

RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE ARTRÓPODOS, ONICÓFOROS, ANÉLIDOS Y LOFOFORADOS

Andrés De Haro

Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología (Emeritus).
Universidad Autónoma de Barcelona. 08193 Bellaterra-Barcelona.

Resumen

Se hace un estudio comparado de la región cefálica de Artrópodos, Onicóforos, Anélidos y Lofoforados. Se considera que tienen origen común en un organismo Celomado trímero, habiendo originado el prosoma prebucal de éste el epistoma de Lofoforados, el segmento labral de Artrópodos y Onicóforos y el prostomio de Anélidos. El mesosoma peribucal origina respectivamente el lofóforo, antenas y peristoma. El metasoma, por duplicación mutacional seriada, origina la región postbucal y tronco de los Articulados.

Palabras clave: Filogenia, Anélidos, Onicóforos, Artrópodos, Lofoforados, Articulados, Tardígrados.

Phylogenetic relationships of Arthropods, Onychophorans, Annelids and Lophophorates

Abstract

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

Key words: Phylogeny, Annelida, Onychophora, Arthropoda, Lophophorata, Articulata, Tardigrada.

1. INTRODUCCIÓN

Los Artrópodos y Anélidos tienen el carácter común de poseer un cuerpo con segmentos articulados que facilitan el desplazamiento en el medio marino originario.

La unidad de organización de estos grupos, motivó la creación por parte de Cuvier (1829), del tipo de organización de los Articulata.

Estos tienen su cuerpo formado por unidades llamadas metámeros, cada uno con un par de cavidades celomáticas delimitadas por un epitelio mesodérmico constituyendo los somitos y con un par de ganglios. Expansiones pares laterales del cuerpo favorecen el desplazamiento.

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

Las leyendas de las figuras son nuestras.

2. FILOGENIA MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE LOS PROTÓSTOMOS

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

La metamerización de Articulados, con sus caracteres morfológicos comunes, indican que los metámeros que constituyen el cuerpo han de proceder de un proceso metamerizador con raíces compartidas. El crecimiento teloblástico de los mismos, como se ve en la larva nauplius de crustáceos y trocófora de anélidos, así como en sus embriones, indica ser un proceso derivado a partir de organismos oligómeros, cuyas formas vivientes son los Lofoforados, organismos trímeros que comprenden los Braquiópodos, Foronídeos y Briozoos. Se ha dudado de la pertenencia de los Lofoforados a los Protóstomos, por poseer aquellos caracteres de Deuteróstomos (Emig, 1976, 1984). Los Lofoforados

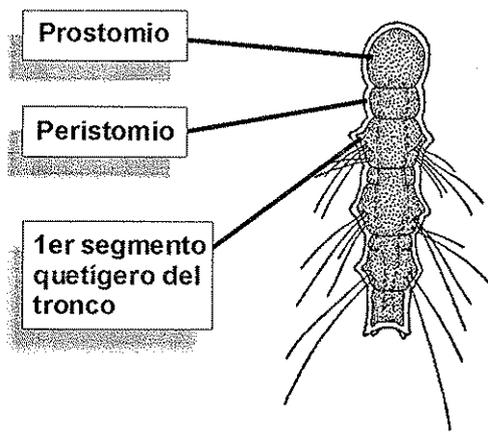


Fig. 1.- Larva metamorfoseada del Poliqueto *Ophelia bicornis*, según Wilson (1948), en Anderson (1973).

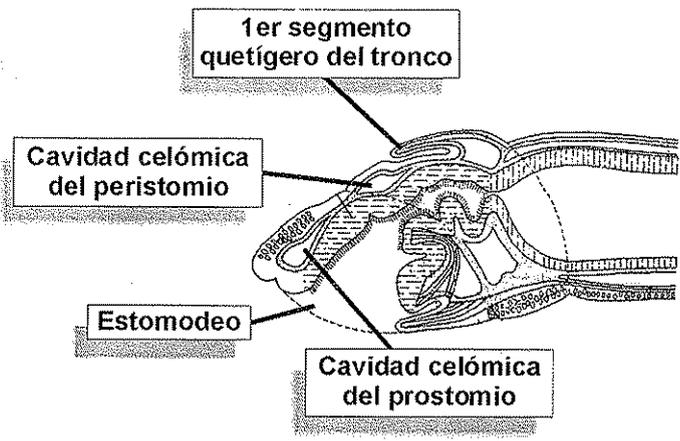


Fig. 2.- Sección sagital diagramática de una larva recién metamorfoseada del Poliqueto *Owenia*, según Wilson (1932), en Anderson (1973).

poseen efectivamente caracteres de Deuteróstomos, como son la división radial del huevo y una enterocelia primitiva. Pero también poseen caracteres de Protóstomos, como son la posesión de larvas trocoforoideas, el origen de la boca a partir de la zona blastoporal y la posesión de metanefridios, caracteres que los sitúan como grupo central dentro de la evolución de los celomados, como reconocen Hyman (1940), Hadzi (1963), Clark (1979) y Jefferies (1986). En el cladograma del reino animal de Schram (1991), se ve la posición central de los Lofoforados. Conway-Morris (1993), en una clasificación general basada en gran parte en caracteres moleculares, los considera Protóstomos.

El crecimiento teloblástico aumenta la longitud del cuerpo, originando los metámeros postnaupliales y los posteriores de la larva trocófora, quedando detrás de esta zona de crecimiento secundario la región terminal posterior del cuerpo, telson en Artrópodos y pigidio en Anélidos, que contiene el ano y carece de cavidades celomáticas y ganglios. Véase De Haro (1998) para una mayor documentación sobre esta cuestión.

Halanych et al. (1995), evidencian con 18S ADN ribosómico que los Lofoforados son animales Protóstomos. También aparecen así en Giribet & Ribera (1998).

En conjunto se ve la agrupación de los celomados en dos grandes grupos: los Protóstomos, más primitivos, y los Deuteróstomos. Los datos moleculares, indican que los Artrópodos están relacionados con los Anélidos, pero que no han sido originados por éstos. Los Artrópodos representan una línea de separación temprana del tronco articulado y del que también se han originado los Anélidos.

