

EL REGISTRO FOSIL DE UN GRUPO HETEROGENEO: *MYRIAPODA*

Antonio Melic¹ y Daniel Grustán²

¹ Avda. Radio Juventud, 6; 50012 ZARAGOZA (ESPAÑA).

² c/. Mariano Baselga, n° 10-12, 1° Izda.; 50015 ZARAGOZA (ESPAÑA).

Lo primero que debe señalarse a propósito de la Clase *Myriapoda* es que posiblemente no existe como grupo monofilético y, por tanto, como agrupación o taxón natural. Esta afirmación, no obstante, debe hacerse con cautelas, como todo lo relacionado, de momento, con la alta clasificación de los artrópodos. Así pues, entendemos *Myriapoda* en *sentido lato* como un conjunto heterogéneo de artrópodos que incluye a Diplopoda, Paupoda, Symphyla y Chilopoda (taxones con representantes actuales) y a Kampekarida y Arthropleurida (taxones extintos).

Estado de la cuestión 'Arthropoda'

Los artrópodos son una consecuencia del proceso de artropodización. Este es un proceso evolutivo cuya principal característica es la diferenciación de la pared del cuerpo mediante la adquisición de una cutícula esclerotizada de la que, a su vez, derivaron los restantes caracteres morfológicos y biológicos (De la Fuente, 1982, 1994). Morfológicos porque la posesión de esta cutícula rígida sólo es compatible con el desarrollo de articulaciones funcionales relacionadas con el movimiento y la alimentación que se van especializando progresivamente. Este modelo resultante separa ya a Arthropoda de otros grupos próximos (Anelida, Onychophora...) y aparece ya bien representado en el Cámbrico inferior (con Trilobita, Chelicerata-Xyphosura, Crustacea y Aglaspídida), por lo que su origen probablemente sea anterior. A su vez, estas soluciones quizás justifican o explican algunos de los hitos fundamentales de la ecología animal. Por ejemplo, la aparición de nuevas estrategias y comportamientos alimentarios, una cierta generalización de la depredación como medio de alimentación en el Cámbrico (Liñán, 1995); o más tarde, gracias a la independencia del medio ganada a través del proceso de mineralización, la colonización de nuevos hábitats como el terrestre (en el Silúrico).

Ahora bien, el problema es determinar si los caracteres morfológicos artropodiosos son una solución original, inédita y exclusiva de estos animales o pudieron haber aparecido independientemente en cada uno de los grandes grupos (De la Fuente, 1994). En otros términos: ¿se trata de un grupo monofilético o polifilético? Como de costumbre, existen teorías para todos los gustos. Tradicionalmente existía un cierto consenso en considerar un grupo único con el rango de Phylum. Sin embargo, cuando un grupo zoológico tiene tanto éxito (y los artrópodos lo tienen sin duda alguna) no puede despreciarse la idea de que

los caracteres sean convergentes, es decir, que hayan aparecido más de una vez. Y esto ocurre, por ejemplo, con los característicos tubos de Malpighi (que en los arácnidos se forman derivados del intestino medio, mientras que en los insectos son de origen proctodeal, así que son convergentes). Hay otros casos (mandíbulas, ojos compuestos, sistema traqueal o embriología, Snodgrass, 1938; Anderson, 1973; De la Fuente, 1982, 1994, entre otros). Estas semejanzas y desemejanzas -y su valoración filogenética- ha dado lugar a que los grandes grupos de artrópoda hayan sido combinados en base a su hipotético parentesco. Así, por ejemplo, con Mandibulata o Antennata se agrupó a insectos, miriápodos y crustáceos, con Tracheata a los dos primeros y más adelante a Chelicerata como oposición a Branchiata (Crustacea), o con Schizoramia a trilobites y arácnidos (a veces con los crustáceos) (Willmer, 1990). Otra clasificación muy interesante es la de Uniramia (insectos + miriápodos + onicóforos) y Multiramia, que incluiría a todos los demás más una serie de artrópodos marinos primitivos y a los pignogónidos (Manton, 1972; 1977; Anderson, 1973; Cisne, 1974, aunque cada uno con matizaciones).

Como señala De la Fuente (1982) los múltiples orígenes de los artrópodos se basan en estudios sobre características de animales actuales, siendo el registro fósil muy débil pues las formas artrópodos arrancan del Precámbrico y sólo conocemos miembros de los grupos actuales pero no eslabones que nos permitan una segura reconstrucción de la filogenia intergrupar. Esta circunstancia nos impide disponer de una adecuada dimensión temporal y en gran parte nos obliga a movernos en el terreno de la hipótesis.

Un paso adelante: 'Myriapoda'.

Linneo colocó a los miriápodos entre los insectos ápteros; Lamarck, entre los arácnidos; Sinclair entre los gusanos y los crustáceos. No ha

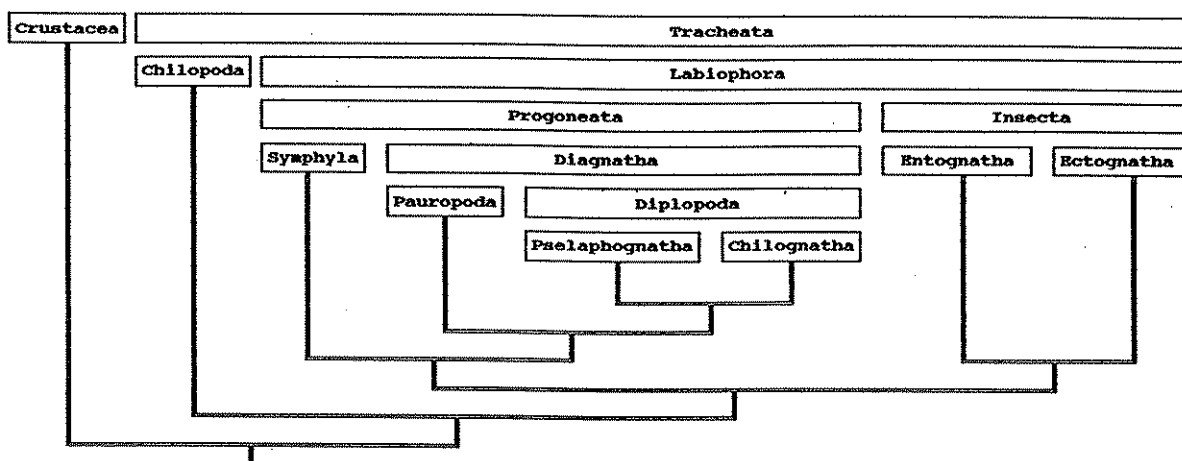


Figura 1: Cladograma que representa la filogenia hipotética de Tracheata ('Myriapoda' + Insecta) según Kraus y Kraus (1994). Crustacea es el grupo hermano de Tracheata. Miriápodos e insectos tienen un origen común (un ancestro común). A su vez, la hipótesis considera que Chilopoda (centípedos) es el grupo más antiguo dentro de Tracheata, una rama que se desgajó del tronco que dio lugar tanto a los restantes miriápodos (Symphyla, Pauropoda y Diplopoda) como a los insectos. Chilognatha, que incluye a los milpies (Julidae, Glomeris, etc.) sería un grupo de diplópodos relativamente moderno. La terrestización de los artrópodos se produce probablemente a partir de la primera separación (Crustacea/Tracheata) y ello tiene lugar, al menos, en el Cámbrico inferior. Del Silúrico superior se conocen ya quilópodos, diplópodos y del Devónico inferior los primeros insectos colémbolos.

faltado tampoco quien considerara a Onychophora como el grupo ancestral de los miriápodos, aunque actualmente sólo se consideran grupos lejanamente emparentados.

