonian Palaeopalaemonida and the earliest decapod crustaceans. *J. Paleont.*, 52: 1375-1387.
- & C. H. J. HOF. 1998. Fossils and the interrelationships of major crustacean groups, pp. 233-302. En: Edgecombe, O.D. (ed.) *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, Nueva York.

- & C. A. LEWIS. 1989. Functional morphology of feeding in the Nectiopoda, pp. 15-26. En: Felgenhauer, B.E., L. Watling & A.B. Thistle (eds.), *Crustacea Issues* 6.
- & E. MALZAHN. 1984. The fossil Leptostracan *Rhabdouraea bentzi*. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20: 95-98.
- & R. H. MAPES. 1984. *Imocaris tuberculata* from the Upper Mississippian Imo Formation, Arkansas. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20: 165-168.
- SPEARS, T. & L. G. ABELE. 1997. Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA, 169-187. En: Fortey, R. A. & R. H. Thomas (eds), *Arthropod relationships*. Chapman and Hall, Londres.
- WÄGELE, J. W. 1989. On the influence of fishes on the evolution of benthic crustaceans. *Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsf.*, 27: 297-309.
- . 1992. Co-evolution between fishes and crustaceans. *Acta Zool.*, 73: 355-356.
- WALOSSEK, D., 1993. The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fos. Str.*, 32: 1-202.
- & K. J. MÜLLER. 1990. Stem-lineage crustaceans from the Upper Cambrian of Sweden and their bearing upon the monophyletic origin of Crustacea and the position of *Agnostus*. *Lethaia*, 23: 409-427.
- & K. J. MÜLLER. 1992. The 'alum shale window': Contribution of "Orsten" arthropods to the phylogeny of Crustacea. *Acta Zool.*, 73: 305-312.
- & K. J. MÜLLER. 1994. Pentastomid parasites from the Lower Paleozoic of Sweden. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sc.*, 85: 1-37.
- & ———. 1997. Cambrian "Orsten"-type arthropods and the phylogeny of Crustacea, pp. 139-153. In: Fortey, R.A. & R.H. Thomas (eds). *Arthropod relationships*, Chapman and Hall, Londres.
- & ———. 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossils, pp. 185-231. En: Edgecombe, O. D. (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*, Columbia University Press, Nueva York.
- , I. HINZ-SCHALLREUTER, J. H. SHERGOLD & K. J. MÜLLER. 1993. Three-dimensional preservation of arthropod integument from the Middle Cambrian of Australia. *Lethaia*, 26: 7-15.
- WHEELER, W. C., P. CARTWRIGHT & C. Y. HAYASHI. 1993. Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, 9: 1-39.
- WILLS, M. A. 1998. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters, pp. 189-209. En: Fortey, R.A. & R.H. Thomas (eds). *Arthropod relationships*, Chapman and Hall, Londres.
- WILSON, G. D. F. 1992. Computerized analysis of crustacean relationships. *Acta Zool.*, 73: 383-389.
- YAGER, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *J. Crust. Biol.*, 1: 328-333.
- . 1994. Remipedia. In: JUBERTHIE, C. & V. DECU (eds) *Encyclopaedia Biospeologica* Vol. 1: 87-90. Société de Biospéologie, Moulis (C.N.R.S.) -Bucarest (Académie Roumaine).
- & W.F. HUMPHREY. 1996. *Lasioneetes exleyi*, sp. nov., the first remipede crustacean recorded from Australia and the Indian Ocean, with a key to the world species. *Invert. Tax.*, 10: 171-187.

APÉNDICE 5.1

**Clasificación de los Crustacea seguida en el texto.
† = grupos extintos. ? = grupos fósiles problemáticos, de afinidad sistemática incierta (ver texto).**

Clase Remipedia
 Orden Nectiopoda
 Orden Enantiopoda †
Tesnusocaris †
Cryptocaris †
 Clase Maxillopoda
Bredocaris †
Skara †
 Subclase Copepoda
 Subclase Branchiura
 Subclase Mystacocarida
 Subclase Ostracoda
 Subclase Tantulocarida
 Subclase Thecostraca
 Orden Facetotecta
 Orden Ascothoracica
 Orden Cirripedia
 Thoracica
Cyprilepas †
Priscansermarinus †
 Acrothoracica
 Rhizocephalia
 ? Cycloidea †
 ? Thylacocephala †
 Clase Phyllopoda
 Subclase Cephalocarida
 Orden Brachypoda
 Orden Lipostraca †
Lepidocaris †
 Subclase Branchiopoda
Rhebachiella †
 Orden Anostraca
 Orden Conchostraca
 Orden Notostraca
 Orden Kazacharthra †
 Orden Cladocera
 Subclase Phyllocarida
 Orden Leptostraca
 Orden Hymenostera †
 Orden Archaeostraca †
 Orden Hoplostraca †
 Clase Malacostraca
 Subclase Hoplocarida
 Orden Palaeostomatopoda †
 Orden Aeschronectida †
 Orden Stomatopoda
 Suborden Unipeltata
 Suborden Archaeostomatopoda †
 Subclase Eumalacostraca
 Syncarida
 Orden Anaspidacea
 Orden Bathynellacea

Orden Palaeocaridacea †
Peracarida
Orden Amphipoda
Orden Isopoda
Orden Mysidacea
Orden Cumacea
Orden Tanaidacea
Orden Pygocephalomorpha †
Orden Lophogastridacea
Orden Spelaeogriphacea
Eucarida
Orden Amphionidacea
Orden Euphausiacea
Orden Decapoda
Infraorden Carida
Infraorden Stenopodida

Suborden Dendrobranchiata
Suborden Reptantia
Archaeocaris †
Palaeopalaemon †
Infraorden Brachyura
Dromiacea
Imocaris †
Infraorden Anomura
Paguroidea
Infraorden Astacidea
Infraorden Palinura
Línea troncal Crustaceomorpha
Canadaspis †
Martinsonia †
Phosphatocopina †
Bradoriida †

FILOGENIA Y CLASIFICACIÓN DE LOS HEXAPODA

Juan J. Morrone¹

ABSTRACT. The classification of the higher taxa of Hexapoda has been changing for more than two centuries. The great progress made in the past through extensive comparative morphological studies was refined recently under the phylogenetic approach. According to the most recent cladistic analysis (Wheeler *et al.*, 2001, *Cladistics*, 17: 113-169), based on both morphological and molecular data, Hexapoda comprise the classes Entognatha, with orders Diplura, Collembola, and Protura; and Ectognatha or Insecta, with the remaining orders. Basal relationships of the latter are as follows: (Archaeognatha (Zygentoma (Ephemeroptera (Odonata, Neoptera))))). Neoptera are arranged into three large clades: Polyneoptera or orthopteroids (orders Orthoptera, Phasmida, Plecoptera, Embioptera, Grylloblattaria, Dermaptera, Zoraptera, Isoptera, Mantodea, and Blattodea), Paraneoptera or hemipteroids (orders Hemiptera, Thysanoptera, Psocoptera, and Phthiraptera), and Holometabola (orders Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Siphonaptera, Mecoptera, Strepsiptera, and Diptera). Former 'Apterygota' (Entognatha + 'Thysanura'), 'Thysanura' (Archaeognatha + Zygentoma), and 'Palaeoptera' (Ephemeroptera + Odonata) should be abandoned because they represent paraphyletic grades.

INTRODUCCIÓN

Los Hexapoda —también conocidos bajo el nombre Insecta, aunque desde hace un tiempo se reserva este nombre para un taxón menos inclusivo del grupo— constituyen el clado más numeroso

del reino Animalia, calculándose que poseen más de 1,000,000 de especies descritas, las cuales presentan una asombrosa diversidad estructural, funcional, etológica y ecológica. El taxón Hexapoda se caracteriza por la tagmiosis con cabeza, tórax y abdomen; y la presencia de tres segmentos en el tórax, cada uno con un par de patas.

Desde mediados del siglo XIX, muchos autores han especulado acerca del origen y clasificación de los Hexapoda, y aunque algunas de estas teorías ya han sido superadas, poseen interés histórico, por lo cual creo importante referirme a ellas sucintamente. Asimismo, resulta interesante analizar la posición filogenética del phylum Arthropoda, ya que su relación tradicional con los Annelida hasta hace poco fue cuestionada por varios análisis cladísticos, fundamentalmente basados en caracteres moleculares. Al final presento una clasificación filogenética de los Hexapoda, resultado de un análisis cladístico reciente con base en caracteres morfológicos y moleculares (Wheeler *et al.*, 2001).

Con esta contribución finaliza la serie dedicada a la filogenia de los Arthropoda, complementando las contribuciones sobre Chelicerata (Dunlop, 2002), Myriapoda (Edgecombe & Giribet, 2002) y Crustacea (Lange & Schram, 2004).

POSICIÓN FILOGENÉTICA DE LOS HEXAPODA

Los Hexapoda pertenecen al phylum Arthropoda, el cual junto con los Tardigrada y Onychophora constituyen el superphylum Panarthropoda (Nielsen, 1995). Clásicamente (por ejemplo Snodgrass, 1938) se ha considerado que los panartrópodos presentan relaciones cercanas con los Annelida (Fig. 6.1a), empleándose en ocasiones

¹ Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, Apdo. postal 70-399, 04510 México D.F., México.

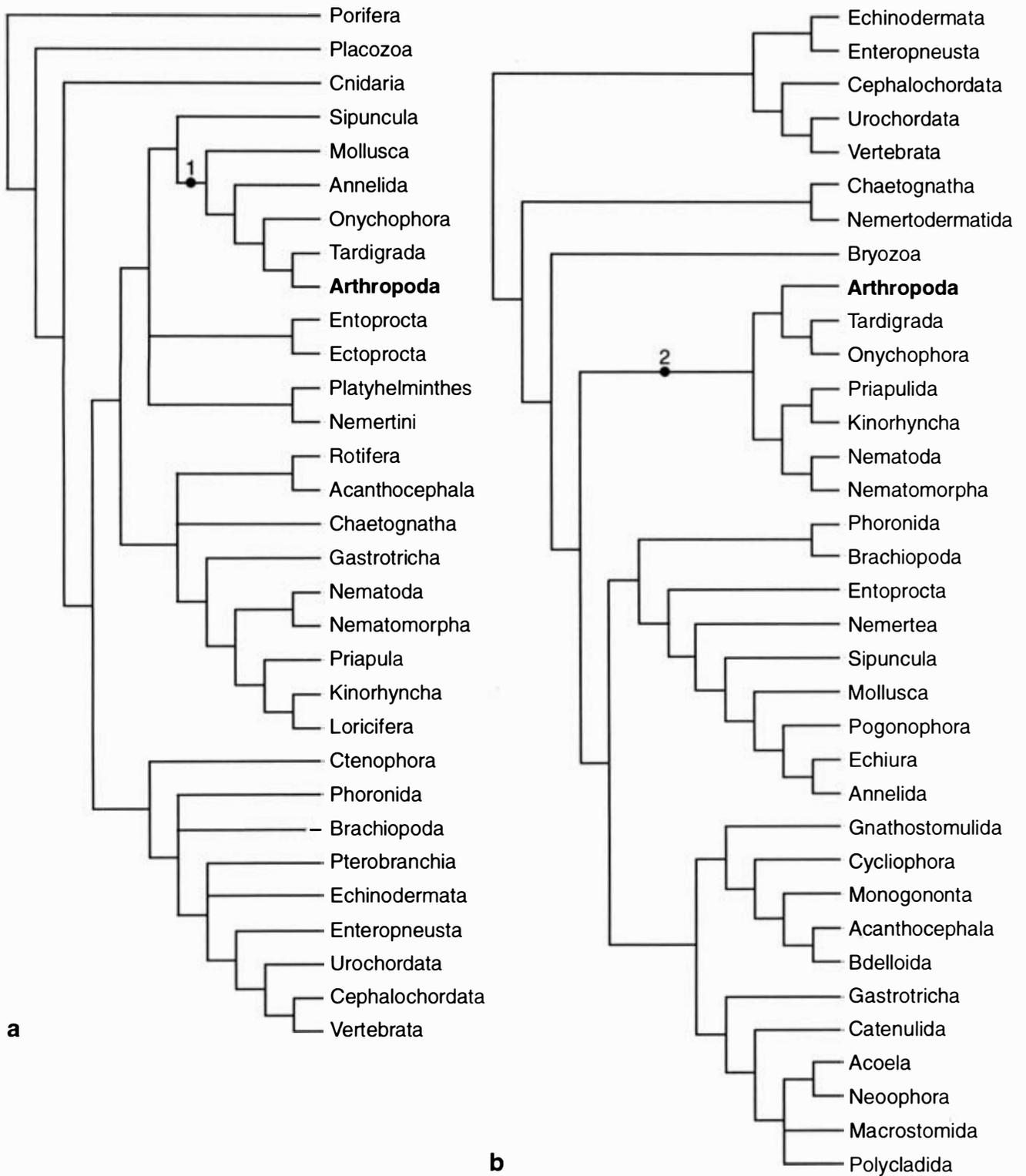


Fig. 6.1. Dos filogenias alternativas del reino Animalia, para mostrar la posición de los Arthropoda. a, Nielsen (1995); b, Giribet (1999). 1= Articulata, 2= Ecdysozoa.

para reunirlos el nombre Articulata, propuesto por Cuvier (1812). Diversos análisis filogenéticos, con base en caracteres morfológicos, confirmaron ampliamente esta idea (Nielsen, 1985, 1995; Brusca & Brusca, 1990; Meglitsch & Schram, 1991; Schram, 1991; Schram & Ellis, 1994; Nielsen *et al.*, 1996).

Desde hace una década y media, numerosos análisis han sugerido que los Annelida en realidad se hallan estrechamente relacionados con otros phyla que poseen larvas de tipo trocoforiano (Mollusca, Sipuncula, Pogonophora y Entoprocta), mientras que los Arthropoda son afines a los 'asquelmintos' o 'pseudocelomados', como Nematoda, Nematomorpha, Kynorhyncha y Priapulida (Fig. 6.1b), con quienes comparten la cutícula quitinosa, el proceso de la muda o ecdisis, órganos de los sentidos e inserciones musculares (Ghiselin, 1988; Kristensen, 1991a; Eernisse *et al.*, 1992). La existencia del clado que reúne a los Arthropoda con los 'asquelmintos', denominado Ecdysozoa, ha sido confirmada por la mayor parte de los análisis filogenéticos más recientes (Winnepenickx *et al.*, 1995, 1998; Garey *et al.*, 1996; Giribet *et al.*, 1996; Halanych *et al.*, 1996; Aguinaldo *et al.*, 1997; Balavoine, 1998; Eernisse, 1998; Giribet & Ribera, 1998; Littlewood *et al.*, 1998; Zrzavý *et al.*, 1998; Giribet, 1999; Garey, 2001). La sinapomorfía más importante de los Ecdysozoa es el proceso de muda o ecdisis, el cual, de acuerdo con Garey (2001), involucraría tal complejidad bioquímica, fisiológica y etológica que es altamente improbable que haya surgido en más de una ocasión, como habría que sostener de aceptar la hipótesis de los Articulata.

La filogenia interna de los Arthropoda, y en particular la posición de los Hexapoda, es una cuestión debatida. Recientemente, Giribet *et al.* (1999) resumieron las hipótesis filogenéticas principales (Fig. 6.2). La hipótesis que hasta la fecha cuenta con mayor soporte (Fig. 6.2a) es la que sostiene que los artrópodos con mandíbulas (crustáceos, miriápodos y hexápodos) constituyen un grupo monofilético, denominado Mandibulata, dentro del cual se reconoce el taxón Atelocerata, para incluir a Myriapoda + Hexapoda (Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Boudreaux, 1987; Briggs *et al.*, 1992; Wheeler *et al.*, 1993; Wheeler, 1998a, b). Otras hipótesis alternativas unen Chelicerata y Crustacea en el taxón Schizoramia (Fig. 6.2b; p. ej., Cisne, 1974; Friedrich & Tautz, 1995) o relacionan a

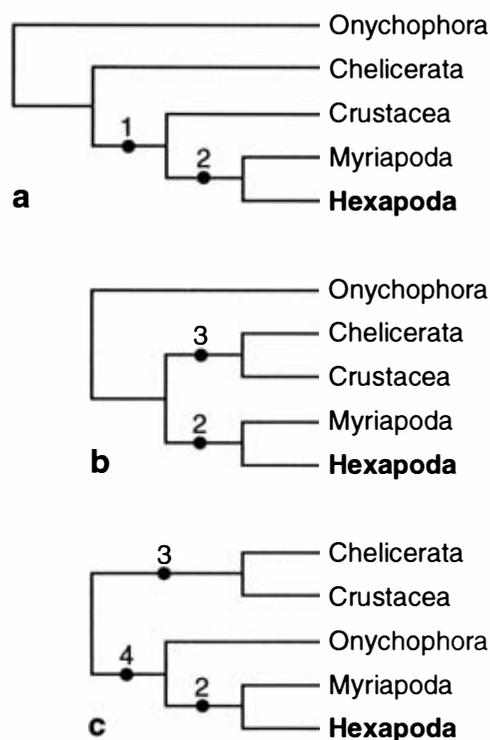


Fig. 6.2. Tres filogenias alternativas del phylum Arthropoda, para mostrar la posición de los Hexapoda. a, Snodgrass (1938); b, Cisne (1974); c, Tiegs & Manton (1958). 1= Mandibulata, 2= Atelocerata, 3= Schizoramia, 4= Uniramia.

los Onychophora con los Atelocerata en el taxón Uniramia (Fig. 6.2c; Tiegs y Manton, 1958). Resulta interesante que estas dos últimas hipótesis también consideran que Myriapoda y Hexapoda son taxones hermanos.

FILOGENIA DE LOS HEXAPODA

Numerosos autores del siglo XIX y principios del XX consideraron una división básica de los Hexapoda en dos grupos: Apteriygota y Pterygota, según carecieran primariamente de alas o las tuvieran, respectivamente (Vidal Sarmiento de Regalía & Díaz, 1986). Esta división continuó hasta mediados del siglo XX; por ejemplo, Borror & DeLong (1954) dividieron la clase Insecta en las subclases Apteriygota (incluyendo los órdenes Collembola, Diplura, Protura y Thysanura) y Pterygota (incluyendo los órdenes restantes).

Dentro de los Pterygota, Latreille (1817) erigió el taxón Thysanura para reunir aquellos taxones basales primitivamente ápteros (a diferencia de los Siphonaptera y otros que carecerían de alas secundariamente). Snodgrass (1938) reconoció que los Protura, Collembola y Diplura estaban más relacionados entre sí que con los Thysanura. Dentro de los Thysanura, Snodgrass (1938) separó a los órdenes Archaeognatha y Zygentoma, debido a la relación más estrecha de estos últimos con los Pterygota.

Varios autores posteriores (Hennig, 1969; Mackerras, 1970; Tuxén, 1970; Kristensen, 1975, 1981) excluyeron a Collembola, Diplura y Protura de los Apteriygota, considerando más conveniente reunirlos en una clase separada, Entognatha, caracterizada por poseer las piezas bucales en cavidades o bolsillos gnatales. Los Thysanura (los únicos Apteriygota que no son entognatos) y Pterygota constituyen los Ectognatha, que no presentan dichas cavidades.

Hennig (1969, 1981) propuso un esquema clasificatorio filogenético completo de los Hexapoda (Fig. 6.3), el cual reconoció la dicotomía básica Entognatha/ Ectognatha. Dentro de los Ectognatha, también consideró que los Thysanura eran un grupo parafilético, distinguiendo los órdenes Archaeognatha y Zygentoma. El segundo es el grupo hermano de los Pterygota, denominándose al clado que los reúne Dicondylia (nombre dado por la presencia de una articulación mandibular secundaria). Dentro de los Pterygota, Hennig reconoció dos clados principales, según si las placas articulares (humeral y axilar) están fusionadas con la base de las venaciones alares o no: Palaeoptera, para reunir los órdenes Ephemeroptera y Odonata; y Neoptera, para los órdenes restantes. Estos últimos, a su vez se agrupan en tres clados principales: Paurometabola, Paraneoptera y Holometabola.

Mackerras (1970) no reconoció la división entre Entognatha y Ectognatha, simplemente dividiendo la superclase Hexapoda en cuatro clases: Diplura, Collembola, Protura e Insecta (= Ectognatha). Dentro de esta última consideró las subclases Apteriygota (incluyendo los órdenes Archaeognatha y Thysanura) y Pterygota. Dentro de los Pterygota, Mackerras (1970) reconoció dos infraclases: Palaeoptera (para los órdenes Ephemeroptera y Odonata) y Neoptera (para los órdenes restantes).