Estos datos corroboran a los caracteres morfológicos. Anélidos, Artrópodos y Onicóforos comparten caracteres plesiomorfos, como es la presencia de cuerpo polimetamérico, con cavidades celomáticas pares y nefridios, así como la cadena nerviosa ganglionar que es ventral, aunque en los Onicóforos hay caracteres derivados, no presentando la diferenciación en ganglios ventrales.

Los Onicóforos y Artrópodos, se alejan precozmente del tronco articulado, por la aparición de lobopodios y cavidad general hemocélica y en los Artrópodos, por la aparición de un exoesqueleto quitinoso esclerosado y articulado. La cuestión está en dilucidar las relaciones filogenéticas precisas entre Articulados y Lofoforados. Se trata especialmente de dilucidar si la cabeza y tronco de los Articulados obedecen a un patrón metamérico común entre ellos y compartido con los Lofoforados, bajo la hipótesis inicial que desarrollaremos

durante el presente trabajo, de que el tronco polimetamérico se ha originado a partir de una organización oligomérica, por mutación seriada de un cuerpo trímero relacionado con el lofoforiano, las formas protóstomas vivientes más simples actuales.

Los Tardígrados, aunque se conoce mal su organización y desarrollo, tanto por su sistema nervioso ganglionar como por su musculatura están emparentados con los Artrópodos, de tal forma que pueden considerarse que forman un adelfotaxón con éstos. Sus relaciones son confirmadas desde el punto de vista morfológico (Nielsen, 1995) y molecular (Giribet et al, 1996).

En este trabajo introducimos los Tardígrada, considerados como adelfotaxón de los Arthropoda y no los Onychophora como en De Haro (1998).

3. CONSTITUCIÓN METAMÉRICA DE LA REGIÓN PREBUCAL SEGÚN LA MORFOLOGÍA EMBRIOLÓGICA

3.1. Prostomio de los Anélidos

Los Anélidos se caracterizan por tener formas nadadoras, de cuerpo alargado y segmentado que permite la natación por movimientos ondulantes del cuerpo, carácter típico de Articulados. La región prebucal o prostomio, tiene un par de tentáculos dorsales y cuatro ocelos, con dos palpos ventrales. En la larva metamorfoseada del Poliqueto *Ophelia* (Fig.1) puede verse delante del primer segmento quefígero, un segmento anterior a la boca que formará el prostomio, y otro peribucal que originará el peristomio; también en una sección sagital diagramática de una larva recién metamorfoseada del poliqueto *Owenia* (Fig.2) y coincidente con la larva anterior, puede verse delante del primer segmento quefígero del tronco, una cavidad anterior celomática prostomial y otra posterior del peristomio. Hay, pues, dos segmentos anteriores al 1^{er} quefígero: el prostomial y peristomial, este último incorporado a la región prebucal.

Según Binard & Jeener (1928), las cavidades celomáticas penetran en el prostomio e invaden la cavidad de los palpos. En el prostomio sólo están bien documentadas un par de cavidades celomáticas (somitos) y ante la espera de aparición de estudios moleculares embriológicos, postulamos que está formado por un metámero (véase dendrograma, Fig. 13).

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

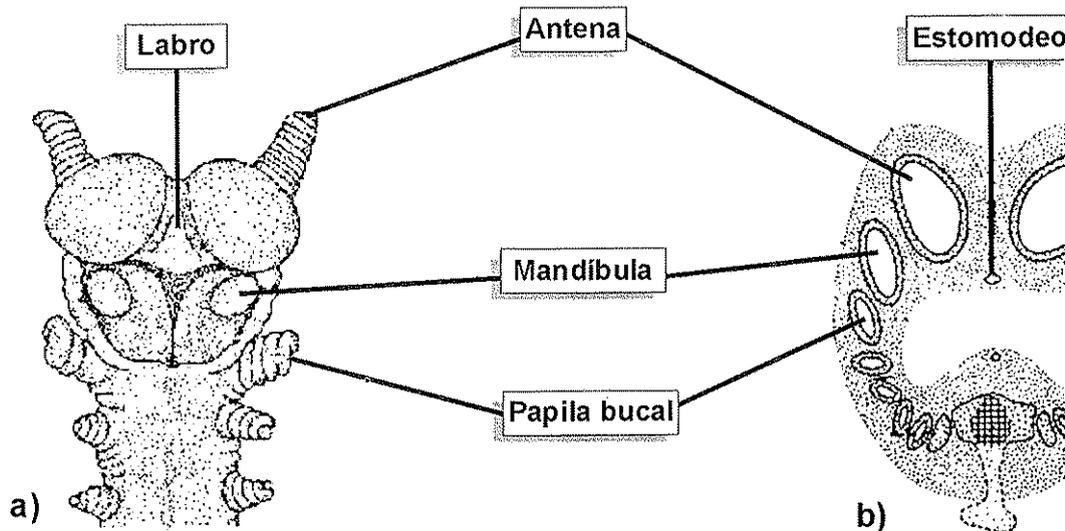


Fig. 3.- En a) formación de la cabeza de *Epiperipatus trinidadensis*, según Kennel (1885) y en b) formación de los somitos en *Peripatopsis sedgwicki*, según Manton (1949). Ambos en Anderson (1973).

3.2. Región cefálica de Onicóforos

El programa genético metamerizador de los Articulados, además de en Anélidos, se conserva en Onicóforos y Artrópodos, pero sufre una remodelación importante, apareciendo unas evaginaciones alargadas y huecas de la pared del cuerpo, donde penetra el mesodermo, constituyendo los llamados lobopodios por Boudreaux (1979), o patas, que permiten el desplazamiento sobre el substrato.

