

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección III: Artropodiana

PASANDO REVISTA A LA EVOLUCIÓN DE LOS QUELICERADOS

Jason A. Dunlop

Institute für Systematische Zoologie
Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin
Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin, Germany
Jason.Dunlop@rz.hu-berlin.de

Resumen

Los quelicerados incluyen los arácnidos, xifosuros, picnogónidos, euriptéridos y casmatáspidos. Evolucionaron a partir de un amplio clado de artrópodos "aracnados", aunque el quelicerado indiscutible más antiguo es del Cámbrico Superior. Los Pycnogonida son probablemente quelicerados basales, mientras que la división de los Euchelicerata restantes en arácnidos terrestres y merostomas acuáticos es demasiado simplista. Los Xiphosura pueden no ser quelicerados "primitivos", y los Chasmataspida comparten sinapomorfias con los Eurypterida. Estudios recientes apoyan la monofilia de los arácnidos, aunque algunos caracteres apoyan (Scorpiones + Eurypterida) y/o un clado de Lipoptena (i.e., Arachnida excluidos los Scorpiones). Los caracteres de las piezas bucales sugieren que los Opiliones son arácnidos basales, y esto puede ser también válido para los Palpigradi. Ha recibido apoyo amplio un clado (Solifugae + Pseudoscorpiones). Los ácaros son probablemente monofiléticos, y a menudo se consideran como grupo hermano de los Ricinulei, pero el parentesco sigue siendo poco claro. Sin embargo, un clado de Tetrapulmonata, (Trigonotarvida (Araneae (Amblypygi (Thelyphonida + Schizomida)))) parece convincente. Las filogenias basadas en evidencias moleculares contradicen algunos cladogramas tradicionales morfológicamente bien argumentados, pero la combinación de datos moleculares y morfológicos proporciona un valioso test para contrastar ideas previas sobre las relaciones entre arácnidos.

Palabras clave: Chelicerata, Arachnida, Merostomata, Filogenia, Datos moleculares.

A review of chelicerate evolution

Abstract

Chelicerates comprise arachnids, xiphosurans, pycnogonids, eurypterids and chasmataspids. They evolved from a broad clade of 'arachnate' arthropods, although the oldest unequivocal chelicerate is Upper Cambrian in age. Pycnogonida are probably basal chelicerates, while the division of the remaining Euchelicerata into terrestrial arachnids and aquatic merostomes is oversimplistic. Xiphosura may not be 'primitive' chelicerates and Chasmataspida share synapomorphies with Eurypterida. Recent studies support arachnid monophyly, although some characters support (Scorpiones + Eurypterida) and/or a Lipoptena clade (i.e. Arachnida, excluding Scorpiones). Mouthpart characters suggest Opiliones are basal arachnids and this may be true of Palpigradi too. A (Solifugae + Pseudoscorpiones) clade has been widely supported. Mites are probably monophyletic, are often placed as sister group of Ricinulei, but their relationships remain uncertain. However a Tetrapulmonata clade of (Trigonotarvida (Araneae (Amblypygi (Thelyphonida + Schizomida)))) appears convincing. Phylogenies based on molecular evidence conflict with some traditional cladograms which have good morphological support, but combined molecular and morphological data provides a valuable test of previous ideas about arachnid relationships.

Key words: Chelicerata, Arachnida, Merostomata, Phylogeny, Fossils, Molecular data.

¿QUÉ SON LOS QUELICERADOS?

Los quelicerados incluyen los arácnidos (arañas, escorpiones, ácaros, etc), sus parientes vivos más próximos, los xifosuros (cacerolas de las Molucas o cangrejos de herradura), y los picnogónidos (arañas de mar), más dos grupos extintos, peor conocidos, los euriptéridos y los casmatáspidos (Fig. 1, Cuadro 1). Los arácnidos son los quelicerados más corrientes, aunque hay cierto grado de discusión sobre si son un grupo natural, monofilético (e.g. Dunlop & Webster, 1999). Los xifosuros se clasificaron inicialmente como crustáceos, sobre todo por ser acuáticos y tener agallas; se les ha llamado

"fósiles vivientes", y su registro fósil (e.g. Anderson & Selden, 1997) sugiere que el grupo era mucho más diverso antes, aunque ahora sólo se conozcan cuatro especies. Los euriptéridos se conocen sólo de fósiles paleozoicos, y pronto se les reconoció como parientes de los xifosuros, con los que se colocó en el grupo Merostomata; su apariencia de escorpión, ha llevado a algunos autores a sugerir que los dos grupos están estrechamente emparentados (e.g. Bergström, 1979). Los casmatáspidos se describieron originariamente como orden de los xifosuros; recientemente se ha propuesto crear con estos