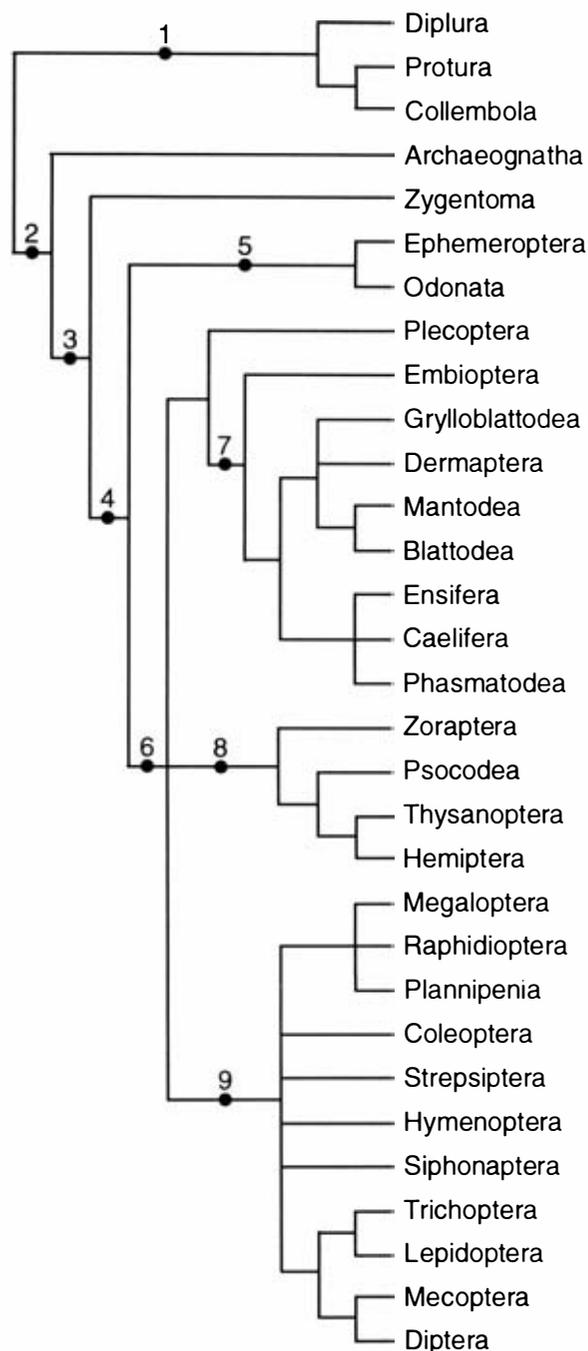


Fig. 6.3. Filogenia de los órdenes de Hexapoda presentada por Hennig (1969). 1= Entognatha, 2= Ectognatha, 3= Dicondylia, 4= Pterygota, 5= Palaeoptera, 6= Neoptera, 7= Paurometabola, 8= Paraneoptera, 9= Holometabola.

En una serie de contribuciones notables, Kristensen (1975, 1981, 1991b, 1995, 1998) llevó a cabo un análisis cladístico de los Hexapoda. El clado-

grama presentado por Kristensen (1981) sustentó varios de los agrupamientos de Snodgrass (1938) y Hennig (1969), como la división básica entre Entognatha y Ectognatha, pero mostró que los Palaeoptera eran un grupo parafilético, pues los Ephemeroptera son más basales y los Odonata son el grupo hermano de los Neoptera.

En las dos últimas décadas se han llevado a cabo varios análisis cladísticos (Minet & Bourgoïn, 1986; Whiting y Wheeler, 1994; Whiting *et al.*, 1997; Carpenter & Wheeler, 1999; Wheeler *et al.*, 2001). El análisis más reciente (Wheeler *et al.*, 2001) combina 275 caracteres morfológicos con 1350 caracteres moleculares (1000 bases de la unidad 18S y 350 bases de la unidad 28S de DNAr). En varios aspectos los resultados de este análisis (Fig. 6.4) coinciden con los esquemas de Hennig (1969) y Kristensen (1981), como la naturaleza monofilética de los taxones Entognatha, Ectognatha, Neoptera, Polyneoptera, Paraneoptera y Holometabola. Asimismo, sustenta la naturaleza parafilética de los 'Apterygota' (Entognatha + 'Thysanura'), 'Thysanura' (Archaeognatha + Zygentoma) y 'Palaeoptera' (Ephemeroptera + Odonata).

CLASIFICACIÓN DE LOS HEXAPODA

A continuación brevemente presento la clasificación filogenética de los Hexapoda, junto con algunos de los caracteres que sustentan los grupos, de acuerdo con el análisis de Wheeler *et al.* (2001).

Superclase Hexapoda. Existen numerosas sinapomorfías para el grupo, como la tagmosis con cabeza, tórax y abdomen; los tres pares de patas torácicas; la presencia de una placa maxilar; las maxilas secundarias fusionadas en un labio; el crecimiento epimórfico (exceptuando los Protura, que son anamórficos); las ommatidias con dos células pigmentarias primarias; y la presencia de trocánter, entre otros. Comprenden dos clases: Entognatha y Ectognatha.

Clase Entognatha. Aunque la monofilia de los Entognatha fue reconocida por varios autores previos (Hennig, 1969; Kristensen, 1981), en algunos de los cladogramas obtenidos por Wheeler *et al.* (2001) empleando solo caracteres morfológicos

resultan un grupo parafilético, pues los Diplura aparecen como el grupo hermano de los Ectog-

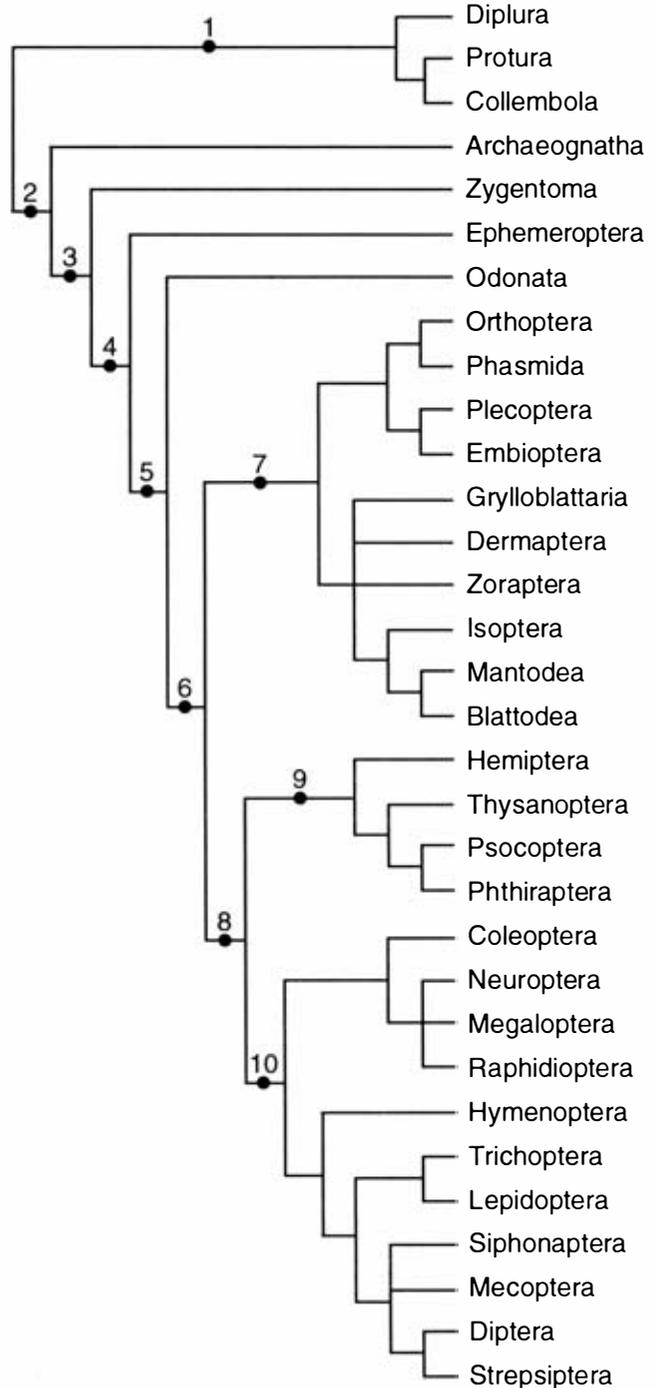


Fig. 6.4. Filogenia de los órdenes de Hexapoda presentada por Wheeler *et al.* (2001). 1= Entognatha, 2= Ectognatha (= Insecta), 3= Dicondylia, 4= Pterygota, 5= Metapterygota, 6= Neoptera, 7= Polyneoptera, 8= Eumetabola, 9= Paraneoptera, 10= Holometabola.

natha. En el análisis de evidencia total presentado por estos autores, sin embargo, los Entognatha (Fig. 6.4, componente 1) resultan claramente monofiléticos. Algunas de las sinapomorfías que justifican este taxón son las piezas bucales entognatas y la pérdida de los ojos compuestos.

Dentro de los Entognatha se reconocen tres órdenes: Diplura, Protura y Collembola. Los dos últimos se reúnen en el taxón Elliplura.

Clase Ectognatha o Insecta. Hay numerosas sinapomorfías que justifican la monofilia de los insectos, como los túbulos de Malpighi bien desarrollados, las antenas anilladas, las dos uñas pretarsales articuladas al tarso, el órgano de Johnston, la presencia de ovipositor, la articulación fémorotibial dicondíllica, la cavidad amniótica y la presencia de ocelos en todos los estadios (ausentes en las larvas de los Eumetabola).

Los Insecta (Fig. 6.4, componente 2) comprenden el orden Archaeognatha y el taxón Dicondylia (Fig. 6.4, componente 3), que agrupa a los órdenes restantes. La monofilia de este último se sustenta en la articulación mandibular dicondíllica, el gonángulo en la base del ovipositor, la presencia de comisuras y conectivos traqueales en el abdomen, y los tarsos con cinco segmentos, entre otros caracteres.

Los Dicondylia comprenden el orden Zygentoma y los Pterygota (Fig. 6.4, componente 4), estos últimos unidos por la presencia de dos pares de alas (perdidas luego en algunos taxones superiores de Neoptera), dos órganos propiorreceptores coxales, la transferencia espermática por cúpula, la articulación pleural fija entre coxa y cuerpo, y la ausencia de vesícula eversible en el segmento abdominal I, entre otros.

Los Pterygota comprenden el orden Ephemeroptera y el taxón Metapterygota (Fig. 6.4, componente 5). La monofilia de estos últimos está sustentada en la articulación mandibular anterior fija, la ausencia de subimago, las patas pterotorácicas con tráqueas posteriores y la pérdida de algunos músculos pterotorácicos.

Los Metapterygota comprenden el orden Odonata y los Neoptera (Fig. 6.4, componente 6), estos últimos unidos por la ausencia de vesículas coxales y de filamento caudal, la flexión de las alas debida a un músculo insertado en el tercer esclerito axilar y la ausencia de coxopleuron, entre otros.

Los Neoptera a su vez comprenden tres superórdenes: Polyneoptera, Paraneoptera y Holometabola. Los dos últimos reunidos constituyen los Eumetabola (Fig. 6.4, componente 8).

Superorden Polyneoptera. Los Polyneoptera (Fig. 6.4, componente 7) reúnen los órdenes 'ortopteroídes'. Algunas sinapomorfías del grupo son la presencia de dos escleritos cervicales, las plántulas tarsales y el *vannus* alargado en las alas posteriores. Los órdenes de Polyneoptera son Orthoptera, Phasmida, Plecoptera, Embioptera, Grylloblattaria, Dermaptera, Zoraptera, Isoptera, Mantodea y Blattodea.

Este superorden es el más heterogéneo de los tres, y su monofilia ha sido debatida ampliamente (Hennig, 1953, 1969; Kristensen, 1975; Boudreaux, 1979), sobre todo al considerar la inclusión de los órdenes Plecoptera, Embioptera y Zoraptera. Ross (1965) y Hamilton (1971, 1972) consideraron que los Plecoptera eran el grupo hermano de los Eumetabola (Paraneoptera + Holometabola). Los Embioptera han sido considerados dentro de los Paraneoptera (Hennig, 1969), como el grupo hermano de los Plecoptera (Boudreaux, 1969), como el grupo hermano de los Phasmatodea (Rähle, 1970) y como parte del clado que incluye a Orthoptera, Phasmatodea y Zoraptera (Kukalová-Peck, 1991). Minet & Bourgoïn (1986) sugirieron que Zoraptera y Embioptera son grupos hermanos.

En cuanto a las relaciones entre los órdenes de Polyneoptera hay varias propuestas. Desde hace tiempo se ha sostenido la monofilia del taxón Dycioptera (Isoptera + Mantodea + Blattodea), dentro del cual los Isoptera eran el grupo hermano de los Blattodea, o incluso estos últimos eran parafiléticos en términos de los primeros (Hennig, 1969; Kristensen, 1975, 1981, 1995). Recientemente, Thorne & Carpenter (1992) y DeSalle *et al.* (1992) postularon que el grupo hermano de Blattodea es el orden Mantodea. Wheeler *et al.* (2001) corroboraron estos resultados y postularon que los Zoraptera son el grupo hermano de los Dycioptera. Por otra parte, estos autores propusieron los agrupamientos Orthoptera + Phasmida, Plecoptera + Embioptera y Grylloblattaria + Dermaptera, sustentados únicamente por caracteres moleculares.

Superorden Paraneoptera. Los Paraneoptera (Fig. 6.4, componente 9) incluyen los órdenes 'hemipteroideos'. Este taxón está sustentado por la ausencia de cercos, la presencia de cuatro túbulos de Malpighi, la ausencia de esternito I, un ganglio abdominal concentrado y los espermatozoides con dos flagelos. Comprenden los órdenes Hemiptera, Thysanoptera, Psocoptera y Phthiraptera.

Dentro de los Paraneoptera, el análisis de Wheeler *et al.* (2001) ha corroborado la relación entre Psocoptera y Phthiraptera, y ha mostrado que Thysanoptera y Hemiptera no constituyen un grupo monofilético, siendo los primeros el grupo hermano de Psocoptera + Phthiraptera.

Superorden Holometabola. También llamados endopterigotas. La monofilia de los Holometabola (Fig. 6.4, componente 10) se sustenta en la metamorfosis completa, los rudimentos alares evaginados al mudar de larva a pupa, la aparición de los genitales externos en la penúltima muda y la articulación tricondíllica entre la coxa y el cuerpo. Comprende los órdenes Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Siphonaptera, Mecoptera, Strepsiptera y Diptera.

Las relaciones entre los órdenes de Holometabola han sido muy discutidas. Ross (1965) postuló que los Hymenoptera eran el orden más basal de Holometabola. Hennig (1969) distinguió cuatro clados principales: Neuropteroidea (Neuroptera + Megaloptera + Raphidioptera), Coleoptera, Hymenoptera y Mecopteroidea (Diptera + Siphonaptera + Mecoptera + Lepidoptera + Trichoptera). Kristensen (1975) distinguió por un lado a Neuropteroidea + Coleoptera y por otro a Hymenoptera + Mecopteroidea; dentro de estos últimos consideró la existencia del taxón Antliophora, para agrupar a Siphonaptera + Diptera + Mecoptera. Boudreaux (1979) consideró a Coleoptera + Strepsiptera como el grupo hermano de todos los demás Holometabola. Whiting & Wheeler (1994), Whiting *et al.* (1997) y Whiting (1998) recientemente han demostrado que los Strepsiptera, en lugar de ser el grupo hermano de Coleoptera, como de modo tradicional se creía, en realidad son el grupo hermano de los Diptera, al constituir ambos el taxón Halteria. Wheeler *et al.* (2001) corroboran la relación de Diptera + Strepsiptera y Lepidoptera + Trichoptera.

REFERENCIAS

- AGUINALDO, A. M. A., J. M. TURBEVILLE, L. S. LINDFORD, M. C. RIVERA, J. R. GAREY, R. A. RAFF & J. A. LAKE. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489-493.
- BALAVOINE, G. 1998. Are Platyhelminthes coelomates without a coelom?: An argument based on the evolution of Hox genes. *Amer. Zool.*, 38: 843-858.
- BORROR, D. J. y D. DELONG. 1954. *An introduction to the study of insects*. Renheart and Wilson, Nueva York.
- BOUDREAUX, H. B. 1979. *Arthropod phylogeny with special reference to insects*. Wiley, Nueva York.
- . 1987. Phylogeny of the Arthropod classes, pp. 82-122. En: *Arthropod phylogeny, with special reference to insects*, Robert Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- BRIGGS, D. E. G., R. A. FORTEY & M. A. WILLS. 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science*, 256: 1670-1673.
- BRUSCA, R. C. & G. J. BRUSCA. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Sunderland.
- CARPENTER, J. M. & W. WHEELER. 1999. Cladística numérica, análisis simultáneo y filogenia de los Hexapoda, pp. 333-346. En: Melic, A., J.J. de Haro, M. Méndez e I. Ribera (eds.), *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Boletín de la S.E.A., núm. 26, Zaragoza.
- CISNE, J. L. 1974. Trilobites and the origin of arthropods. *Science*, 186: 13-18.
- CUVIER, G. 1812. Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne Animal. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, 19: 73-84.
- DESALLE, R., J. GATESY, W. WHEELER & D. GRIMALDI. 1992. DNA sequences from a fossil termite in Oligo-Miocene amber and their phylogenetic implications. *Science*, 257: 1933-1936.
- DUNLOP, J. A. 2002. Phylogeny of Chelicerata, pp. 117-141. En: Llorente Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. III*, UNAM, México D.F.
- EDGECOMBE, G. D. & G. GIRIBET. 2002. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda, pp. 143-168. En: Llorente Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. III*, UNAM, México D.F.
- EERNISSE, D. J. 1998. Arthropoda and annelid relationships re-examined, pp. 43-56. En: Fortey, R. A. & R. H. Thomas (eds.), *Arthropod relationships*, Chapman and Hall, Londres.
- , J. S. ALBERT & F. E. ANDERSON. 1992. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of Spiralian Metazoan morphology. *Syst. Biol.*, 41: 305-330.
- FRIEDRICH, M. & D. TAUTZ. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant Arthropod classes and the evolution of the myriapods. *Nature*, 376: 165-167.
- GAREY, J. R. 2001. Ecdysozoa: The relationship between Cycloneuralia and Panarthropoda. *Zool. Anz.*, 240: 321-330.
- , M. KROTEC, D. R. NELSON & J. R. BROOKS. 1996. Molecular analysis supports a tardigrade-arthropod association. *Invert. Biol.*, 115: 79-88.
- GHISELIN, M. T. 1988. The origin of mollusks in the light of molecular evidence. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 5: 66-95.