Por otra parte, son muchos los autores que han señalado la relación entre miriápodos e insectos, considerándolos frecuentemente como grupos hermanos (formando Tracheata)¹ o bien como grupos con relaciones de parentesco más confuso y/o cercano. Esas relaciones se basan en el proceso de cefalización y sus apéndices, morfología de los apéndices locomotores, tubo digestivo y otros sistemas internos, etc (De la Fuente, 1994). Estas y otras características permiten establecer relaciones entre algunos grupos de miriápodos y algunos grupos de insectos, y lanzar hipótesis en torno a la aparición de cada uno de ellos. La monofilia de Tracheata ha sido puesta en duda (p.e. Boudreaux, 1979, 1987; Hennig, 1969). Sin embargo, existe un problema de base que ya fue apuntado por Pocock en 1893 y posteriormente señalado por varios autores (Dohle, 1988; Shear, 1994; Kraus y Kraus, 1994): la inconsistencia de Myriapoda como grupo. Kraus y Kraus (1994) han propuesto recientemente una filogenia de Tracheata (y, en consecuencia, de 'Myriapoda') en base a estudios sobre morfología funcional que aparece resumida en la Fig. 1 y que refleja esa 'inconsistencia' a que nos referíamos.

Principales grupos de *Myriapoda*.

Fijar el nivel taxonómico que corresponde a cada grupo de miriápodos depende directamente de la hipótesis filogenética que se acepte. En el caso de Kraus y Kraus (1994) Chilopoda debería tener un nivel superior a Symphyla (así como a Insecta), y éste a Pauropoda y Diplopoda; por ejemplo: Subphylum, Clase y Orden, respectivamente. Al margen del rango formal que asignemos, podemos establecer los siguientes grupos:

1. Chilopoda Latreille, 1817

Los quilópodos son artrópodos de cuerpo alargado compuesto por un número variable de segmentos con un par de patas y un pequeño número de segmentos terminales muy reducidos, modificados o atrofiados. La cabeza presenta un par de antenas y unas piezas bucales características (Demange, 1981; Vázquez, 1987). Además se les distingue por la presencia de un par de forcípulas (apéndices del primer segmento corporal transformados en un mecanismo punzante) conectadas a glándulas venenosas.

Son artrópodos carnívoros que viven bajo piedras o cortezas, y de hábitos 'simples' (Lawrence, 1984). Se desplazan con gran rapidez ya que su esqueleto no está tan calcificado como el de los restantes grupos. Incluye 4 subgrupos a los que tradicionalmente se asigna la categoría de orden: Geophilomorpha, Scolopendromorpha, Lithobiomorpha y Scutigleromorpha (ver Fig. 2a-d), todos ellos con representantes en la Península Ibérica y muy comunes (especialmente *Scolopendra cingulata* Latreille, 1829, uno de los mayores artrópodos de nuestra fauna).

A nivel mundial se conocen unas 3.000 especies (Lawrence, 1984).

2. Symphyla Ryder, 1880

Se trata de animales de pequeño tamaño, frágiles y despigmentados (Demange, 1981) de los que se conocen menos de un centenar de especies. Determinadas características morfológicas han hecho suponer a algunos autores una gran proximidad con los insectos apterigotos (Fig. 2e).

3. Pauropoda Lubbock, 1866

Es otro pequeño grupo compuesto por especies casi microscópicas (1-2 mm) muy cercano a los diplópodos con unas 400 especies conocidas (Fig. 2f).

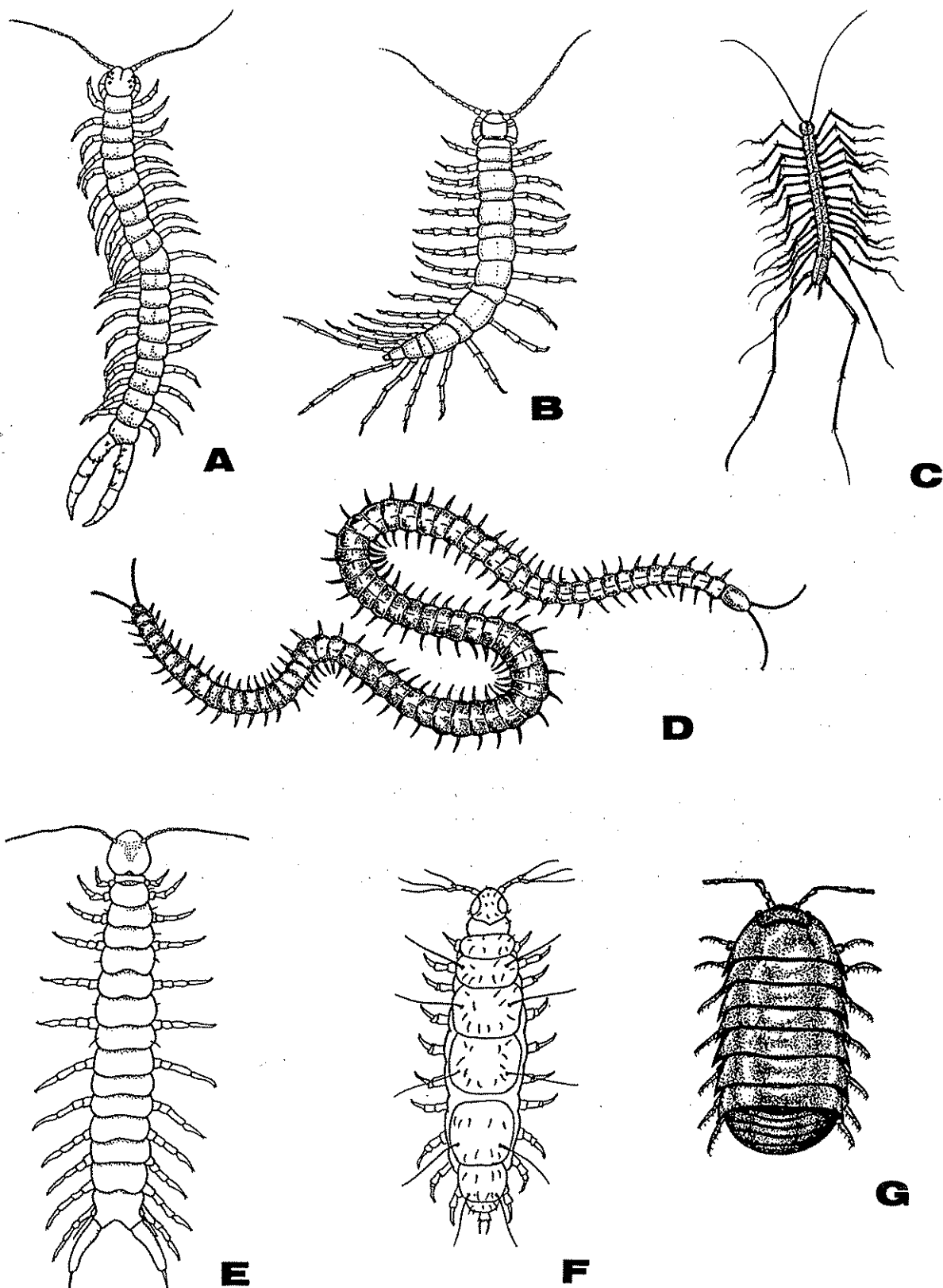


Figura 2: Grupos actuales incluidos en 'Myriapoda'. Chilopoda: A) Scolopendromorpha: *Scolopendra* sp. B) Lithobiomorpha: *Lithobius* sp. C) Scutigeromorpha: *Scutigera* sp. D) Geophilomorpha: *Geophilus* sp. E) Symphyla: Scutigerellidae. F) Pauropoda. G) Diplopoda: *Sphaerotherium* sp.

