

## INTRODUCCIÓN (ES)

Antonio Melic

SEA - Avda. Radio Juventud, 6  
50012 Zaragoza  
amelic@retemail.es

### 1. INTRODUCCIÓN (A LA INTRODUCCIÓN)

Hace exactamente 30 años, en octubre de 1969, se celebró en Salamanca el I Simposio Internacional de Zoofilogenia. Las Actas correspondientes serían publicadas en 1971 por Rafael Alvarado, Enrique Gadea y Andrés De Haro. La introducción se abría con una frase que bien puede considerarse plenamente vigente, aunque los tiempos, métodos y técnicas han ido cambiando en gran medida. Decía: '*La situación actual de los conocimientos zoológicos hacia necesaria la celebración de un Simposio donde se debatieran los temas y tendencias de actualidad sobre Zoofilogenia y en relación con la Sistemática...*'. Dividido en 8 secciones y casi 40 artículos, el volumen pasaba revista a buena parte de los 'grandes problemas' de la Zoología del momento: la diferenciación entre animales y plantas, la diversificación filética al nivel unicelular, el paso de Protozoo a Metazoo, o de los organismos diblásticos a los triblásticos, así como su diversificación, etc, etc. La sección IV, en concreto, estaba dedicada específicamente a los Artrópodos a través de siete artículos sobre taxones de alto nivel: Crustáceos decápodos, Pcnogónidos, Thysanura, Apterygota, Diptera, Odonata y Collembola.

No es extraño que algunos de los temas tratados en las Actas se repitan en el presente volumen. Es el caso de la 'Evolución en el tamaño en los animales' de E. Anadón y nuestro equivalente, 'El tamaño en la ecología y la evolución de los artrópodos' de E. García-Barros o 'Las relaciones filogenéticas de los Pcnogónidos', firmado en 1969 por Andrés de Haro y nuestra 'Evolución y filogenia de los Pcnogónidos' de Tomás Munilla, entre algunos otros. Y es que muchas de las relaciones debatidas hace 30 años son hoy asunto que parece definitivamente resuelto, pero también mucho de aquel debate sigue vivo aunque el tiempo le haya dado nuevas formas o trasladado a otras 'ramas' de esa espléndida metáfora a la que llamamos el Árbol de la Vida. Por contra, aspectos que parecían solventados entonces han sido crudamente reabiertos a la luz de nuevos hallazgos, del uso de nuevos métodos o de la aplicación de nuevas técnicas de análisis. Efectivamente, la paleontología ha multiplicado la cantidad y calidad de su información mediante el descubrimiento y reinterpretación de fósiles en los últimos años, al tiempo que la cladística ha irrumpido con estrépito y se ha instalado en el campo de la Filogenia en las décadas más recientes (recordemos que la primera traducción de *Phylogenetic Systematic* al inglés, de W. Hennig, data de 1966 y que el original alemán, de 1950, pasó bastante desapercibido; por

su parte, la fenética de Sokal y Sneath, era también un método recientísimo, con apenas 5 años de vida). El análisis molecular, en la década de los 60, estaba todavía gestando sus métodos, y no tomaría un auténtico auge hasta los 80 (no obstante, hay que señalar que las Actas recogen ya toda una sección dedicada a Aspectos Moleculares de la Zoofilogenia).

El presente volumen, pues, retoma modestamente el punto final de aquellas Actas, convirtiéndolo en un punto y aparte, y sin ningún complejo se confiesa su deudor rindiéndole un más que merecido homenaje. El valor de aquel Simposio y de sus Actas se engrandece precisamente a la luz del tiempo transcurrido, durante el cual, ningún otro evento similar o parecido ha tenido lugar en nuestro país. Marcó, por tanto, un verdadero hito de la historia de nuestra biología.

Y, por ello, ha resultado especialmente gratificante la participación en el actual volumen del Dr. Andrés De Haro, uno de los organizadores de aquel I Simposio Internacional de Zoofilogenia y coeditor de sus Actas.

### 2. INTRODUCCIÓN (VERSIÓN ALTERNATIVA, INFORMAL Y AMABLE)

Hace algo más de un año, justo después de haber adoptado la firme decisión de no volver a embarcar a la revista en un nuevo monográfico (al menos hasta que pasara mucho, mucho tiempo), recibimos tres cartas en apenas unos días. En todas ellas, diferentes colegas nos sugerían amablemente algunos temas a abordar '*en el siguiente monográfico*', dando por sentada, con una rotundidad que nos sorprendió, la publicación de nuevos volúmenes. Uno de los colegas proponía sucintamente dedicarlo a 'Filogenia' (sin más detalles); el segundo era un poco más concreto y manifestaba un extraordinario interés en que el siguiente volumen fuera dedicado a la sistemática de coleópteros ('*el orden más importante dentro de los Insectos*', subrayaba, mencionando algunos datos numéricos); el tercero venía a decir en su extensa carta, de varios folios, que tal vez fuera oportuno prestar algo de atención a aspectos que normalmente quedan en un segundo plano en los estudios entomológicos, habitualmente de marcado carácter taxonómico. En resumen: que más Ecología entomológica y menos Sistemática y Filogenia de artrópodos. Imposible mayor 'disparidad' de opiniones.

He de confesar que en la gruesa carpeta de '*proyectos a poner en marcha algún día*' de la revista (¡qué fácil es hacer proyectos!) había también algunos temas que podían considerarse como 'candidatos' a futuros monográficos. Entre esos temas se contaban (y siguen contando) el de Biogeografía de artrópodos o la Diversidad entomológica. El primer caso es una consecuencia lógica de nuestro volumen previo dedicado a Paleo-entomología: tras los 'artrópodos en el tiempo' debían aparecer los 'artrópodos en el espacio'. El segundo, es un proyecto en el que se trataría de fijar el estado de nuestros conocimientos para algunos de los taxones de alto rango más representativos de nuestra entomofauna. Otro proyecto todavía más indefinido tenía que ver con la posibilidad de dedicar algunos artículos (o incluso un volumen) a las nuevas *tecnologías* de reconstrucción filogenética, esto es, a las técnicas de análisis molecular aplicadas al estudio de la sistemática entomológica, tema complejo pero de evidente interés y actualidad.