- GIRIBET, G. 1999. Ecdysozoa versus Articulata, dos hipótesis alternativas sobre la posición de los artrópodos en el reino Animal, pp. 145-160. En: Melic, A., J. J. de Haro, M. Méndez e I. Ribera (eds.), *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Boletín de la S. E. A., núm. 26, Zaragoza.
- , S. CARRANZA, J. BAGUÑÁ, M. RIUTORT & C. RIBERA. 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, 13: 76-84.
- , G. D. EDGECOMBE & W. C. WHEELER. 1999. Sistemática y filogenia de artrópodos: Estado de la cuestión con énfasis en análisis de datos moleculares, pp. 197-212. En: Melic, A., J. J. de Haro, M. Méndez e I. Ribera (eds.), *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Boletín de la S. E. A., núm. 26, Zaragoza.
- & C. RIBERA. 1998. The position of arthropods in the Animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal Arthropod phylogeny. *Mol. Phylog. Evol.*, 9: 481-488.
- HALANYCH, K. M., J. D. BACHELLER, A. M. AGUINALDO, S. M. LIVA, D. M. HILLIS & J. A. LAKE. 1996. Lophophorate phylogeny. *Science*, 272: 283.
- HAMILTON, K. G. A. 1971. The insect wing, part I. Origin and development of wings from notal lobes. *J. Kansas Ent. Soc.*, 44: 421-433.
- . 1972. The insect wing, part III. Venation of the orders. *J. Kansas Ent. Soc.*, 45: 296-308.
- HENNIG, W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.*, 3: 1-85.
- . 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. *Senckerberg. Büch.*, 214: 1-436.
- . 1981. *Insect phylogeny*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- KRISTENSEN, R. M. 1975. The phylogeny of hexapod 'orders': A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.*, 13: 1-44.
- . 1981. Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Ent.*, 26: 135-157.
- . 1991a. Loricifera, pp. 377-404. En: Harrison, F. W. & E. E. Ruppert (eds.), *Microscopic anatomy of invertebrates, Volume 4: Aschelminthes*, Wiley-Liss, Nueva York.
- . 1991b. Phylogeny of extant hexapods, pp. 125-140. En: Naumann, I. D., P. B. Carne, J. F. Lawrence, E. S. Nielsen, J. P. Spradberry, R. W. Taylor, M. J. Whitten & M. J. Littlejohn (eds.), *The insects of Australia: A textbook for students and research workers*, CSIRO, Melbourne University Press, Melbourne.
- . 1995. Forty years' insect phylogenetic systematics. *Zool. Beitr. N. F.*, 36: 83-124.
- KRISTENSEN, R. M. 1998. The groundplan and basal diversification of the hexapods, pp. 291-294. En: Fortey, R. A. y R. H. Thomas (eds.), *Arthropod relationships*, Systematics Association, Londres.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 141-179. En: Naumann, I. D., P. B. Carne, J. F. Lawrence, E. S. Nielsen, J. P. Spradberry, R. W. Taylor, M. J. Whitten & M. J. Littlejohn (eds.), *The insects of Australia: A textbook for students and research workers*, CSIRO, Melbourne University Press, Melbourne.
- LANGE, S. & F. R. SCHRAM. 2003. Evolución y filogenia de los crustáceos, pp. 93-111. En: Llorente Bousquets, J., J. J. Morrone, O. Yáñez & I. Vargas (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. IV, UNAM, México D.F.
- LATREILLE, P. A. 1817. Rhipiptera, Cuvier Règne Animal. *Insectes. Rev. Ger. Mag. Ent.*, 3: 356-359.
- LITTLEWOOD, D. T., M. J. TELFORD, K. A. CLOUGH & K. RODE. 1998. Gnathostomulida: An enigmatic Metazoan phylum from both morphological and molecular perspectives. *Mol. Phylog. Evol.*, 9: 72-79.
- MACKERRAS, I. M. 1970. *The insects of Australia*. Melbourne University Press, Melbourne.
- MEGLITSCH, P. A. & F. R. SCHRAM. 1991. *Invertebrate zoology*. Oxford University Press, Oxford.
- MINET, J. & T. BOURGOIN. 1986. Phylogenie et classification des hexapodes (Arthropoda). *Cah. Liaison*, 63: 23-28.
- NIELSEN, C. 1985. Animal phylogeny in the light of the trochaea theory. *Biol. J. Linn. Soc.*, 25: 243-299.
- . 1995. *Animal evolution: Interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- , N. SCHARF & D. EIBYE-JACOBSEN. 1996. Cladistic analysis of the Animal kingdom. *Biol. J. Linn. Soc.*, 57: 385-410.
- RÄHLE, W. 1970. Untersuchungen an Kopf und Prothorax von *Embia ramburi* Rimsky-Korsakow 1906 (Embioptera, Embiidae). *Zool. Jahrb. Anat.*, 87: 248-330.
- ROSS, H. H. 1965. *A textbook of entomology*. Wiley, Nueva York.
- SCHRAM, F. R. 1991. Cladistic analysis of Metazoan phyla and the placement of fossil problematica, pp. 35-46. En: Simonetta, A. M. & S. Conway Morris (eds.), *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*, Cambridge University Press, Cambridge.
- & W. N. ELLIS. 1994. Metazoan relationships: A rebuttal. *Cladistics*, 10: 331-337.
- SNODGRASS, R. E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithson. Misc. Collect.*, 97: 1-159.
- . 1950. Comparative studies on the jaws of mandibulate arthropods. *Smithson. Misc. Collect.*, 116: 1-85.
- . 1951. *Comparative studies on the head of mandibulate arthropods*. Comstock Publishing Company, Ithaca.
- THORNE, B. L. & J. M. CARPENTER. 1992. Phylogeny of the Dicyoptera. *Syst. Ent.*, 17: 253-268.
- TIEGS, O. W. & S. M. MANTON. 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, 33: 255-337.
- TUXÉN, S. D. 1970. The phylogenetic significance of entognathy in entognathous apterygotes. *Smithson. Misc. Collect.*, 137: 379-416.
- VIDAL SARMIENTO DE REGALÍA, J. & N. B. DÍAZ. 1986. Consideraciones sobre el origen y principales clasificaciones de los Hexapoda (Arthropoda). *Univ. Nac. La Plata, Fac. Cienc. Nat. Mus., Ser. Téc. Did.*, 14: 1-26.
- WHEELER, W. C. 1998a. Molecular systematics and arthropods, pp. 9-32. En: Edgecombe, G. D. (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*, Columbia University Press, Nueva York.
- . 1998b. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods, pp. 87-96. En: Fortey, R. A. & R. H. Thomas (eds.), *Arthropod relationships*, Chapman & Hall, Londres.

- , P. CARTWRIGHT & C. Y. HAYASHI. 1993. Arthropod phylogeny: A combined approach. *Cladistics*, 9: 1-39.
- , M. F. WHITING, Q. D. WHEELER & J. M. CARPENTER. 2001. The phylogeny of the extant Hexapod orders. *Cladistics*, 17: 123-169.
- WHITING, M. F. 1998. Phylogenetic position of the Strepsiptera: Review of molecular and morphological evidence. *Int. J. Ins. Morphol. Embryol.*, 27: 53-60.
- & W. C. WHEELER. 1994. Insect homeotic transformation. *Science*, 103: 1-14.
- , J. C. CARPENTER, Q. D. WHEELER & W. C. WHEELER. 1997. The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 46: 1-68.
- WINNEPENNICKX, B., T. BACKELJAU, L. Y. MACKEY, J. M. BROOKS, R. DE WACHTER, S. KUMAR & J. R. GAREY. 1995. 18S rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distinct clades. *Mol. Biol. Evol.*, 12: 1132-1137.
- , Y. VANDE PEER & T. BACKELJAU. 1998. Metazoan relationships on the basis of 18S rRNA sequences: A few years later... *Amer. Zool.*, 38: 888-906.
- ZRZAVÝ, J., S. MIHULKA, P. KEPKA, A. BEZDĚK & D. TIETZ. 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14: 249-285.

APORTACIONES FILOGENÉTICAS RECIENTES SOBRE LOS 'APTERYGOTA'¹

Carmen Bach de Roca², Miguel Gaju-Ricart³ & Arturo Compte-Sart⁴

ABSTRACT. The Apterygota *sensu lato* are traditionally divided in two taxonomic groups: Entognatha and Ectognatha, the former with enclosed and the latter with exposed mouthparts. Entognathy is a character shared by Ellioplura (Collembola + Protura) and Diplura, whereas ectognathy is present in Microcoryphia, Zygentoma, and Pterygota. Despite the growing interest in the evolutionary history of the Apterygota *s.l.*, there is at present no agreement on a phylogenetic hypothesis concerning the different lineages within this group. We review the phylogenetic relationships recently presented by different authors, concluding that Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia, and Dicondylia are natural (monophyletic) groups. The taxon Ellioplura (Collembola plus Protura) is not supported, and should not be accepted. There is also no support to consider the Apterygota *sensu lato* as a monophyletic group. The fossil Monura should be included as a suborder of Microcoryphia.

CONSIDERACIONES SOBRE LOS HEXAPODA

Se han hecho muchísimas tentativas sobre la filogenia de los Arthropoda en general y de los Hexapoda en particular. No es fácil condensar todas las aportaciones y vicisitudes que han experimentado el conocimiento y la evolución de los Hexapoda a lo largo de su historia, pero trataremos de dar una idea de las teorías principales que se han formulado en los últimos años, centrándonos en lo esencial en el estudio de las formas primitivamente ápteras, es decir, de los denominados apterigotas o 'insectos sin alas'. Se trata de un conjunto de grupos más o menos independientes entre sí, relativamente modesto en número de especies, pero de una notable heterogeneidad, porque dentro de unas estructuras y una organización general aparentemente simples y a menudo similares, se encuentran notables diferencias que permiten suponer un origen diverso y un proceso evolutivo lento muy influido por factores ambientales (edáficos), que han remodelado los caracteres primitivos básicos, mezclando homologías y homoplasias. Aunque los fósiles son escasos en varios de los grandes grupos (clases u órdenes) hay representantes muy antiguos, del Devónico o Carbonífero, en los que es curioso comprobar ciertas estructuras características similares a las actuales, mientras que otras son tan diferentes que hacen dudar de si se trata de entidades taxonómicas equivalentes pero distintas o bien etapas primitivas del desarrollo evolutivo de linajes que ahora, tal vez por adaptaciones al medio, parecen más antiguas (más generalizadas, en términos hennigianos).

Lo que precede ha motivado puntos de vista muy distintos, ya en los autores antiguos. Como

¹ Trabajo originalmente publicado en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Méndez & I. Ribera (eds.), 1999, *Evolución y filogenia de Arthropoda*, Boletín de la S. E. A., núm. 26, Zaragoza, pp. 379-395.

² Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, 08192 Bellaterra, Barcelona, España.

³ Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, Av. S. Alberto Magno s/n, 14004 Córdoba, España.

⁴ Departamento de Biodiversidad, Museo Nacional de Ciencias Naturales, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.

señala Denis (1965), la mayoría de autores como Brauer, Lubbock, Gegenbauer o Palmen admitieron los Apterygota como un grupo primitivo, mientras que Emery y Lankester consideraron que eran ortópteros degenerados, y Camerano y Grassi opinaron que eran ortópteros neoténicos. Suponían que primeramente eran alados y luego perdieron las alas, por evolución; Sulc (1927) señaló los lóbulos paranotales de los lepismátidos como alas vestigiales. Es de resaltar que Tothill (1916; en Denis, 1965), creyó advertir en estos hexápodos incluso más caracteres especializados (derivados) que generalizados, aunque Denis (1965) señala que la especialización se ha ido desarrollando a partir de condiciones muy generalizadas. Como veremos, las estructuras bucales de tipo entotrofo (entognatas) pudieron desarrollarse independientemente varias veces, a partir de una morfología generalizada ectotrofa, del mismo modo que la pérdida de órganos de visión e incluso de las antenas, debió ser a costa de unos antecesores oculados y antenados; los cóndilos de las mandíbulas se encuentran únicos o dobles aparentemente en un mismo grupo taxonómico, dando pie a dudas sobre un posible proceso evolutivo divergente de un mismo linaje, o de la probable independencia filogenética de ambos grupos.

Las diferencias entre los diversos taxones parecen evidenciar una profunda separación filogenética de varios grupos, al menos cinco, de Apterygota. Creemos interesante examinar sus características y la relación que puedan tener con los demás Hexapoda. Desde que Hennig (1966) utilizó el método de la sistemática filogenética, más comúnmente conocido como cladística, para estudiar la filogenia de los Hexapoda, se han realizado muchos estudios sobre este grupo, dando como resultado la existencia de diversas teorías sobre su origen: monofilia, difilia o polifilia. Cada una de estas teorías ha sido apoyada por diversos autores. Son partidarios de la polifilia Anderson (1973, 1979), Manton (1977), Fryer (1992, 1996). Una serie de autores ha dado soporte a la teoría difilética como por ejemplo Tiegs & Manton (1958), Cisne (1974), Hessler & Newman (1975), Bergström (1980, 1992), Hessler (1992), entre otros. Apoyan la teoría monofilética Paulus (1979), Boudreaux (1979), Weygolt (1979, 1986), Brusca & Brusca (1990), Wägele (1993), Kristensen (1975, 1981, 1989,

1991, 1995, 1998), Bourgoin (1996), Deutsch (1997) y otros. Hoy, parece admitido por muchos autores, además de los citados, que los Hexapoda constituyen un grupo monofilético y así lo entienden los autores del presente capítulo.

Hasta aquí nos hemos referido al término Hexapoda y no hemos mencionado a los Insecta. Ambos términos han sido considerados sinónimos, pero actualmente hay una tendencia muy acusada en considerar a los Hexapoda como una superclase, que comprende una serie de grupos que comparten, entre otras características, la posesión de tres pares de patas. Algunos de ellos son ápteros en todo su linaje y esta condición primitiva ha hecho que se los denomine Apterygota, por oposición a los alados o ápteros por derivación secundaria, denominados Pterygota. Sin embargo, las características de dos o tres órdenes (Collembola, Protura y tal vez Diplura), que tienen las piezas bucales ocultas por un repliegue cefálico (Entognatha), hace que se los considere primitivos y distintos a los demás, por lo que frecuentemente se los llama Parainsecta. Los verdaderos Insecta serían los demás órdenes con las piezas bucales expuestas (Ectognatha), constituidos por dos órdenes que tienen las mandíbulas con un cóndilo (Microcoryphia o Archaeognatha y el orden fósil Monura), y todos los demás con mandíbulas dicondíllicas constituidos por dos conjuntos muy desiguales, los Zygentoma o Thysanura s.s. y los órdenes de Pterygota 'típicamente' alados.

Como veremos, el nivel taxonómico de los diversos grupos mencionados varía considerablemente según sean los autores y los caracteres tomados en consideración. No obstante, a grandes rasgos, puede decirse que los Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia, Monura y Zygentoma constituyen un conjunto heterogéneo cuyas afinidades filogenéticas dudosas solo tienen como carácter común el apterismo primitivo, es decir, son Apterygota *s.l.*, ya que esta denominación, como comentaremos más adelante, puede reservarse para un conjunto reducido de estos hexápodos, o bien considerarse en desuso.

La clasificación que se encuentra en la mayoría de obras de entomología (Mackerras, 1970; Carpenter, 1992; Naumann, 1994 y otros) hace que los términos Hexapoda e Insecta no sean sinónimos, siendo los Hexapoda lo que podríamos denomi-

nar 'insectos *sensu lato*', que antes incluían dos grupos: Apterygota o insectos primitivamente ápteros, y Pterygota o insectos con alas o secundariamente ápteros. Los primeros, a su vez, estaban divididos en Entognatha y Ectognatha. Los Entognatha comprendían los órdenes Collembola, Protura y Diplura, y los Ectognatha, el orden Thysanura que posteriormente se separó en dos: Microcoryphia (=Archaeognatha) con cabeza poco visible dorsalmente y mandíbulas monocondílicas, y Zygentoma o Thysanura s.s. con cabeza visible dorsalmente y mandíbulas dicondílicas (Fig. 7.1). Ahora se considera que los Hexapoda comprenden una serie de grupos: clase y orden Collembola, clase y orden Protura, clase y orden Diplura, y clase Insecta con dos subclases: Apterygota (con los órdenes Microcoryphia y Zygentoma) y Pterygota (Fig. 7.2).

Vemos por tanto que los Apterygota *s.l.*, es decir, todos los hexápodos ápteros, comprenden clados generalmente admitidos como órdenes: Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia y Zygentoma. En la figura 7.3 se señalan algunas de las agrupaciones que han experimentado estos órdenes. Hechas estas consideraciones, trataremos cada uno de los grupos por separado para luego discutir su posible posición filogenética. A partir de ahora, trazaremos la historia de los Apterygota basándonos tanto en los datos conocidos de las formas fósiles como de las vivientes y en éstas en los conocimientos anatómicos (externos e internos), embriológicos, de funcionalidad, etológicos, anatomía comparada, análisis de proteínas, moleculares y otros más.

CARACTERÍSTICAS TAXONÓMICAS

Hexapoda Entognatha. Según Boudreaux (1979), siguiendo esencialmente a Hennig (1953), los órdenes que componen los entognatos: Collembola, Protura y Diplura constituyen el grupo hermano de los restantes Hexapoda y forman un conjunto monofilético que denomina asimismo Entognatha, con categoría de subclase. Dentro de este grupo, se han reconocido dos grupos hermanos en los Diplura y los Elliplura (= Collembola + Protura), ya que todos los entognatos comparten una serie de autapomorfías como son la modificación de las

piezas bucales y su inclusión dentro de un repliegue cefálico u oral; reducción de los palpos; reducción de los órganos visuales en los Collembola (Paulus, 1972, 1979), que faltan completamente en los Protura y Diplura; reducción casi total de los ciegos gástricos y de los tubos de Malpighi.

Entre los Entognatha, se han reconocido relaciones entre los Diplura y los Elliplura por numerosos autores (Tuxen, 1959, 1970; Lauterbach, 1972; Kristensen, 1975, 1981, 1991; Boudreaux, 1979; Hennig, 1981; Stys & Bilinski, 1990; Machida *et al.*, 1996). Por otro lado, Manton (1977, 1979), Koch (1997, 1998) y Kraus (1998), basándose en características de los Elliplura y Diplura creen que la entognatía es una característica adquirida por convergencia y, por tanto, no hay afinidades entre los tres taxones, pero las características anatómicas a las que alude Manton (1977, 1979), no son convincentes según Kristensen (1975, 1981, 1991).

Jamieson (1987), estudiando la evolución del esperma en los insectos, concluyó que un axonema simple con un anillo de nueve dobletes rodeando un par de túbulos centrales (9+2) es un carácter plesiomórfico de los artrópodos. Los colémbolos presentan este esquema, los proturos carecen del doblete central y pueden tener modelos de axonema como 12+0 o 14+0. Los Diplura, además del modelo 9+2 presentan rodeando a este conjunto un anillo de nueve túbulos accesorios simples, es decir, la configuración es 9+9+2. Este mismo tipo lo encontramos en Microcoryphia, Zygentoma (Fig. 7.4) y muchos Pterygota. El tipo 9+9+2 puede ser considerado sinapomórfico de los Diplura + Insecta (Kristensen, 1995) y así existirían dos grupos de Entognatha, los Diplura y los Elliplura (= Parainsecta = Collembola + Protura).

Elliplura (= Parainsecta). Los constituyentes de este grupo se denominan así por la carencia de cercos y comprende formas pequeñas cuya longitud máxima no sobrepasa los 8 mm. Los dos clados que los constituyen comparten una serie de sinapomorfías, como la reducción de los palpos maxilares y labiales, la presencia de un surco medio ventral posterior a la cabeza y que se extiende por el tórax e incluso, en los Collembola, hasta el primer urito, la 'línea ventralis', presencia de grandes células neurosecretoras (=ganglios epifaringeos) (François, 1969) y pretarso constituido por

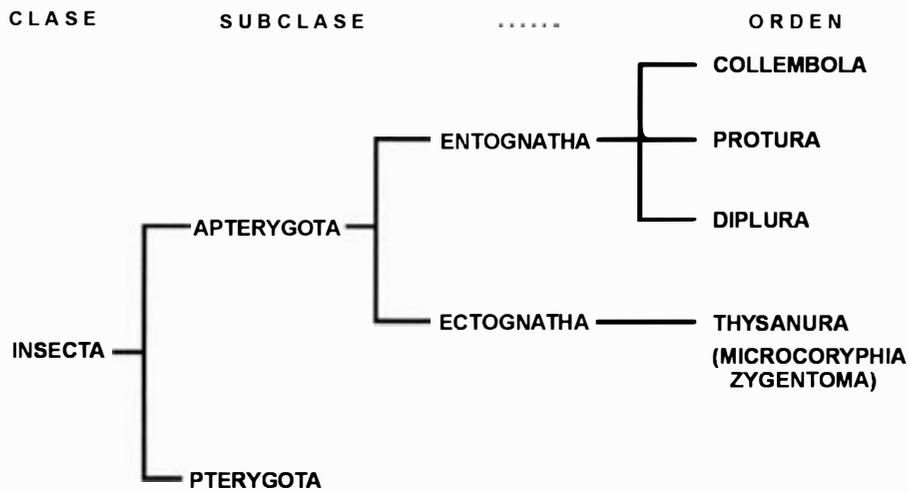


Fig. 7.1. Esquema de clasificación de los Insecta.

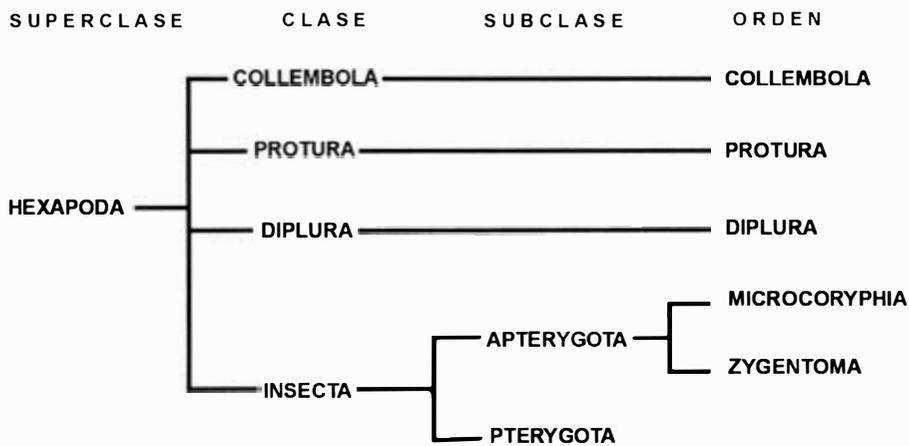


Fig. 7.2. Esquema de clasificación de los Hexapoda.