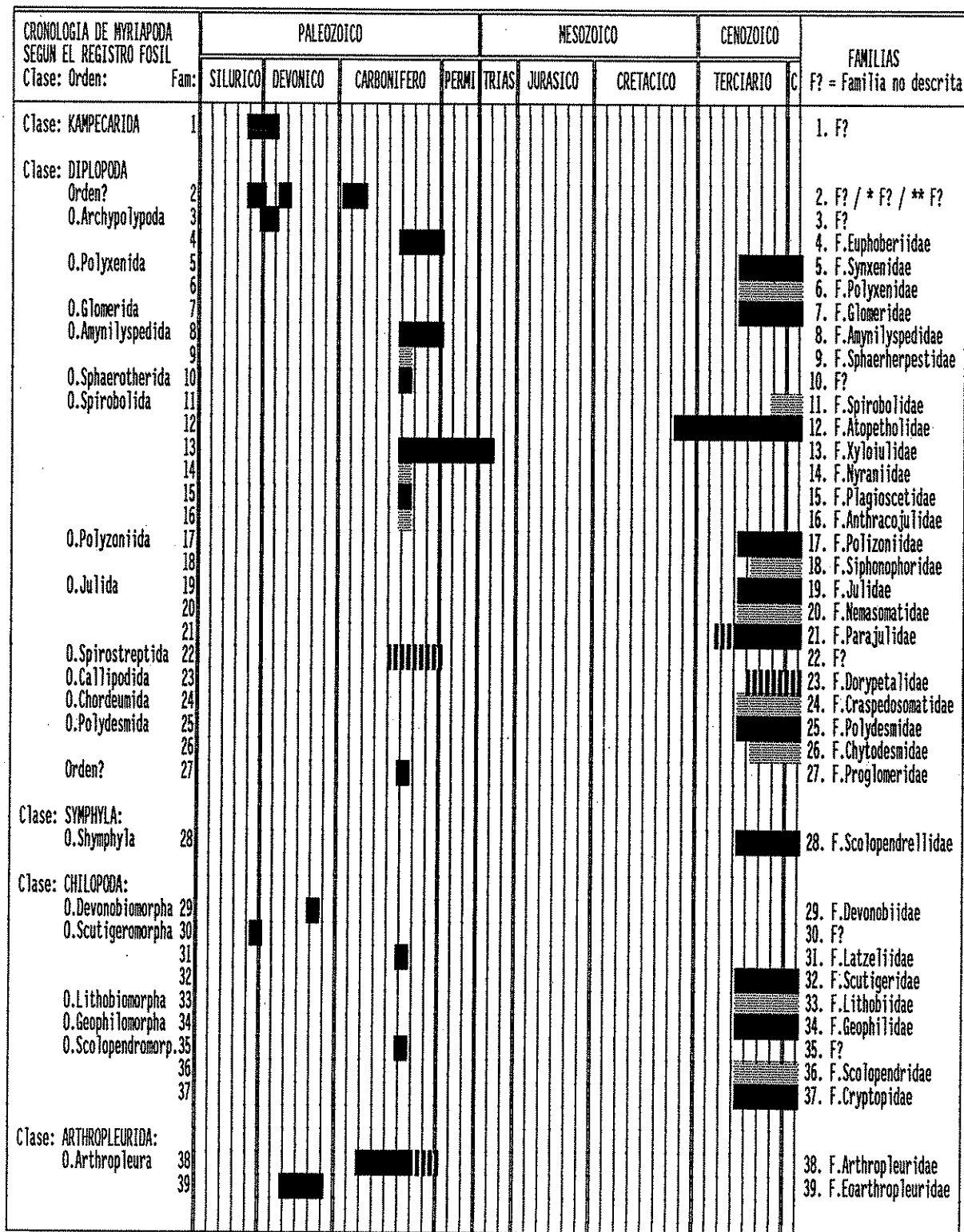


Figura 3: Cronología de 'Myriapoda' según Ross y Briggs (1993) modificada por * Shear (1994) y ** Shear et al. (1996).

III = Presencia incierta.

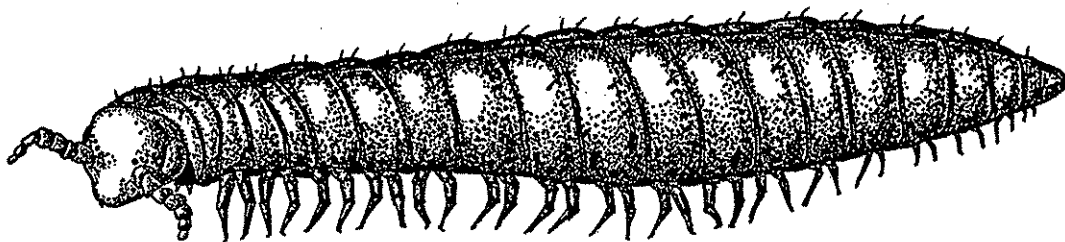


Figura 4: Morfología externa hipotética del 'Diplópodo ancestral' (basado en Enghoff, 1990).

4. Diplopoda Blainville-Gervais, 1844

Con mucho, es el grupo más numerosos de los miriápodos. Su cuerpo se encuentra dividido en tres partes: cabeza, tronco y telson. El tronco está compuesto de un número de anillos que le dan una apariencia cilíndrica (raramente aplanada). Cada uno de ellos está formado en realidad por dos segmentos, presentando cada anillo 2 pares de patas. El tegumento está muy calcificado. Presentan glándulas odoríferas características. Viven en lugares húmedos y son de hábitos vegetarianos, detritívoros y descomponedores o necrófilos (Vázquez, 1987; Demange, 1981; Hopkin y Read, 1992).

Se dividen tradicionalmente en dos subórdenes: Chilognatha (Latreille, 1802) y Penicillata (Latreille, 1829) o Pselaphognatha e incluyen a géneros tan conocidas como *Iulus*, *Polyxenus* o *Glomeris* (ver Fig. 2g). Existen unas 10.000 especies descritas (Hoffman, 1979).

Además de los 4 grupos indicados se conocen dos exclusivamente fósiles. Se trata de Kampekarida, con unos pocos representantes conocidos entre el Silúrico y el Devónico y Arthropleurida Waterlot, 1934, artrópodos de aspecto miriapodomorfo y gran tamaño del Devónico y Carbonífero a quienes algunos autores sitúan fuera de los Myriapoda (Waterlot, 1953; Hannibal, 1986; Rolfe, 1986; Kraus y Kraus, 1994).

El registro fósil

La Figura nº 3 resume el número de clases, órdenes y familias conocidos de cada uno de los períodos geológicos del Fanerozoico. Es un resumen del trabajo de Ross y Briggs (1993) en el que se recoge el momento de aparición y cronología de Myriapoda según el registro fósil.

El primer fósil de miriápodo conocido se debe a Sendel en 1742. Tan temprano descubrimiento no se corresponde con lo que reservaba el futuro conocimiento del grupo. Los fósiles de miriápodos son, en general, extraordinariamente raros y escasos. Existen varias razones para ello: son artrópodos de ecología continental, subaérea, con tendencia a vivir en hábitats donde raramente se dan las condiciones tafonómicas adecuadas para su correcta conservación (por ejemplo, selvas de tipo tropical donde los

cadáveres son rápidamente degradados). Además su cuerpo es alargado y anillado, frecuentemente frágil y muy sensible a la insolación. No obstante, la calcificación de los Diplopoda ayuda a su conservación, si bien, lo habitual es que sólo fosilicen restos (raramente ejemplares completos)². La interpretación de anillos o segmentos fosilizados, en lugar de ejemplares completos, facilita la diversidad de criterios y, con ello, la disparidad de las hipótesis filogenéticas de los autores (Laurentiaux, 1953) y la asignación a este grupo de un buen número de restos que resultan altamente cuestionables. En general, las formas alargadas y segmentadas han sido atribuidas a Myriapoda a pesar de que ésta puede ser una característica morfológica de varios linajes primitivos de Arthropoda y, en concreto, de Uniramia (Almond, 1985a). Es el caso de la Superclase Euthycarinoidea Gall y Grauvogel 1964 (animales marinos que vivieron entre el Carbonífero y el Triásico), del enigmático *Necrogammarus salweryi* Woodward 1870 (otro animal miriapodomorfo marino del Silúrico y quizás uno de los primeros Uniramia que se conocen (Rolfe, 1980; Almond, 1985a)) o de las dos Clases extintas incluidas provisionalmente en Myriapoda: Kampekarida y Arthropleurida.

El registro fósil de Myriapoda, además de raro es preocupantemente incompleto. La Fig. 3 ilustra este extremo. No se conoce ningún fósil desde principios del Triásico hasta finales del Cretácico, lo que representa un lapso temporal de unos 150 millones de años. Además, a pesar de la hipotética antigüedad de Symphyla el primer representante no aparece hasta el Oligoceno (hace unos 30 millones de años) y Pauropoda -un caso aún más dramático- carece totalmente de registro fósil³.