En la región prebucal de los Onicóforos hay un metámero con vesículas mesodérmicas huecas, constituyendo un par de somitos antenales, como puede verse en los embriones de la Fig.3 a y b. En esta figura puede verse también, entre los territorios antenales ligeramente adorales, el territorio labral. En el corte del embrión de *Peripatus edwardsi* (Fig.4), se ve el celoma antenal y en Fig. 5, una cavidad celomática antenal y otra preantenal, que interpretamos por su posición como labral. Ontogenéticamente los somitos antenales tienen una procedencia de detrás de la boca y se llegan a encontrar por encima de ella (Anderson, 1973). Así constituyen el metámero antenal, unidos con el correspondiente territorio ectodérmico, que diferencia la comisura nerviosa antenal prebucal. Por lo tanto, son dos los metámeros de la región prebucal de Onicóforos (véase dendrograma, Fig. 13).

Los somitos pares antenales en los Onicóforos son homólogos seriados de los somitos posteriores mandibular y papilar (Anderson, 1973).

Constituyen autapomorfias de los Onicóforos vivientes, la incorporación del primer par de apéndices postbucales a la cabeza bajo la forma de mandíbulas, con la incorporación de sus ganglios nerviosos al cerebro formando un tritocerebro y la incorporación a la cabeza del segundo metámero postbucal, formando papilas o tentáculos orales.

3.3. Región prebucal o cabeza primaria en Crustáceos, Miriápodos y Quelicerados

Damos el nombre de acrón al somito terminal anterior, según el sentido originario dado por Janet (1899) en su detallado estudio morfológico de la cabeza. Designa por tal a la región de la cabeza de los insectos situada delante de las antenas y que incluye el protocerebro y labro con los ojos, simples y compuestos. El término acrón es así sinónimo de segmento labral. El término arquicefalón lo utilizamos en el sentido

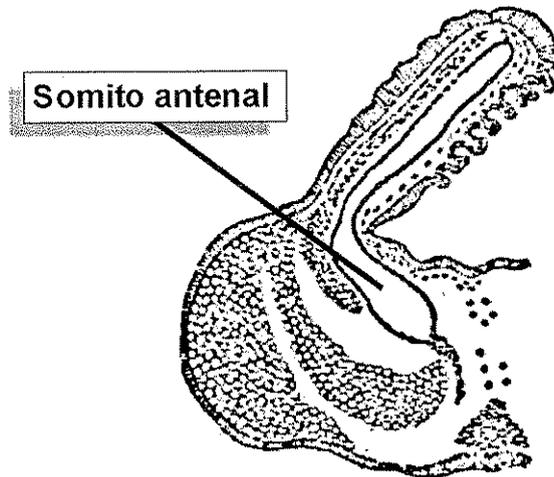


Fig. 4.- Sección cefálica del embrión de *Peripatus edwardsi* mostrando el celoma antenal, según Kennel (1888), en Snodgrass (1938).

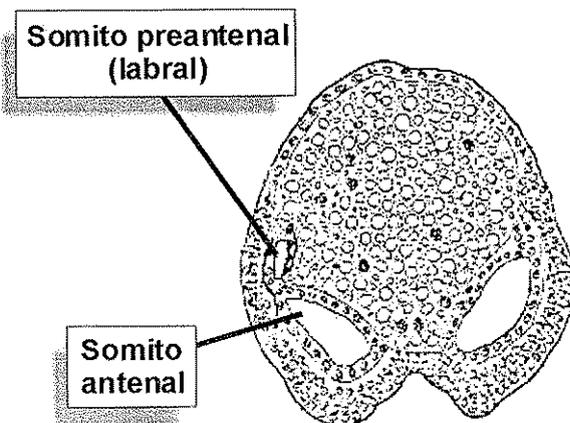


Fig. 5.- Sección transversal cefálica del embrión de *Eoperipatus welldoni* mostrando los dos sacos celómicos antenales y un saco preantenal izquierdo, según Evans (1902), en Snodgrass (1938).

dado por Snodgrass (1938), para designar toda la región prebucal. Veamos los segmentos que la constituyen.

Los dos términos, el de acrón y prostomio, son equivalentes, ya que el prostomio de los Anélidos, como hemos postulado, está formado por un metámero terminal anterior (véase dendrograma, Fig. 13).

También de acuerdo con Snodgrass (1938), designamos como protocefalón, la unión del primer segmento postbucal con el arquicefalón.

El embrión de Artrópodo desarrolla un amplio lóbulo cefálico en el que se desarrollan los ojos (simples y compuestos) y el labro. En el embrión del crustáceo *Macropodia* (Brachyura) (Fig. 6), podemos apreciar la gran diferenciación experimentada por el acrón, poseyendo éste un labro y lóbulos cefálicos muy desarrollados. La gran amplitud artropodiana del acrón (zona del labro) onicoforiano, es debida al desarrollo de lóbulos ópticos. Posteriormente vienen los somitos antenales y mandibulares.

El mesodermo cefálico de Crustáceos sólo tiene bien documentado un somito antenular. Sin embargo, en Crustáceos, el mesodermo preantennular origina la musculatura labral y estomodeal (Anderson, 1973). Todo ello justifica nuestra interpretación de que, delante de los somitos antenales están los labrales, designados también como preantennales según los autores.

En la Fig. 7 puede verse, en coincidencia con la Fig. 6, la formación de la región cefálica y apéndices del embrión del Miriápodo *Glomeris* (Diplopoda). El segmento antenular es peribucal y también son visibles los segmentos labral (cefálico) y antenal (intermediario de los Insectos).

En el embrión de 7 días del Miriápodo *Hanseniella* (Symphyla) (Fig. 8), se representa una vista lateral diagramática de los somitos del cuerpo. Coincidiendo con la Fig. 7, sólo son visibles dos somitos cefálicos, con sus correspondientes cavidades celomáticas; el antenal (antennular) y otro llamado preantennal, que por su posición, interpretamos como acronal (labral). Además se representan los constituyentes de la cabeza posterior: el premandibular (antenal), mandibular, maxilar y labial.

En los Quelicerados no hay restos de apéndices antenales aunque Fage (1949), encuentra en *Limulus* (Xiphosura), dos núcleos deutocerebrales con comisura preoral.

Pross (1966) ha encontrado en *Pardosa* (Lycosidae) dos pares de somitos delante de los queliceros, interpretados como protocefálicos (labrales) y deutocefálicos (antennales).