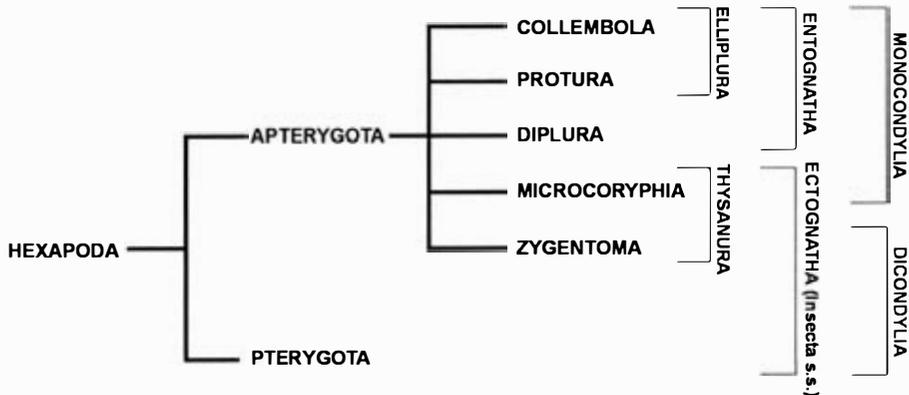


Fig. 7.3. Algunas de las agrupaciones que han experimentado los cinco órdenes de Apterygota.

una sola uña, aunque este último carácter es cuestionado por Kristensen (1981).

Los Elliplura no solo son fenéticamente distintos entre sí, sino entre los demás hexápodos. La carencia de espiráculos abdominales ha sido considerada como una autapomorfía de los Elliplura. La monofilia de los Elliplura es mantenida por Kristensen (1991), pero rechazada por otros autores, como por ejemplo Stys & Bilinski (1990) y Bilinski (1993).

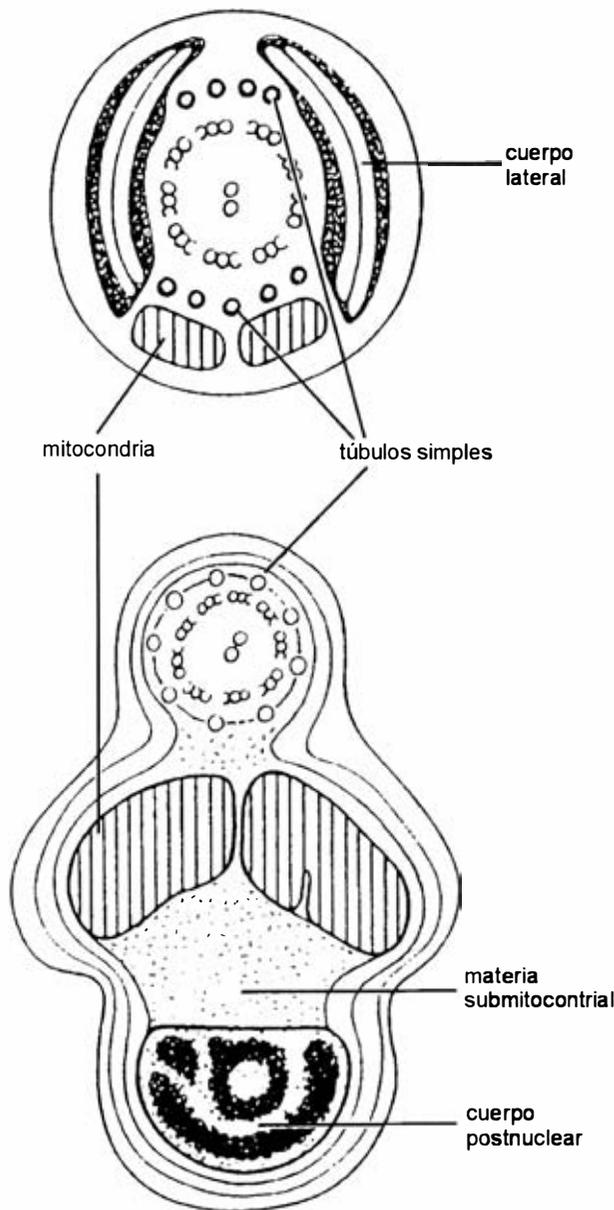


Fig. 7.4. Sección transversal de un espermatozoide, tomada posterior al núcleo: A. *Microcoryphia*; B. *Zygentoma*. Modificado de Wingstrand (1973).

Collembola. Son hexápodos de tamaño pequeño (0.25 a 8 mm de longitud), por ello son poco esclerotizados. Presentan una serie de autapomorfías, como el pequeño número de uritos (solo seis) y apéndices especializados en el abdomen, el tubo ventral o colóforo en el primer urito, el retináculo en el tercero y la furca en el cuarto. Las patas torácicas tienen el penúltimo artejo muy alargado que comprende la unión de la tibia y el tarso formando un tibia-tarso. Los espiráculos, cuando presentes, se abren en la cabeza (Fig. 7.5). El pequeño número de uritos y el tipo de segmentación del huevo (holoblástica), son características únicas dentro de los Hexapoda. Las antenas presentan musculatura en todos los antenómeros excepto en el último (carácter que comparten con los miriápodos). Gonoporo en el último urito y desarrollo epimórfico.

Protura. Hexápodos pequeños, menores de 2 mm de longitud, delicados y de cuerpo alargado (Fig. 7.6). Presentan una serie de autapomorfías, como la carencia de antenas, ojos y tentorio. En la cabeza se encuentran unos pseudocelos que se habían considerado vestigios de antenas (Tuxen, 1959), pero François (1959) demostró que dicha estructura está innervada por el protocerebro y carece de musculatura, por tanto, no puede considerarse un vestigio antenal. El primer par de patas está dirigido hacia adelante y asume las funciones propias de las antenas ya que están recubiertas por gran cantidad de sensilios. Presentan apéndices abdominales pequeños, vestigiales en los tres primeros uritos. El gonoporo se abre en el último urito. Su desarrollo postembrionario es anamórfico, al igual que en la mayoría de los miriápodos.

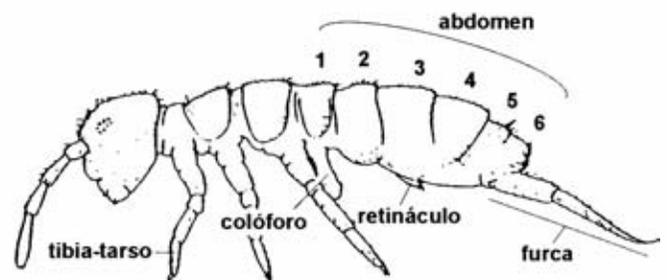


Fig. 7.5. Colémbolo en vista lateral. Redibujado de Naumann (1994).

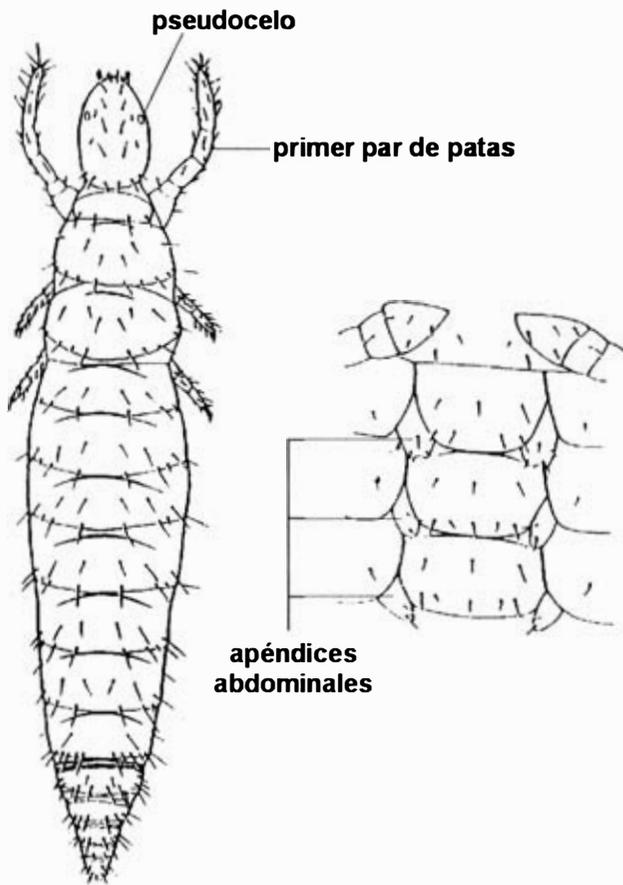


Fig. 7.6. Protura: A. Vista dorsal; B. parte anterior del abdomen en vista ventral. Redibujado de diversos autores.

Diplura. Hexápodos pequeños, de 2 a 5 mm de longitud sin contar los filamentos caudales, aunque algunos pueden alcanzar 5 cm; sin pigmento, presentando una serie de sinapomorfías como son la carencia de órganos visuales, presencia de antenas con musculatura en todos los antenómeros excepto el último (carácter compartido con los miriápodos y los colémbolos). Sin brazos anteriores tentoriales (Boudreaux, 1979) o sin tentorio (François, 1971). Koch (1997, 1998) considera los apodemas cefálicos anteriores y posteriores como apodemas tentoriales verdaderos. En el embrión se observan 11 uritos, pero al eclosionar el huevo, solo se encuentran diez. Estilos en los urosternos (bien desarrollados en los Campodeidae, pero pequeños en las Japygidae). Algunos presentan vesículas exértiles en los ocho primeros urostemos o en los II-VIII. Los cercos son distintos según los

grupos de dipluros, lo que se considera una autapomorfía (Fig. 7.7).

La evolución de las tráqueas ha seguido dos direcciones. En las Campodeidae no existen espiráculos abdominales, estando presentes tres pares de espiráculos torácicos; por el contrario en las Japygidae existen nueve pares de espiráculos abdominales, dos pares en el mesotórax y uno en el metatórax. A veces solo se hallan dos pares de espiráculos en el tórax, por tanto las Japygidae presentan el modelo 3+9 ó 2+9 pares de espiráculos, dependiendo de los grupos. Manton (1972, 1977), estudiando la musculatura de los apéndices, comprobó la existencia de un solo músculo trocánter-femoral y un solo cóndilo o pivote femuro-tibial.

Kristensen (1971, 1975) duda de la monofilia de los Diplura y la acepta con reservas basándose en el estudio de Manton, citado anteriormente, sobre la musculatura y cóndilos de los apéndices y que es común a todos los dipluros. También están de acuerdo con esta concepción y creen que los Diplura no son monofiléticos y tendrían que separarse en dos grupos, los Campodeoidea y los Japygoidea (Dunger, 1994; Koch, 1997, 1998; Kraus, 1998). Kukalová-Peck (1991) opina que parecen tener una mayor relación con los insectos s.s. que con los demás entognatos, y cree que constituyen

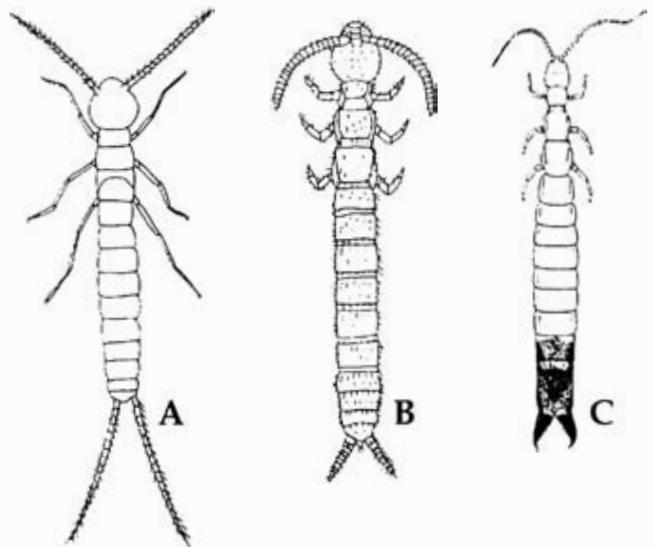


Fig. 7.7. Diplura: A. Campodeidae; B. Anajapygidae; C. Japygidae. A y B, originales, C, tomado de Naumann (1994).

el grupo hermano (entognato) de todos los demás insectos (ectognatos).

Hexapoda Ectognatha = Insectos s. s. = Insecta.

La monofilia de los insectos que comprende los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota parece bien fundada y la mayoría de autores están de acuerdo. Los dos primeros taxones se habían unido anteriormente en el taxón único 'Thysanura', pero basándose en la articulación de las mandíbulas y otras razones fundadas, se considera a los Microcoryphia como monocondílicos (Monocondylia) y a los Zygentoma = Thysanura s.s. como dicondílicos y unidos cladísticamente con los Pterygota (Dicondylia). Los tres grupos tienen una serie de sinapomorfías en común como son la estructura de la antena que solo presenta musculatura en el primer antenómero, el escapo, y carece de musculatura en los restantes; el segundo antenómero, el pedicelo, posee una serie de organitos sensitivos, órganos cordotonales, cuyo conjunto constituye el órgano de Johnston. El endoesqueleto cefálico o tentorio está bien desarrollado, principalmente los brazos posteriores que forman una barra transversa. Las patas torácicas tienen los tarsos subsegmentados y el pretarso está constituido por dos uñas que se articulan con el tarsómero distal. Las hembras presentan un ovipositor u oviscapto apendicular en los uritos octavo y noveno. El abdomen termina en un filamento caudal o paracercos multianillado que se desarrolla a partir del tergo del decimoprimer urito. Por regla general los espiráculos respiratorios siguen la fórmula 2+8. En el desarrollo embrionario aparece ya la cavidad amniótica.

Microcoryphia = Archaeognatha. Boudreaux (1979) considera a este grupo como el grupo hermano de los Dicondylia (Zygentoma + Pterygota). Recibe el nombre de Microcoryphia debido a que, como ya hemos indicado, en vista dorsal, el vértex es muy pequeño y está parcialmente recubierto por el pronoto que es muy ancho. Presentan ojos compuestos muy grandes que se unen en la línea media cefálica, este carácter puede considerarse una apomorfía (Larink, 1997). Según este mismo autor, también son apomorfías la presencia de tráqueas sin anastomosis, la carencia de estigmas respiratorios en el primer urito, los cercos mul-

tianillados, la habilidad para saltar, el cuerpo recubierto de escamas, sensilios especiales, gonopodos específicos, su comportamiento reproductor, la cutícula del blastodermo y el presentar la cavidad amniótica abierta. Como plesiomorfía podría citarse el gran número de vesículas exétilas (Fig. 7.8). Las mandíbulas son monocondílicas y presenta estilos en las patas y urosternos.

Zygentoma = Thysanura s.s. Unidos anteriormente a los Microcoryphia, se han separado de ellos por su dicondilia. La dicondilia representa un escalón importante en el nivel evolutivo, por ello se consideran muy próximos a los Pterygota constituyendo ambos los Dicondylia (*sensu* Hennig, 1969) y el grupo hermano de los Microcoryphia (Kukalová-Peck, 1998).

Los Zygentoma poseen una serie de caracteres plesiomórficos, como las mandíbulas dicondílicas y los cercos anillados, y otra serie de apomorfías como la reducción de los ojos compuestos llegando a faltar en algunas especies, la carencia de ocelos, la falta de estilos en las patas y la reducción de los estilos y vesículas coxales en el abdomen, poseyendo también algunas autapomorfías como la presencia de dos cóndilos entre el fémur y la tibia, tráqueas con anastomosis, muchos sensilios especiales y un comportamiento reproductor específico.

Los Zygentoma comprenden una serie de familias bastante diversas (Lepidotrichidae, Nicoletiidae, Lepismatidae, Ateluridae y Maindroniidae), por ello la monofilia de los Zygentoma no está totalmente clara (Fig. 7.9). En 1961, Wygodzinsky describió un representante de la familia Lepidotrichidae, de la que solo se conocían formas fósiles halladas en el ámbar del Báltico. Se trata de *Tricholepidion gertschi*, dicha especie ha retenido una serie de caracteres primitivos (plesiomórficos) en relación con las restantes familias conocidas: cuerpo no recubierto de escamas, ojos compuestos laterales, tres ocelos, tarso con cinco tarsómeros y pretarso con dos uñas, vesículas coxales en los uritos II-VII, estilos en los uritos II-IX y carencia de proventrículo. Según Kristensen (1998) quizá *Tricholepidion* es el grupo hermano de los restantes Dicondylia y la familia se tendría que elevar al rango de orden. Por otro lado, *T. gertschi* comparte con los miembros de la familia Nicole-

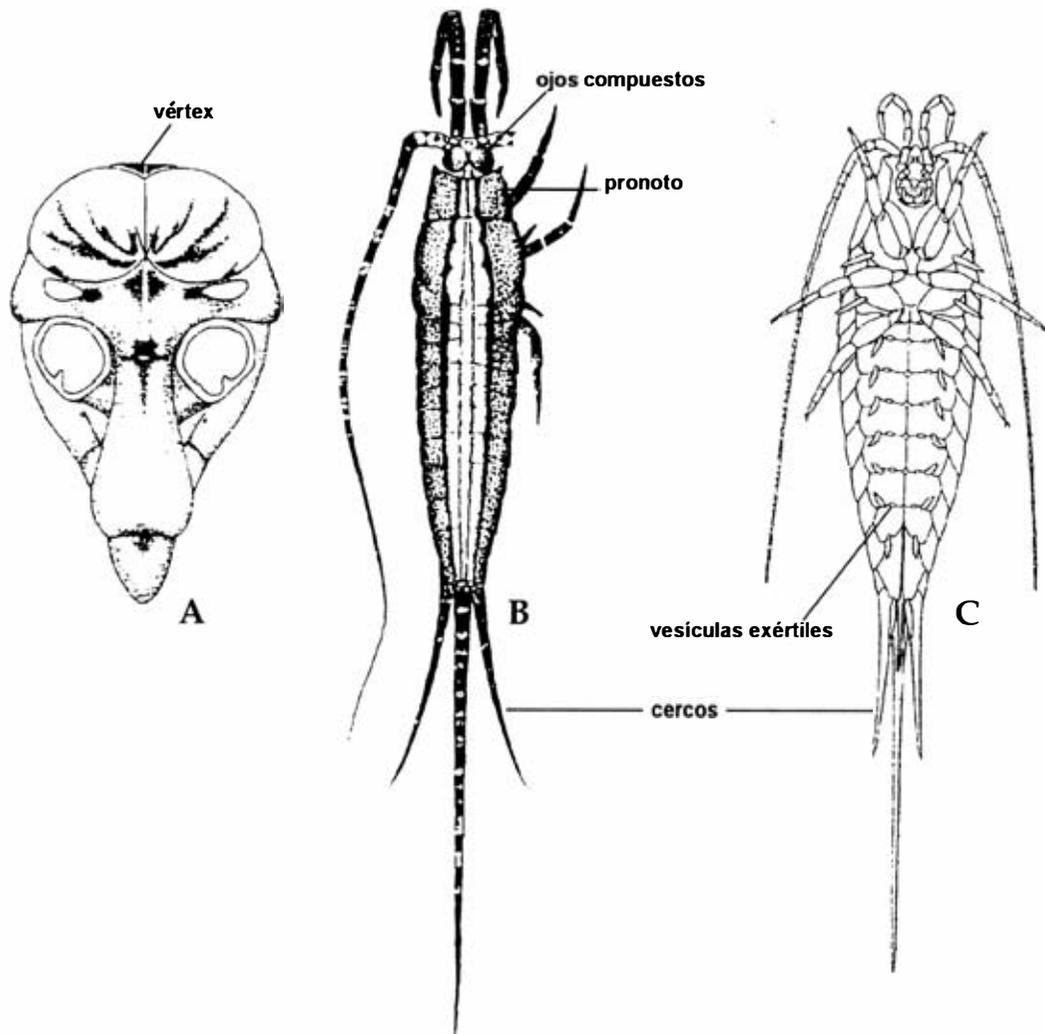


Fig. 7.8. Microcoryphia: A, Cabeza vista frontal; B, vista dorsal; C, vista ventral. A y B, originales; C, redibujado de Naumann (1994).

tiidae un tipo único de sensilio, probablemente un carácter apomórfico, en el filamento terminal y otras apomorfías con los restantes Zygentoma como la disposición de los ovarios y el ovipositor, los folículos testiculares y el pene. Por desgracia no se conoce el desarrollo embrionario de los Zygentoma, excepto por lo que se refiere a la familia más numerosa del orden que es la Lepismatidae (Anderson, 1973; Larink, 1983).