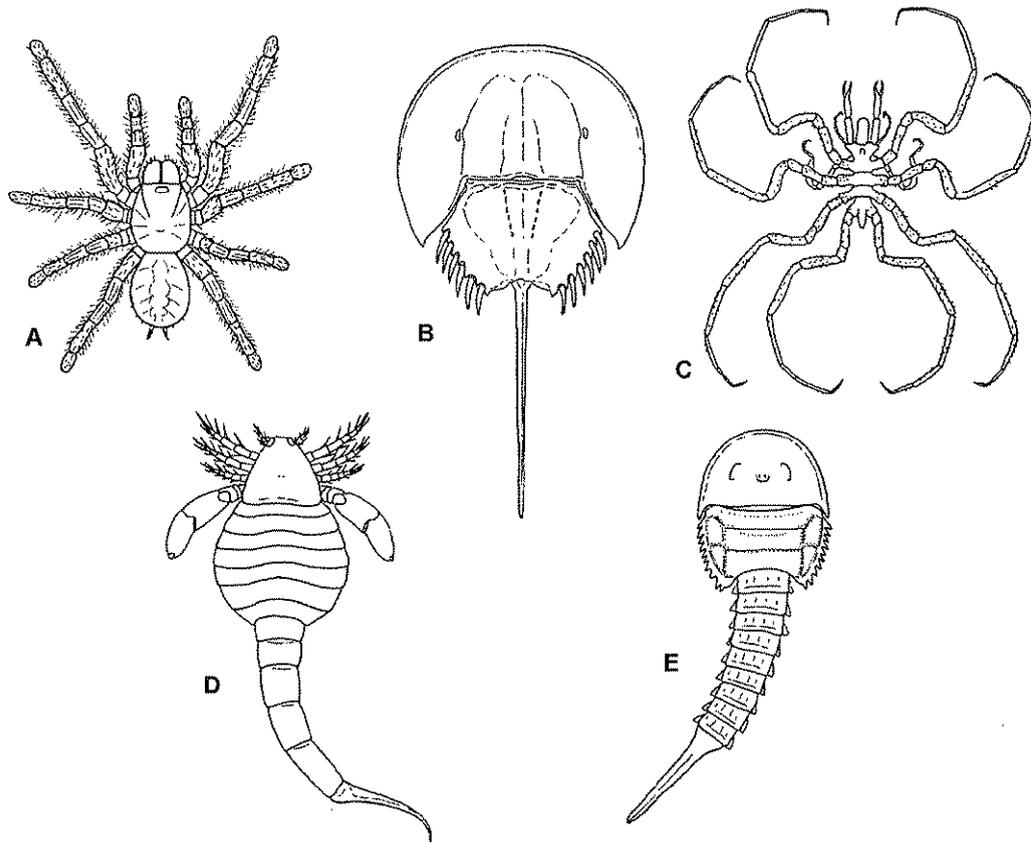


Fig. 1.- Ejemplos de quelicerados (no están a escala). A) Arachnida. B) Xiphosura. C) Pycnogonida. D) Eurypterida. E) Chasmataspida. A-C están representados en la fauna actual, D-E están extinguidos.

Fig. 1.- Representatives of the chelicerates (not to scale). A) Arachnida. B) Xiphosura. C) Pycnogonida. D) Eurypterida. E) Chasmataspida. A-C have living representatives, D-E are extinct.

escasos fósiles un grupo aparte de los Chelicerata (Dunlop & Selden, 1997), y comparten caracteres con euriptéridos y xifosuros. Finalmente, los picnogónidos son un grupo actual que algunos autores han incluido en los quelicerados (e.g. Wheeler & Hayashi, 1998), aunque en el pasado esta proposición no ha tenido aceptación universal.

¿DE DÓNDE PROCEDEN LOS QUELICERADOS?

En el siglo XIX se reconocía a arácnidos, xifosuros y picnogónidos, pero no al grupo de los “quelicerados”. A menudo se suponía que los picnogónidos eran arácnidos, y algunos autores rechazaban la vieja idea de que los xifosuros fueran crustáceos. La demostración de que los xifosuros estaban emparentados con los arácnidos vino en un trabajo clásico de E. Ray Lankester (1881), que dejó claro que los apéndices de un xifosuro corresponden directamente a los de un escorpión. Lankester (1881) sugirió que los “Arachnida” debían incluir a arácnidos, xifosuros, euriptéridos e incluso trilobites, y más adelante Lankester (1904) colocó los picnogónidos entre sus “arácnidos” también. Los “grados” evolutivos que proponía Lankester (1881) para los arácnidos se han abandonado en gran medida, y los trilobites nunca fueron aceptados de forma general como miembros de este grupo. Sin embargo, pese a cierta resistencia inicial, quedaban sentadas las bases de los “quelicerados”, y luego Richard Heymons (1901) propondría un taxon alternativo para las arañas y sus parientes, los Chelicerata (Cuadro 2), que llegaría a ser el nombre más aceptado.

Cuadro 1. Quelicerados reconocidos actualmente.
Box 1. The currently recognised chelicerates.

Acari Sundevall, 1833	ácaros y garrapatas - Mites and Ticks
Amblypygi Thorell, 1883	arañas de látigo - Whipspiders
Araneae Cler, 1757	arañas - Spiders
Chasmataspida Caster & Brooks, 1956 •	casmatáspidos - Chasmataspids
Eurypterida Burmeister, 1843 •	escorpiones marinos - Sea scorpions
Haptopoda Pocock, 1911 •	haptopódidos - Haptopodids
Opiliones Sundevall, 1833	opiliones - Harvest spiders
Palpigradi Thorell, 1888	palpígrados - Palpigrades
Phalangiotarbida Haase, 1890 •	falangiotárbidos - Phalangiotarbids
Pseudoscorpiones de Geer, 1778	seudoescorpiones - Pseudoscorpions
Pycnogonida Latreille, 1810	arañas marinas - Sea spiders
Ricinulei Thorell, 1876	ricinuleidos - Ricinuleids
Schizomida Petrunkevitch, 1945	microescorpiones látigo- Micro-whipscorpions
Scorpiones Hemprich & Ehrenburg, 1810	escorpiones - Scorpions
Solifugae Sundevall, 1833	solífugos - Sun spiders
Thelyphonida Cambridge, 1872	escorpiones de látigo - Whipscorpions
Trigonotarbita Petrunkevitch, 1949 •	trigonotárbidos - Trigonotarbitids
Xiphosura Latreille, 1810	cangrejos de herradura - Horseshoe crabs