También hay en el embrión de algunos Quelicerados un amplio lóbulo cefálico prequeliceraral, como puede observarse en el ácaro *Hyalomma dromedarii* (Fig. 9), que podemos homologar al lóbulo cefálico del Crustáceo *Macropodia* (Fig. 6). Las cavidades celomáticas correspondientes a los lóbulos quelicerarales y prequelicerarales, pueden observarse en el Arácnido *Agelena labyrinthica* (Fig. 10), en una sección parasagital de su desarrollo embrionario, que interpretamos como los somitos correspondientes a los queliceros (antenas secundas o segmento intercalar de los Mandibulados), y al segmento labral, careciendo de somito antenular.

En resumen, en Crustáceos, Miriápodos y Quelicerados hay dos metámeros prebucales, aunque en estos últimos el segmento antenular desaparece.

3.4 Cabeza anterior o prebucal de Insectos

En los Insectos podemos observar, como en Crustáceos, Miriápodos y Quelicerados, el gran desarrollo del acrón a través del labro y lóbulos cefálicos, teniendo las antenas

(anténulas) incorporadas (véase dendrograma, Fig. 13). En los Insectos se observa bien la formación de dos pares de somitos cefálicos prebucales. En la Fig. 11 se observa la segmentación embrionaria de *Tenebrio* (Coleoptera), mostrando el labro con un amplio lóbulo cefálico presente en las figs. 6 y 7 y con las antenas en posición adoral. En la Fig. 12 a y b puede verse el desarrollo del celoma labral en Insectos.

Janet (1899) en su estudio amplio realizado sobre *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae), representa el segmento acronal formado por el clipeo, labro y protocerebro con masas ganglionares ópticas, presentando abundante documentación. El segmento antenular representa el límite con el acronal.

Los datos paleontológicos sobre insectos Paleodictyopteroidea, una línea extinguida de paleópteros paleozoicos, del Pérmico inferior de los Urales de Rusia, muestran también que la región cefálica anterior sólo consta de un segmento clipeo-labral y de otro antenal (Kukalová-Peck, 1992).

El segmento acronal tiene los neurómeros protocerebrales y el antenal los deutocerebrales con comisura nerviosa prebucal. Por la presencia del ganglio cerebroide en Lofororados que inerva los dos primeros segmentos y la presencia de un ganglio infraesofágico en Braquiópodos, confirmamos las ideas de Holmgren (1916) y Hanström (1928) de la diferenciación del arquicerebro anelidiano en proto y deutocerebro de Artrópodos.

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

4. EMBRIOLOGÍA MOLECULAR, GENES HOMEÓTICOS Y SEGMENTACIÓN

Ya hemos visto los caracteres morfológicos de la región prebucal de Artrópodos y Onicóforos, formada por dos segmentos: labral (acronal) y antenal, mientras que en los Anélidos hay un segmento prebucal (prostomio) y otro peribucal (peristomio).

Por lo tanto, la cabeza de Artrópodos y Onicóforos está morfológicamente formada por dos regiones: la cabeza anterior o prebucal (arquicefalón), que consta del labro y segmento antenular, y la cabeza posterior formada por el segmento antenal (intercalar), unido al arquicefalón (constituyendo un protocefalón), al que pueden incorporarse otros segmentos postbucales.

La embriología molecular muestra también que en Insectos la cabeza prebucal consta de 2 segmentos: labral y antenal (Cohen & Jürgens, 1990; Diederich et al., 1991; Finkelstein & Perrimon, 1991).

Los recientes avances de la embriología molecular, ponen de manifiesto en *Drosophila melanogaster*, la existencia de genes homeóticos o genes HOM que expresan proteínas de transcripción, con un motivo común de 60 aminoácidos similares u homeobox y que participan en la determinación topográfica del eje anteroposterior (A-P) del cuerpo. En la cabeza participan los genes orthodenticle (*otd*) y empty spiracles (*ems*), que determinan con solapamiento la posición secuencial de los segmentos labral, antenal e intercalar (Cohen & Jürgens, 1990; Diederich et al., 1991). Estos tres segmentos son los que constituyen morfológicamente el protocefalón (Snodgrass, 1938).