REGISTRO FÓSIL

El conocimiento de las formas fósiles siempre ha ayudado de modo significativo al reconocimien-

to de las características plesiomórficas o apomórficas (caracteres primitivos o derivados, en especial), principalmente cuando estas características se comparan con rigor con las formas vivientes. Refiriéndonos a las formas fósiles y dentro de los órdenes que nos ocupan, los primeros fósiles conocidos pertenecen al orden Collembola (Fig. 7.10). Son del Paleozoico, en concreto del Devónico de Escocia, y este fósil también es el más antiguo conocido dentro de los Hexapoda. Se trata de *Rhyniella praecursor* y es muy parecido a los colémbolos actuales. Carpenter (1992) lo considera de familia dudosa, mientras que Ross y Jarzembowski, en Benton (1993), los incluyen entre las Isotomidae. Posteriormente se han descrito otros

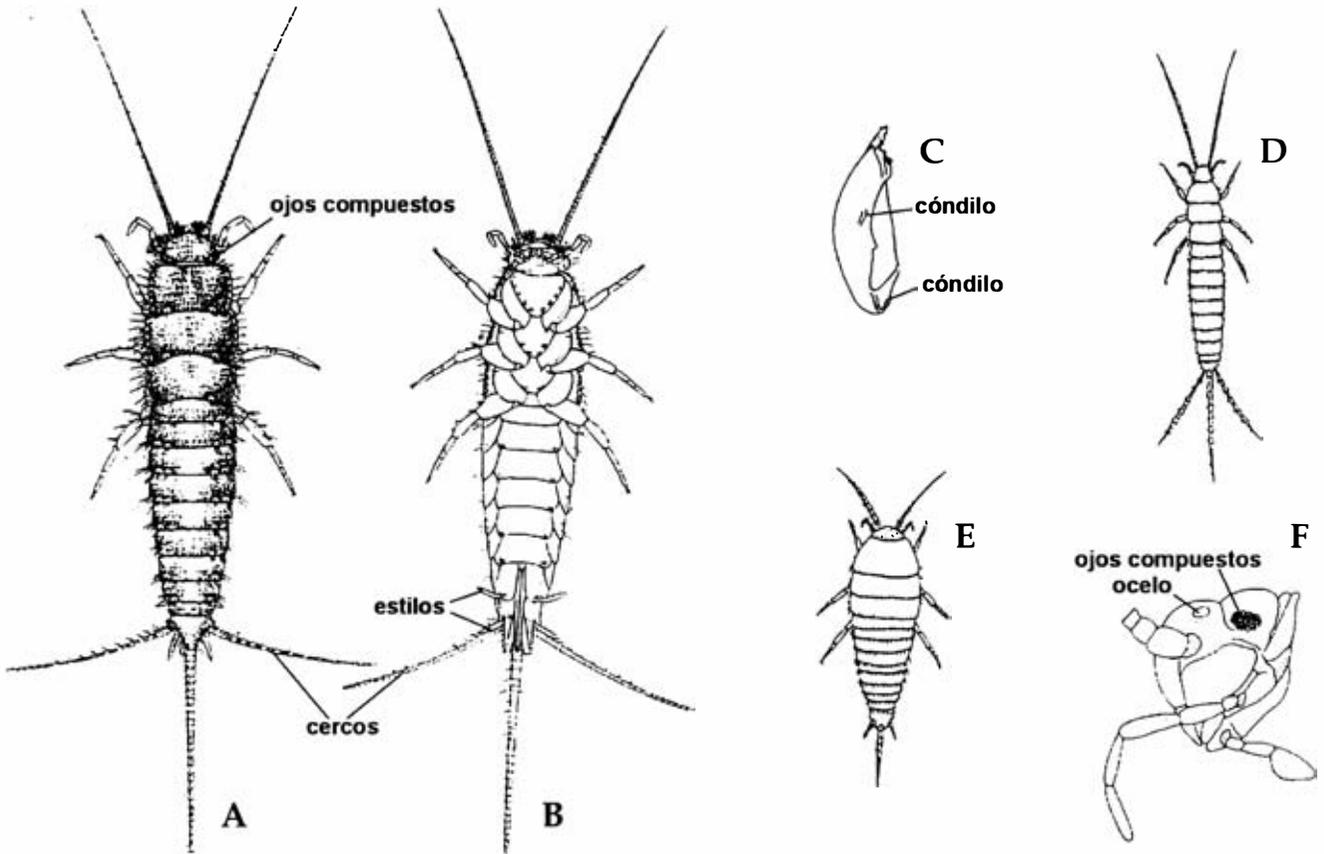


Fig. 7.9. Zygentoma: A. Lepismatidae, vista dorsal; B. id. ventral; C. Mandíbula, D. Ateluridae; E. Nicoletiidae; F. Lepidotrichidae. Modifiedo de diversos autores.

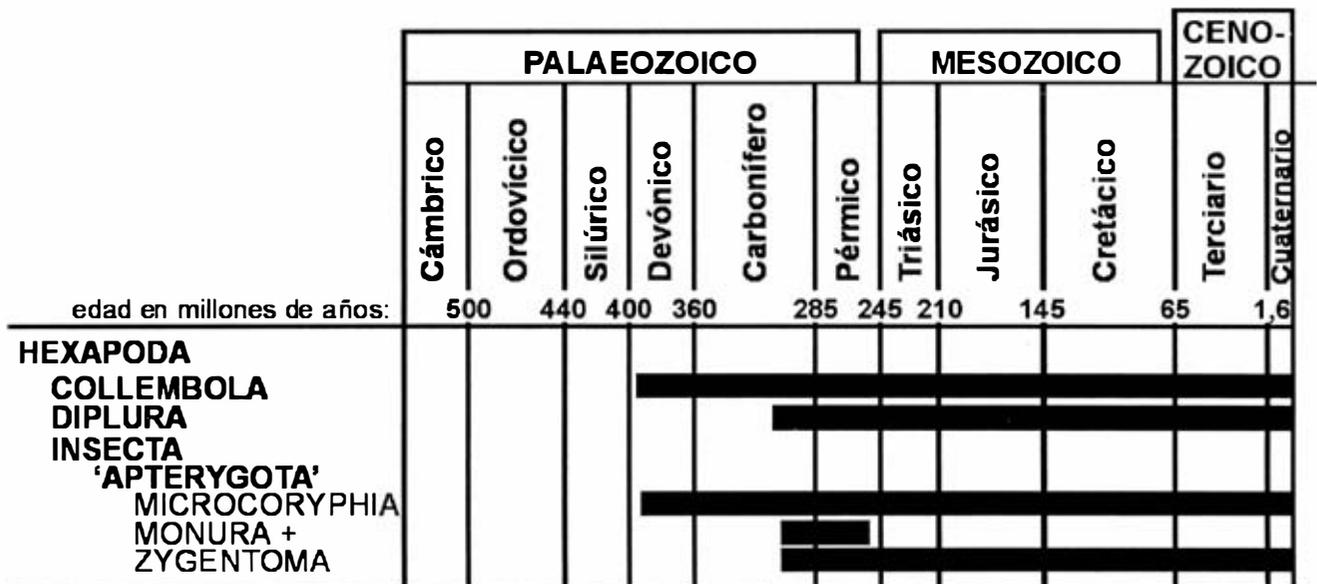


Fig. 7.10. Historia geológica de los Apterygota.

colémbolos tanto de la Era Primaria como de la Secundaria (Cretáceo) y Terciaria (Eoceno y Oligoceno). Todos ellos presentan las piezas bucales ocultas por un repliegue cefálico al igual que los colémbolos actuales (Greenslade, 1988), por ello no proporcionan muchos datos suplementarios para estudios morfológicos.

De los Protura no se conocen restos fósiles. Hasta el trabajo de Kukalová-Peck (1987) solo se conocían Diplura fósiles del Terciario, como *Oncytajapyx schmidtii*, *Plioprojapyx primitivus* y *O. onychis*, todos descritos por Pierce (1950, 1951), del Paleoceno, de familia incierta según Carpenter (1992); *Campodea darwini* (Campodeidae) y *Ocellia articulicornis* (Ocellidae), son del ámbar báltico, del Oligoceno. Con la descripción, por dicha autora, de *Testajapyx thomasi* del Carbonífero de Illinois (Fig. 7.11), se adelanta en el tiempo el conocimiento de los Diplura. Kukalová-Peck (1987) creó para dicha especie la familia Testajapygidae que presenta, según la descripción original, varias características de los Diplura actuales pero también comparte otras con los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota. Con base en un estudio muy detallado de *T. thomasi* y comparando las homologías entre formas entognatas, ectognatas y miriápodos, así

como la estructura general de los artrópodos, Kukalová-Peck (1987) considera que los Diplura pertenecen al grupo de los insectos s.s. y que forman el grupo hermano de los insectos Ectognatha, ya que los dipluros ancestrales (Diplura) derivaron del mismo antepasado común. Los Ectognatha, en el curso de la evolución adquirieron la prognatía y las piezas bucales llegaron a incluirse dentro de unos lóbulos epicoxales que fueron creciendo y se fusionaron ventralmente con el labio, al mismo tiempo que desarrollaron cercos con articulación especial y redujeron muchas estructuras de su cuerpo como los ojos, algunas vesículas, apéndices genitales y otros.

Kristensen (1991) cree que *Testajapyx* realmente pertenece a los Diplura y que su conocimiento demuestra que la ausencia de ojos en los dipluros tiene que ser descartada como una autapomorfía, así como la reducción extrema de los palpos maxilares y labiales.

Las teorías de Kukalová-Peck (1987) han sido controvertidas y discutidas por varios autores (Bitsch, 1994; Bitsch & Bitsch, 1998; Kristensen, 1998), puesto que *T. thomasi* difiere de los dipluros actuales por varias características, entre ellas, la presencia de ojos amplios, la constitución de las

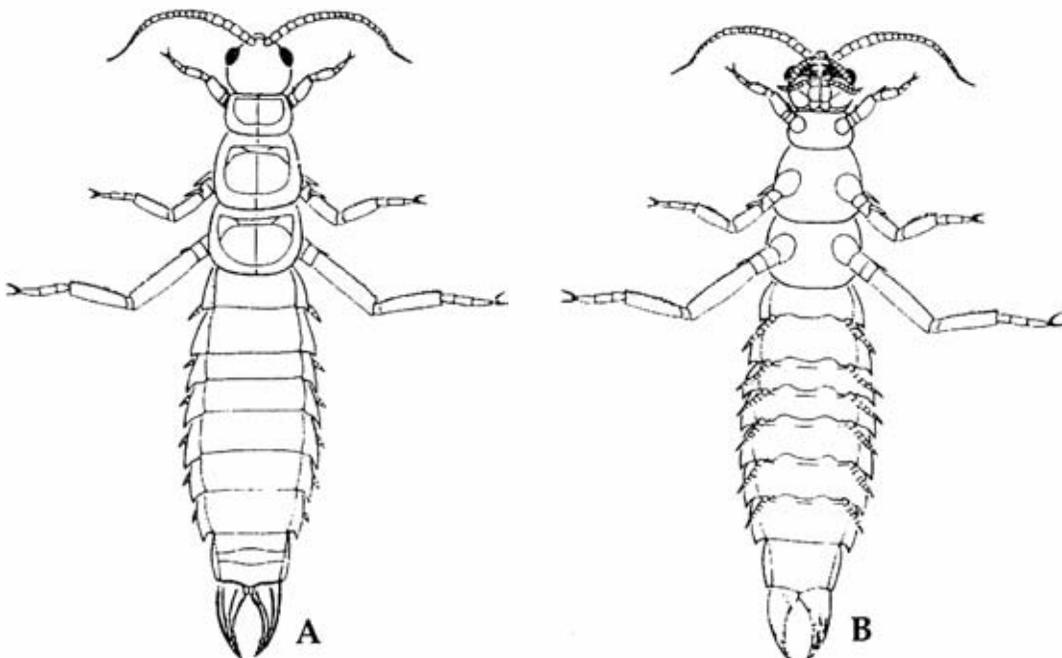


Fig. 7.11. Reconstrucción de *Testajapyx thomasi*. A: Vista dorsal; B: Vista ventral. Tomado de Kukalová-Peck (1987).

piezas bucales ectognatas, la subsegmentación del tarso y de los estilos abdominales, la segmentación del abdomen y otros. Todos estos caracteres se contraponen a la atribución de esta especie al orden Diplura. La presencia de cercos en forma de pinzas al final del abdomen de la forma fósil no justifica su inclusión dentro de los dipluros, por tanto, las afinidades de *Testajapyx* todavía no están establecidas definitivamente (Bitsch, 1994).

Representantes de Microcoryphia, es decir, hexápodos, ectognatos, monocondílicos y con un filamento terminal bien desarrollado han sido citados del Devónico de Quebec (Labandeira *et al.*, 1988) y del estado de Nueva York (Shear *et al.*, 1984), pero solo son fragmentos pequeños; sin embargo, Ross & Jarzembowski (en Benton, 1993) consideran que la especie *Gaspea palaeoentagnathae*, aparte de ser *nomen nudum*, es dudoso que pertenezca a este orden y, según Jeram *et al.* (1990), ni siquiera es un hexápodo. Brongniart (1885, 1893), describió del Carbonífero de Commeny (Francia) *Dasyleptus lucasi*. En dicha especie los ojos compuestos no se tocan en la línea media cefálica y no se aprecian ocelos, el cuerpo está recubierto de

sedas pequeñas, las mandíbulas son largas y estrechas y los tarsos con un solo tarsómero. Su pertenencia a este orden fue puesta en duda durante mucho tiempo. Sin embargo, cuando Sharov (1957) encontró un ejemplar bien conservado y parecido a *D. lucasi*, en Siberia, datado del Pérmico, dio validez al previamente descrito. Sharov lo denominó *D. brongniarti*, añadiendo las siguientes características con respecto a la especie conocida: pronoto menos desarrollado que en los Microcoryphia vivientes, tarso unisegmentado y pretarso constituido por una uña; abdomen con 11 uritos, llevando los nueve primeros estilos aparentemente bisegmentados y terminados por una espina; ovipositor con cuatro valvas. Para *Dasyleptus*, Sharov creó el orden Monura. Posteriormente, Sharov (1966), al estudiar más ejemplares redescubrió la especie, de la que se conoce una reconstrucción bastante aceptable (Fig. 7.12). Recientemente, Bitsch & Nel (1999) han publicado un artículo sobre la monofilia y clasificación de los Microcoryphia (=Archaeognatha) fósiles, redescubriendo *Dasyleptus lucasi* y designando un lectotipo, basándose en el examen de la serie tipo.

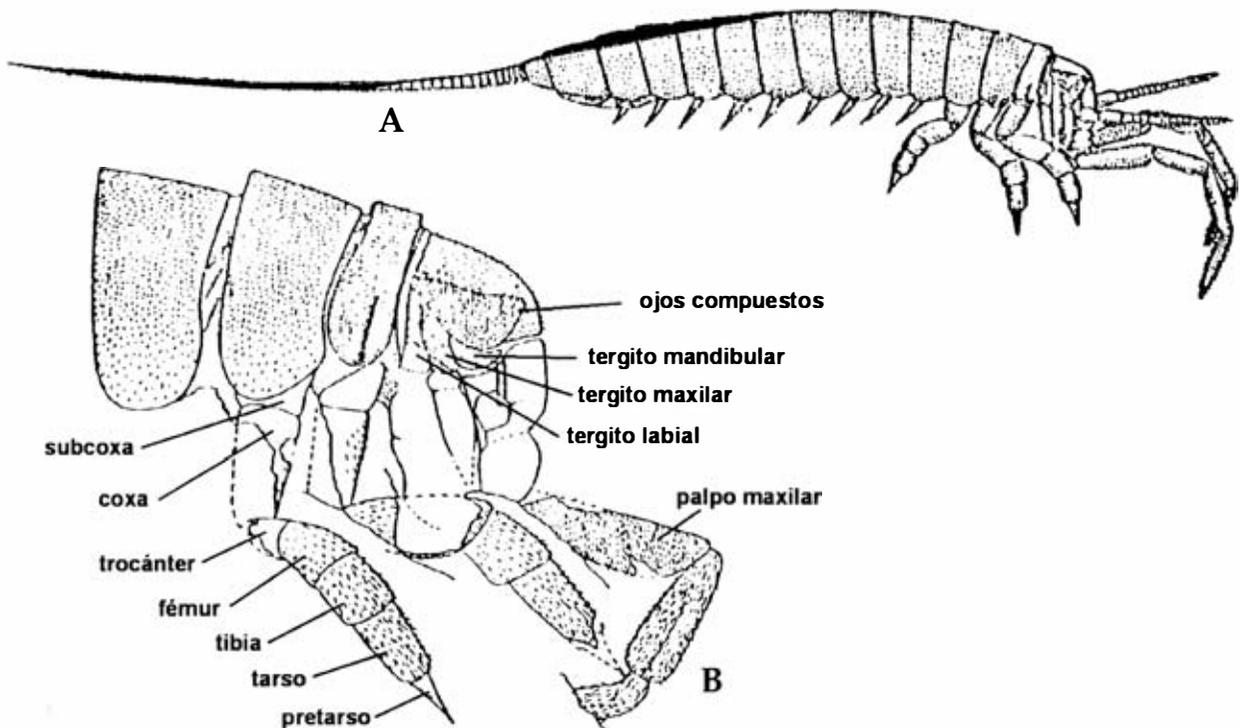


Fig. 7.12. *Dasyleptus brongniarti*. A: Vista lateral; B: Detalle de la cabeza y parte anterior del tórax. Tomado de Sharov (1957, 1966).

Kukalová-Peck (1987) describió del Carbonífero de Illinois otro fósil al que también denominó *Dasyleptus* (Fig. 7.13) y que atribuyó al orden Monura, pero que difiere de los descritos por Sharov por varios caracteres: mandíbulas dicondíllicas, constitución distinta del palpo maxilar y de los tarsos, posesión de estilos abdominales anillados, cercos, etc. Según Bitsch (1994) (opinión que compartimos), los ejemplares descritos por Kukalová-Peck de Illinois presentan muchas características que le apartan de los *Dasyleptus* conocidos hasta la fecha, y es posible que pertenezcan a otro taxón fósil distinto de los conocidos hasta hoy. Kukalová-Peck creó para este grupo la categoría de 'Cercopodata', considerándolos el grupo hermano de los 'Cercofilata' (*Zygentoma* + *Pterygota*) (Fig. 7.14). Los Cercopodata con estilos abdominales parecidos a las patas torácicas y con mandíbulas dicondíllicas, tendrían que constituir un taxón independiente (con categoría de orden), dentro de los Dicondylia. En su trabajo reciente, Bitsch & Nel (1999) reafirman que la especie de *Dasyleptus* descrita por Kukalová-Peck (1987) es diferente a la descrita por Sharov y también se aparta de los Microcoryphia actuales, pero que, sin embargo, se parece a otro insecto descrito en la misma serie geológica que *Dasyleptus*, denominado *Ramsdelepidion* y atribuido por Kukalová-Peck (1987) a un *Zygentoma*. Los dos insectos, descritos como géneros distintos pertenecientes a dos órdenes diferentes, son casi idénticos en la configuración cefálica (Figs. 7.13 y 7.15). Bitsch & Nel creen que la reconstrucción de *Dasyleptus* llevada a cabo por Kukalová-Peck se ha basado en la cabeza de otro insectos (*Ramsdelepidion*) y, por tanto, el *Dasyleptus* de Kukalová-Peck tendría que tener un nombre genérico distinto para evitar confusión. Larink (1997) duda si los Monura

deben considerarse o no sinónimos de Cercopodata. Kaplin (1985) cree que deberían tener rango de familia dentro de los Microcoryphia y Bitsch (comunicación personal) cree que deberían tener una categoría taxonómica de suborden dentro de los Microcoryphia. Esta opinión está refrendada por Bitsch & Nel (1999).

Dureden, en 1978, describió *Lepidodasypus sharovi*, parecido a *Dasyleptus*, pero provisto de escamas, además de sedas, en el cuerpo y apéndices. Es del Pérmico de Kansas.

Por nuestra parte, ya Bach (1987), por las características dadas por Sharov, creyó que *Dasyleptus* era una forma juvenil de Microcoryphia y que, por tanto, el orden Monura no tenía razón de ser. Al estudiar el desarrollo postembrionario de *Promesomachilis hispanica* (Bach & Gaju, 1987, 1988) confirmaron esta impresión, aunque no lo publicaron, ya que los dos primeros estadios presentan el cuerpo sin escamas y los cercos están muy reducidos, caracteres que también posee *Dasyleptus*.

Se conocen, además, tres especies fósiles de Microcoryphia de la era Secundaria muy parecidos a los actuales. Sharov (1948) describió del Trias, *Triassomachilis uralensis*. Para dicha especie, Sturm & Bach (1993) crearon la superfamilia Triassomachiloidea.