• = grupos extinguidos / = extinct groups

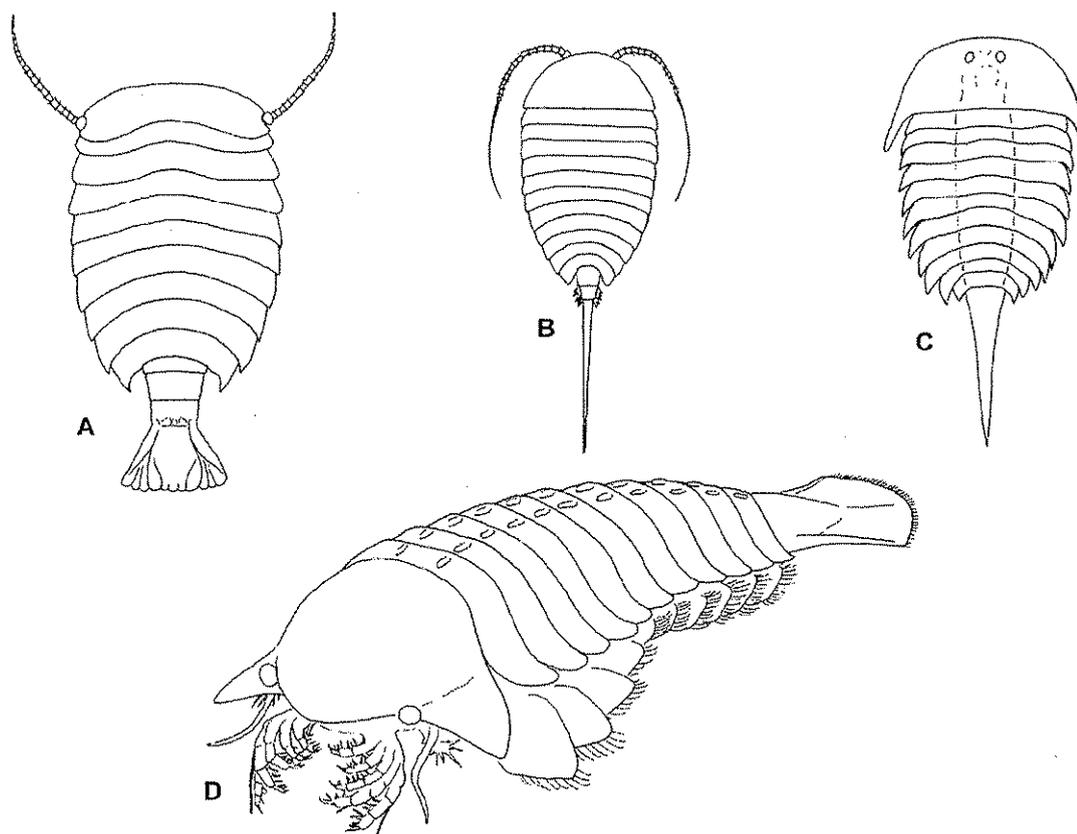


Fig. 2.- Reconstrucciones de fósiles del Cámbrico (no están a escala) que en algún momento han sido incluidos en los quelicerados. A) *Sidneya*. B) *Emeraldella*. C) *Aglaspis*. D) *Sanctacaris*. Todos pertenecen a un clado de Arachnata que incluye a los Chelicerata, y algunos pueden estar incluidos en el linaje troncal de los quelicerados. Sin embargo, ninguno de ellos puede ser incluido entre los verdaderos quelicerados.

Fig. 2.- Reconstructions of Cambrian fossils (not to scale) which have been included at one time or another among the chelicerates. A) *Sidneya*. B) *Emeraldella*. C) *Aglaspis*. D) *Sanctacaris*. All belong to an Arachnata clade which includes Chelicerata and some may lie on the chelicerate stem lineage. However, none of them can really be called true chelicerates.

Cuadro 2. Definiendo a los Chelicerata

Heymons (1901) dividía a los artrópodos en Teleiocerata (crustáceos y trilobites), Atelocerata (insectos y miriápodos) y Chelicerata (arácnidos y xifosuros). A los quelicerados los definía como...

"Cephalon aus Acron (Prostomium) und 7 Metameren hervorgegangen. Extremitäten von Metamer 1 fehlen. Extremitäten von 2 zu Cheliceren umgestaltet, die Extremitäten der folgenden Metameren teils Gnathopoden teils gewöhnliche Beine". (Heymons, 1901: 148).

Esencialmente, los quelicerados eran artrópodos con acron y siete segmentos "cefálicos" en los que se ha perdido el primer par de apéndices, el segundo se ha transformado en quelíceros en forma de garra y los demás apéndices son en parte gnatóbásicos y en parte no han sufrido modificaciones.

Box 2. Defining Chelicerata

Heymons (1901) divided arthropods into Teleiocerata (crustaceans and trilobites), Atelocerata (insects and myriapods) and Chelicerata (arachnids and xiphosurans). Chelicerates were defined by Heymons as:

"Cephalon aus Acron (Prostomium) und 7 Metameren hervorgegangen. Extremitäten von Metamer 1 fehlen. Extremitäten von 2 zu Cheliceren umgestaltet, die Extremitäten der folgenden Metameren teils Gnathopoden teils gewöhnliche Beine." (Heymons 1901, p. 148).

Essentially chelicerates were arthropods with an acron plus seven 'cephalic' segments in which the first appendage pair are lost, the second appendage have been transformed to claw-shaped cheliceræ and the subsequent appendages are partly gnathobasic, partly unmodified.

¿QUÉ ERAN LOS QUELICERADOS?

Para los zoólogos no resulta muy difícil reconocer un quelicerado actual. A diferencia de los insectos, miriápodos y crustáceos, los arácnidos, xifosuros y picnogónidos típicamente tienen el cuerpo dividido en dos partes (prosoma y opistosoma) y quelíceros en forma de garra (convertidos en "colmillos" en algunos arácnidos), y carecen de antenas (al menos en los grupos actuales). Para los paleontólogos la situación es más difícil. Hay gran cantidad de artrópodos paleozoicos, destacando por su fama los fósiles del Lagerstätte cámbrico, como Chenjiang en China y Burgess Shale en Canadá. Muchos de estos fósiles se parecen a los xifosuros, al menos superficialmente (Fig. 2A-B), y Charles Walcott (1912) clasificó algunos de ellos con los merostomas. Posteriormente estos extraños fósiles se han colocado normalmente en grupos mal definidos de animales de aspecto similar, como los Merostomoidea de Leif Størmer (1944). Las revisiones de los artrópodos de Burgess Shale a cargo de Harry Whittington y sus estudiantes (resumidas por Gould [1989]) ponían el acento en "el carácter único" de estos problemáticos artrópodos, y encontraban aquí argumentos para apoyar la teoría de Sidnie Manton (1977) de que los artrópodos no son un grupo natural, monofilético. Whittington y sus colegas argumentaban que estos artrópodos de aspecto xifosuroide (Fig. 2A-B) no eran quelicerados, ni estaban especialmente emparentados con ellos (e.g. Bruton & Whittington, 1981). Otros grupos fósiles, como los Aglaspida (Fig. 2C) se han visto sucesivamente incluidas en los Chelicerata (Weygoldt & Paulus, 1979) y excluidas de

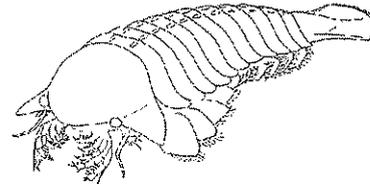
ellos (Briggs et al., 1979). Mientras tanto, algunos autores han sugerido que los parientes más próximos de los quelicerados serían los trilobites olenélidos (Raw, 1957; Lauterbach, 1973), aunque esta hipótesis no ha tenido aceptación general.

Más recientemente, las conclusiones de Manton han sido rechazadas, y hay un consenso amplio de que los artrópodos son monofiléticos (Wheeler et al., 1993; Wills et al., 1995). Los quelicerados, los trilobites y los artrópodos xifosuroideos del Paleozoico se suelen reunir en un grupo llamado Arachnata o Arachnomorpha. Es difícil encontrar caracteres satisfactorios que definan a los Arachnata, aparte de la forma general del cuerpo, y no están claras las relaciones mutuas entre los diversos "aracnados". Estudios diferentes han dado como resultado conclusiones muy diferentes (Briggs & Fortey, 1989; Wills et al., 1995). Resulta difícil, por tanto, decir con confianza cuál de estos fósiles de aracnados es el quelicerado más antiguo y/o el miembro más primitivo del grupo. Uno de los candidatos mejor conocidos es *Sanctacaris*, descrito por Briggs & Collins (1988) de Burgess Shale (Fig. 2D). Otro es *Fuxianhuia*, un fósil más antiguo colocado entre los quelicerados por Wills (1996). Ninguno de los dos ha sido aceptado como quelicerado por todo el mundo (Cuadro 3).