A pesar de estos inconvenientes, la historia de Myriapoda resulta fundamental para entender la evolución de los artrópodos, al menos de los terrestres (Tracheata: Myriapoda + Insecta, pues los demás tienen un origen marino: Trilobita, Crustacea e, incluso, Chelicerata).

Historia de los miriápodos

Se conocen unas 150 especies fósiles pertenecientes a unos 50 géneros (datos calculados a partir de Hannibal y Farago, 1984). La morfología externa del 'diplópodo ancestral' ha sido propuesta por Enghoff (1990) (ver Fig. nº 4).

Silúrico

El origen de los Myriapoda no puede precisarse con exactitud. De la hipótesis filogenética de la Fig. 1 (Kraus y Kraus, 1994) debe inferirse una edad de Tracheata (es decir, del primer ancestro de los miriápodos) que se remonta al Cámbrico inferior⁴. Ese ancestro hipotético debió conquistar, entre ese período y el Silúrico superior, el medio terrestre pues todos sus descendientes (miriápodos e insectos) parecen ser especies subaéreas o, al menos, subacuáticas. La hipótesis de una primera radiación terrestre en el Ordovícico (período comprendido entre el Cámbrico y el Silúrico) ya ha sido señalada por algunos autores (Kukalová-Peck, 1991), aunque no está confirmada por el registro fósil⁵.

De este período sólo son conocidas formas 'dudosas' cuya asignación a Myriapoda ha sido cuestionada. Es el caso de *Archidesmus loganensis* Peach 1899 (del Silúrico inferior), *Necrogammarus*, varios kampecáridos no descritos y otros supuestos micro milípedos que son considerados por Rolfe (1980) y Almond (1985a) como artrópodos de afinidades inciertas. Estas formas, junto a los ancestros de Euthycarcinoidea, pueden ser el producto de una extensa radiación marina de Uniramia en el Silúrico inferior que más tarde dará lugar a los primeros miriápodos terrestres.

No obstante, del Silúrico superior son conocidos varios fósiles de auténticos miriápodos, aunque de difícil clasificación: un kampecárido no descrito pero ilustrado por Jeram *et al.* (1990), o el primer diplópodo (de Cowie, Escocia) cercano al orden Archipolypoda. También de este período se conoce el primer quilópodo de aspecto escutigermorfo (Jeram *et al.*, 1990; no descrito).

La transcendencia de estos fósiles radica en que posiblemente se trate de las primeras especies de artrópodos terrestres conocidos, aunque esto es difícil de precisar. La conquista del medio terrestre fue llevada a cabo por toda una comunidad de especies pioneras en oleadas sucesivas (Rolfe, 1980, 1985; Shear y Kukalová-Peck, 1990; Shear, 1991). Todo parece indicar que tras la colonización de mantos microbianos (especialmente cianobacterias) y, posteriormente, líquenes, fungi y otras plantas inferiores aparecieron pequeños herbívoros, detritívoros y, tal vez, sus depredadores, entre los que pudieron encontrarse algunos pequeños artrópodos. Aunque el registro fósil no ha podido confirmarlo con fósiles 'corporales' se conocen bolitas fecales o coprolitos con restos de hifas de hongos que deben corresponder a microartrópodos fungívoros como colémbolos, ácaros o milípedos (Sherwood-Picke y Gray, 1985). De finales del Silúrico es conocida la primera planta 'superior' (*Cooksonia*) de unos 2-4 cm, entre otras probables plantas vasculares, briofitos, hepáticas y nematofitos (Shear, 1991). En este escenario aparecen los primeros restos de los miriápodos ya citados. Tradicionalmente se venía considerando como primer artrópodo terrestre al protoescorpión *Dolichophonus loudinensis* (Laurie, 1899) de principios del Silúrico, pero en la actualidad este hecho parece estar descartado (ver Melic en este volumen). Numerosos tipos de animales tal vez fueron

capaces de explotar temporalmente el medio terrestre mediante determinadas adaptaciones (Størmer, 1976): Xiphosura, Eurypterida, algunos Crustacea y Arachnida...; sin embargo, son los Myriapoda e Insecta los que parecen poseer -desde el primer momento- una estructura y morfología perfectamente adaptada a este medio que, en los grupos antes citados (Crustacea: Isopoda, o los propios escorpiones) fue adquirida más adelante. No obstante, la posibilidad de que los miriápodos del Silúrico fueran marinos ha sido señalada por Hoffman (1969) pues no existe prueba alguna de respiración aérea hasta períodos posteriores.

Devónico

En este período aparecen ya las primeras especies bien identificadas de miriápodo. Entre ellas, los primeros diplópodos del orden Archipolypoda Scudder, 1882, con representantes como *Archidesmus macnicoli* Peach, 1882 (del que no puede asegurarse que fuera terrestre, aunque tampoco marino) y varios kampecáridos que presentan algunas dudas. Kampecaris es un grupo heterogéneo de artrópodos con pocos segmentos corporales y algunos caracteres morfológicos particulares (p.e. la estructura de la cabeza). *K. forfarensis* Peach, 1882 es un artrópodo de afinidad incierta aunque próximo a Diplopoda, *K. obonensis* Peach, 1899 es diferente a todos los restantes miembros conocidos del grupo y *K. tuberculata* Brade-Birks, 1923 parece ser un auténtico milípedo terrestre (Almond, 1985a).

En el Devónico medio aparece el primer representante de Arthropleurida: *Eoarthropleura devonica* Størmer 1976, en Alken-an-der-Mosel (Alemania), una especie terrestre o, como mínimo, anfibia. Se trata de artrópodos de tipo muy arcaico y caparazón achatado, trilobulado longitudinalmente, que les da una vaga apariencia de trilobites alargados (con los que han sido vinculados en el pasado; Waterlot, 1953).

En el famoso yacimiento de Rhynie en Escocia no aparecen miriápodos. Por contra, sí han sido descubiertos fósiles en otros yacimientos importantes del Devónico medio. Recientemente (diciembre 1996) ha sido ilustrado un milípedo terrestre de unos 45 mm de Quebec (Canadá), de hace unos 420 millones de años y de aspecto parecido a la especie actual *Narceus annularis* (Spiribolida) (Shear *et al.*, 1996). También han aparecido restos de *Eoarthropleura* sp.

Ligeramente anterior a estos yacimientos, el de Gilboa (Nueva York, EE. UU.) contiene una rica fauna fósil que incluye miriápodos (ver Shear, 1986); en concreto, el primer quilópodo conocido del período: *Devonobius delta* Shear y Bonamo, 1988⁷. Tanto en éste como en los otros yacimientos es curioso comprobar que la mayor parte de la fauna fósil es eminentemente carnívora (ácaros, trigonotáridos, pseudoescorpiones o quilópodos), lo que indica que debía existir un rico abanico de presas, de las que apenas nada sabemos, pues no se han conservado. Cabe la posibilidad de que la fauna depredadora (o al menos parte de ella) fuera marina y que, alimentándose en el medio acuático, buscara en tierra firme protección contra enemigos o depredadores. Sin embargo, resulta mucho más