Menge (1854), citado en Silvestri (1912), describió del ámbar del Báltico unos fósiles de *Zygentoma* del género *Tricholepidion*. De este mismo género, Wygodzinsky (1961) describió de California un representante actual: *T. gertschi* (Fig. 7.9F). Tanto en las especies fósiles como en las vivientes, si se comparan con los representantes de las familias de *Zygentoma*, se observa que presentan una serie de caracteres plesiomórficos: cuerpo no recubierto de escamas, tarso con cinco tarsómeros y terminado en un pretarso constituido por dos uñas, ojos

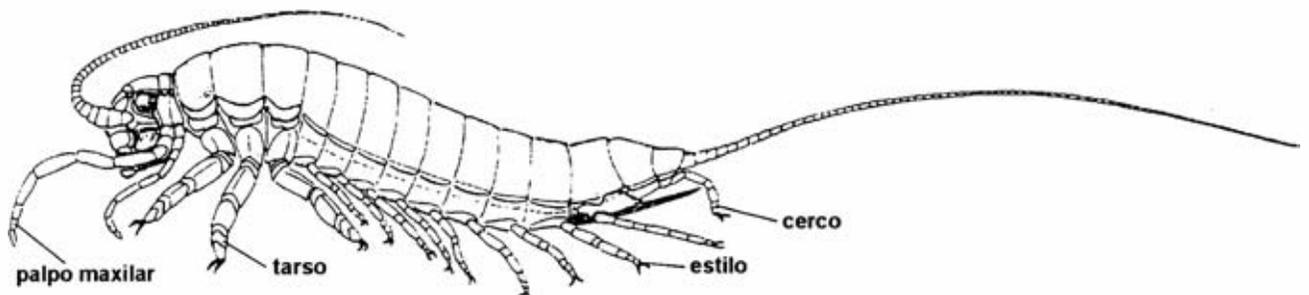


Fig. 7.13. Reconstrucción de *Dasyleptus* sp. n. Tomado de Kukalová-Peck (1987).

compuestos laterales, tres ocelos, estilos y vesículas exértilas en el abdomen. Algunas de estas características son compartidas con los actuales Nicoletiidae. Según Wygodzinsky (1961), *T. gertschi* representa el insecto dicondílico más arcaico conocido. A pesar de ello, su posición filogenética concreta todavía es debatible (Kristensen, 1981, 1991; Stys *et al.*, 1993).

Kukalová-Peck (1987) describió del Carbonífero de Illinois el *Zygentoma Ramsdelepidion schusteri* (Fig. 7.15), con el cuerpo deprimido y un tamaño de unos 6 cm de longitud, con ojos compuestos bien desarrollados, mandíbulas dicondíticas y tres filamentos caudales. Kluge (1998) discutió la posición

de *Ramsdelepidion* y cuestionó la posición de este género dentro de los Zygentoma. Parece claro que es necesaria una revisión de este taxón. Los restantes Zygentoma fósiles conocidos datan del Cenozoico y fueron hallados en ámbar tanto en la República Dominicana como en el Báltico. Sus formas son muy parecidas a las actuales y pertenecen a familias que también incluyen formas vivientes.

RELACIONES FILOGENÉTICAS

Hechas las consideraciones pertinentes sobre los distintos grupos de Apterygota, vamos a exami-

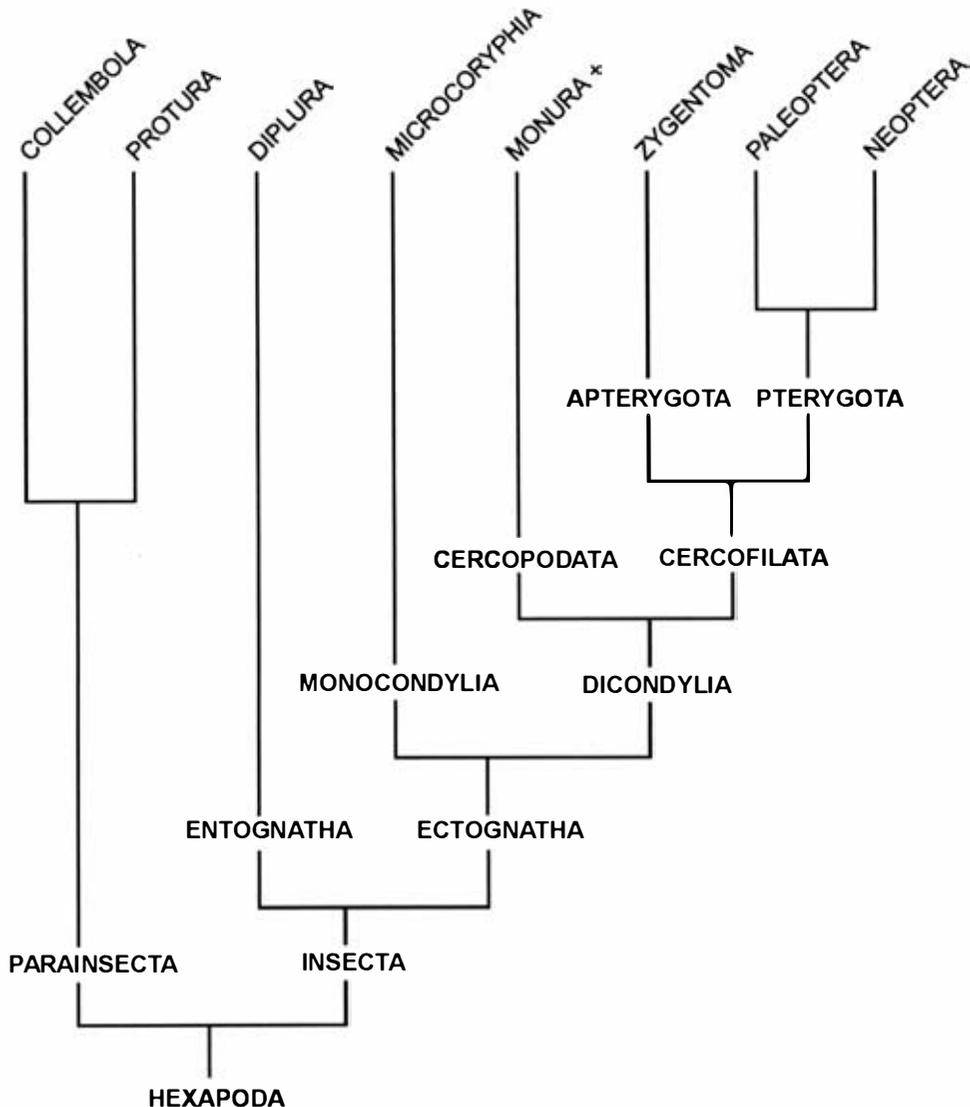


Fig. 7.14. Filogenia de los Hexapoda. Tomado de Kukalová-Peck (1991).

nar las tendencias actuales en cuanto a sus relaciones filogenéticas, teniendo en cuenta que el vocablo 'Apterygota' incluye los hexápodos más primitivos, pero no tiene validez taxonómica. Los cinco órdenes considerados de Apterygota vivientes son: Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia y Zygentoma, los tres primeros con piezas bucales entognatas y los dos últimos con piezas bucales ectognatas.

Kukalová-Peck (1987, 1991, 1992, 1998), analizando las formas fósiles y vivientes de los Apterygota, la constitución fundamental del cuerpo, de los apéndices y otras estructuras morfológicas, elaboró sus conclusiones sobre la filogenia de los Hexapoda en general y de los Apterygota en particular. Según dicha autora, la monofilia de los Entognatha, postulada por varios autores que los consideraban el grupo hermano de los Insecta, fue

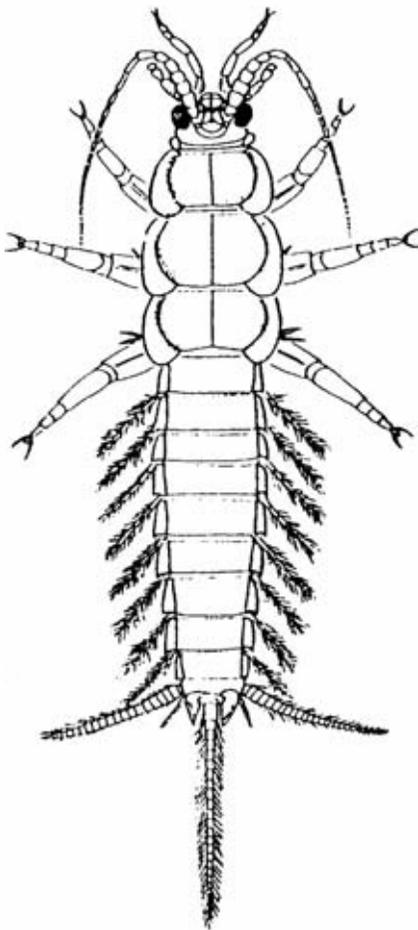


Fig. 7.15. *Ramsdelepidion schusteri*. Tomado de Kukalová-Peck (1987).

criticada por Mackerras (1970) y ella misma considerando que, entre ellos, los Diplura (entognatos) y los Insecta (ectognatos) son grupos hermanos y comparten el mismo plan en la constitución de sus apéndices y derivados apendiculares (Fig. 7.16), así como la formación de los urosternos que considera que están constituidos por tres derivados apendiculares: subcoxa, coxa y trocánter (afirmación enérgicamente rechazada por Bitsch, 1994). Según Kukalová-Peck (1987), los Collembola y los Protura tienen unos urosternos en los cuales solo se ha incorporado el trocánter. Los Collembola + Protura (= Parainsecta) deben haberse originado de un stock básico arthropodiano antes de la aparición de los entognatos (= Diplura) y los Ectognatha. La entognatía, pues, se habría desarrollado dos veces, una para dar lugar a los Parainsecta y otra para originar el taxón monofilético de los Diplura (=Entognatha s. s.), considerado el grupo hermano de los Insecta (= Ectognata), adaptándose cada uno de estos taxones a un modo de vida particular. Los Ectognatha también se distinguen de los Entognatha por el desarrollo de un filamento terminal o paracercos que puede observarse en los Monura, Microcoryphia, Zygentoma y en Pterygota primitivos, como por ejemplo, los Ephemeroptera. Los Entognatha y los grupos de Ectognatha también presentan cercos anillados, pero los de los Monura (Cercopodata), son plurisegmentados y terminados en dos uñas, igual que los apéndices torácicos y los abdominales pregenitales. La articulación de los cercos es diferente en los Entognatha (Diplura), Microcoryphia y Zygentoma-

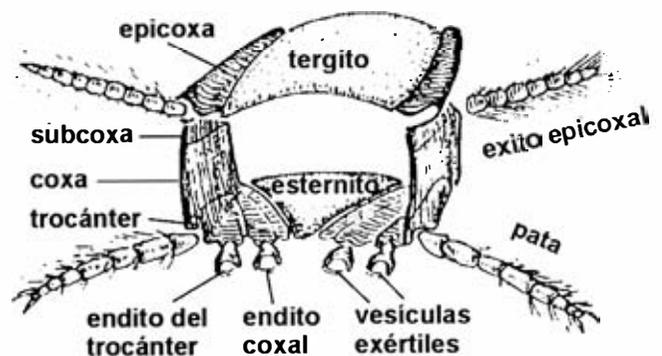


Fig. 7.16. Metámero hipotético de un 'Protoinsecto' o antepasado común de los insectos (Entognatha = Diplura y Ectognatha). Según Kukalová-Peck (1987).

Pterygota (=Dicondylia). Los cercos han evolucionado al menos tres veces en los insectos. Sus conclusiones están expuestas en la figura 7.14.

Stys & Bilinski (1990) y Bilinski (1993) creen que los Diplura forman dos clados distintos: Campodeoidea y Japygoidea. Los primeros constituirían el grupo hermano de los Elliplura con los que comparten la posesión de ovarios de tipo meroístico, aunque en los Protura los ovarios son, secundariamente, de tipo panoístico. Los Japygoidea estarían situados en la base de los Entognatha, caracterizándose por ovarios de tipo panoístico (Fig. 7.17).

Kristensen (1995), en su trabajo sobre la filogenia de los hexápodos vivos, considera que los Diplura durante mucho tiempo han estado reunidos con los Collembola y los Protura formando un grupo monofilético = Elliplura (Tuxen, 1970; Lauterbach, 1972; Kristensen, 1975, 1981; Boudreaux, 1979; Hennig, 1981) (Fig. 7.18). Kristensen (1995), al estudiar el fósil descrito por Kukalová-Peck (1987, 1991), *Testajapyx* (Fig. 7.11), coincide con dicha autora y considera que la reducción de los palpos en las piezas bucales no puede consi-

derarse una autapomorfía compartida por todos los Entognatha. Los cercos, apéndices del decimoprimer urito son, filogenéticamente hablando, estructuras enigmáticas; son filiformes y multinillados en los dipluros campodeidos (su transformación en pinzas en otros dipluros se considera secundaria), en los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota primitivos. Si nos fijamos solo en este carácter, es más 'parsimonioso' considerarlo sinapomórfico de los Diplura + Insecta. Teniendo en cuenta la descripción por Kukalová-Peck (1987) de un Monura con cercos parecidos a los apéndices abdominales pregenitales (Fig. 7.13) y su interpretación en considerarlos el grupo hermano de los Insecta, entonces los cercos deben haberse desarrollado independientemente tres veces; considerando las apomorfías que unen a los Diplura con los otros hexápodos, Kukalová-Peck (1987), estima oportuno reconocer dos clados dentro de los Entognatha *s.l.*: los Diplura y los Elliplura (=Parainsecta= Collembola + Protura) y presentar sus relaciones con los verdaderos insectos como una tricotomía todavía no resuelta (Fig. 7.14).

Kristensen (1998) postula que el conjunto de los Aapterygota presentan una serie de interrela-

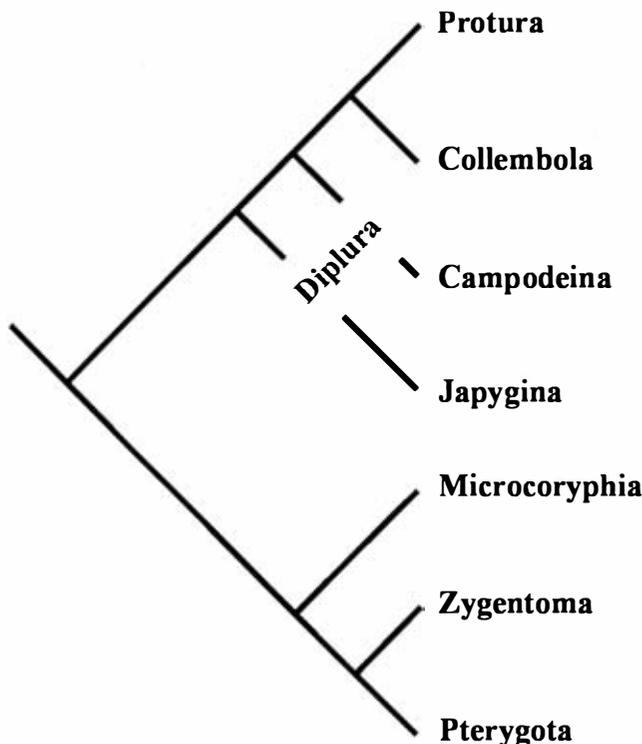


Fig. 7.17. Filogenia de los Aapterygota según Stys & Bilinski (1990).

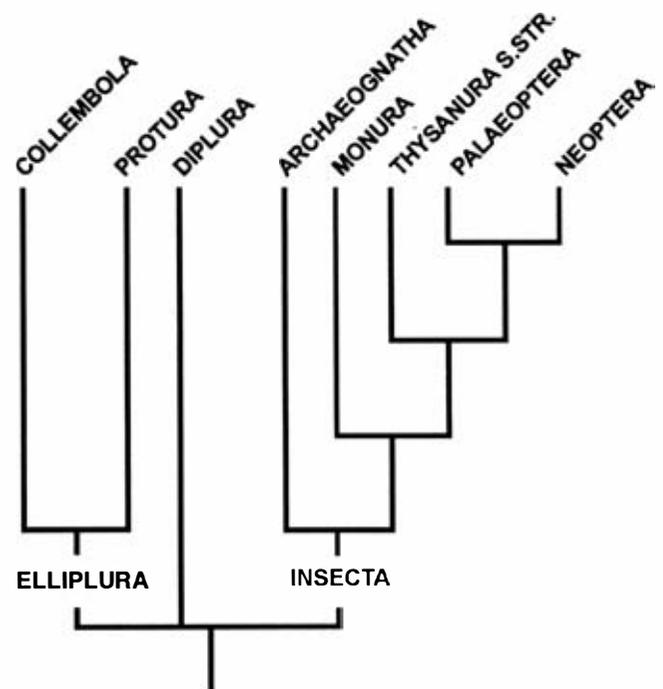


Fig. 7.18. Filogenia de los Hexapoda propuesta por Kristensen (1991).

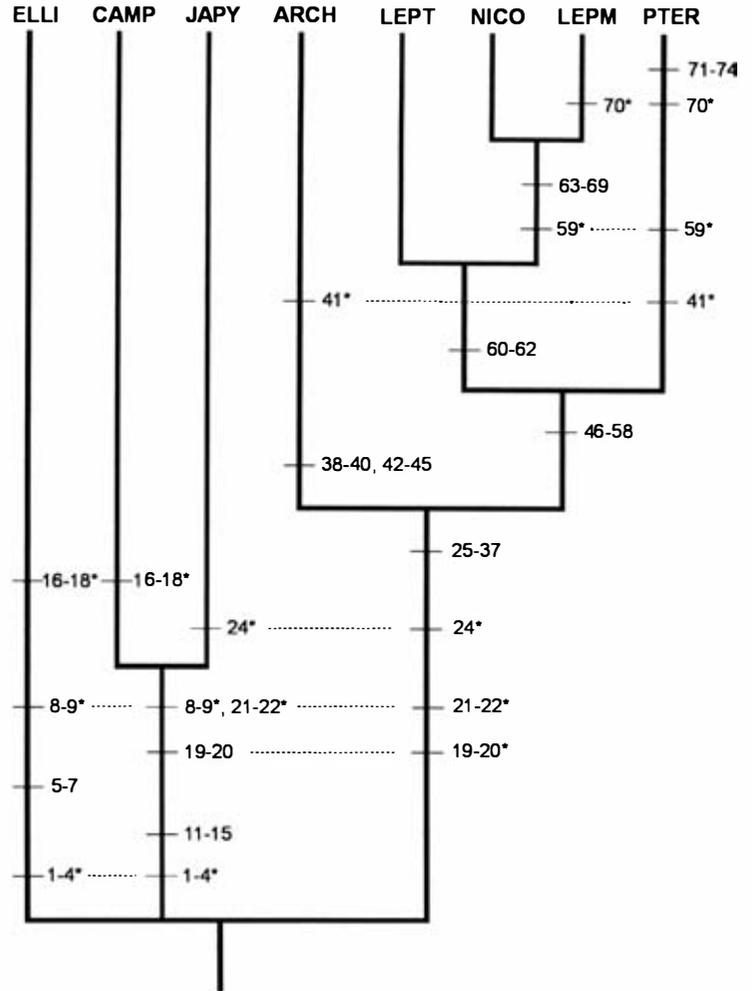
ciones todavía no dilucidadas y que el problema es saber si la totalidad de los Diplura constituyen uno o dos clados, es decir si los 'campodeidos' y los 'japígidos' han evolucionado independientemente. Encuentra razones fundadas para creer en la monofilia de los Elliplura (Collembola + Protura) y en la monofilia de los Diplura, pero mientras se conocen muchos trabajos acerca de las Campodeidae, los Japygidae están menos estudiados y menos todavía las familias Anajapygidae, Projapygidae y Procampodeidae. Parece admitido que los Diplura no japigoideos se unen en un taxón Rhabdura. La monofilia de los Campodeoidea (Campodeidae + Procampodeidae) parece una hipótesis razonable (Bareth *et al.*, 1989), pero las relaciones entre los Anajapygidae y Projapygidae son muy cuestionables. En resumen, hay dificultades en aceptar la monofilia de todos los entognatos. Esta opinión también es compartida por Kraus (1998). Parece evidente que la configuración de la cabeza de los Diplura y Elliplura es distinta y que la adquisición de la entognatía en los dos grupos no pertenece a la misma serie de transformaciones (Kraus, 1998). Existen otros argumentos que indujeron a Kukalová-Peck (1998) a incluir a los Diplura entre los Insecta, los cuales se refieren a una serie de sinapomorfías de los Diplura como son la pérdida de los órganos de Tömösvary, pérdida de los ligamentos antenales del endoesqueleto, quizá las dos uñas del pretarso. Pero el principal argumento proporcionado por Kukalová-Peck (1998) para unir a los Diplura con los Insecta es que ambos grupos presentan la base del apéndice (incluido el trocánter) unido a la pared del cuerpo. Kristensen (1998) cree que la monofilia de los Entognatha *s.l.* como grupo tiene que desaparecer y que, en este momento, los Diplura (Campodeoidea + Japygoidea) constituyen un grupo monofilético y que esta opinión puede constituir una buena hipótesis de trabajo a la vista de los conocimientos actuales. Considera bien fundada la monofilia de los Microcoryphia y duda de la existencia de los Monura hasta que no se clarifique su estatus. El grupo de los Dicondylia (Zygentoma + Pterygota) posee suficientes evidencias para considerarse monofilético, como son la presencia de las siguientes autapomorfías: la dicondilia *per se*, la sutura postoccipital completa, los brazos posteriores del tentorio unidos, los palpos

maxilares más cortos que las patas, base del ovipositor con gonángulo y otros. Si bien está admitido que los Pterygota son un grupo monofilético, no es tan claro en lo que respecta a los Zygentoma. Kristensen (1998) analizó solo tres familias de Zygentoma (Lepidotrichidae, Nicoletiidae y Lepismatidae) y constató que el único representante vivo de las Lepidotrichidae, *Tricholepidion gertschi*, presenta una serie de sinapomorfías en su constitución como el ensanchamiento muy marcado del último artejo del palpo labial, la obliteración de la superlengua y la conjugación del esperma que hace que deba considerarse esta familia como el grupo hermano de los Nicoletiidae + Lepismatidae pero, a su entender, los Zygentoma siguen formando un grupo monofilético y son el grupo hermano de los Pterygota (Fig. 7.19).