Los quelicerados están desde luego presentes en el Ordovícico (e.g. Selden, 1993), y lo estaban también, probablemente, en el Cámbrico Superior (ver más abajo). Claramente, algunos de estos fósiles "aracnados" antiguos deben estar en el linaje troncal de los quelicerados (i.e. los artrópodos con más probabilidad de ser el grupo hermano de los Chelicerata). Reconstruir este linaje troncal puede ser difícil. Los fósiles están normalmente incompletos, y frecuentemente les faltan detalles útiles, como los apéndices. Resulta muy problemático construir una filogenia significativa en el caso de animales como el *Paleomerus*, del Cámbrico Inferior, del que sólo se conserva el cuerpo dorsal y su segmentación (e.g. Bergström, 1971). Para el paleontólogo, la línea divisoria entre lo que es un quelicerado y lo que no lo es será siempre algo arbitraria, pero esto no debe distraernos del esquema general de la evolución. Sin embargo, Dunlop & Selden (1997) han intentado redefinir los quelicerados sobre la base de dos sinapomorfias: (1) presencia de un tubérculo ocular medio bien definido y (2) cierto grado de tagmosis opistosomática, i.e. división en preabdomen y postabdomen. Ambas podrían comprobarse en fósiles relativamente incompletos en los que los apéndices (i.e. el carácter tradicional de Heymons, los queliceros quelados) no sean conocidos. De estos dos caracteres, la tagmosis opistosomática es menos convincente, al estar presente en algunos de los fósiles problemáticos, como *Sidneya* (Fig. 2A). Sin embargo, según la información disponible, sólo hay tubérculo ocular medio, generalmente en el centro del caparazón, en los arácnidos, xifosuros, euriptéridos, casmatáspidos y picnogónidos (algunos arácnidos han perdido posteriormente estos ojos). Estos animales son, para mí, los Chelicerata.

¿LOS PICNOGÓNIDOS SON QUELICERADOS?

Los picnogónidos se parecen a las arañas (Fig. 1), y las primeras descripciones (e.g. Latreille, 1810) a menudo los incluían entre los arácnidos, al no tener apéndices birrámeos como los crustáceos. Sin embargo, otros autores sugirieron que los picnogónidos eran crustáceos "degenerados" o que descendían de gusanos anélidos (King [1973] hace una revisión del tema). Aunque la mayoría de los libros de texto han considerado a los picnogónidos como quelicerados, este punto de vista ha sido criticado por autores como Hedgepeth (1954), que opinaba que los picnogónidos no estaban



Cuadro 3. ¿Quelicerados en la explosión del Cámbrico?

Sanctacaris se propuso originalmente como grupo hermano de los demás quelicerados (Briggs & Collins, 1988), pero no tiene queliceros, y en análisis cladísticos posteriores (e.g. Wills et al., 1995) no aparecía como grupo hermano de los otros quelicerados.

Fuxianhuia salía como quelicerado derivado en los análisis cladísticos de Wills (1996), aunque Edgecombe & Ramsköld (1996) criticaban este resultado y ponían énfasis en que hacen falta demasiadas inversiones de caracteres para poder incluir *Fuxianhuia* en los Chelicerata.

Ha resultado difícil, por consiguiente, demostrar la existencia de quelicerados del Cámbrico Inferior-Medio. ¿Es que sencillamente no hemos encontrado a los primeros quelicerados, o es que estaban verdaderamente ausentes? La visión de Gould (1989) de una explosión cámbrica que incluía representantes de todos los grupos de artrópodos actuales parece errónea (Graham Budd, comm. pers., 1998). La teoría de Gould presuponía que *Sanctacaris* era un quelicerado. De hecho, muchos de los clados de artrópodos "actuales" que reconocemos hoy en día, por ejemplo los quelicerados y los insectos, parecen haber evolucionado algo después de la explosión del Cámbrico.

Box 3. Chelicerates in the Cambrian Explosion ?

Sanctacaris was originally proposed as a sister group to all other chelicerates (Briggs and Collins, 1988), but it does not have chelicerae and in subsequent cladistic analyses (e.g. Wills et al., 1995) it did not emerge as sister group to other chelicerates.

Fuxianhuia was emerged as a derived chelicerate in the parsimony analysis of Wills (1996), although Edgecombe and Ramsköld (1996) criticised this and made a strong case that there are just too many character reversals required to include *Fuxianhuia* in Chelicerata.

Lower-Middle Cambrian chelicerates have therefore been difficult to prove. Have we simply not found the first chelicerates, or were they genuinely absent? Gould's (1989) picture of a Cambrian explosion which included representatives of all living arthropod groups were present appears to be wrong (Graham Budd, pers. comm., 1998). Gould's theory had to assume *Sanctacaris* was a chelicerate. In fact many of the 'living' arthropod clades we recognise today, e.g. chelicerates and insects, appear to have evolved some time after the initial Cambrian explosion.

emparentados con ningún otro grupo de artrópodos. Hedgepeth (1954) se apoyaba en los caracteres "exclusivos" de los picnogónidos, como la probóscide, el ovigero, la fuerte reducción del abdomen y los gonoporos en la base de las patas. Desgraciadamente, todo eso son autapomorfias de los picnogónidos (caracteres exclusivos, derivados, presentes sólo en este grupo), y no resulta muy útil para reconstruir la filogenia. Los estudios cladísticos de los quelicerados (Weygoldt & Paulus, 1979; Schultz, 1990) no iban específicamente destinados a establecer la posición de los picnogónidos, pero de forma provisional sugerían que los picnogónidos eran quelicerados basales.

En un análisis cladístico de los artrópodos, Wheeler et al. (1993) colocaba a los picnogónidos como grupo hermano de los demás quelicerados, y este punto de vista se vio apoyado luego al añadir más caracteres (Wheeler & Hayashi, 1998). Proponían tres sinapomorfias morfológicas (caracteres derivados compartidos) para los picnogónidos y otros quelicerados: (1) ausencia de antenas postorales (pero ver Cuadro 4), (2) primer apéndice quelicerado (o quelíforos) y (3) tagmosis de los segmentos corporales en prosoma y opistosoma sin cabeza definida. Tal como están las cosas, hay más datos que apoyan la colocación de los picnogónidos en los quelicerados que en ningún otro grupo de artrópodos. Pero, ¿son quelicefa-