En los días posteriores hicimos básicamente dos cosas: 1º) Responder a nuestros colegas que, aun agradeciendo su interés, en principio no estaba prevista la publicación 'a corto plazo' de un nuevo volumen; y 2º) Cambiar de opinión y decidimos a publicar un nuevo volumen. No se busque la lógica. No la hay.

El siguiente paso, consistió en decidir el tema del monográfico. Ciertamente cualquiera de los propuestos por nuestros colegas o de los incluidos en nuestra 'carpeta de proyectos' tenían el suficientemente atractivo como para acometer la 'aventura' y, realmente, resulta difícil elegir o fijar prioridades entre todos ellos. Pero, los que siguen este boletín, saben que tenemos una especie de divisa... *¿quién quiere retos pequeños?* Así que ¿por qué no dedicarlo a todos esos sugerentes asuntos al mismo tiempo? El argumento no puede ser más elemental: todos son, realmente, versiones de un único tema, la Evolución. Los demás distingos son, en esencia, detalles menores o cuestiones de etiquetaje (de artrópodos, o de biólogos).

Pero una cosa es la 'teórica' y otra muy diferente, la 'práctica'... Que los ecólogos no suelen sentarse con los paleontólogos, o que ambos no suelen hacerlo con los sistemáticos (quienes, en ocasiones, no lo hacen entre sí) y que ninguno de todos ellos lo haga, al menos frecuentemente, con los analistas de secuencias genéticas, aunque dediquen sus esfuerzos a la investigación sobre los mismos organismos, es quizás uno de los aspectos más pintorescos de *eso* que llamamos 'Entomología'. Y escribo '*eso*' en lugar de 'ciencia' o 'disciplina', porque no estoy muy seguro de que dada la fragmentación del conocimiento actual sea posible aplicar estos términos de forma coherente. Ahora bien, que no se haga normalmente, no implica que sea algo inmoral (al menos necesariamente) o ilegal. Así que realmente no existen impedimentos serios para reunir de forma virtual a especialistas de diversos campos de la biología dedicados al estudio de los artrópodos entre las solapas de un único volumen y bajo un título común; como mucho puede ser tachado de curiosidad o de excentricidad pero al tiempo, como todo experimento justo antes de encender 'la mecha' de los explosivos, también de proyecto excitante (intelectualmente excitante).

Lo anterior puede sonar a (intento de) justificación. ¿Cómo explicar, bajo un rótulo común, la vecindad de un artículo sobre fósiles del Proterozoico con otro sobre selección sexual en insectos o los test psicométricos aplicados a la inferencia filogenética? ¿qué relación puede existir entre los priapúlidos (en un volumen sobre artrópodos), los principios de nomenclatura zoológica, el proceso de colonización de los tenebriónidos en las Islas Canarias y los

simbiontes hereditarios en artrópodos o la variación de color en el caso de las arañas?

Pues bien, todos esos temas (y algunos más, hasta más de 50), pueden agruparse bajo el paraguas de una nueva Babel que ésta vez, eso pretendemos, ha de funcionar a la inversa de la bíblica: acercando en lugar de distanciando, ofreciendo una panorámica amplia, diversa, abierta, necesariamente incompleta y fragmentada, pero suficientemente rica como para permitir a los habitantes de esa enorme construcción (Torre de Babel, o su trasunto, la 'Entomología'), sentarnos a la misma mesa, cualquiera que sea nuestro 'piso de residencia' (ecología, sistemática, taxonomía, paleontología, biogeografía...) y compartir, en una lengua común, los conocimientos sobre la evolución de los artrópodos. Las fronteras están, bien mirado, para burlarlas.

Al modo del chiste sobre los tres ciegos que se acercan a un elefante por primera vez e intentan describirlo en función de la parte del cuerpo que palpan, con gráficas divergencias en cuanto a las conclusiones correspondientes (a cual más equivocada), algo parecido puede ocurrirnos en nuestra 'Entomología'. Corremos el riesgo de incrementar exponencialmente la información sin aumentar apenas nuestro conocimiento. Por ello, es recomendable hacer un stop de vez en cuando, sacar las cabezas de nuestros escondrijos (o 'especialidades') y otear el horizonte o, siguiendo con el símil del elefante, palpar otras regiones anatómicas del gigante. Al principio, pueda ser que sólo aumente nuestra confusión, pero la lógica dice que el ciego que probablemente tendrá una percepción más correcta del paquidermo será aquel que más zonas haya palpado. Al menos será el más confundido y, por tanto, el que menos firmeza demostrará en la defensa de sus errores. En el caso de la Entomología, la necesidad de adoptar este planteamiento es todavía más evidente si consideramos que nuestro elefante es, en realidad, un verdadero ejército de organismos caracterizados, precisamente, por su enorme grado de diversidad. Un millón de especies conocidas más una horquilla que oscila entre 5 y 100 millones, según la metodología de muestreo utilizada o la opinión y estado de ánimo del 'apostante', junto a medio millón de fósiles 'artropodios' y otra horquilla que multiplica su extremo superior por 25, hasta la escalofriante cifra de varios miles de millones, es el 'objeto' sobre el que los tres invidentes deben dar sus opiniones. Y no está mal utilizar este ejemplo (aunque no sea muy correcto señalarlo) porque en gran medida, los entomólogos nos vemos obligados a movernos en los límites de la ceguera, pues apenas contamos con información que pueda considerarse amplia de un puñado de especies; del resto, debemos conformarnos con datos sueltos bajo una etiqueta latina y algunas agrupaciones que intentamos permanente o alternativamente sostener y/o refutar.