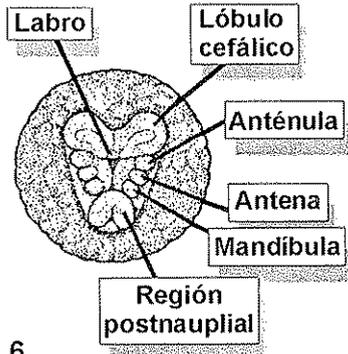


Fig. 6

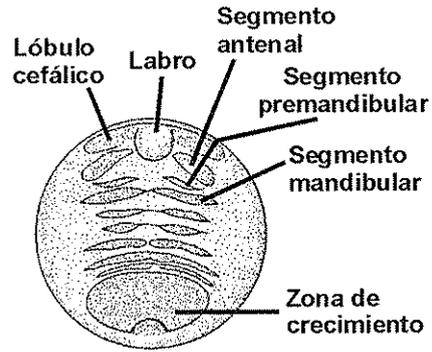


Fig. 7

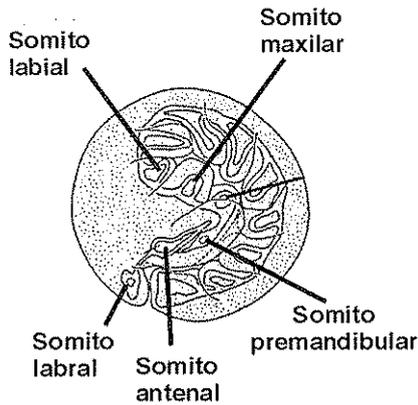


Fig. 8

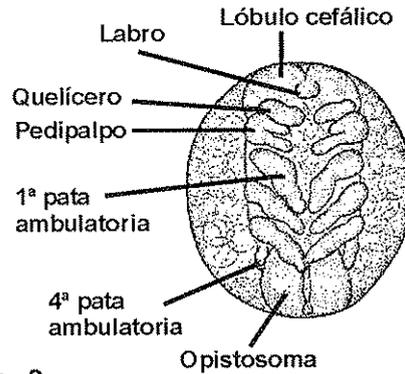


Fig. 9

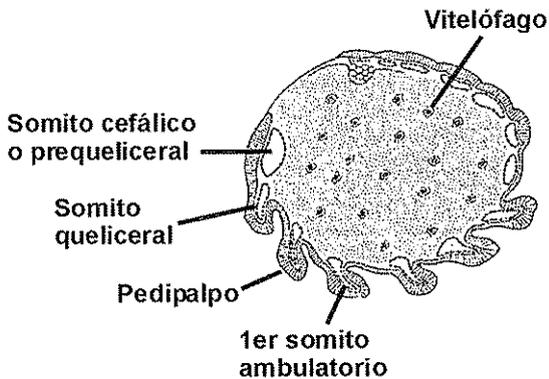


Fig. 10

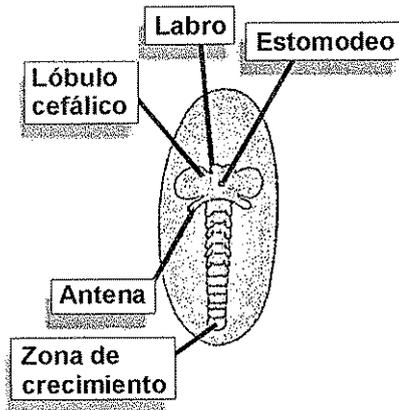


Fig. 11

Fig. 6.- Desarrollo del embrión de *Macropodia (Brachyura)*, según Lang y Fioroni (1971), en Anderson (1973).

Fig. 7.- Segmentación ventral de *Glomeris* (Diplopoda), según Dohle (1964), en Anderson (1973). Nótese las coincidencias de la región cefálica con la figura 6.

Fig. 8.- Embrión de 7 días de *Hanseniella* (Symphyla) mostrando la distribución de los somitos, según Tiegs (1940), en Anderson (1973).

Fig. 9.- Formación de apéndices en el Ácaro *Hyalomma dromedarii*, según Anderson (1973).

Fig. 10.- Sección parasagital diagramática del embrión del Arácnido *Agelena labyrinthica*, según Wallstabe (1908), en Anderson (1973)

Fig. 11.- Segmentación embrionaria del Coleóptero *Tenebrio* según Ullman (1964), en Anderson (1973). Compárese la región cefálica con las figuras 6 y 7.

Orthodenticle y empty spiracles dependen de los genes maternos bicoid (*bcd*) y torso (*tor*) para su expresión. Torso es requerido para el desarrollo de la región insegmentada de la cabeza (acrón), siendo distinto el desarrollo cefálico al del tórax y abdomen (Finkelstein & Perrimon, 1990).

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

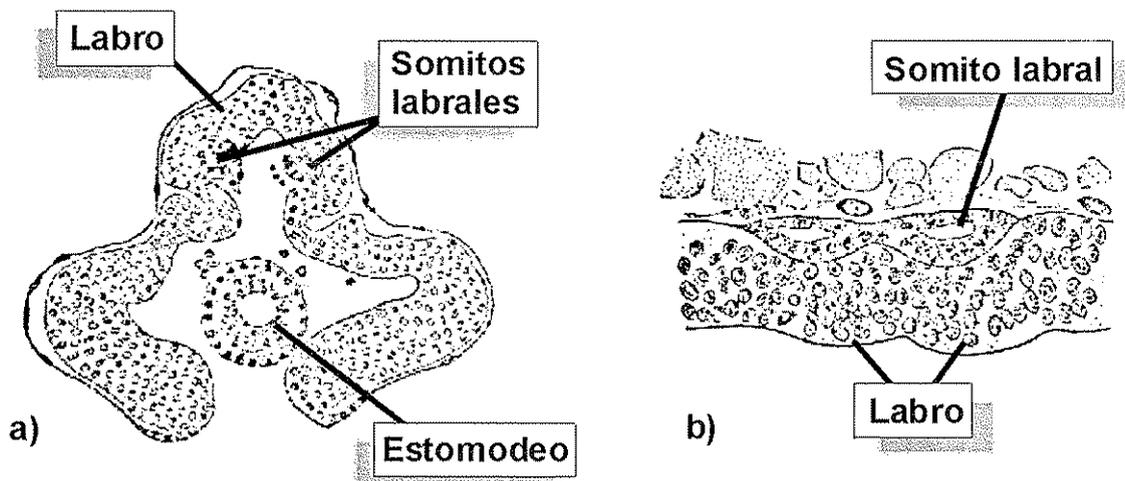


Fig. 12.- En a) corte horizontal en el mesodermo labral embrionario del Ortóptero *Locusta migratoria*, según Roonwal (1937) y en b) corte transversal del labro embrionario del Fásmido *Carausus morosus*, según Wissmann (1926), ambos en Snodgrass (1938).

5. LOFOFORADOS Y REGIONES DE LA CABEZA Y TRONCO DE ARTICULADOS

Desde el punto de vista de la embriología molecular, y coincidiendo con los datos morfológicos, la cabeza en *Drosophila* está formada por dos dominios, según Finkelstein & Perrimon (1991). El primero es el terminal anterior que incluye el acróon con el labro, primariamente especificado por un sistema genético de la clase torso (*tor*), completamente diferente del utilizado en el tronco.

El segundo dominio es la región segmentada, especificada por la clase anterior bicoid (*bcd*); torso y bicoid son genes maternos presentes en las envolturas del huevo. Según estos autores, la evidencia sugiere que la segmentación cefálica está gobernada por reglas distintas a las del tronco.

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

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

Los tres primeros segmentos de la cabeza de *Drosophila*, el organismo más estudiado desde la embriología molecular, tienen aspectos embrionarios distintos a los del resto del cuerpo, y están bajo la dependencia de genes maternos de las envolturas del huevo.

Los otros segmentos están bajo la influencia preponderante de genes de la clase Antennapedia, reconocidos por sus caracteres de duplicación génica. Duplicación que sin duda ha influido en la polimetamería, incorporando ésta nuevos genes durante su evolución.