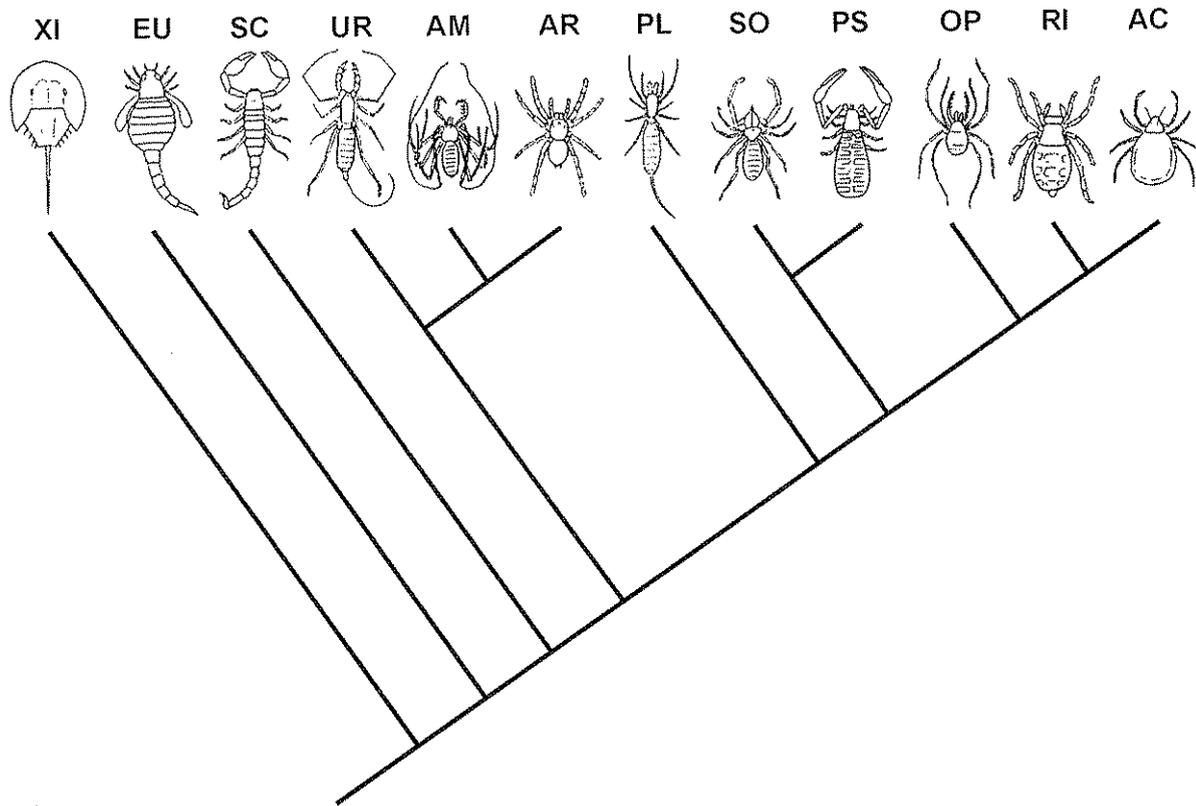


Fig. 3.- Filogenia de los quelicerados según Weygoldt & Paulus (1979). Estos autores consideraban a los Arachnida monofiléticos, con los escorpiones como grupo hermano de todos los demás arácnidos. Estos arácnidos se dividían entonces en órdenes "pulmonados" y "traqueados". XI = Xiphosura, EU = Eurypterida, SC = Scorpiones, UR = Uropygi (Thelyphonida + Schizomida), AM = Amblypygi, AR = Araneae, PL = Palpigradi, PS = Pseudoscorpiones, SO = Solifugae, OP = Opiliones, RI = Ricinulei, AC = Acari. El cladograma se construyó mediante la identificación de sinapomorfias. Más detalles en Weygoldt & Paulus (1979).

Fig. 3.- Chelicerate phylogeny according to Weygoldt and Paulus (1979). These authors regarded Arachnida as monophyletic with scorpions as sister group to all other arachnids. These arachnids were then broadly divided into 'pulmonate' orders (i.e. those with lungs) and 'tracheate' orders (i.e. those with trachea). XI = Xiphosura, EU = Eurypterida, SC = Scorpiones, UR = Uropygi (Thelyphonida + Schizomida), AM = Amblypygi, AR = Araneae, PL = Palpigradi, PS = Pseudoscorpiones, SO = Solifugae, OP = Opiliones, RI = Ricinulei, AC = Acari. The cladogram was constructed by identifying synapomorphies. See Weygoldt and Paulus (1979) for details.

dos primitivos? Klaus Müller & Dieter Walossek (1986) describían un diminuto artrópodo fosfatizado (Larva D), con apéndices en forma de garra, de la fauna cámbrica de Orsten, y sugerían que se parecía a la larva protoninfa de los picnogónidos. Esta interpretación parece razonable, y remontaría a los picnogónidos (y por implicación a los quelicerados) al Cámbrico. Posteriormente, Walossek & Müller (1997) comentaban que los picnogónidos han conservado una fase larvaria, la llamada "larva inicial", que tiene un aspecto diferente al del adulto. Esto ocurre en algunos otros grupos de artrópodos (e.g. los crustáceos), y por tanto representa, probablemente, el estado plesiomórfico. Por contra, otros quelicerados carecen de "larvas iniciales", y sus inmaduros se parecen a los adultos. Walossek & Müller (1997) consideraban, por tanto, a los picnogónidos como quelicerados, pero los veían como grupo hermano de los demás quelicerados. Este clado de los quelicerados salvo los picnogónidos ha recibido el nombre de Euchelicerata, con la sinapomorfia de la pérdida de la larva inicial.

Cuadro 4. ¿Los quelicerados han tenido alguna vez antenas?

La Larva D de Müller & Walossek (1986) tiene un par de estructuras en forma de apéndice delante de los quelicerados, que estos autores interpretaron como antenas vestigiales. Esto implica que los primeros picnogónidos sí tenían antenas (contra la interpretación de Wheeler & Hayashi [1998]). Si las antenas se perdieron en el clado de los picnogónidos, esto quiere decir que los primeros miembros de los Euchelicerata (xifosuros, euriptéridos y arácnidos) también tenían antenas, que posteriormente se perdieron.

Los primeros estudios de morfología comparada también sugerían que los quelicerados tenían antenas en un principio (Kraus [1976] revisa esos estudios) (Cuadro 2). Sin embargo, dos artículos recientes (Damien et al., 1998; Telford & Thomas, 1998) argumentaban, de forma independiente, que los quelicerados son homólogos con las antenas de los insectos y las primeras antenas de los crustáceos, basándose en la distribución de los genes de Hox. Si tienen razón, los quelicerados no han tenido nunca antenas. Sin embargo, esta interpretación no explica los apéndices pre-quelicerados de la Larva D de Müller & Walossek. Si no son antenas diminutas, entonces ¿qué son?

Box 4. Did chelicerates ever have antennae?