Larink (1997), estudiando las características apomórficas y plesiomórficas de los Monura, Microcoryphia y Zygentoma, y tomando datos de anatomía, desarrollos embrionario y postembrionario, etología de la reproducción y paleontología, construyó el cladograma de la figura 7.20, concluyendo que las características de los ectognatos, tanto plesiomórficas (piezas bucales visibles, monocondilia, ojos compuestos y ocelos, glándulas coxales excretoras, palpo maxilar de siete artejos, presencia de estilos en las patas, un cóndilo entre el fémur y la tibia, apéndices abdominales, vesículas exértiles, ovariolos panoísticos, segmentación total y número ilimitado de mudas), como apomórficas (antenas de tipo flagelar, tentorio, pretarso con dos uñas, 11 uritos, ovipositor, filamento terminal o paracercos, cercos con tricobotrios, glándulas endocrinas de tipo 'insecto', desarrollo ametábolo, transferencia indirecta de esperma y organismos terrestres), son claras y definidas.

Koch (1997, 1998), comparando las piezas bucales del grupo Entognatha y el endoesqueleto cefálico, analizó las relaciones filogenéticas de los Hexapoda y elaboró el cladograma correspondiente. Dicho autor consideró que aunque la entognatía generalmente se ha aceptado como un estado plesiomórfico, es diferente en los Elliplura y en los Diplura, mostrando combinaciones de caracteres plesiomorfos y apomorfos; en los primeros (Elliplura) está caracterizada por el labio diferenciado (solo anteroventralmente) de la cápsula cefálica, la formación de la *linea ventralis*, las man-

Fig. 7.19. Cladograma basado en los Hexapoda actuales: ELLI: Elliplura; CAMP: Campodeoidea; JAPY: Japygoidea; ARCH: Archaeognatha = Microcoryphia; LEPT: Lepidotrichidae; NICO: Nicolettidae; LEPM: Lepismatidae; PTER: Pterygota: 1, entognatía; 2, Reducción de ojos compuestos; 3, id. de tubos de Malpighi; 4, quizá, pérdida del centriolo del espermatozoides; 5, entognatía más avanzada que en Diplura; 6, presencia de *linea ventralis*; 7, agregación de neuronas sensoriales; 8, pretarso formado por una uña; 9, pérdida de cercos; 10, id. de órganos visuales; 11, id. de brazos tentoriales anteriores; 12, gonoporo entre VIII y IX uritos; 13, un solo músculo trocánter-fémur; 14, un solo pivote fémur-tibia; 15, unión peculiar de gula y superlengua; 16, sin espiráculos abdominales; 17, ovarios embrionarios sin metamerización; 18, ovariolos meroísticos; 19, pérdida del órgano de Tömösvary; 20, id. del pseudotentorio; 21, id. del pretarso formado por dos uñas; 22, id. de los cercos; 23, modificación del espermatozoides; 24, disposición 'metamérica' de los ovariolos en el adulto; 25, músculos antenales solo en escapo; 26, pedicelo antenal con órganos de Johnston; 27, flagelo antenal multianillado; 28, vasos antenales separados de la aorta; 29, metatentorio; 30, sin articulaciones coxales ventrales; 31, tarso subsegmentado; 32, anillo pretarsal reducido, por lo que pretarso articula con tarsómero distal; 33, dos pares de espiráculos torácicos; 34, ovipositor largo; 35, presencia de filamento terminal o paracercos; 36, axonema del espermatozoides con 1-3 'cuerpos accesorios'; 37, cavidad amniótica formada durante el desarrollo embrionario; 38, ojos compuestos grandes, contiguos en la línea media; 39, hipertrofia de los palpos maxilares; 40, enditos labiales bilobados; 41, gran desarrollo de apodemas en meso y metatórax; 42, trocánter no desarrollado en meso y metatórax; 43, sin delimitación entre basisterno y furcaesterno torácicos; 44, pérdida del espiráculo I; 45, especialización de musculatura para el salto; 46, base mandibular ensanchada con articulación craneal secundaria; 47, sutura postoccipital completa; 48, brazos anteriores del tentorio unidos a los posteriores; 49, palpo maxilar de menor tamaño que las patas; 50, fulcro hipofaríngeo obliterado; 51, pérdida de espina postcefálica; 52, tarso con cinco tarsómeros; 53, sin vesículas exértiles en segundo coxito; 54, base del ovipositor con gonángulo; 55, conectivos y comisuras traqueales en abdomen; 56, espermatozoides con túbulos simples dispuestos regularmente; 57, paso amniótico cerrado, al menos temporalmente; 58, segmentación superficial; 59, retención de parte del endoesqueleto cefálico ligamentoso; 60, palpo labial con el último artejo ensanchado; 61, obliteración de las superlenguas; 62, conjugación del espermatozoides; 63, pérdida de los ocelos; 64, reducción de los ojos compuestos; 65, id. de los 'peines' de lacinia; 66, menos de cinco tarsómeros; 67, reducción de apéndices abdominales pregenitales; 68, pérdida de vesículas exértiles; 69, menos de siete ovariolos por lado; 70, pérdida de vesículas exértiles; 71, desarrollo de músculos del vuelo; 72, id. del pterotórax; 73, fusión de tentorios anterior y posterior; 74, pérdida de vasos circulatorios circum y subesofágicos. Caracteres con * son homoplásticos; los señalados con ! son utilizados con interpretación alternativa. Según Kristensen (1998).



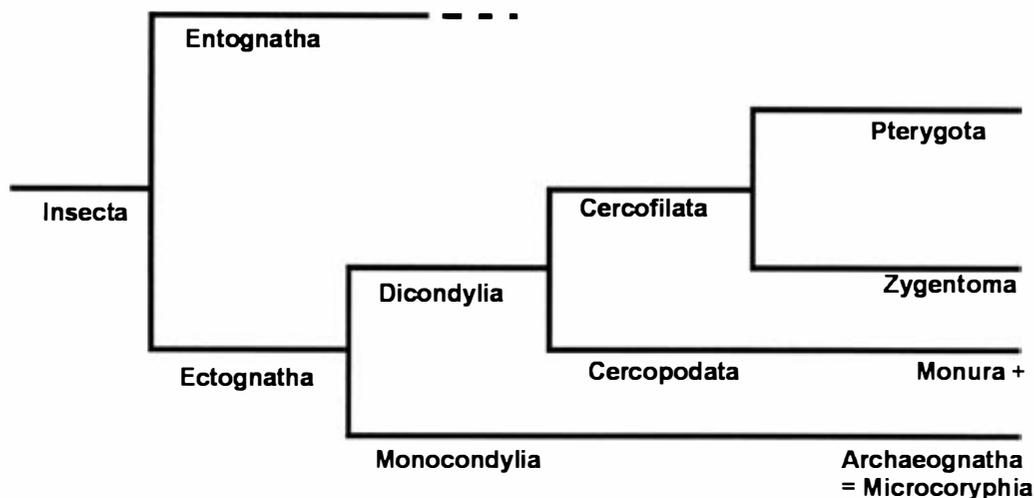


Fig. 7.20. Cladograma de los taxones de Insecta. Tomado de Larink (1997).

díbulas y las maxilas escondidas en bolsas gnatales separadas y las mandíbulas con un ligamento que conecta su base con la pared lateral de la cápsula cefálica y presenta un solo cóndilo. Por lo que respecta a los segundos (Diplura), tanto en los campodeidos como en los japígididos presentan las siguientes diferencias: labio extendido caudalmente hacia el orificio occipital, diferenciación de un esclerito adicional (*admentum*) en la parte latero ventral de cada lado de la cápsula cefálica; base de la mandíbula y de la maxila situadas en una única bolsa gnatale; cóndilo basal de la mandíbula y ligamento mandibular reducidos; maxila y superlengua conectadas y parcialmente fusionadas. A la vista de estos caracteres concluyó que la entognatía de los Elliplura y los Diplura es diferente y que la entognatía debe haberse adquirido independientemente en los dos grupos. Ello justifica la monofilia de los Diplura aunque, a su entender, los Projapygoidea necesitarían un estudio más detallado. Por lo que respecta al endoesqueleto, encuentra razones para considerar que los apodemas anteriores y posteriores de los Entognatha s. s., = Diplura, son verdaderos apodemas tentoriales. Dentro de los Entognatha s. l., los apodemas anteriores existen en los Collembola y en los Diplura. En los Collembola, Diplura y Microcoryphia se encuentran conexiones escleróticas similares entre la base de los apodemas anteriores y la base del labro, lo que apoya la teoría que los apodemas anteriores son homólogos. La relación de los Di-

plura como grupo hermano de los Ectognatha se basa en la suspensión posterior de los apodemas tentoriales anteriores a la pared craneal; sus conclusiones están expresadas en el cladograma de la figura 7.21.

Bitsch & Bitsch (1998), discutiendo las relaciones filogenéticas entre los grandes grupos de Apterygota, y basándose en caracteres de anatomía interna, comportamiento reproductor y ontogenia con un total de 35 caracteres, construyeron los cladogramas posibles, estimando que cada carácter considerado tiene el mismo peso y tornándose como grupo externo dos taxones de Myriapoda y dos de Pterygota. Los resultados obtenidos están a favor de la monofilia de los Collembola y de los Protura, por tanto, el taxón Elliplura no es sostenible, como tampoco lo es la agrupación Elliplura + Diplura (Fig. 7.22). Los Protura aparecen netamente separados de los otros Hexapoda. Ya Dallai (1991) dudaba de su pertenencia a los Hexapoda. Los dos taxones de Diplura examinados, Campodeoidea y Japygoidea, aparecen como unidades separadas y su posición con respecto a los Collembola y a los Entognatha no está resuelta. En el trabajo no abordan la monofilia de los Microcoryphia y de los Zygentoma puesto que solo se ha analizado una familia de cada uno de los órdenes. La agrupación Ectognatha + Dicondylia (=Insecta s. s.) está bien sostenida y confirma el estrecho parentesco entre los Dicondylia (Zygentoma + Insecta).

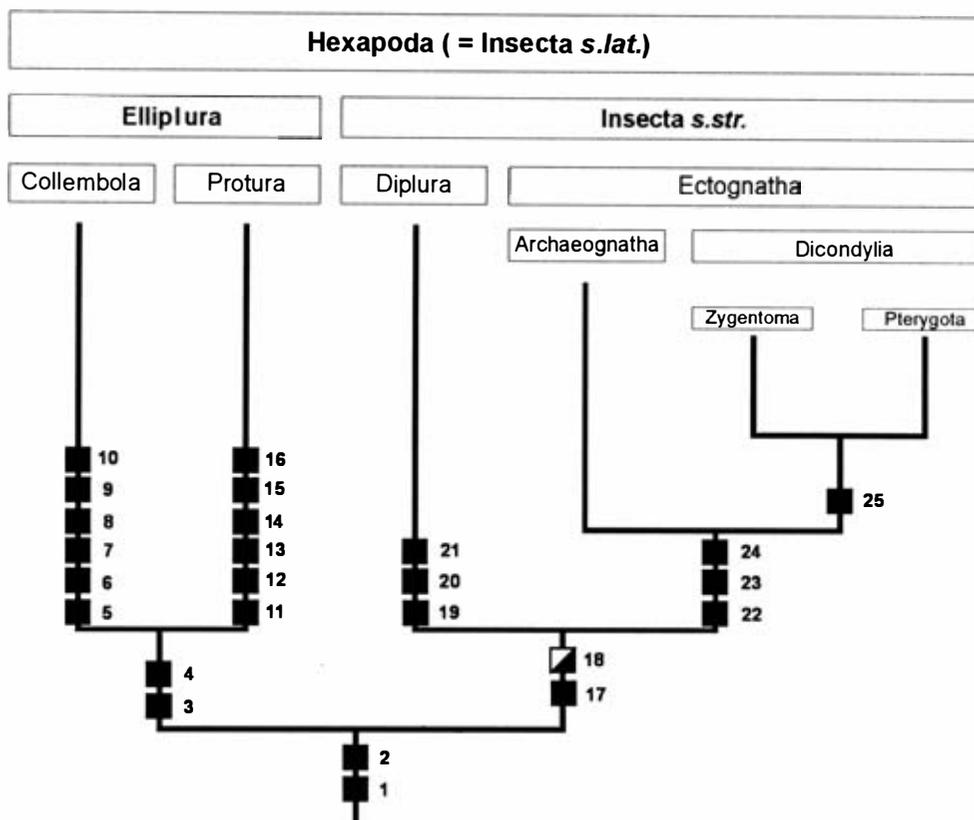


Fig. 7.21. Cladograma de los Hexapoda: 1, tórax con tres metámeros; 2, 11 uritos; 3, *linea ventralis*; 4, tipo especial de entognatía distinta a Diplura; 5, seis uritos; 6, apéndices abdominales especializados; 7, ojos compuestos reducidos a ocho omatidios aislados; 8, antena compuesta de cuatro antenómeros, sin vasos antenales; 9, tibia-tarso; 10, ganglios abdominales incorporados al ganglio torácico; 11, pérdida de antenas; 12, primer par de patas con función de antenas; 13, ojos compuestos reducidos; 14, fulcro-tentorio; 15, escama genital escondida en la cámara genital que se abre detrás del decimoprimer urito; 16, glándulas abdominales defensivas en el borde del VIII tergito; 17, desarrollo epimórfico; 18, pérdida del órgano temporal; 19, tipo especial de entognatía, 20, papila genital con gonoporo único abierto entre los uritos VIII y IX; 21, solo 10 uritos visibles; 22, antenas con tres antenómeros; 23, ovipositor formado por gonapófisis sitas en los uritos VIII y IX; 24, paracercos o filamento terminal multianillado; 25, mandíbulas dicondíllicas. Según Koch (1997).

Carapelli *et al.* (1998) construyeron un cladograma sobre las relaciones filogenéticas de los Apterygota basándose en la filogenia molecular de los genes nucleares y mitocondriales. Las muestras de DNA fueron tomadas de ocho géneros de Collembola, un género de Protura, un género de Diplura Campodeidae, un género de Diplura Japygidae, tres géneros de Microcoryphia y dos de Zygentoma. Con estos datos elaboraron tres árboles filogenéticos que dan soporte a la monofilia de los órdenes Collembola, Diplura y Zygentoma. La carencia de resolución en los nodos más profundos del árbol filogenético no permite obtener más

conclusiones; sin embargo, se sugiere una relación entre los Collembola y los Diplura (Fig. 7.23).

Bitsch & Nel (1999), basándose en el estudio de los Microcoryphia fósiles y otros taxones relacionados, construyeron un árbol filogenético de los Ectognatha criticando y analizando los datos existentes. Proponen separar a los Microcoryphia (=Archaeognatha) del resto de Ectognatha y considerar dentro de aquellos tres subórdenes: Cercopodata y Monura, ambos fósiles y Machiloidea con una familia fósil (Triassomachiloidea) y dos vivientes (Fig. 7.24). Por las razones ya expuestas, creemos que los Cercopodata constituidos por los

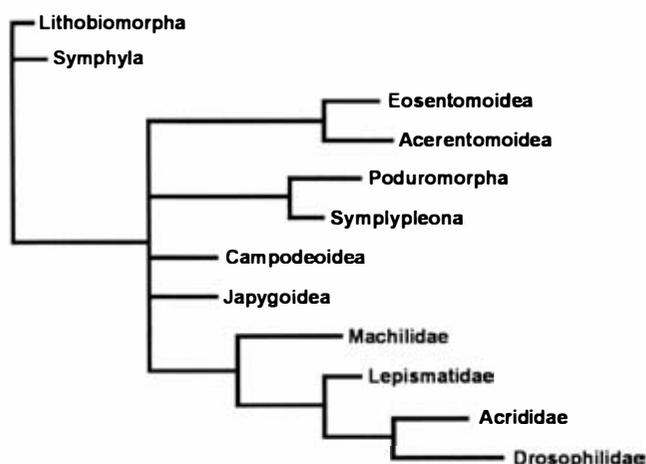


Fig. 7.22. Cladograma de los Apterygota según Bitsch y Bitsch (1998).

Dasyleptus descritos por Kukalová-Peck (1987), con mandíbulas dicondíllicas, tendrían que incluirse dentro de los Dicondylia. Sería deseable un estudio detallado de los *Dasyleptus* (Cercopodata) de Kukalová-Peck.

DISCUSIÓN

Con base en los avances recientes de la filogenia de los cinco órdenes vivos y el orden fósil de Hexapoda primitivamente ápteros y de las distintas opiniones, podemos establecer que todos los autores están de acuerdo en admitir la monofilia de los Hexapoda, cosa que también aceptamos.

Elliplura (= Parainsecta = Collembola + Protura) es aceptado por varios autores (Hennig, 1953, 1981; François, 1969; Kristensen, 1975, 1981, 1991, 1995, 1998; Boudreaux, 1979; Kukalová-Peck, 1987, 1991; Stys & Bilinsky, 1990; Stys *et al.*, 1993; Stys & Zrzavy, 1994; Koch, 1997, 1998; Kraus, 1998), y no lo es por otros (Dallai, 1976, 1980; Carapelli *et al.*, 1998; Bitsch & Bitsch, 1998). Estamos de acuerdo con los últimos autores creyendo que los Collembola son un grupo muy amplio que presenta varias características primitivas y otras especializadas. Según Bitsch & Bitsch (1998), la monofilia de este clado es soportada por tres sinapomorfías morfológicas: la condensación de todos los ganglios abdominales al ganglio metatorácico, la región pilórica muy diferenciada y la ausencia de vasos antenales. Ca-

rapelli *et al.* (1998) apoyan esta teoría por la distribución de los intrones en el gen EF-1 α y el gen l2S del ARN mitocondrial (Fig. 7.23).

Los Protura generan controversias en cuanto a sus afinidades, ya que se los ha relacionado con los Myriapoda, formando lo que Berlese (1909) denominó Myrientomata. Dallai (1991) opinó que tendrían que situarse fuera de los Hexapoda ya que, aparte de los tres pares de patas, presentan pocas afinidades con ellos. Bitsch & Bitsch (1998), estudiando la morfología de dos de los subórdenes de Protura (Eosentomoidea y Acerentomoidea) concluyeron que la monofilia del grupo está bien soportada por las siguientes sinapomorfías: estructura del protocerebro, reducción del deutocerebro, fusión parcial de los ganglios abdominales, carencia de membrana peritrófica, estructura particular de la región pilórica y, en los que tienen espermatozoides flagelados, el patrón aberrante del axonema (ver Fig. 7.22).