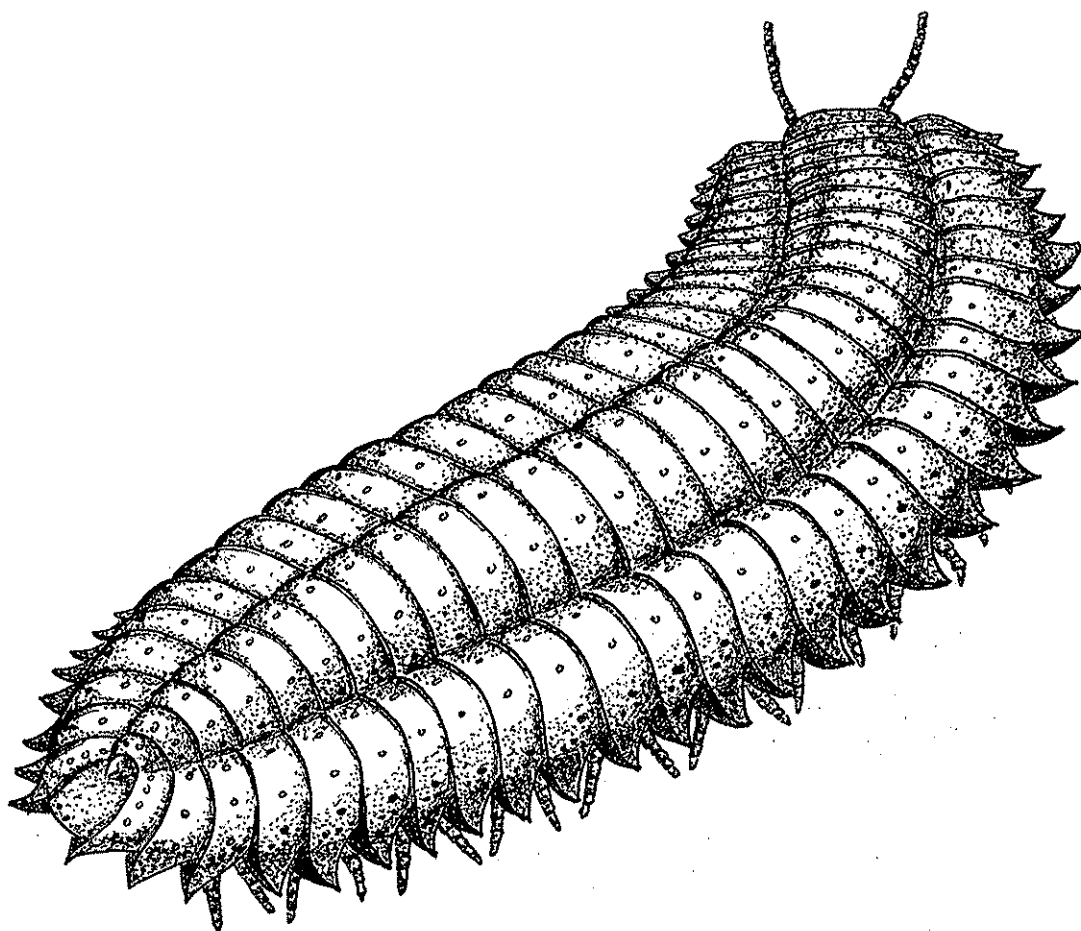


Figura 5: Reconstrucción hipotética de un artropleúrido (*Arthropleura* sp.), 'miriápodo' gigante de posición sistemática incierta, con una longitud superior a 1.5 m y una anchura de unos 45 cm (Carbonífero).

convinciente y simple la hipótesis de la colonización terrestre (ver Kevan *et al.*, 1975 donde se establecen interesantes relaciones coevolutivas entre artrópodos, plantas y fungi; Rolfe, 1985; Shear y Kukalová-Peck, 1990; Shear, 1991).

Carbonífero

Aparece la segunda familia de Arthropleurida con los artrópodos terrestres de mayor tamaño conocidos. El registro más antiguo que se conoce corresponde a un icnofósil de finales del Carbonífero inferior (Namuriense) compuesto por el rastro producido por un gran individuo al desplazarse (*Diplichnites cuithensis* Briggs *et al.*, 1979). Posteriormente han sido descritos otros rastros similares que junto al primero han sido atribuidos a *Arthropleura* (Briggs *et al.*, 1984). Se conocen varias especies de *Arthropleura* Jordan 1854 (Fig. 5): *A. armata* Jordan, o *A. pruvosti* Waterlot fueron especies que alcanzaron 1,8 m. de longitud y 45 cm. de anchura, parecidas a polydésmidos, con anillos

ornamentados con grandes espinas (Almond, 1985b). Estas formas gigantes convivieron con otras de tamaño mucho más reducido. Son conocidos como 'centípedos nadadores' (Hopkin y Read, 1992) pues durante mucho tiempo se ha pensado que eran especies lacustres o, al menos, vinculadas a subsuelos húmedos (Waterlot, 1953), aunque lo más probable es que habitaran los bosques de licopodios de la época y fuera un animal terrestre de hábitos vegetarianos (Almond, 1985b; Briggs *et al.*, 1984; Kraus y Kraus, 1994). El gigantismo de éstas y otras especies (en especial, insectos, pero también de otros animales no artrópodos) pueden tal vez explicarse en base a las especiales características de la atmósfera en la que se alcanzaron niveles de O₂ muy superiores a los actuales (Graham *et al.*, 1995; Martínez-Delclòs, 1996). De la Cordillera Cantábrica (Norte de España) se conocen algunos restos cuyo estudio se encuentra en preparación (Castro, 1994).

El Carbonífero, seguramente a consecuencia del clima fundamentalmente cálido y lluvioso reinante de carácter tropical (que daría origen a los grandes

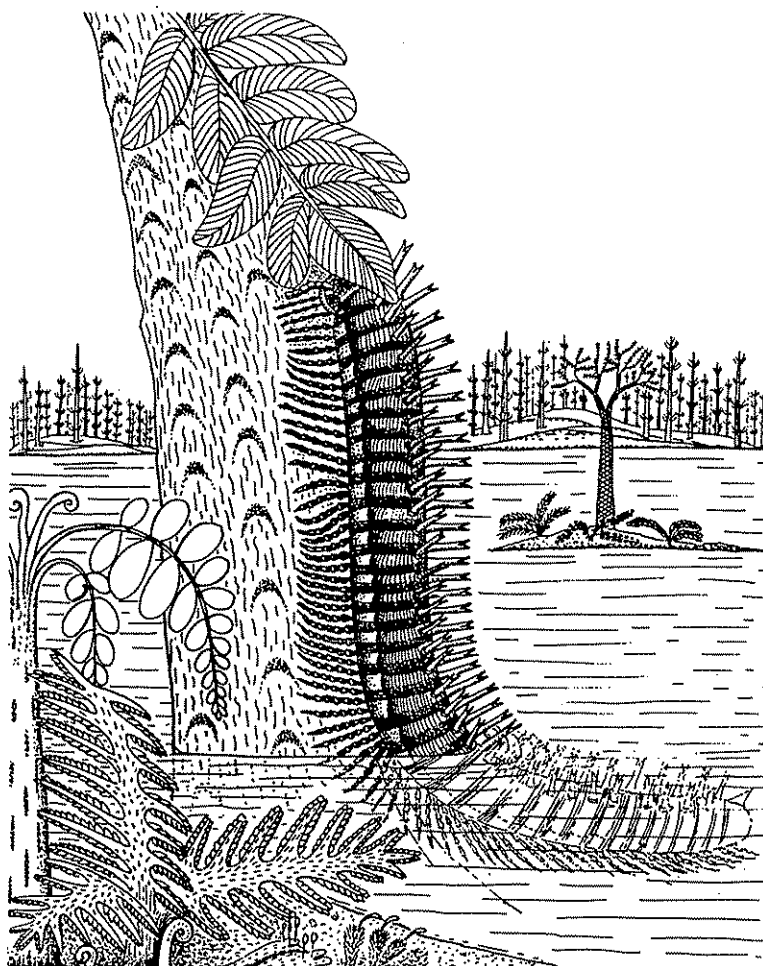


Figura 6: Escena imaginaria del Carbonífero en el que aparece un milípido gigante (*Acantherpestes major* Scudder, 1882) de unos 50 cm y con largas espinas protectoras que, posiblemente, eran móviles. La escena lo representa como especie anfibia, aunque esto es dudoso.

yacimientos carboníferos del hemisferio norte), dió lugar a selvas húmedas ideales para detritívoros y por ello no es extraño que los diplópodos conocieran una gran diversificación (10 familias frente a 14 del Cenozoico). La expansión debió ser, en efecto, importante⁸. Tanto que se ha considerado que la aparición de espinas sobre las esporas de diversas plantas del Carbonífero pudo deberse a una respuesta a los hábitos herbívoros de estos animales (Kevan *et al.*, 1975; Hopkin y Read, 1992). El Carbonífero también conoció la expansión de otros Tracheata: los insectos, cuyos primeros representantes aparecieron en el Devónico y que en este período ya presentaban un centenar de familias, muchas de ellas con similar nicho alimentario (Kraus y Kraus, 1994). Los herbívoros pudieron haber sido raros en los ecosistemas del Paleozoico a pesar de la abundancia de plantas terrestres, siendo la actividad primaria realizada mediante detritívoros y descomponedores (Shear y Kukalová-Peck, 1990), a los que se asociaría su fauna depredadora. Del Carbonífero inferior son conocidos varios milípedos de Kirkton, Escocia (Shear, 1994) en los que aparecen espiráculos (lo que constituye la prueba más antigua de respiración aérea en el grupo) y glándulas odoríferas como mecanismos de defensa frente a depredadores (posiblemente anfibios, Shear, 1994). Entre los diplópodos más interesantes podemos señalar a otras formas gigantes:

Acantherpestes major Scudder, de unos 50 cm., *A. gigas* Fritsch, 1902, o *Myriacanthepestes ferox* (Salter, 1863), todos ellos pertenecientes al orden Archipolypoda. Son formas gigantes con largas espinas para defenderse de depredadores, tal vez móviles, y grandes glándulas odoríferas o secretoras (Fig. 6). Con otras especies más pequeñas, entre las que se cuenta *Euphoberia llarenai* Meléndez, 1948, proveniente de Llombera (León, España), forman quizás una línea filética independiente, lateral (Laurentiaux, 1953). Fueron diplópodos que no se enrollaban, ni en bola ni en espiral y de hábitos forestales, seguramente terrestres (Hannibal, 1981) y tal vez carnívoros pues sus grandes mandíbulas son muy diferentes de las presentes en las formas actuales (Fig. 7). Otros diplópodos con la capacidad de enrollarse en bola son los aminilispédidos como *Aminilyspes wortheni* Scudder, 1882, de Mazon Creek (USA) o *Glomeropsis ovalis* Fritsch, 1899 de Alemania, algunos de ellos con espinas protectoras (Fig. 8)⁹. Aparecen también diplópodos de otros tres órdenes aunque su clasificación exacta resulta dudosa¹⁰. Pero, sin duda, el orden más abundante y diversificado de diplópodos es Spirobolida Cook, 1895 (aunque este grupo plantea numerosas dudas respecto a su sistemática, Shear, 1994), con al menos cuatro familias presentes y numerosos géneros. Estas especies carecían de espinas y se enrollaban en espiral.

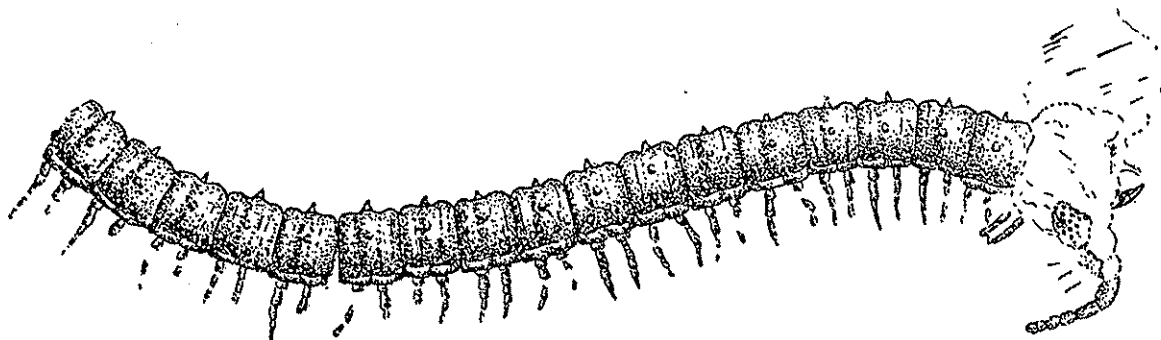


Figura 7: Fragmentos de *Euphoberia llanerae* Meléndez, 1948, de Llombera, León (España).

Algunos ejemplos son: *Xyloius sigillariae* (Dawson, 1860), de Canadá, *Anthracojulus pictus* Fritsch, 1899 de Checoslovaquia y otras especies de los géneros *Archiulus* Scudder, 1873 (de Europa y Norteamérica), *Pleuroiulus* Fritsch, 1902, parecidos a géneros actuales como *Polyzonium* y *Platydesmida* (Dzik, 1981; Hopkin y Read, 1992). Los representantes de la familia Xyloiulidae Cook, 1895 vivieron también en el Pérmico y alcanzaron el Triásico inferior, constituyendo los únicos fósiles conocidos entre la totalidad de miriápodos desde el Carbonífero hasta el Cretácico superior, 150 millones de años después.

Entre los Chilopoda (centípedos) el registro es mucho más escaso. De Mazon Creek (Illinois) se conoce el primer escolopendromorfo: *Mazoscolopendra richardsoni* Mundel, 1979 y el segundo escutigermorfo, único representante de la familia Latzeliidae Mundel, 1979: *Latzelia primordialis* Scudder, 1890.

De finales del Paleozoico a finales del Mesozoico (Pérmico-Cretácico).

Como ya hemos indicado, el registro fósil de los miriápodos prácticamente desaparece. Con excepción de algunos fósiles de un sólo orden de Diplopoda (Spirobolida, que alcanza el Triásico inferior y que vuelve a aparecer en el Cretácico superior, ver Fig. 3), transcurren 220 millones de años sin registro alguno.

Las razones son difíciles de explicar, especialmente si tenemos en cuenta que en el ámbar báltico del Oligoceno (Cenozoico) los Myriapoda vuelven a reaparecer con numerosas formas y tipos. Presumiblemente, las causas de esta ausencia haya que buscarlas en los problemas de conservación ya señalados para este grupo que van a verse acentuados a consecuencia de los movimientos de las masas continentales y especialmente de los cambios climáticos. El clima reinante en gran parte del Carbonífero permitió la proliferación en todo el hemisferio norte (Norteamérica, Europa y gran parte de Asia situadas en ese momento en el Ecuador) de densas selvas tropicales. Aunque su estructura vegetal era diferente a la actual, formaban una masa forestal como jamás ha vuelto a darse sobre el Planeta. Estas condiciones de calor y humedad permanente unidos a un nicho alimentario característico del grupo (al

menos de Symphyla, Pauropoda y Diplopoda) y la abundancia de recursos pueden explicar la radiación del grupo en el Carbonífero. El período siguiente (Pérmico) supuso un dramático cambio de las condiciones ambientales. El clima general pasa de ser húmedo a seco, manteniéndose las altas temperaturas por lo que amplias regiones pasan a ser muy áridas, subdesérticas o desérticas. Al mismo tiempo, las masas continentales se desplazan hacia el Norte y el Ecuador pasa a ser ocupado por Sudamérica y África, regiones que hasta entonces habían tenido un clima relativamente fresco o que se encontraban en plena glaciación. En realidad, a pesar de su posición, durante el Pérmico sigue vigente una gran glaciación en el hemisferio austral. Estas condiciones continuaron en el Triásico y, con menor intensidad, en el Jurásico, en el que el clima tiende a hacerse progresivamente más húmedo, aunque sin alcanzar los niveles del Carbonífero. Las nuevas condiciones debieron afectar drásticamente a la distribución de miriápodos, convirtiéndolos en artrópodos relativamente raros en un ambiente hostil. Así, de este amplio lapso temporal que incluye todo el Mesozoico, sólo son conocidas algunas especies que alcanzaron el Triásico siberiano como *Tomius angulatus* Martynov, 1936 y, ya en el Cretácico superior (aunque con algunas dudas), *Gobiulus sabulosus* Dzik, 1975 de Mongolia. No se conoce ningún resto de Chilopoda de este período.

Kraus (1978) se ha ocupado además de las relaciones entre la distribución de Diplopoda y la tectónica de placas. De hecho la dependencia de microhábitats bien definidos y la escasa movilidad de los Diplopoda convierten a estas especies en buenos taxones para rastrear los efectos de la deriva continental¹¹. Así Jeckel (1985) llega a la conclusión de que es en este período cuando los júlidos y espirotréptidos se distribuyeron desde el hemisferio austral (hipotético origen) a la actual región Holártica, extinguiéndose a continuación en el sur¹². Hoffman (1979) explica la presencia de otros grupos con un origen común en Sudamérica y África (p.e., Polydesmida).