Müller and Walossek's (1986) Larvae D has a pair of appendage-like structures in front of the chelicerata which they interpreted as vestigial antennae. This implies that early pycnogonids did have antennae (contrary to Wheeler and Hayashi's (1998) coding). If antennae were lost within the pycnogonid clade, this implies that the earliest members of Euchelicerata (xiphosurans, eurypterids and arachnids) also had antennae which were subsequently lost.

Older studies of comparative morphology also suggested that chelicerates originally had antennae (see Kraus (1976) for a review) (Box 2). However, two recent papers (Damien et al., 1998; Telford and Thomas, 1998) independently argued that the chelicerate chelicerata are homologous with the antennae of insects and the first antennae of crustaceans based on the distribution of Hox genes. If they are correct then chelicerates never had antennae. However, model this does not explain the appendages in front of the chelicerata in Müller and Walossek's Larva D. If they are not tiny antennae, then what are they?

¿"MEROSTOMAS" Y "ARÁCNIDOS"?

Los libros de texto han dividido tradicionalmente a los Chelicerata en dos clases, Merostomata y Arachnida, y en su mayoría han incluido a los Pycnogonida como una tercera clase (ver más arriba). Sin embargo, esta división es esencialmente ecológica, en lugar de filogenética (Kraus, 1976), al separar merostomas acuáticos de arácnidos terrestres. Los primeros escorpiones eran casi con toda certeza acuáticos, y esto viene apoyado tanto por rasgos morfológicos como por los ambientes geológicos en que se han conservado (e.g. Jeram, 1998). Los estudios de Weygoldt & Paulus (1979), Jeff Shultz (1990) y Ward Wheeler & Cheryl Hayashi (1998) han rechazado esta división entre merostomas/arácnidos (Fig. 3, 5), y reconocen una filogenia básica de (Xiphosura (Eurypterida + Arachnida)). Este esquema apoya el consenso general de que los xifosuros son quelicerados "primitivos", mientras los arácnidos son un grupo monofilético "avanzado" que comparte un antepasado común con los euriptéridos. También hay que mencionar aquí al otro grupo fósil, los Chasmataspida. Descritos por Caster & Brooks (1956) y conocidos sólo por un puñado de especies paleozoicas, tienen como característica exclusiva el abdomen de nueve segmentos (autapomorfía) (Fig. 1). Además, los casmatáspidos tienen dos sinapomorfias firmes con los euriptéridos: (1) un apéndice genital y (2) un metastoma (Dunlop et al., en prensa). Esto sugiere que los casmatáspidos y euriptéridos están estrechamente emparentados, pero su posición dentro de los Chelicerata sigue sin resolverse.

El clado (Xiphosura (Eurypterida + Arachnida)) ha sido discutido recientemente (Cuadro 5), principalmente por los que defienden un clado (Scorpiones + Eurypterida). Bastantes autores han llegado a la conclusión de que los escorpiones tienen en los euriptéridos a sus parientes más cercanos (e.g. Lankester, 1881; Bergström, 1979; Kjellesvig-Waering, 1986). Shultz (1990) resumía los argumentos contrarios a esta postura, y criticaba a esos autores por apoyarse en el parecido general en lugar de en sinapomorfias. Los euriptéridos y los escorpiones sí que presentan una sinapomorfía evidente, el postabdómen o "cola" de cinco segmentos, algo que no se da en ningún otro grupo. Este carácter ha sido unas veces ignorado en los análisis cladísticos, y otras considerado como simpliesiomórfico (carácter primitivo compartido). El modelo de van der Hammen (1989) también reconocía un grupo parafilético de "Arachnida" (Fig. 4) y una agrupación provisional de quelicerados con coxas modificadas, los Myliosomata, que englobaba a Opiliones, Scorpiones y Xiphosura.

La monofilia de los arácnidos la han apoyado fuertemente Weygoldt & Paulus (1979), Shultz (1990) y Wheeler & Hayashi (1998); este último trabajo es el mayor conjunto de datos analizado cladísticamente hasta el momento. Las sinapomorfias de los Arachnida identificadas en estos estudios incluyen: (1) sensilas hendidas, (2) tubos de Malpighi, (3) boca orientada anteriormente, (4) pérdida del borde pleural del caparazón. Las sensilas hendidas siguen siendo una sinapomorfía firme de los arácnidos, pero otros caracteres, e.g. los tubos de Malpighi, pueden ser adaptaciones a la vida terrestre (Kraus, 1976; Dunlop & Webster, 1999), lo que las convierte en sinapomorfias cuestionables. La presencia de escorpiones acuáticos fósiles demuestra que los arácnidos deben haber pasado a vivir en tierra firme al menos dos veces, es decir, los escorpiones llegaron a tierra de forma independiente con respecto a los demás arácnidos. Si los arácnidos son monofiléticos no es lógico encontrar adaptaciones terrestres (e.g. filotráqueas) en su antepasado común, porque éste era un animal acuático. La evolución de

Cuadro 5. ¿Son realmente primitivos los xifosuros?

Weygoldt (1998) y Dunlop (1998) señalan, de forma independiente, que xifosuros y escorpiones carecen de órgano respiratorio en el segundo segmento opistosomático, i.e., el segmento genital. Esto es probablemente cierto también de los euriptéridos. La pérdida de un órgano respiratorio es una condición derivada, que no se ve en grupos de referencia como los trilobites, donde todos los segmentos torácicos tienen una agalla.

Weygoldt (1998) sugiere que esta condición es probablemente convergente, pero Dunlop (1998) indica que podría ser una sinapomorfía de un grupo (Xiphosura (Eurypterida + Scorpiones)), constituyendo los demás arácnidos su grupo hermano. Esta hipótesis es discutible, pero ninguno de los modelos precedentes (Fig. 3-5) reconoce que, si su esquema es correcto, las filotráqueas del segmento genital deben haberse perdido al menos dos veces (xifosuros y escorpiones), o es una inversión en los arácnidos como las arañas.

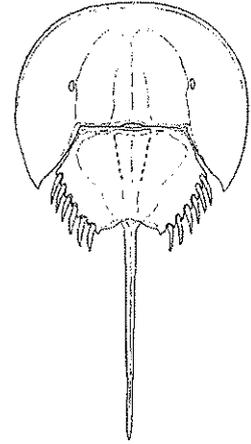
Dunlop & Webster (1999) continúan con esta discusión y argumentan que entre los quelicerados sólo los xifosuros, los euriptéridos y los escorpiones tienen un preabdómen de ocho segmentos (otros arácnidos tienen un preabdómen de nueve segmentos), y que los euriptéridos y los escorpiones tienen la sinapomorfía de trece segmentos opistosomáticos, formando los cinco últimos el postabdómen. Vale la pena mencionar la proposición de Dalingwater (1987) de que sólo hay exocutícula hialina (o equivalente) en los xifosuros, escorpiones y euriptéridos. Esta podría ser otra sinapomorfía para este clado.