La diversidad biológica, una entidad que bien podría ser adjetivada de 'artrópoda' por su composición actual y pasada, sólo puede estudiarse por partes, pero sólo es comprensible en conjunto, como unidad. Del mismo modo, los artrópodos, probablemente intratables como conjunto de organismos individuales, pueden ser abordados o comprendidos como unidad biológica, con una historia única (esperemos que *Nature* o *Science* no nos informen de que la monofilia del taxon ha sido refutada con pruebas contundentes antes de que esta introducción sea impresa) y con unas características bien definidas que incluyen un conjunto de rasgos morfológicos comunes, pero sobretudo una terrorífica plasticidad y una capacidad, aparentemente inagotable, para permanecer, como taxon dominante, aunque todo lo demás cambie. Los artrópodos son la 'constante' de este planeta; el resto es básicamente anecdótico.

Probablemente debería no escribir el presente párrafo, pero ya es demasiado tarde para echarse atrás. Se trata de insistir en algo que parece evidente en sí mismo —una 'perogrullada', pues—, pero que puede pasar desapercibido para aquellos que dedican sus esfuerzos e intereses a los aspectos más descriptivos y 'pegados al suelo' de la entomología básica: los centenares de páginas que siguen a esta introducción tratan simplemente de escarabajos, ciempiés y polillas. Ciertamente, este aspecto intentará ser disimulado por los autores mediante múltiples estratagemas. Por ejemplo, utilizarán un buen número de palabras técnicas y nombres rimbombantes (o al menos impronunciables) relativas a centenares de taxones que junto a un amplio surtido de teorías de título sonoro (ya sea para refutarlas, ya para ratificarlas) y artefactos metodológicos, harán creer al lector que tiene entre las manos un volumen multidisciplinar de ciencia pura y dura más propia de cátedras universitarias de prestigio o de revistas con índice de impacto galáctico que del *Boletín de la SEA*. Sin embargo, insisto, el lector debe hacer un esfuerzo para no dejarse 'engañar': este libro, en esencia, trata sobre vulgares 'bichos', pero lo hace intentando dar respuesta a algunas de las cuestiones más atractivas y apasionantes que tiene planteadas la biología de este final de milenio: ¿cuál es el origen de los artrópodos y dónde se ubican en el árbol de la vida?, ¿qué relación tienen con otras formas de vida y entre ellos mismos?, ¿cómo han evolucionado? y ¿cómo están evolucionando?... En fin, 'vulgares bichos' tal vez no sea el término más adecuado para definir a la mayor fuerza planetaria de todos los tiempos.

### 3. INTRODUCCIÓN (SERIA, CONFORME A CÁNONES TRADICIONALES)

El presente volumen ofrece una 'panorámica' del estado de la cuestión artrópoda desde la perspectiva de su evolución y filogenia. No hemos pretendido ser exhaustivos, pues el fracaso hubiera estado asegurado, pero sí abordar las principales ideas y las problemáticas más candentes para ofrecer una suerte de síntesis, rigurosa y razonablemente asequible, de los conocimientos disponibles en la materia. Sin embargo, como se verá, en varios casos son presentadas auténticas novedades y avances científicos en diversos frentes.

Como dirían nuestros colegas 'moleculares', el volumen constituye una matriz de datos en la que hemos querido compendiar los principales enfoques desde los que puede abordarse el estudio de la evolución artrópoda. Con esta filosofía, integradora y sintética, hemos dividido el volumen en cinco bloques temáticos o secciones que se encuentran íntimamente interrelacionados.

Previamente, en un gesto probablemente romántico nos ha parecido oportuna la reproducción del trabajo que, oficialmente al menos, abrió el cajón de los truenos de la evolución. Nadie mejor que el propio Charles Darwin junto a Alfred Russel Wallace esbozando las primeras ideas sobre la evolución de las especies por selección natural para entrar en materia. Se trata del artículo firmado por ambos el 30 de junio de 1858 (el '*Origen de las Especies*' tardaría aún un año más), publicado en el *Journal of The Proceedings of The Linnean Society* de Londres y, que nosotros sepamos, no traducido al castellano previamente. Sirva, también en este caso, como necesario homenaje. No hemos podido (ni ciertamente querido) resistir a la tentación de ser ligeramente sarcásticos (ayudando con ello a la Leyenda negra del Bol.SEA) y hemos intitulado el artículo con una frase bíblica:

'Y la Luz se hizo...'

La Primera Sección está dedicada a los conceptos y métodos en el estudio de la filogenia y ha sido coordinada por Juan José De Haro. Se trata de un bloque de 8 artículos en los que se abordan algunos tópicos que entendemos trascendentes relacionados con la reconstrucción filogenética. Todo armamento teórico y conceptual es escaso cuando lo que se tiene enfrente es un problema como la Filogenia de Arthropoda, así que conviene revisar algunas ideas y conceptos en torno a la Sistemática, la Taxonomía, la Filogenia y las Clasificaciones. Sobre las conflictivas relaciones entre las dos últimas, el recientemente galardonado Ernst Mayr, aporta su punto de vista crítico en el que la cladificación (o clasificación resultante de la sistemática filogenética) no sale muy bien parada. Otros artículos se ocupan de reseñar brevemente la historia de las ideas evolutivas o de la rica combinatoria de significados entre Sistemática y Taxonomía y sus implicaciones prácticas. Los tres siguientes se ocupan del cladismo, el método más utilizado actualmente en la reconstrucción filogenética, analizando sus bases conceptuales, filosóficas y principios básicos, así como su metodología interna. No faltan referencias a los hitos que han marcado su historia ni, por supuesto, a sus controversias internas y a ciertas calumnias que le han sido imputadas. Borja Sanchiz presenta a continuación un ejercicio de exploración conceptual. Si la psiquiatría no ha sido totalmente ajena a algunos hallazgos de la ecología y la etología, en este caso deviene fuente de analogía para la inferencia filogenética y tal vez, si el camino descubierto por el autor lleva a buen puerto, de herramientas e instrumentos de medida estandarizados que permitan resolver algunos de los problemas metodológicos que tiene planteados la investigación filogenética, como por ejemplo la selección de caracteres y su codificación. Cierra el bloque una breve reflexión sobre un tema que cuenta en su haber con miles de páginas sin que, en pureza, pueda considerarse definitivamente cerrado. En '*¿Qué es una especie?*' se presentan algunas de las respuestas emitidas por los biólogos desde diferentes trincheras conceptuales, lo que, de algún modo, nos avisa de lo mucho que queda por hacer en el territorio puramente conceptual de nuestra disciplina.