Los celomados Protóstomos más simples en los que encontramos estos tres segmentos cefálicos de *Drosophila*, son los Lofoforados, que tienen su cuerpo formado por tres metámeros (Emig 1976, 1984), cada uno con una morfología y función determinada: un prosoma o epistoma anterior y prebucal conteniendo el ganglio cerebroide, de función sensorial-gustativa, un mesosoma peribucal de función respiratoria y capturadora de alimento en relación con el ganglio cerebroide y un metasoma postbucal que contiene el tubo digestivo, metanefridios, ganglio infraesofágico en

Braquiópodos y gónadas (véase Fig. 13). Tanto los genes homólogos de segmentación estudiados en *Drosophila*, *Artemia* y *Helobdella*, como el crecimiento teloblástico en larvas y embriones, manifiestan que la segmentación que produce el crecimiento en longitud del cuerpo, se ha debido producir a partir de organismos trimeros, aprovechando mutacionalmente las ventajas de la oligomería. Los Lofoforados son formas vivientes, trimeras en la larva y en el adulto (Emig, 1976) y además son protóstomos (Halanych et al., 1995) y como son ya organismos especializados, tenemos que suponer que es a partir de sus antecesores sin lofóforo de donde se han originado los Articulados (véase Fig. 13). Conforme se va conociendo la evolución y filogenia animal, se ve cómo un grupo animal no se ha originado directamente a partir de otro ya diferenciado, si no que se origina a partir de formas primitivas de éste y que tal vez no tuvieron duración histórica suficiente para dejar restos fósiles en abundancia y que pudieran ser reconocidos como tales antecesores. O también pueden no haber tenido éxito evolutivo suficiente para poder alcanzar los tiempos actuales. De aquí que muchas veces se haya de inferir la existencia de tales formas ancestrales. Por eso no es de deducción inmediata el origen común de Anélidos, Onicóforos, Artrópodos y Lofoforados, ya que son representantes de líneas evolutivas terminales. No obstante, la morfología, la filogenia molecular y la embriología morfológica y molecular, señalan un tronco común de origen a partir del cual se fueron diferenciando los linajes respectivos. Hipótesis apoyada por la existencia de genes homólogos en la embriogénesis de Artrópodos y Anélidos.

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

Los datos experimentales anteriores confirmarían la hipótesis de que en *Drosophila*, la metamería cefálica bisegmentaria es la primaria: segmento labral (prosoma) + segmento antenal (mesosoma) = arquitefalón y que la polimetamería se ha conseguido por duplicación seriada de la región correspondiente al metasoma de un celomado trimero, del que los Lofoforados son los representantes vivientes actuales.

Este crecimiento multiplicativo a lo largo del eje antero-posterior del embrión, formador de una homología seriada de segmentos con incorporación de genes, como se ve en el

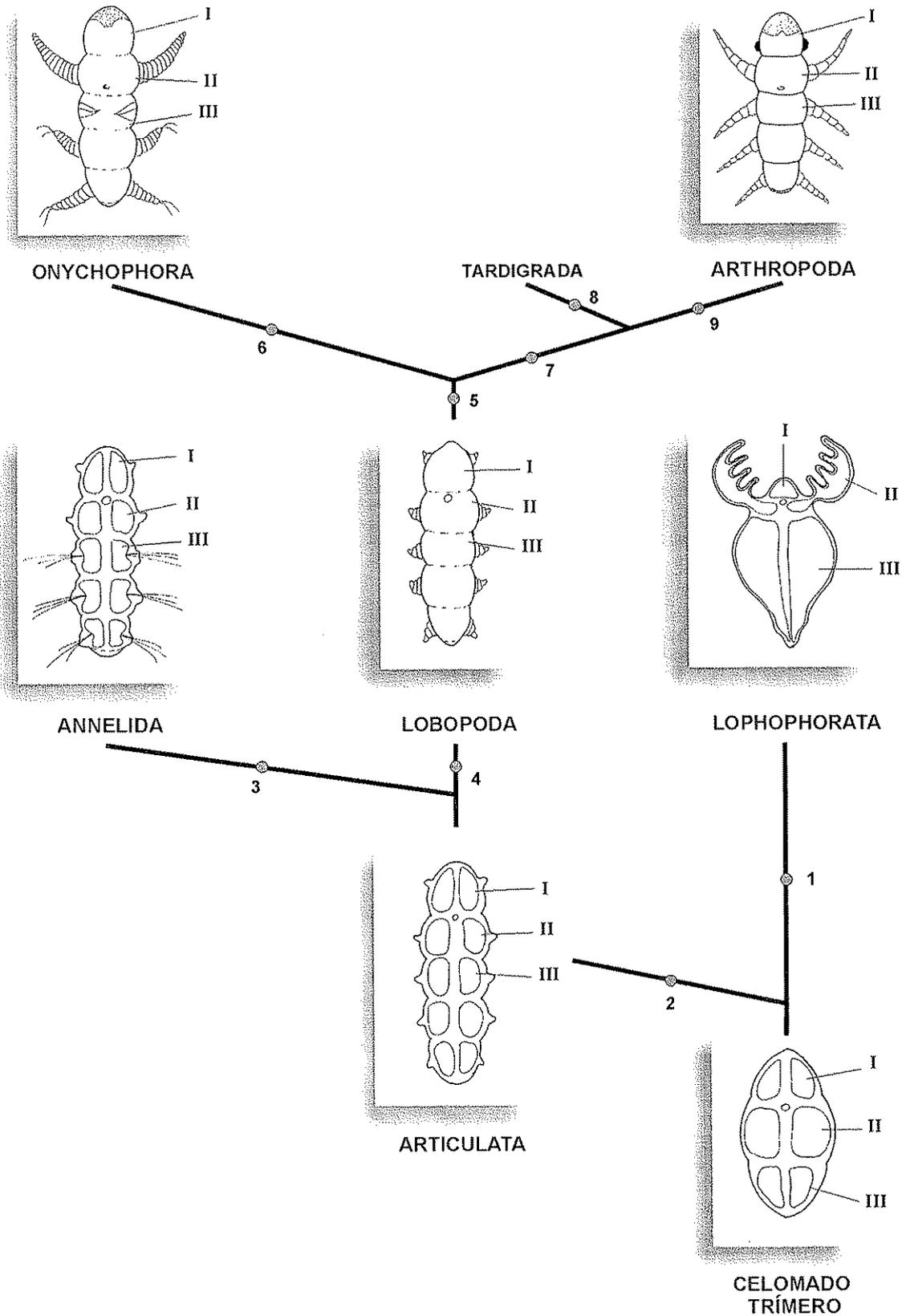


Fig. 13.- Dendrograma con las relaciones filogenéticas entre los diversos grupos estudiados. Véase explicación en el texto.

desarrollo, está en consonancia con el crecimiento teloblástico larvario y embrionario y con los datos de la duplicación génica que muestra la embriología molecular.