Box 5. Are xiphosurans really primitive ?

Weygoldt (1998) and Dunlop (1998) independantly noted that xiphosurans and scorpions both lack a respiratory organ on the second opisthosomal segment, i.e. the genital segment. This is probably true for eurypterids too. Loss of a respiratory organ is a derived condition, not seen in outgroups such as trilobites where all thoracic segments have a gill.

Weygoldt (1998) suggested this condition was probably convergent, but Dunlop (1998) suggested that it could be a synapomorphy for a (Xiphosura (Eurypterida + Scorpiones)) clade, with the other arachnids forming their sister group. This hypothesis is controversial, but none of the previous models (Figs. 3-5) recognised that if their model is correct then the book lungs on genital segment must be lost at least twice (xiphosurans and scorpions) or is a reversal in arachnids like spiders.

Dunlop and Webster (1999), continued this discussion and argued that among the chelicerates only xiphosurans, eurypterids and scorpions have a preabdomen of eight segments (other arachnids have a preabdomen of nine segments) and that eurypterids and scorpions have the synapomorphy of thirteen opisthosomal segments, the last five of which form the postabdomen. It is worth noting Dalingwater's (1987) proposal that a hyaline exocuticle (or its equivalent) is only seen in xiphosurans, scorpions and eurypterids. This could be another synapomorphy for this clade.



la respiración en los arácnidos es una cuestión importante. Dentro de los arácnidos, tanto Firstman (1973) como Weygoldt & Paulus (1979) han propuesto un grupo de arácnidos, los Apulmonata, que carecen de filotráqueas (i.e. palpígrados, solífugos, seudoescorpiones, ricinuleidos y ácaros) (Fig. 3). Este clado no se ha visto sustanciado por los otros estudios, y ha sido criticado por Kraus (1998), dado que las tráqueas están también presentes en muchas arañas y las tráqueas de los "apulmonados" no son claramente homólogas entre sí, al tener su origen en segmentos diferentes en diferentes grupos de arácnidos.

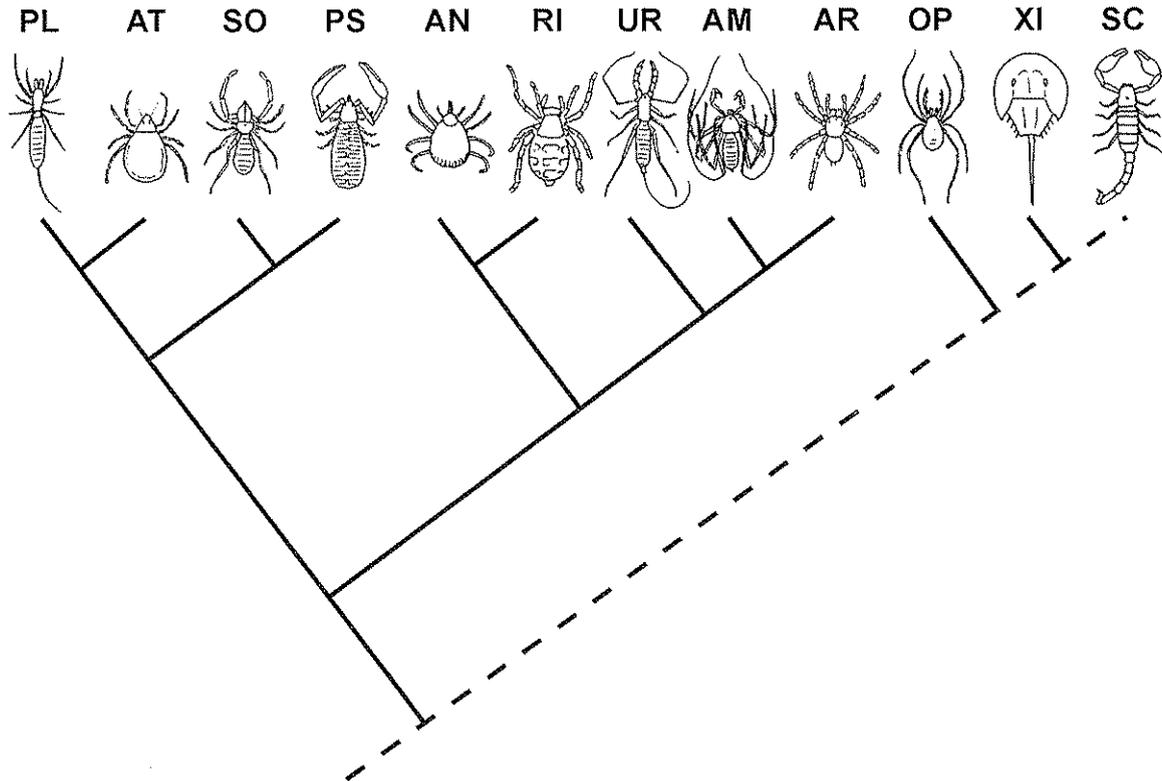


Fig. 4.- Filogenia de los quelicerados según van der Hammen (1989). Su modelo sugería, provisionalmente, que los "arácnidos" eran parafiléticos, y además consideraba a los ácaros como difiléticos. PL = Palpigradi, AT = Actinotrichida, SO = Solifugae, PS = Pseudoscorpiones, AN = Anactinotrichida, RI = Ricinulei, UR = Uropygi (Thelyphonida + Schizomida), AM = Amblypygi, AR = Araneae, OP = Opiliones, XI = Xiphosura, SC = Scorpiones. El esquema no incluye a los euriptéridos. El modelo no es, estrictamente, un cladograma (van der Hammen rechazaba la cladística), y se basaba en la distribución de caracteres, esencialmente de las extremidades y piezas bucales. Detalles en van der Hammen (1989).

Fig. 4.- Chelicerate phylogeny according to van der Hammen (1989). His model tentatively suggested that 'arachnids' were paraphyletic and he also regarded mites as diphyletic. PL = Palpigradi, AT = Actinotrichida, SO = Solifugae, PS = Pseudoscorpiones, AN = Anactinotrichida, RI = Ricinulei, UR = Uropygi (Thelyphonida + Schizomida), AM = Amblypygi, AR = Araneae, OP = Opiliones, XI = Xiphosura, SC = Scorpiones. Eurypterids not included in this scheme. The model is not strictly speaking a cladogram (van der Hammen rejected cladistics), but was based on the distribution of characters drawn mostly from the limbs and mouthparts. See van der Hammen (1989) for details.