Los artrópodos en el Árbol de la Vida es el título de la Sección II del volumen, en la que se incluyen 8 artículos. A través de ellos, se ha pretendido ofrecer una idea de la posición de los artrópodos en el organigrama de los seres vivos, lo cual, como se verá, no es ni sencillo ni mucho menos evidente. En principio, parece mayoritariamente aceptada (aunque debemos recordar que la realidad es la que es) la monofilia de Arthropoda. Pero aceptar que son un grupo natural está lejos de haber resuelto todas las incógnitas. Su origen, por ejemplo, plantea múltiples interrogantes, especialmente a la luz de las investigaciones (y re-examen) de diversos fósiles a los que llamamos 'problemáticos'. Por otro lado, la historia evolutiva del grupo tampoco es fácil de trazar, así como, especialmente, las relaciones de los artrópodos con otros grupos de organismos. Veremos que son defendidas diferentes hipótesis en los artículos de esta sección y presentados argumentos a favor y en contra de todas ellas. El análisis morfológico (de especies actuales), el paleontológico y el de secuencias moleculares junto al llamado 'análisis combinado' lleva a resultados bien argumentados pero, en ocasiones, francamente enfrentados. Las metodologías tampoco son ajenas a esta disparidad de hipótesis y tal vez el único motivo de consenso entre los investigadores (junto a la probable monofilia de Arthropoda) sea la necesidad de seguir investigando en todos los frentes. Sea como fuere, fijar la posición correcta y relaciones del principal grupo biológico planetario, es hoy una hipótesis sobre la que debatir (y una de las más interesantes).

Ben Waggoner abre el fuego con un artículo sobre los comienzos de la historia evolutiva de los artrópodos y se pregunta sobre lo que pueden contarnos los fósiles. Hace 500 millones de años ya habían aparecido la mayoría de las clases artrópodos actuales y todas las extinguidas, junto a un buen número de formas de apariencia artrópoda y cuya asignación a un grupo de artrópodos actual, a un grupo ancestral de los artrópodos o a un metazoos distinto pero de aspecto artrópodiano es terriblemente complicada. La interpretación de formas conservadas en restos geológicos sin equivalente actual que pueda servir de referencia encierra una enorme dificultad y aunque aporta informaciones valiosísimas sobre los orígenes y primeras etapas filogenéticas del hipotético grupo, también plantean nuevas y apasionantes incógnitas. Waggoner pasa revista al registro fósil de los artrópodos y otros grupos relacionados del Cámbrico, con especial atención a algunos taxones como los (supuestamente) feroces dinocáridos y los (aparentemente) tranquilos lobópodos. Ambos podrían relacionar a los artrópodos con otros grupos. Igualmente el autor rastrea los yacimientos del Proterozoico tardío en busca de organismos 'artropodiano' que puedan documentar el origen de la explosiva diversidad artrópoda del Cámbrico. La dificultad de la interpretación de aspectos morfológicos, fisiológicos y ecológicos de los organismos se ve multiplicada cuando éstos son restos fósiles. Es suficiente con considerar que cuestiones tan aparentemente firmes (para los no paleontólogos) como la división entre Proterozoico y Paleozoico (o Precámbrico y Cámbrico) han sido muy debatidas y encierran muchos problemas en la definición de sus límites. Más aún, cabe plantearse, como hacen Eladio Lifián y José A. Gámez Vintaned, si la llamada radiación cámbrica fue una explosión de biodiversidad (especialmente al más alto nivel taxonómico) o si todo ello puede ser el resultado de un 'artefacto', es decir, si esa rica colección de organismos, o sus ancestros, ya existió previamente y simplemente no fue conservada por el registro fósil a consecuencia de procesos geológicos, biológicos, etc. Ambos autores aportan luz sobre diversas cuestiones básicas relacionadas con ese singular fenómeno biológico en el que los artrópodos parecen emerger de la 'nada'.

Estos dos primeros artículos permiten hacerse una idea de la importancia del registro fósil como fuente de información filogenética, pero también de sus dificultades y limitaciones. Los siguientes artículos trasladan el debate a otros territorios en base a otros métodos de análisis. Gonzalo Giribet plantea una dicotomía de candente actualidad en cuanto se refiere a la determinación de los parientes cercanos de los artrópodos: Ecdysozoa *versus* Articulata, o su equivalente en términos morfológicos: muda cuticular frente a metamerismo como razón de ser genealógica. Giribet presenta su hipótesis en base a resultados del análisis molecular de la secuencia 18S del ARN ribosomal de 145 taxones, con una matriz morfológica de 172 caracteres, presentando previamente una introducción a la sistemática molecular aplicada al estudio filogenético, así como sobre las hipótesis previas en torno a la relación de los artrópodos con otros grupos. Andrés De Haro, por contra, presenta un análisis fundamentalmente morfológico basado en el estudio de la región cefálica de diversos taxones (Arthropoda, Onichophora, Annelida y Lophophorata) en el que se apoya la hipótesis que relaciona más estrechamente a los artrópodos con los anélidos, es decir, los clásicos (pues fueron propuestos ya por Cuvier) Articulata.