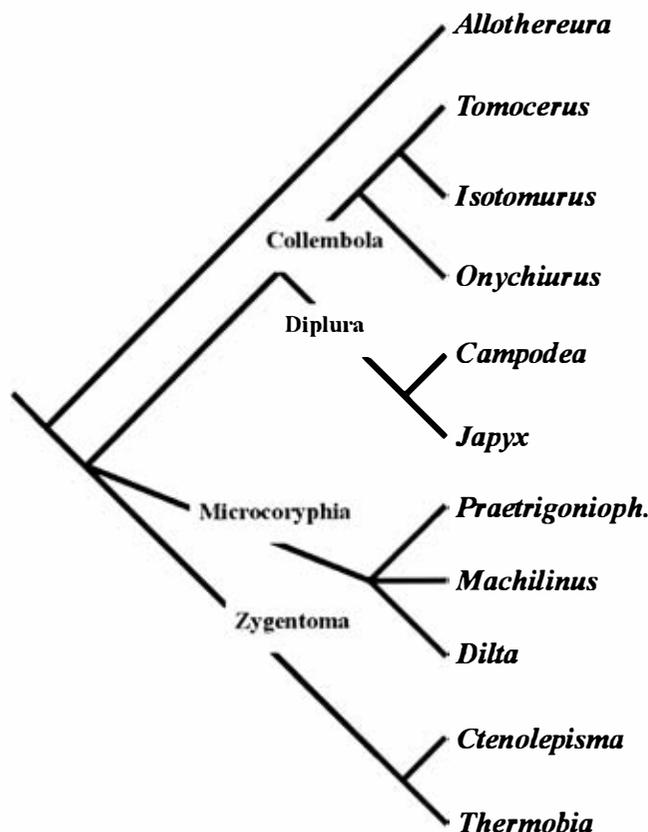


Fig. 7.23. Cladograma de los Apterygota, basado en el gen l2S. Tomado de Carapelli *et al.* (1998).

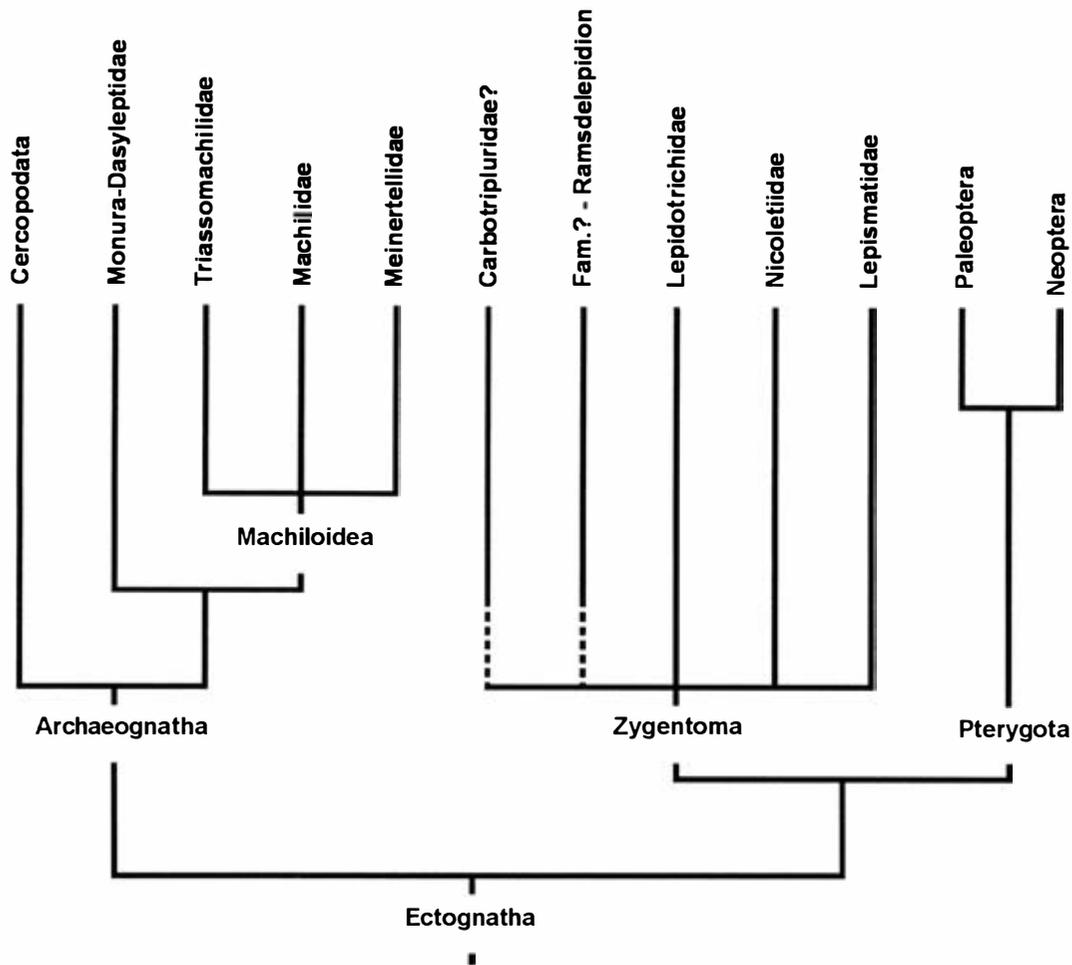


Fig. 7.24. Cladograma de los Ectognatha según Bitsch & Nel (1999).

La monofilia de los Diplura ha sido cuestionada por varios autores (ver Kristensen, 1995, que hace una recopilación perfecta). Por ejemplo Stys & Bilinsky (1990) y Stys *et al.* (1993) los consideran un conjunto en el que los campodeoideos estarían más próximos a los Elliplura, por el tipo de ovarios y distribución de las células germinales y los Japygoidea que estarían más próximos a los Insecta por sus ovarios panoísticos (ver Fig. 7.17). Carapelli *et al.* (1998), en sus estudios sobre filogenia molecular consideraron relacionados los Collembola y los Diplura (Fig. 7.23). Koch (1997, 1998), Kukulová-Peck (1998) y Kraus (1998) estimaron que los Diplura forman un único taxón que es el adelfotaxón de los Ectognatha. Opinamos que, aunque es observable una diferenciación entre los dos grupos de Diplura (Campodeoidea y Japygoidea), mientras no se tengan más estudios,

se podrían considerar un solo taxón, tal y como postula Kristensen (1991).

Pocas controversias hay referentes a la monofilia de los grupos de Ectognatha (ver Bitsch & Bitsch, 1998 para una recopilación). Dentro de ellos, los monocondílicos = Microcoryphia parece que forman un grupo monofilético. En cuanto a los Dicondylata, los Zygentoma, estamos de acuerdo con lo expuesto por Kristensen (1998) y ya expresado más arriba.

CONCLUSIONES

Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia y Dicondylia son grupos monofiléticos.

Elliplura (Collembola + Protura) y Entognatha (Collembola + Protura + Diplura) deberían rechazarse.

Puede admitirse el taxón Entognatha en el sentido estricto referido a los Diplura y que utilizan Kukalová-Peck (1998) y Koch (1997, 1998).

La denominación Apterygota, como un conjunto, aunque la hemos empleado en todo el trabajo, creemos que debería rechazarse, ya que induce a confusiones.

El orden fósil Monura debería pasar a constituir un suborden dentro de los Microcoryphia.

El taxón Cercopodata, como un suborden de Microcoryphia, debería rechazarse, hasta que no existan estudios más detallados.

Creemos que, con los estudios realizados hasta la fecha, la filogenia de los cinco órdenes tratados no está todavía clara y que el conocimiento de más características morfológicas, embriológicas y moleculares nos aportará datos nuevos para tener un punto de vista más exacto sobre las relaciones filogenéticas de los hexápodos primitivamente ápteros.

REFERENCIAS

- ANDERSON, D. T. 1973. *Embryology and phylogeny in annelids and arthropods*. Oxford, Pergamon Press, 495 p.
- . 1979. Embryos, fate maps, and phylogeny of arthropods, pp. 59-105. En: Gupta, A. P. (ed.) *Arthropod phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Company, Nueva York.
- BACH DE ROCA, C. 1987. Els microcorifis: peixets de coure i afins. En: Blas, M. (ed.) *Historia Natural dels Països Catalans*, 10(5): 97-102.
- & M. GAJU-RICART. 1987. A study of the post-embryonic development of *Promesomachilis hispanica* Silvestri, 1923 (Apterygota, Microcoryphia), pp. 611-618. En: *Proc. 9th Intern. Coll. on soil Zool.*
- & ———. 1988. Descripción de los dos primeros estadios de *Promesomachilis hispanica* Silvestri, 1923 (Insecta: Apterygota, Microcoryphia), pp. 121-132. En: *Actas III Congreso Ibérico de Entomología*.
- BARETH, C., B. CONDÉ, & J. PAGÉS. 1989. Les procampodeides, des diploures peu connus, pp. 137-144. En: Dallai, R. (ed.) *III rd Seminar on Apterygota*. University of Siena.
- BENTON, M. J. (ed.), 1993. *The fossil record*. 2. Chapman and Hall. Londres. 845 p.
- BERGSTRÖM, J., 1980. Morphology and systematics of early arthropods. *Naturw. Ver. Hamburg*, 23: 7-42.
- . 1992. The oldest arthropods and the origin of the Crustacea. *Acta Zool.*, 73: 287-291.
- BERLESE, A. 1909. *Monografia dei Myrientomata* Redia, 6: 182 p.
- BILINSKI, S. 1993. Structure of ovaries and oogenesis in entognathans (Apterygota). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, 22(2-4): 825-836.
- BITSCH, J. 1994. The morphological groundplan of Hexapoda: critical review of recent concepts. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 30: 103-129.
- BITSCH, C. & J. BITSCH. 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among Apterygota insect clades (Hexapoda). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 34(4): 339-363.
- & A. NEL. 1999. Morphology and classification of the extinct Archaeognatha and related taxa. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 35(1): 17-29.
- BOUDREAU, H. B. 1979 (1987:2ª ed.). *Arthropod phylogeny, with special reference to insects*. John Wiley & Sons, Nueva York, 320 p.
- BOURGOIN, T. 1996. Phylogénie des Hexapodes. La recherche des synapomorphies ne fait pas toujours le cladisme. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 121: 5-20.
- BRONGNIART, C. 1885. Les insectes fossiles des Terrains Primaires. *Bull. Soc. Sci. Nat. Rouen*, 1885: 50-68.
- . 1893. *Recherches pour servir a l'Histoire des insectes fossiles des Temps Primaires*. St. Etienne, 493 p.
- BRUSCA, R. C. & G. J. BRUSCA. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Massachussets, 922 p.
- CARAPPELLI, A., F. FRATI, F. NARDI, R. DALLAI, & C. SIMON. 1998. Molecular phylogeny of the insects based on nuclear and mitochondrial genes, p. 35. En: *Abstracts Vth Seminar on Apterygota, Córdoba*.
- CARPENTER, F. M. 1992. Superorden Hexapoda, pp. 279-655. En: Moore, R. C. *Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda*. 4. Geol. Soc. Am. Univ. Kansas.
- CISNE, J. L. 1974. Trilobites and the origin of arthropoda. *Science*, 186(4158): 13-18.
- DALLAI, R., 1976. Fine structure of the pyloric region and Malpighian papillae of Protura (Insecta Apterygota). *J. Morphol.*, 150: 727-762.
- . 1980. Considerations on Apterygota phylogeny. *Boll. Zool.*, 47 (suppl.): 35-48.
- . 1991. Are Protura really insects? pp. 263-269. En: Simonetta, A. M. & S.C. Morris, (eds.). *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge University Press. Londres.
- DENIS, R. 1965. Sous-classe des Aptérygotes, pp. 111-275. En: Grassé, P. P. (ed.). *Traité de Zoologie IX*. Masson et Cie., Paris.
- DEUTSCH, J. S. 1997. The origin of Hexapoda: a developmental genetic scenario. En: Grandcolas, P. (ed.). The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 173: 329-340.
- DUNGER, W. 1994. Erkenntnisse zur Evolution der Bodenarthropoden und ihre Bedeutung für die Bodenzoologie heute. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 87: 205-214.
- FRANÇOIS, J. 1959. Squelette et musculature céphaliques d'*Acerontomon propinquum* (Condé) (Ins. Protoures). *Trav. Lab. Zool. St. ag. Grimaldi. Fc. Sc. Dijon*, 29: 1-57.
- . 1969. Anatomie et morphologie céphalique des Protoures (Insecta: Apterygota). *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., Sér. A*, 59: 1-144.
- . 1971. L' endosquelette céphalique des insectes Aptérygotes: étude anatomique, histochimique et ultrastructurale. I. Collembolés et Diploures. *Archs. Anat. microsc. Morph. exp.*, 60: 389-406.

- FRYER, G. 1992. The origin of Crustacea. *Acta Zool.*, 73: 273-286.
- . 1996. Reflections on arthropod evolution. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 1-55.
- GREENSLADE, P. 1988. Reply to R. A. Crowson's "Comments on Insecta of the Rhynie Chert". *Ent. Gen.*, 13: 115-117.
- HENNIG, H. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen system der insekten. *Beitr. Ent.*, 3 (Sonderheft): 1- 85.
- . 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- . 1969. *Die stammesgeschichte der insekten*. Kramer Franckfurt am Main, 436 p.
- . 1981. *Insect phylogeny*. John Wiley & Sons, Nueva York, 514 p.
- HESSLER, R. R. 1992. Reflections on the phylogenetic position of the Cephalocarida. *Acta Zool.*, 73: 315-316.
- & W. A. NEWMAN. 1975. A trilobitomorph origin for the Crustacea. *Fossils and Strata*, 41: 437-459.
- JAMIESON, B.G.M. 1987. *The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa*. Cambridge University Press, Londres, 320 p.
- JERAM, A. J., P. A. SELDEN & D. EDWARDS. 1990. Land animals in the silurian: Arachnids and myriapods shropshire, England. *Science*, 250: 658-661.
- KAPLIN, V. G. 1985. On the classification and phylogeny of the fam. Machilidae (Thysanura, Microcoryphia). *Revue d'Entomologie de l'URSS*, 64(2): 336-350.
- KOCH, M. 1997. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia*, 41: 62-68.
- . 1998. The cephalic endoskeleton of primarily wingless Hexapods: Ancestral state and evolutionary changes, p.41. En: *Abstracts Vth International Seminar on Apterygota, Córdoba*.
- KRAUS, O. 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods, pp. 295-303. En: Fortey, R. A. & R. H. Thomas, (eds.) *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres.
- KRISTENSEN, N. P. 1971. The systematic position of the Zeugloptera in the light of recent anatomical investigations. *Proc 13th Congr. Ent. Moscow*, 1: 261.
- . 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 13: 1-44.
- . 1981. Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Ent.*, 26: 135-157.
- . 1989. Insect phylogeny based on morphological evidence, pp. 295-306. En: Fernholm, B., K. Bremer & H. Jögrnwall (eds.). *The hierarchy of life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis*. Elsevier, Amsterdam.
- . 1991. Phylogeny of extant hexapods, pp. 117-132. En: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*, 2nd ed. Melbourne University Press: 125-140 & Naumann, I.D. (ed.). *Systematics and applied entomology* (1994). Melbourne University Press.
- . 1995. Forty years' insect phylogenetic systematics. Hennig's "Kritische Bemerkungen..." , and subsequent developments. *Zool. Beiträge. N. F.*, 36: 83-124.
- . 1998. The ground plan and basal diversification of the hexapods, pp. 281-293. En: Fortey, R. A. & R. H. Thomas (eds.). *Arthropod relationships*. Chapman & Hall. Londres.
- KUKALOVÁ-PECK, J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic inside lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.*, 65: 2327-2345.
- . 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 133-171. En: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*, 2nd ed. Melbourne University Press: 141-179 & Naumann, I. D. (ed.) *Systematic and applied entomology*. (1994). Melbourne University Press.
- . 1992. The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.*, 70: 236-355.
- . 1998. Arthropod phylogeny and "basal" morphological structures, pp. 249-268. En: Fortey, R. A. & R. H. Thomas (eds.) *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, Londres.
- LABANDEIRA, C. C., B. S. BEALL & F. M. HUEBER. 1988. Early insect diversification evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec. *Science*, 242: 913-916.
- LARINK, O. 1983. Embryonic and postembryonic development of Machilidae and Lepismatidae (Insecta: Archaeognatha and Zygentoma). *Entomologia Gener. Stuttgart*, 8: 119-133.
- . 1997. Apomorphic and plesiomorphic characteristics in Archaeognatha, Monura and Zygentoma. *Pedobiologia*, 41: 3-8.
- LAUTERBACH, K. E. 1972. Die morphologischen Grundlagen für die Entstehung der Entognathie bei den Apterygoten Insekten phylogetischer Sicht. *Zool. Beitr.*, 18: 25-69.
- MACHIDA, R., Y. KOBAYASHI & H. ANDO 1996. Mapping modes of embryogenesis on the hexapodan cladogram. *Proceedings of the XXth Int. Congress Entom., Firenze*, 3.
- MACKERRAS, I. M. 1970. Composition and distribution of the fauna, pp. 187-203. En: CSIRO (ed.) *The insects of Australia* 2nd ed. Melbourne University Press.
- MANTON, S. M. 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 51: 203-400.
- . 1977. *The arthropoda. Habits functional morphology and evolution*. Clarendon Press, Oxford, 527 p.
- . 1979. Functional morphology and evolution of the Hexapod classes, pp. 387-464. En: Gupta, A.P. (ed.) *Arthropod phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York.
- MENGE, F. A., 1854. Aptera. En: Koch, C. L. & G. C. Brendt. *Die im Bernstein befindlichen crustacean, myriapoden, arachniden und Aptera der Vordlwelt*, I (2): 111-118 (fundnoss). Lám. XIV, XV, XVII.
- NAUMANN, I. D. (ed.). 1994. *Systematic and applied entomology*. Melbourne University Press, 484 p.
- PAULUS, H. F. 1972. Zum Feinbau der Komplexaugen einiger Collembolan. Eine vergleichen-anatomische Untersuchung (Insecta, Apterygota). *Zool. Jahr. Anat.*, 89: 1-116.
- . 1979. Eye structure and the monophily or the Arthropoda, pp. 299-383. En: Gupta, A.P. (ed.) *Arthropod phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co. Nueva York.
- ROSS, A. J. & E. A. JARZEMBOSKI. 1993. Arthropoda (Hexapoda; Insecta), pp. 363-426. En: Benton, M. J. (ed): *The fossil record*, 2. Chapman & Hall. Londres.

- SHAROV, A.G., 1948. Triassic Thysanura from the Pre-Urals region. *Doklady Ak. Nauk. USSR.*, 61: 517-519.
- . 1957. Peculiar paleozoic wingless insects of the new order Monura (Insecta, Apterygota). *Dokl. Akad. Nauk USSR*, 115: 796-798.
- . 1966. *Basic arthropodan stock with special reference to insects*. Pergamon Press. Oxford, 271 p.
- SHEAR, W. A., P. M. BONAMO, I. D. GRIERSON, W. D. I. ROLFE, E. L. SMITH & R. A. NORTON. 1984. Early land animals in North America: Evidence from Devonian age arthropods from Gilboa. *Nueva York. Science*, 224: 492-494.
- SILVESTRI, F. 1912. Die Thysanuren des baltischen Bernsteins. *Schrift. physic.-Ökonom. Ges. Königsberg*, 53: 42-66.
- STURM, H. & C. BACH DE ROCA. 1993. On the systematics of the Archaeognatha (Insecta). *Ent. Gener. Stuttgart*, 18(1-2): 55-90.
- STYS, P. & S. BILINSKI. 1990. Ovariole types and the phylogeny of hexapods. *Bio. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 65: 401-429.
- & J. ZRZAVY. 1994. Phylogeny and classification of extant Arthropoda: review of hypotheses and nomenclature. *European J. Ent.*, 91: 257-275.
- & F. WEYDA. 1993. Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism. *Bio. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 68: 365-379.
- SULC, K. 1927. Das Tracheensystem vom *Lepisma* (Thysanura) and phylogenie der Pterygogenea. *Acta Soc. Sc. Natur. Moravicae*, 4: 228-344.
- TIEGS, O. W. & S. M. MANTON. 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, 33: 255-237.
- TOTHILL. 1916. En: Denis. R., 1965. Sous-classe des Apterygotes, pp. 111-275. En: Grassé, P. P. (ed.). *Traité de Zoologie IX*. Masson et Cie, Paris.
- TUXEN, S. L. 1959. The phylogenetic significance of entognathy in entognathous Apterygotes. *Smithson. Misc. Coll.*, 137: 379-416.
- . 1970. The Systematic position of Entognathous Apterygotes. *An. Esc. Nac. C. Biol.*, 17: 65-79.
- WÄGELE, J. W. 1993. Rejection of the "Uniramia" hypothesis and implications of the Mandibulata concept. *Zool. Jahr. Syst.*, 120: 253-288.
- WEYGOLT, P. 1979. Significance of later embryonic stages and head development in arthropod phylogeny, pp. 107-135. En: Gupta A.P. (ed.). *Arthropod phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- . 1986. Arthropod interrelationships -the phylogenetic systematic approach. *Zeits. Zool. Syst. Evol.*, 24: 19-35.
- WINGSTRAND, K. G., 1973. The spermatozoa of the thysanuran insect *Petrobius brevistylis* Carp. And *Lepisma saccharina* L. *Acta Zool. Stokh.*, 54: 31-52.
- WYGODZINSKY, P. W. 1961. On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 54: 621-627.