Cenozoico

En el Terciario y, especialmente, en el ámbar fósil del Oligoceno (ver p.e. Santiago-Blay y Poinar, 1992), aparecen ya representantes de todos los grupos

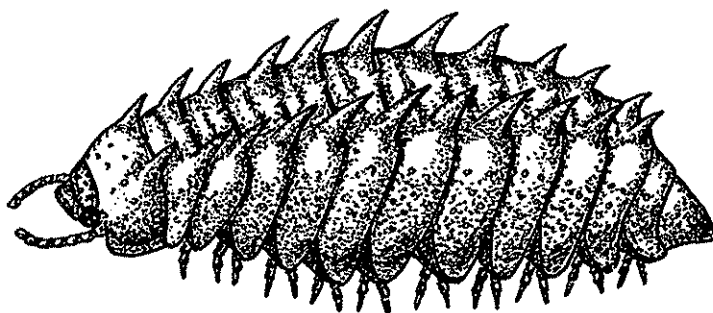


Figura 8: Reconstrucción de *Aminilyspes* sp. de unos 3 cm. Fueron diplópodos con la capacidad de enrollarse en forma de bola (Carbonífero).

actuales (excepto Pauropoda). El primer Symphyla (*Scolopendrella* sp.), diplópodos de los órdenes actuales Polyxenida, Glomerida, Polyzoniida, Julida, Polydesmida, etc. Otro tanto ocurre con Chilopoda: aparecen los primeros representantes de Geophilomorpha y Lithobiomorpha que junto a nuevos taxones de Scolopendromorpha y Scutigermorpha componen el panorama actual de centípedos. Todos estos órdenes difieren ya muy poco de los actuales y en algunos casos han sido asignados a géneros actuales (p.e., *Geophilus*, *Scolopendra* o *Lithobius*).

De Rubielos de Mora (Teruel, España) se conoce un miriápodo fósil del Mioceno inferior (Peñalver y Martínez-Delclòs, 1993; Montoya et al., 1996) que se encuentra actualmente en estudio.

Desde un punto de vista biogeográfico, las glaciaciones del Cenozoico pueden explicar razonablemente la distribución de varios géneros de diplópodos en Europa con algunos ejemplos para la Península Ibérica, que actuó de refugio, al igual que Italia y los Balcanes, como el género *Ommatoiulus* de la familia Julidae (Kime, 1990; Hopkin y Read, 1992).

Tras este rápido vistazo al registro fósil de Myriapoda, podemos decir que se trata de un grupo zoológico de enorme importancia para resolver la filogenia de Arthropoda así como para conocer algunos de los caminos que siguieron los artrópodos en la colonización del medio terrestre. Por desgracia, podemos afirmar también que los miriápodos todavía guardan bajo tierra la mayor parte de sus secretos.

Notas:

¹ Aunque sin olvidar que recientemente se ha propuesto a los crustáceos como grupo hermano de los insectos en lugar de los miriápodos en base a un estudio sobre la 'mandíbula artrópoda' (Popadic et al., 1996).

² Así, por ejemplo, a pesar de conocer varias especies diferentes de *Arthropleura*, no se ha conseguido saber que 'cara' tiene. Otro

tanto ocurre con *Acantherpestes*. Para aumentar nuestra decepción, ambos géneros incluyen a las especies de mayor tamaño que hayan existido sobre el Planeta.

³ Otro 'gap' importante ha sido parcialmente solucionado en fecha tan reciente como 1994, pues no se conocía ningún diplópodo fósil entre el Devónico inferior y el Carbonífero superior hasta el trabajo de Shear (1994), en el que se describen varios ejemplares de East Kirkton, West Lothian, Escocia del Carbonífero inferior.

⁴ Como mínimo, pues, Crustacea, el grupo hermano de Tracheata está bien documentado en el registro fósil de ese período y, en términos cladísticos, los grupos hermanos tienen la 'misma edad'. Nótese que este hipotético 'ancestro' de Tracheata podría no ser un auténtico Tracheata en los términos en los que es definido el grupo actualmente, sino sólo un predecesor que bien pudo ser muy diferente (Shultz, 1994).

⁵ No obstante, existen icnofósiles en forma de una serie de túneles o madrigueras con un diámetro de entre 2 y 21 mm excavados en el medio terrestre, en suelos del Ordovícico superior. Uno de los candidatos señalados por los autores es un artrópodo y más concretamente un miriápodo (Retallack y Feakes, 1987).

⁶ En los tres casos, no se ha establecido la familia a que pertenecen y en dos de ellos, ni siquiera el orden.

⁷ Y que ha requerido establecer un orden monoespecífico: Devonobiomorpha (Shear y Bonamo, 1988).

⁸ Aunque también se señala que la preservación de miriápodos puede ser un fenómeno asociado a su especial morfología y calcificación y no el resultado de su auténtica participación o importancia en los ecosistemas paleozoicos (Almond, 1985a).

⁹ *A. wortheri* era un diplópodo oniscomorfo con espinas fijas y una longitud de unos 3 cm. La presencia de las espinas (que podían ser tanto un mecanismo defensivo como destinado a prevenir la desecación) le impedían excavar o vivir bajo tierra como las especies actuales, así que debían vivir en hábitats 'abiertos', o bien ser arborícolas (Hannibal y Feldmann, 1981).

¹⁰ Se trata de Sphaeritheriida Brandt, 1833, Spirostreptida Cook, 1895 y otro orden dudoso, pero diferenciado, al que da origen los restos de *Archiscudderia paupera* Fritsch, 1899 de la antigua Checoslovaquia y que algunos autores (p.e., Laurentiaux, 1953; Hoffman, 1969) situaron junto a *Aminilyspes*.

¹¹ De no ser por la escasa entidad de su registro fósil.

¹² Hipótesis complicada de demostrar, teniendo en cuenta la ausencia total de fósiles en el Mesozoico.