Vemos que existen hipótesis enfrentadas en cuanto a la posición de los Artrópodos en el Árbol de la Vida y a sus relaciones con otros Phyla supuestamente cercanos. Un caso parecido es el de los onicóforos, gusanos aterciopelados o

gusanos con patas, un pequeño grupo de organismos que parecen estar especializados en crear problemas a los investigadores. Su historia es apasionante y se remonta a la base del Cámbrico, aunque como es habitual, existe un cierto debate en torno a si aparecieron incluso antes, en el Precámbrico, o mucho después, siendo los fósiles conocidos de ese periodo un simple grupo ancestral y remoto de las especies actuales. Su ecología y morfología actuales, cajón de sastre de caracteres propios de otros phyla, son igualmente llamativas. Julián Monge-Nájera y Hou Xiangang realizan una presentación de este enigmático grupo animal que se mueve en las inmediaciones de lo artrópodo sin encontrar, tampoco, una ubicación definitiva.

Aleshin y Petrov vuelven al problema de Arthropoda y a las implicaciones del gen 18S ARNr en su evolución, comentando las dificultades básicas que plantea la secuencia cuando es utilizada para resolver los problemas relacionados con la reconstrucción filogenética de los artrópodos y la definición de su posición respecto a los restantes Metazoa, señalando ya algunos otros correspondientes a grupos de nivel inferior (Subphylum), que serán abordados en la siguiente sección. Antes, Giribet, Edgecombe y Wheeler trazan una suerte de preámbulo necesario abordando la 'alta' sistemática de Arthropoda, es decir, las relaciones entre los grandes grupos de artrópodos, presentando una síntesis de las diferentes hipótesis formuladas sobre la cuestión. Para cada uno de los grandes grupos se presenta igualmente un resumen de situación en base a las posiciones más consolidadas en la moderna bibliografía. A lo largo del trabajo se presta una especial atención a las aportaciones provenientes del análisis molecular (o del combinado con datos morfológicos) y se cierra el artículo con la exposición de dos de las dicotomías más debatidas en torno a las relaciones internas de Arthropoda, la que enfrenta a Atelocera vs. Pancrustacea y la que enfrenta a Schizoramia vs. Mandibulata.

El cierre vuelve a los orígenes de la Sección, la Paleontología, presentando el tema de las evidencias de la actividad biológica producidas por artrópodos a lo largo del tiempo geológico en el medio terrestre. Los icnofósiles son valiosas herramientas para el conocimiento de la actividad, morfología y comportamiento de organismos pretéritos, completando la información disponible de los restos fósiles directos de los propios artrópodos y permitiendo una mejor comprensión de su evolución, modo de vida e, incluso, de las condiciones ambientales reinantes en vida del organismo productor. Toda 'pista' —permítasenos el juego de palabras— es útil para reconstruir el gran puzzle de la historia geológica de los artrópodos.

La Sección anterior lleva el debate filogenético hasta el límite del nivel Arthropoda y baja su primer escalón sistemático. A partir de ahí entramos en 'Artropodiana', la Sección III del volumen y la más extensa en páginas y artículos por razones que se adivinarán fácilmente. Efectivamente, en esta sección hemos tratado de presentar una selección de artículos centrados en la filogenia de los grandes grupos de artrópodos. Por supuesto, resulta materialmente imposible ocuparse de todos ellos; ni siquiera de la mayoría, a pesar de lo cual se presentan 17 artículos que cubren, razonablemente, la mayor parte del espectro artrópodiano. Así, al nivel taxonómico de Subphylum o Clase, están tratados, en primer lugar, los Trilobites, tal vez por el dudoso privilegio de haberse extinguido, Crustáceos (y otros organismos también extinguidos y de posición dudosa conocidos como crustaceomorfos), Quelicerados, parte de los 'Miriápodos' y, por supuesto, los Hexápodos.

Los quelicerados cuentan con tres artículos; Janson A. Dunlop sintetiza perfectamente su evolución, presentando algunas de las hipótesis de parentesco propuestas por los

autores y pasando exhaustiva revista a los principales problemas e incógnitas relacionadas con la filogenia interna del grupo. Para Dunlop, los pincogónidos son probablemente quelicerados basales, hipótesis desarrollada en el siguiente artículo por Tomás Munilla en el que se recopila la información disponible sobre Pycnogonida. Un tercer artículo está dedicado íntegramente a los Acari.

Edgecombe, Giribet y Wheeler presentan el más novedoso y exhaustivo análisis de la filogenia de Chilopoda realizado hasta la fecha, revisando, para ello, más de un centenar de caracteres morfológicos y secuencias completas de ARN ribosómico (secuencias 18S y 28S) para representantes de la mayoría de las familias del grupo, utilizando como grupo externo a hexápodos y diplópodos. La extensa prospección se completa con un análisis simultáneo de los datos precedentes (combinando caracteres morfológicos y moleculares) a través del método de optimización directa, lo que permite ofrecer una hipótesis sobre la filogenia del grupo y de sus taxones internos.

Los restantes 11 artículos están dedicados a los Hexapoda. Carpenter y Wheeler centran su atención en la alta filogenia del grupo y revisan los análisis cladísticos aplicados al problema de determinar las relaciones entre sus órdenes. Para ello pasan revista a las hipótesis resultantes de datos morfológicos, de datos moleculares y del análisis combinado, prestando especial atención a los problemas más significativos como la posición y relaciones de Diplura (todo un clásico), de Estrepsiptera, Zoraptera o de Dycptoptera. A propósito de Diplura, por ejemplo, el reciente volumen '*Arthropods relationships*' (R.A. Fortey & R. H. Thomas, 1998, The Systematics Association) incluye varios artículos que presentan hasta tres hipótesis diferentes. Nikita J. Kluge recopila las autapomorfias de Hexapoda al tiempo que aborda algunos de los problemas que se plantean con el uso de la Nomenclatura Zoológica, distinguiendo varios tipos y proponiendo un nuevo conjunto de reglas alternativas a las propuestas en el CINZ.