La condición de un tagma cefálico bimetamérico está presente, como hemos evidenciado anteriormente, en Artró-

podos, Onicóforos y Anélidos, pero ha habido dos vías diferentes de cefalización: una consigue un tagma cefálico prebucal —arquicefalón— en Artrópodos y Onicóforos y la otra —Anélidos— consigue un tagma formado por un prostomio unisegmentado, al que se une un segundo segmento que permanece peribucal.

6. RELACIONES FILOGENÉTICAS GENERALES

En los Articulados vivientes, el mesosoma, filogenéticamente peribucal, como hemos expuesto que se aprecia en sus formas larvianas y embrionarias y en los Anélidos adultos, se hace prebucal en Artrópodos y Onicóforos, transformando sus apéndices en palpos o en antenas, y por dos vías distintas.

Con los datos experimentales actuales, morfológicos, embriológicos y moleculares, podemos razonablemente emitir la hipótesis de que los Lofoforados representan un grupo central dentro de los Celomados, y que conservarían los tres metámeros de los Protóstomos primitivos, que a su vez originarían también a los Articulados.

En el dendrograma de la Fig.13 pueden verse las relaciones filogenéticas de los Lofoforados, Anélidos, Artrópodos y Onicóforos. I: Prosoma, epistoma, labro o acrón; II: Mesosoma o segmento antenal, peristomial o lofoforal; III: Metasoma. Se dan las novedades evolutivas o autapomorfias siguientes:

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

1. Lophophorata, organismos fijos al substrato, que desarrollan en el mesosoma un lofóforo respiratorio y capturador de partículas alimenticias.
2. Articulata, en que el metasoma sufre un proceso de multiplicación mutacional, que permite el alargamiento del cuerpo y una vida más activa. En la evolución de los Articulata y debido al proceso de cefalización, el territorio ectodérmico peribucal del mesosoma lofoforiano tiende a hacerse prebucal, condición que se alcanza en Artrópodos y Onicóforos. De ellos se originan dos adelfotaxones: 3. Chaetopoda y 4. Lobopoda.
3. Chaetopoda (Annelida), con sacos quetales formados por evaginaciones ectodérmicas laterales del cuerpo y carácter locomotor (quetopodios). Mesosoma peribucal.
4. Lobopoda con cavidad general hemocélica y evaginaciones huecas y pares de la pared del cuerpo (lobopodios), formando apéndices locomotores no articulados.
A partir de los Lobopoda, se originan los:
 5. Antennopoda, con mesosoma o segmento antenal cefalizado unido al acrón y formación de un tagma cefálico prebucal con antenas dorsales. Dos adelfotaxones: 6. Onychophora y 7. Arthropodoidea.
 6. Onychophora, con tráqueas y dos primeros segmentos postbucales cefalizados: primero con mandíbulas y segundo con papilas.
 7. Arthropodoidea. Placas cuticulares. Sin musculatura circular en la pared del cuerpo. Con ganglios ventrales diferenciados y metamerizados y cerebro dividido en tres partes bien diferenciadas: proto, deuto y tritocerebro.
 8. Tardigrada. Uñas del par de patas anteriores modificadas en estiletes.
 9. Arthropoda. Con lobopodios transformados en apéndices articulados y con quitina esclerosada (artropodios). Prosoma, epistoma o acrón con ojos compuestos.

7. CONCLUSIONES

Queda documentada en Artrópodos y Onicóforos, tanto con datos morfológicos como moleculares, la existencia de dos metámeros prebucales: el labral (acrón) anterior y antenal (=antenualar) posterior, que forman un tagma cefálico prebucal (arquitefalón). En Anélidos el tagma cefálico bimetérico está formado por un prostomio y un peristomio, éste todavía de posición peribucal, como en Lofoforados. Esta bimeteria de la cabeza primaria apoya la hipótesis, reforzada por la filogenia y embriología moleculares y por la existencia de genes homeóticos, de su origen común con los Lofoforados. Las denominaciones de prostomio, segmento labral, preantenal y ocular de los diversos autores, corresponden todas al segmento acronal, homólogo con el epistoma de los Lofoforados. El segmento lofoforal de éstos, peribucal, se corresponde con el segmento antenal de Artrópodos y Onicóforos, y con el peristomio unisegmentado de Anélidos, filogenéticamente peribucales, como se ve en sus embriones y larvas y en Anélidos adultos.

La cabeza de los Artrópodos consta así originariamente de 2 segmentos prebucales: labral (protocerebral) y antenualar (deutocerebral), de los que se puede suprimir el antenal y añadir otros segmentos postbucales en la evolución de los diversos grupos.

En los Onicóforos alcanza desarrollo preponderante el segmento antenal, incorporado a la cabeza anterior y relacionado con la olfacción.

En Artrópodos, el segmento labral (acrón), crecido en Onicóforos, ha aumentado grandemente en superficie y en importancia, produciendo el clipeolabro, siendo este segmento acronal el que ha experimentado la gran explosión evolutiva con el desarrollo de ojos compuestos, de tanta importancia etológica. Pero no ha habido división secundaria de este primer segmento, ni del segundo antenal, desaparecido éste en los Queliceromorfos. Los territorios ectodérmicos de los dos primeros segmentos lofoforianos se han mantenido y extendido, de aquí la participación de sólo uno o dos segmentos en la constitución de la cabeza anterior o cabeza prebucal de los Articulados vivientes.