- ALMOND, J.E., 1985a.-The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 309: 227-237.
- ALMOND, J.E., 1985b.-Les Arthropleurides du Stéphanien de Montceau-les-Mines, France. *Bull. Soc. d'Hist. Nat. d'Autun*, 115: 59-60.
- ANDERSON, D.T., 1973.-*Embryology and phylogeny of annelids and arthropods*, Oxford Univ. Press.
- BOUDREAUX, H.B., 1979.-Significance of intersegmental tendon system in arthropod phylogeny and a monophyletic classification of Arthropoda. En: GUPTA, A.P. (ed.): *Arthropods phylogeny*, Nueva York: 551-586.
- BOUDREAUX, H.B., 1987.-*Arthropods phylogeny. With special reference to insects*. Malabar, Florida.
- BRIGGS, D.E.G., PLINT, A.G. y PICKERILL, R.K., 1984.-Arthropod trails from the Westphalian of Eastern Canada. *Palaeontology*, 27: 843-855.
- BRIGGS, D.E.G., ROLFE, W.D.I. y BRANNAN, J., 1979.-A giant myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland. *Palaeontology*, 22: 273-291.
- CASTRO, M.P., 1994.-Evidencia de actividad biológica en plantas del Estefaniense superior de la Cordillera Cantábrica. *Comunicaciones X Jornadas de Paleontología*, Madrid: 42-43.
- CISNE, J.L., 1974.-Trilobites and the origin of Arthropods, *Science*, 186: 13-18.
- DE LA FUENTE, J.A., 1982.-*Artrópodos, I. Características Generales*. Textos Zoológicos, n° 1. Dep. Zool. Univ. Salamanca.
- DE LA FUENTE, J.A., 1994.-*Zoología de Artrópodos*. Interamericana McGraw-Hill, 805 pp.
- DEMANGE, J.-M., 1981.-*Les Mille-pattes. Myriapodes*. Ed. Boubée, Paris.
- DOHLE, W., 1988.-Myriapoda and the ancestry of insects. British Myriapod Group and Manchester Polytechnic, Manchester.
- DZIK, J., 1981.-An early Triassic millipede from Siberia and its evolutionary significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie, Monatshefte*, 7: 395-404.
- ENGHOFF, H., 1990.-The ground-plan of chilognathan millipedes (external morphology). En: *Proceeding of the 7th International Congress of Myriapodology* (A. MINELLI ed.), E.J. Brill, Leiden: 1-24.
- GRAHAM, J.B., DUDDLEY, R., AGUILAR, N.M. y GANS, C., 1995.-Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature*, 375: 117-120.
- HANNIBAL, J.T., 1981.-The spinose archipolypods: giant millipedes of the Coal Age. *The Explorer*, 23: 15-17.
- HANNIBAL, J.T., 1986.-The enduring myriapods. *Earth Science*, 39: 21-23.
- HANNIBAL, J.T. y FARAGO, K.M., 1984.-Fossil millipedes and centipedes: a review (abstract). *Proc. Intern. Congr. Myriap.*, 6: 21.
- HANNIBAL, J.T. y FELDMANN, R.M., 1981.-Systematics and functional morphology of Oniscormorph millipedes (Arthropoda: Diplopoda) from the Carboniferous of North America. *Journal of Paleontology*, 55(4): 730-746.
- HENNIG, W., 1969.-*Die Stammesgeschichte der Insekten*. Frankfurt.
- HOFFMAN, R.L., 1969.-Myriapoda, exclusive of Insecta. En: MOORE, R.C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. R, Vol. 2 Arthropoda 4, Lawrence, Kansas: 572-606.
- HOFFMAN, R.L., 1979.-*Classification of the Diplopoda*. Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.
- HOPKIN, S.P. y READ, H.J., 1992.-*The Biology of Millipedes*. Oxford Science Publications, Oxford.
- JEEKEL, C.A.W., 1985.-The distribution of the diplocheta and the 'lost' continent Pacifica (Diplopoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55: 100-112.
- JERAM, A. J., SELDEN, P.A. y EDWARD, D., 1990.-Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England. *Science*, 250: 658-661.
- KEVAN, P.G., CHALONER, W.G. y SAVILE, D.B.O., 1975.-Interrelationships of early terrestrial Arthropods and Plants. *Palaeontology*, 18(2): 391-417.
- KIME, R.D., 1990.-Spatio-temporal distribution of European millipedes. En: *Proceeding of the 7th International Congress of Myriapodology*. A. Minelli (ed.), E.J. Brill, Leiden: 367-380.
- KRAUS, O., 1978.-Zoogeography and plate tectonics. Introduction to a general discussion. *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 21/22: 33-41.
- KRAUS, O. y KRAUS, M., 1994.-Phylogenetic System of the Tracheata (Mandibulata): on 'Myriapoda'-Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, 34: 5-31.
- KUKALOVA-PECK, J., 1991.-6. Fossil History and the Evolution of Hexapod Structures. En: *CSIRO: The Insects of Australia*, I. Melbourne Univ. Press: 141-179.
- LABANDEIRA, C.C. y SEPKOSKI, J.J. Jr., 1993.-Insects Diversity in the Fossil Record. *Science*, 261: 310-315.
- LAURENTIAUX, D., 1953.-Classe des Myriapodes (Myriapoda Leach 1814). En: PIVETEAU, J. (dir.): *Traité de Paléontologie*, III. Masson & Cie, Paris: 385-396.
- LAWRENCE, R.F., 1984.-*The Centipedes and Millipedes of Southern Africa*. A.A. Balkema ed., Rotterdam.
- LIÑAN, E., 1985.-La expansión de la vida en el Cámbrico: una introducción. En: GAMEZ, J.A. y E. LIÑAN (eds.): *La Expansión de la vida en el Cámbrico. Homenaje al Prof. Klaus Szűdy*. Inst. Fernando El Católico, Zaragoza: 13-18.
- MANTON, S.M., 1972.-The evolution of arthropod locomotory mechanisms. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 51: 203-400.
- MANTON, S.M., 1977.-*The Arthropoda. Habits, functional morphology and evolution*. Clarendon, Oxford.
- MARTINEZ-DELCLOS, X., 1996.-El ergisto fósil de los insectos. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 20(1-2): 9-30.
- MELENDEZ, B., 1948.-Un Miriápodo fósil en el Estefaniense de Llombera (León). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 46: 737-741 + lám.I.
- MONTOYA, P., PEÑALVER, E., RUIZ-SANCHEZ, F.J., SANTISTEBAN, C. de, ALCALA, L., BELINCHON, M. y LACOMBA, J.I., 1996.-Los Yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, n° extraor.: 215-224.
- PEÑALVER, E. y MARTINEZ-DELCLOS, X., 1993.-Taphonomical aspects of the fossil arthropods from Rubielos de Mora, Teruel (Spain). *Premier Congrès Européen de Paléontologie*, Lyon 7-9 jul., 1993: 100.
- POCOCK, R.I., 1893.-On the classification of the tracheate Arthropoda. *Zool. Anz.*, 16: 271-275.
- POPADIC, A., RUSCH, D., PETERSON, M., ROGERS, B.T. y KAUFMAN, T.C., 1996.-Origin of the arthropod mandible, *Nature*, 380: 395.
- RETALLAK, G. y FEAKES, C., 1987.-Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land. *Science*, 235: 61-63.
- ROLFE, W. D. I., 1980.-Early invertebrate terrestrial faunas. En: PANCHEN, A.L. (ed.): *The Terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. Systematics Ass. Special Vol. 15: 117-157.
- ROLFE, W. D. I., 1985.-Early terrestrial arthropods: a fragmentary record. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 309: 207-218.
- ROLFE, W. D. I., 1986.-Aspects of the Carboniferous terrestrial arthropods community. *Ninth International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology*, IX-ICC, 5: 303-316. Washington.
- ROSS, A. J. y BRIGGS, D.E.G., 1993.-Arthropoda (Euthycarcinoidea and Myriapoda). En: BENTON, M. J. (ed.): *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, London: 357-361.
- SANTIAGO-BLAY, J.A. y POINAR, G.O. Jr., 1992.-Millipedes from Dominican Amber, with the description of two new species (Diplopoda Siphonophoridae). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 85: 363-369.
- SHEAR, W.A., 1986.-A Fossil Fauna of early terrestrial Arthropods from the Givetian (Upper Middle Devonian) of Gilboa, New York, USA. *Actas X Congr. Int. Aracnol. Jaca/España*, I: 387-392.
- SHEAR, W.A., 1991.-The early development of terrestrial ecosystems. *Nature*, 351: 283-289.
- SHEAR, W.A., 1994.-Myriapodous arthropods from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sc.*, 84: 309-316.

- SHEAR, W.A. y BONAMO, P.M., 1988.-Devonobiomorpha, a new order of centipeds (Chilopoda) from the Middle Devonian of Gilboa, New York State, USA, and the phylogeny of centiped orders. *American Museum Novitates*, 2927: 1-30.
- SHEAR, W.A., GENSEL, P.G. y JERAM, A.J., 1996.-Fossils of large terrestrial arthropods from the Lower Devonian of Canada. *Nature*, 384: 555-557.
- SHEAR, W.A. y KUKALOVA-PECK, J., 1990.-The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1807-1834.
- SHERWOOD-PIKE, M.A. y GRAY, J., 1985.-Silurian fungal remains: oldest records of the Class Ascomycetes? *Lethaia*, 18: 1-20.
- SHULTZ, J.W., 1994.-The Limits of Stratigraphic Evidence in Assessing Phylogenetic Hypotheses of Recent Arachnids. *The Journal of Arachnology*, 22: 169-172.
- SNODGRASS, R. E., 1938.-The evolution of Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithson. misc. Collns.*, 97: 1-59.
- STÖRMER, L., 1976.-Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Part 5: Myriapoda and additional forms, with general remarks on fauna and problems regarding invasion of land by arthropods. *Senckenbergiana lethaea*, 57 (2/3): 87-183.
- VAZQUEZ, L., 1987.-*Zoología del Phylum Arthropoda*. Interamericana, 6ª ed., Mexico D.C.
- WATERLOT, G., 1953.-Proarthropodes d'affinités incertaines. Ordre des Arthropleurida Watertot 1934. En: PIVETEAU, J. (dir.): *Traité de Paléontologie*, III. Masson & Cie, Paris: 247-254.
- WILLMER, P., 1990.-*Invertebrate Relationships. Patterns in animal evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