El siguiente escalón nos sitúa en el nivel de Orden. Carmen Bach et al. se ocupan de un conjunto de órdenes de enorme importancia filogenética por cuanto son considerados los 'insectos más primitivos', y a los que tradicionalmente se ha agrupado bajo la denominación de 'Apterygota' o 'insectos sin alas', cuya condición de grupo natural (monofilético) no parece sostenerse. Pero si sobre la parafilia de Apterygota parece existir un extendido consenso, no puede decirse lo mismo respecto a los diferentes órdenes que incluye, su posición, las relaciones entre ellos o la propia monofilia interna de algunos de ellos. En el artículo se efectúa una síntesis de las diferentes y más importantes hipótesis filogenéticas propuestas por los autores más recientes. Otro grupo de insectos a los que tradicionalmente se les ha asignado la etiqueta de 'primitivos' son las cucarachas. Philippe Grandcolas, uno de los principales especialistas mundiales en el grupo, se encarga en su artículo de poner en duda ese mito (y algunos otros) y aborda el origen de la diversidad del grupo y su filogenia prestando una especial atención a la información disponible de carácter ecológico (conducta social, defensiva, comportamiento reproductor, comunicación...) y deduciendo, a partir de ella, una historia evolutiva de sus patrones de comportamiento lo que permite poner a prueba y/o complementar otras hipótesis filogenéticas tradicionales basadas en otro tipo de caracteres. Los siguientes dos artículos se ocupan de los órdenes clásicos que hoy se agrupan bajo Hemiptera. Juan M. Nieto Nafria examina la filogenia de los tradicionales 'Homoptera' (que serían parafiléticos) y de sus principales grupos. M<sup>a</sup> Ángeles Vázquez y Tomás López continúan con

el restante grupo de Hemiptera: los heterópteros (o 'chinches'), considerado actualmente un grupo natural monofilético compuesto por siete infraórdenes que son brevemente comentados. Los Coleópteros son los animales 'campeones de la diversidad' y son el objeto del siguiente artículo a cargo de Ignacio Ribera. En él se presenta una amplia panorámica del estado de nuestros conocimientos e hipótesis en torno a la filogenia, evolución y clasificación de los escarabajos al más alto nivel taxonómico. Estamos convencidos de que el colega que nos sugería un volumen sobre la sistemática de Coleoptera se dará por satisfecho. Hymenoptera es otro de los grandes órdenes de Hexapoda. José Luis Nieves Aldrey y Félix M. Fontal-Cazalla se ocupan de él revisando la más moderna bibliografía disponible y todo el corpus de datos provenientes de análisis morfológicos y moleculares, pero también de estudios de carácter ecológico relacionados con la historia evolutiva del tipo de alimentación larvaria, el parasitismo y la socialización. Igualmente se revisan los datos disponibles del registro fósil, se discuten las relaciones del orden con otros insectos y la clasificación interna y se aportan datos sobre la diversidad específica y ecológica del grupo. Los tres últimos artículos están referidos a Lepidoptera, abordando aspectos muy diferentes de la evolución y filogenia del grupo. Enrique García-Barros presenta una revisión sintética de carácter introductorio a todo el orden, poniendo especial énfasis en los aspectos esenciales que probablemente más han influido en la evolución y diversidad del grupo (de carácter morfológico y ecológico). José L. Yela e Ian J. Kitching se ocupan de la filogenia de Noctuidae, la mayor familia de lepidópteros en especies (35.000, de momento) e individuos (al menos aparentemente). Los autores presentan una hipótesis sobre las conflictivas relaciones de parentesco entre las 41 subfamilias de noctuidos basada en la revisión crítica de datos previos, su reinterpretación y la aportación de otros nuevos. La reconstrucción filogenética utiliza todo tipo de materiales para apuntalar sus hipótesis. Una de esas fuentes, como ya ha sido tratado en otros artículos previos, es la paleontología y en concreto el registro fósil de artrópodos. No todos ellos tienen las mismas 'aptitudes' para ser preservados, pues a las ya de por sí complejas circunstancias que deben concurrir en general, en el caso de ciertos artrópodos (como los lepidópteros) se añaden nuevas dificultades de carácter tafonómico y biológico derivadas de su especial morfología y forma de vida. Fidel Fernández Rubio se ocupa del registro fósil de las mariposas centrándose en el caso, relativamente especial, de los Zygaenini y mostrando cómo puede ser utilizada la información paleontológica, aunque sea escasa, para deducir hipótesis evolutivas.

La Sección IV lleva por título 'Biogeografía: la evolución en el espacio'. La distribución de los organismos, y en concreto, de los artrópodos, no es aleatoria; responde a patrones y causas próximas (ecológicas) o remotas (históricas) que constituyen el auténtico objetivo de la biogeografía entomológica. Para comprender esas causas, la biogeografía tiene que echar mano de contenidos y métodos de otras disciplinas, lo que la convierte bien en una super-disciplina de síntesis o bien, como apuntan F. Martín Piera e I. Sanmartín, en una disciplina 'ameboide' de fronteras difusas... Sea como fuere, la biogeografía bebe del manantial de la biología evolutiva (sensu lato, pues no hablamos de escuelas sistemáticas) y aporta a ésta la dimensión espacial. Estamos acostumbrados a pensar en la evolución como un proceso eminentemente temporal, y así es, pero la evolución es algo que ocurre también en el espacio y que a menudo deja su marca en él (y, en realidad, también a la inversa). Un taxon es, en esencia, un

estado actual de caracteres morfológicos, ecológicos y geográficos cuya historia evolutiva —única— pretendemos reconstruir a través de la filogenia. De ahí la necesidad de esta sección (y de la siguiente) en este volumen.