En cambio, el aumento en longitud del cuerpo, se ha conseguido por multiplicación mutacional del metasoma lofoforiano, de aquí la importancia futura del estudio de los genes homeóticos.

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

BIBLIOGRAFÍA

- AKAM, M., 1989. Hox and HOM: Homologous Gene Clusters in Insects and Vertebrates. *Cell*, **57**: 347-349.
- ALVARADO, R., GADEA, E. & DE HARO, A., 1971. Aspectos actuales de la Zoofilogenia. In: *I Simposio Internacional de Zoofilogenia* (Salamanca 13-17 de octubre de 1969).
- ALVARADO, R., GADEA, E. & DE HARO, A., (Eds), pp.19-47. Acta Salmanticensia, Ciencias 36. Universidad de Salamanca. 492 págs.
- ANDERSON, D. T., 1973. *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Pergamon Press, Oxford. 495 págs.
- AVEROF, M., & AKAM, M., 1993. HOM/Hox genes of *Artemia*: implications for the origin of insect and crustacean body plans. *Current Biology*, **3**(2): 73-78.
- BINARD, A. & JEENER, R., 1928. Sur l'existence de cavités coelomiques dans le segment palpaire des Polychètes. *Recueil Inst. Zool. Torley-Rousseau*, **1**: 173-178.
- BOUDREAUX, H. B., 1979. *Arthropod Phylogeny*. John Wiley & Sons, New-York. 320 págs.
- CLARK, R.B., 1979. Radiation of the Metazoa. In: *The Origin of Major Invertebrate Groups*. M.R. HOUSE (Ed), pp. 55-102. The Systematics Association Special Volume n° 12. Academic Press, London.
- COHEN, S. M. & JÜRGENS, G., 1990. Mediation of *Drosophila* head development by gap-like segmentation genes. *Nature*, **346**: 482-485.
- CONWAY MORRIS, S., 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, **361**: 219-225.
- CUVIER, G., 1829. *Le règne animal distribué d'après son organisation*. Vol. I-V. Bruxelles. 2634 págs., 20pl.
- DE HARO, A., 1972. Evolución morfológica y etológica en los artrópodos. *Revista Universidad de Madrid*, **82**: 1-34.
- DE HARO, A., 1998. Origen y relaciones filogenéticas entre Artrópodos, Onicóforos, Anélidos y Lofóforados, según datos moleculares y morfológicos. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, **94** (1-2): 103-113.
- DIEDERICH, R. J., PATTATUCCI, A. M. & KAUFMAN, T. C., 1991. Developmental and evolutionary implications of labial, Deformed and engrailed expression in the *Drosophila* head. *Development*, **113**: 273-281.
- EMIG, CH., C. 1976. Phylogenèse des Phoronida. *Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, **14**(1): 10-24.
- EMIG, CH. C., 1984. On the origin of the Lophophorata. *Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, **22**(2): 91-94.
- FAGE, L., 1949. Classe des Merostomacés. In: *Traité de Zoologie*. P.P. GRASSE (Ed), 6: 906-941. Masson, Paris.
- FINKELSTEIN, R. & PERRIMON, N., 1990. The orthodenticle gene is regulated by bicoid and torso and specifies *Drosophila* head development. *Nature*, **346**: 485-488.
- FINKELSTEIN, R. & PERRIMON, N., 1991. The molecular genetics of head development in *Drosophila melanogaster*. *Development*, **112**: 899-912.
- GIRIBET, G., CARRANZA, S., BAGUÑA, J., RIUTORT, M. & RIBERA, C., 1996. First Molecular evidence for the Existence of a Tardigrada + Arthropoda Clade. *Mol. Biol. Evol.*, **13**(1): 76-84.
- GIRIBET, G. & C. RIBERA., 1998. The Position of Arthropods in the Animal Kingdom: A Search for a Reliable Outgroup for Internal Arthropod Phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9** (3): 481-488.
- HADZI, J., 1963. *The Evolution of the Metazoa*. Pergamon Press, Oxford. 499 págs.
- HALANYCH KENNETH M., BACHELIER, J. D., AGUINALDO, A. M. A., LIVA, S. M., HILLIS, D. M. & LAKE, J. A., 1995. Evidence from 18S Ribosomal DNA That the Lophophorates Are Protostome Animals. *Science*, **267**: 1641-1643.
- HANSTRÖM, B., 1928. *Vergleichende Anatomie der Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Berlin. 638 págs.
- HOLMGREN, N., 1916. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. *K. Svenska Vetenskapska kat. Handl.*, **56** (1): 1-38.
- HYMAN, L., 1940. *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw Hill, New-York. 726 págs.
- IWANOFF, P. P., 1928. Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. *Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere*, **10**: 62-161.
- JANET, C., 1899. *Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte*. Paris. 154 págs. 15 pl.
- JEFFERIES, R. P. S., 1986. *The Ancestry of the Vertebrates*. British Museum (N.H.), London. 376 págs.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1992. The "Uniramia" do not exist: the ground-plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyoptera). *Can. J. Zool.*, **150**: 236-255.
- NIELSEN, C., 1995. *Animal Evolution*. Oxford. University Press, 467pp.
- PROSS, A., 1966. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Araneae *Pardosa hortensis* (Thorell) und besonderer Berücksichtigung des vorderer Prosoma-abschnittes. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **58**: 38-108.
- RAY LANKESTER, E., 1904. The structure and classification of the Arthropoda. *Q. J. microsc. Sci., N.S.*, **415**: 523-582.
- SCHRAM, F. R., 1991. Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematica. In: *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. SIMONETTA, A.M. & S. CONWAY MORRIS (Eds). pp. 35-46. Cambridge University Press, Cambridge.
- SNODGRASS, R.E., 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **97**(6): 1-159.
- WEISBLAT, D.A., KIM, S.Y. & STENT, G.S., 1984. Embryonic origins of cells in the leech *Helobdella triserialis*. *Dev. Biol.*, **104**: 65-85.
- WEISBLAT, D. A. & SHANKLAND, M., 1985. Cell lineage and segmentation in the leech. *Phil Trans. Roy. Soc. Lond. B*, **312**: 39-56.