Los autores ya citados, Martín-Piera & Sanmartín, presentan una amplia síntesis conceptual y metodológica de la disciplina, centrando su atención tanto en la biogeografía de áreas como de taxones (artrópodos) de la región Holártica y Mediterránea. Una breve introducción epistemológica da paso a la dicotomía dispersión-vicarianza en cuyo interior se posicionan las diferentes escuelas o corrientes biogeográficas, para las que se fija como objetivo alcanzar una reconciliación en forma de síntesis. El siguiente paso consiste en saltar del análisis teórico sobre conceptos y métodos al ejercicio práctico de la disciplina. Se aborda, también de forma sintética, la historia de las masas continentales del hemisferio Boreal a diferentes niveles de resolución (región Holártica, Europa, cuenca mediterránea) intentando responder a dos preguntas: ¿qué nos dice la filogenia de los organismos sobre la evolución espacial de áreas? ¿qué procesos biogeográficos explican la evolución espacial de los organismos?. Jorge M. Lobo, en el siguiente artículo, se decanta por razones de tipo ecológico convirtiendo a la distribución espacial de las especies en una respuesta adaptativa de carácter individual y a las aparentemente ‘elaboradas’ comunidades ecológicas en asociaciones circunstanciales. Los dos restantes artículos de la sección abundan en algunos de los temas analizados en el artículo de apertura, pero lo hacen sobre la base de un ejemplo concreto (el área geográfica de las Islas Canarias). R. Real et al., dedican el primero de ellos a la contrastación de hipótesis explicativas de la distribución específica de arañas en las islas, relacionando dicha diversidad (en términos de riqueza y endemismo) con una serie de variables ambientales que puedan explicarla. En otras palabras: se trata de encontrar las causas que expliquen la diversidad y distribución de las arañas en el archipiélago canario. En el siguiente se pretende interpretar o reconstruir los distintos procesos de colonización de las islas poniendo a prueba diversas hipótesis explicativas utilizando en este caso a los tenebriónidos.

En realidad, la dicotomía entre procesos ecológicos y procesos históricos (o, si se prefiere, causas próximas y causas lejanas) está presente no sólo en la Biogeografía sino en todo lo relacionado con la evolución. Las Secciones II y III (y en parte, la IV) del volumen se han ocupado de la Evolución como algo que ‘fue’ y cuyas causas, mecanismos y procesos pretendemos descubrir para comprender la estructura de la vida actual sobre el planeta. Pero la evolución es también algo que está ocurriendo, en presente, y que sigue rigiendo el devenir de la biota planetaria. La Genealogía es necesariamente algo que pertenece al pasado, aunque explique lo actual, pero la Evolución es un mecanismo intemporal, activo exclusivamente en términos de presente. La Biogeografía —o las biogeografías histórica y ecológica— son el puente que nos facilita el salto de uno a otro tipo de análisis, permitiéndonos abordar, en la última Sección del volumen, la V, el tema de la Ecología Evolutiva o la ‘Evolución en tiempo real’.

Marcos Méndez, coordinador de la sección, efectúa una presentación de los conceptos y métodos de la Ecología Evolutiva que, como era de esperar, difieren sensiblemente de los empleados en las disciplinas que abordan la evolución desde planteamientos fundamentalmente históricos. Modelos matemáticos (de optimización, de teoría de juegos y genéticos) para predecir fenotipos y métodos empíricos de medición (junto al uso de información filogenética) son las principales herramientas teóricas y prácticas utilizadas en el estudio de la

evolución en poblaciones de organismos actuales. Continuando con lo ‘metodológico-conceptual’, Antonio Barbadilla reflexiona en ‘La selección natural: Me replico, luego existo’ sobre la idea de la selección, cuya antigüedad y aceptación generalizada, no garantiza su comprensión (ni siquiera fuera de Kansas y otros reductos creacionistas). Barbadilla expone en su artículo los conceptos básicos de la teoría de la selección natural en el contexto del neodarwinismo y defiende la necesidad de avanzar en el estudio de la selección ‘en acción’ para entender, realmente, cómo actúa en el seno de las poblaciones naturales. Adolfo Cordero se ocupa de la adaptación, la selección natural y de algunas falacias muy extendidas incluso en ámbitos científicos y académicos. La idea de ‘selección de grupo’ (al nivel de especie y de comunidad) como motor de adaptación es seriamente criticada, al tiempo que son vapuleados ciertos clichés (algunos, verdaderos ‘clásicos’) que no han hecho sino aumentar la confusión en torno a unas ideas que, como señalaba Barbadilla, suelen ser incomprendidas.

Los siguientes dos artículos conforman un bloque en torno al significado evolutivo de la variación intraespecífica, tomando como motivo los patrones de coloración en artrópodos. Geoff Oxford analiza las variaciones de color en el caso de las arañas y su significado evolutivo, especialmente desde el punto de vista de la genética ecológica. Michel E. N. Majerus aborda un ejemplo clásico de la evolución en acción: la del melanismo industrial en lepidópteros, con especial atención a *Biston betularia*, la especie que ha dominado el estudio de este fenómeno y sobre la que se plantean ahora interesantes consideraciones (o re-consideraciones).

Un nuevo bloque compuesto por tres artículos se ocupa de los individuos en el marco de la Ecología Evolutiva. Antonio Torralba pasa revista al tema de los ciclos vitales y balances energéticos en artrópodos, es decir, a la forma en que los organismos administran la energía disponible para repartirla entre las diferentes necesidades. Enrique García-Barros analiza la importancia, desde el punto de vista ecológico y evolutivo, del tamaño de los artrópodos, proporcionando una síntesis accesible y amena sobre los principales aspectos e implicaciones de la cuestión. Xim Cerdá dedica su artículo al Aprovisionamiento como proceso de obtención de alimento en el caso de las sociedades de hormigas. La optimización de los comportamientos animales está sujeta a debate desde una perspectiva ecológica y evolutiva, o al menos ha sido puesta en duda repetidamente. El autor analiza la aplicación de modelos matemáticos de optimización de estrategias de aprovisionamiento en el caso de diversos tipos de hormigas y su capacidad predictiva para contrastar la posible excelencia de los resultados reales.

La Selección sexual es el tema central de los siguientes dos artículos. Adolfo Cordero la relaciona con el comportamiento reproductor en los insectos, revisando los mecanismos a través de los que actúa y varios ejemplos relacionados con los odonatos en los que se cuestionan hipótesis que parecían muy asentadas en la bibliografía. Carmen Zamora y Juan J. Soler se ocupan de la selección sexual en relación a la asimetría fluctuante, como factor de ‘medición’ de la estabilidad morfológica (y por ende, genética). Una suerte de ‘certificado de calidad’ de los candidatos sexuales. En el artículo se revisan los principales factores genéticos y ambientales que pueden influir en el desarrollo de un carácter, así como distintas medidas de medición y su fundamentación, utilizando ejemplos relacionados con los insectos.

La eusociabilidad en algunos grupos de insectos (himenópteros, isópteros) es uno de los aspectos más atractivos de los artrópodos. Ignacio Fernández Escudero dedica su



artículo a la definición de la eusociabilidad y a su historia, para pasar a continuación a plantear las diversas teorías que pueden explicar este tipo de comportamiento tan especial, en la que, entre otras cosas, la selección sexual da paso a la selección por parentesco poniendo en algunos aprietos a las teorías clásicas en torno a la evolución por selección natural.

El parasitismo es un comportamiento ampliamente extendido en todo tipo de organismos. Alberto Tinaut y Francisca Ruano se ocupan de un tipo especial, el 'parasitismo social', aplicable a aquellos casos en los que una sociedad de insectos vive a expensas de otra sociedad de insectos. Este comportamiento está relativamente extendido en diversos grupos taxonómicos, lo que indica que deben existir razones poderosas para su existencia. El artículo presenta una síntesis de las hipótesis sobre su origen y evolución de este tipo de vida, así como sobre sus implicaciones.

Los últimos artículos están centrados en la evolución de diversos tipos de interacciones. Éstas han debido tener un papel esencial en la evolución de los artrópodos. Jeff Ollerton aborda una clásica: las relaciones entre los artrópodos polinizadores y las plantas, fruto de una historia evolutiva compartida. Otra relación clásica es la Fitofagia, cuestión a cargo de Tomás Pérez Contreras, quien pasa revista a la aparentemente simple (pero en realidad compleja) relación de plantas e insectos especializados y a sus principales implicaciones desde el punto de vista evolutivo.

Cierra la sección y el volumen el artículo de Michael E. N. Majerus sobre simbiosis hereditarios causantes de efectos deletéreos en los artrópodos. Se trata de otro tipo de interacción (los endosimbiontes de transmisión hereditaria) que han podido jugar un papel esencial en la evolución de los artrópodos hospedadores.

En resumen, pues, el volumen ofrece una razonable aproximación a la evolución y filogenia de artrópodos, partiendo de una presentación de conceptos y métodos (al

menos de algunos de ellos) y aportando algunas ideas interesantes y ciertamente novedosas. En el siguiente paso, intentamos mostrar el abanico de problemas e incógnitas que rodean a los oscuros orígenes artrópodos, lo que requiere comprender las relaciones con otros grupos zoológicos. Artropodiana traslada el misterio a otros niveles más bajos de lo sistemático y aborda, al menos para ciertos grupos seleccionados, la ingente y compleja tarea de fijar la genealogía de la Casa Arthropoda. En otra dimensión, trasunto de una dualidad interna, el Capítulo de Biogeografía intenta mostrar las relaciones entre evolución y espacio, sirviendo de puente entre lo Histórico (la sistemática filogenética) y lo Actual, esto es, la Ecología Evolutiva, como expresión de la Evolución en marcha y cuyos artículos cierran el círculo y el volumen.

#### 4.- (EPÍLOGO A LA) INTRODUCCIÓN

Acabamos ya. Este volumen es el fruto de casi año y medio de trabajo, desde que recibimos aquellas cartas iniciales hasta que lo damos a la imprenta. Adoptada la decisión de tratar el tema en sentido amplio resultó evidente la necesidad de organizar un comité editorial en el que estuvieran integrados colegas con conocimientos en cada uno de los grandes bloques temáticos. Juan José De Haro se ha ocupado de coordinar la sección I del volumen (Conceptos y métodos en el estudio de la Filogenia), Marcos Méndez es el responsable de la sección V (Ecología Evolutiva). Por mi parte, con la ayuda de Ignacio Ribera, me he ocupado de coordinar las restantes secciones. A pesar de ello, los miembros del comité hemos trabajado frecuentemente como un equipo, atendiendo y resolviendo de forma colegiada, las cuestiones problemáticas surgidas en cualquiera de los artículos del volumen. Varios miles de mensajes electrónicos entre Zaragoza, Barcelona, Uppsala y Londres guardan la memoria electrónica de esa intensa relación.

**AGRADECIMIENTO:**

En primer lugar, queremos agradecer el esfuerzo realizado por los autores (tanto de los que han participado como de aquellos que, por diversas razones, se han 'quedado en el camino'). Agradecemos igualmente el interés mostrado por algunos colegas que, desgraciadamente, no han podido participar por limitaciones de espacio o por la duplicidad del tema propuesto.

Un buen número de evaluadores anónimos han colaborado desinteresadamente en el volumen revisando los artículos, proponiendo mejoras y, en ocasiones, desaconsejando la publicación de algunos trabajos que no han sido aceptados. A todos ellos nuestro sincero agradecimiento y nuestras disculpas, pues en ocasiones los hemos sometido a un auténtico '*tour de force*'.

En materia de traducción de artículos al castellano, hemos de destacar el trabajo de Leopoldo Castro Torres, que ha traducido íntegramente seis de los catorce artículos publicados. Gonzalo Girbet ha revisado la traducción de cuatro artículos y diversos colegas han resuelto las consultas del Comité editorial en este terreno: Josep Julve, Antonio Gatti, Dylan Gwynn Jones y Miquel Carles-Tolrà.

Expresamos igualmente nuestro agradecimiento a los siguientes colegas por su colaboración en diversas cuestiones editoriales: Fermín Martín Piera, José Luis Yela, José Antonio Gámez Vintaned, Andrés De Haro, Isabel Ruiz, Enrique García Barros, Miguel Angel Alonso Zarazaga y Daniel Grustán Isabela.

Por último, hemos de destacar la inapreciable y continua ayuda recibida de Gonzalo Giribet, sin cuya colaboración este volumen no sería el mismo en muchos aspectos importantes.