Cuadro 6. Apoyo para los Lipoptena

Los Lipoptena se ven apoyados por los siguientes caracteres:

1. Rabdomas cuadrangulares en los ojos laterales. En los escorpiones y xifosuros los rabdomas de los ojos laterales tienen forma de estrella (Weygoldt & Paulus, 1979).
2. Flagelo espermático enrollado. En los escorpiones y xifosuros el flagelo espermático está libre (Weygoldt & Paulus, 1979).
3. Pérdida de apéndices en el primer segmento opistosomático. Shultz (1990) definía a los escorpiones como apomórficos en este carácter, pero algunos escorpiones conservan estos apéndices en fase embrionaria. Los xifosuros tienen apéndices en el primer segmento opistosomático, i.e. los quilarios.
4. Una zona de crecimiento en el embrión que da origen al opistosoma. En escorpiones y xifosuros esta misma zona de crecimiento da origen al prosoma y al opistosoma (Anderson, 1973).

Box 6. Support for Lipoptena

The Lipoptena clade is supported by the following characters:

1. Quadratic rhabdomes in the lateral eyes. In scorpions and xiphosurans the lateral eye rhabdomes are star shaped (Weygoldt and Paulus, 1979).
2. A coiled sperm flagellum. In scorpions and xiphosurans the sperm flagellum is free (Weygoldt and Paulus, 1979).
3. Loss of appendages on first opisthosomal segment. Shultz (1990) coded scorpions as apomorphic for this character, but some scorpions retain these appendages embryonically. Xiphosurans have appendages on the first opisthosomal segment, i.e. the chilaria.
4. A growth zone in the embryo giving rise to the opisthosoma. In scorpions and xiphosurans this same growth zone gives rise to the prosoma and opisthosoma (Anderson, 1973).

LOS ESCORPIONES SON EL GRUPO QUE TIENE LA CLAVE

La cuestión de la monofilia de los arácnidos sigue sin resolverse, y la posición de los escorpiones es la más controvertida (Weygoldt, 1998). Todos los escorpiones tienen autapomorfias evidentes, e.g. las pectinas y un aguijón venenoso, pero frecuentemente los zoólogos han pasado por alto diferencias, sutiles pero significativas, entre los escorpiones fósiles y los actuales (Jeram, 1998; Dunlop & Webster, 1999). Hay datos que apoyan la colocación de los escorpiones como grupo hermano de los euriptéridos (ver más arriba), y además los autores que apoyan un grupo monofilético de Arachnida no están de acuerdo en su posición. Weygoldt & Paulus (1979) defendían la hipótesis de que los escorpiones son los arácnidos más basales, proposición que se remonta al estudio de Pocock (1893) sobre la filogenia de los arácnidos. Tanto Pocock (1893) como Weygoldt & Paulus (1979) reconocían un clado, los Lipoptena, integrado por los arácnidos sin los escorpiones (Fig. 3). Con posterioridad, Shultz (1990) ha propuesto un clado, los Dromopoda, que sitúa a los escorpiones, como arácnidos más derivados, dentro de un clado (Opiliones (Scorpiones (Pseudoscorpiones + Solifugae))). El clado de los Dromopoda tiene como sinapomorfias los músculos extensores de las patas y las especializaciones de las articulaciones fémur-patella y patella-tibia. Sin embargo, la posición de los escorpiones en Shultz ha sido criticada por Weygoldt (1998) y por Dunlop & Webster (1999), dado que hay una serie de caracteres que apoyan el clado de los Lipoptena (Cuadro 6).

OPILIONES Y PALPÍGRADOS: ¿"ARÁCNIDOS PRIMITIVOS"?

Los opiliones son un grupo de arácnidos con una diversidad y éxito moderados. Su posición filogenética es objeto de discusión. Weygoldt & Paulus (1979) los colocaba como arácnidos muy derivados, con los ácaros y ricinuleidos como sus parientes más cercanos (Fig. 3). El grupo de los Myliosomata, de ver Hammen (1989), se ha comentado más arriba (Fig. 4). Shultz (1990) y Wheeler & Hayashi (1998) colocan a los opiliones en la base del grupo de los Dromopoda (ver más arriba) (Fig. 5), aunque más recientemente Shultz (en prensa) ha descrito posibles sinapomorfias para (Opiliones + Escorpiones). Básicamente, la cuestión es si los opiliones son arácnidos basales o derivados. Esto no es exactamente lo mismo que preguntarse si los opiliones son primitivos. Un arácnido basal es el que ha divergido de los otros en una fase inicial de la evolución, pero desde ese momento su linaje puede haber adquirido muchos rasgos derivados, apomórficos, con lo que las formas actuales ya no tendrán un aspecto muy primitivo. Los opiliones desde luego sí que tienen rasgos derivados, como las glándulas repugnatorias, un pene y un cuerpo generalmente compacto, pero al mismo tiempo presentan caracteres muy primitivos en las piezas bucales. Como los xifosuros, conservan quelíceros de tres segmentos y forma de garra, y pueden ingerir alimento sólido. Por el contrario, la mayoría de los demás arácnidos se alimentan de líquidos (Cuadro 7). Las piezas bucales sugieren que Shultz y van der Hammen probablemente tienen razón al considerar a los opiliones como arácnidos muy basales.

También vale la pena mencionar aquí a los extinguidos falangiotárbidos. Estos fósiles del Paleozoico tienen una serie de caracteres infrecuentes, e.g. unos terguitos opistosomáticos anteriores muy cortos, un ano aparentemente dorsal cubierto por un opérculo y piezas bucales diminutas (e.g. Dunlop & Horrocks, 1997). Se ha comparado a los falangiotárbidos con los opiliones citofálmidos (Petrunkevitch, 1948) y los ácaros opilioacáridos (Dunlop, 1996a). Las piezas bucales y los órganos respiratorios de los falangiotárbidos no se conocen, pero parece que tienen un opistosoma de nueve segmentos más un opérculo. Esto es también característico de los opiliones, y los falangiotárbidos pueden, por tanto, estar emparentados con los opiliones.

Los palpígrados son unos arácnidos muy pequeños, escasos, con el cuerpo alargado y un flagelo largo. Se parecen a los escorpiones de látigo, y por consiguiente se pensó, en un principio, que estaban estrechamente emparentados con los telifónidos y esquizómidos. Savory (1971) pensaba que los palpígrados eran arácnidos extremadamente primitivos, y dibujó un hipotético arácnido ancestral basándose en esta hipótesis. Weygoldt & Paulus (1979) situaban a los palpígrados en la base de sus arácnidos apulmonados (Fig. 3). Van der Hammen (1989) los metía con uno de sus órdenes de ácaros (Fig. 4) (ver más abajo). Shultz (1990) y Wheeler & Hayashi (1998) consideraban a los palpígrados como grupo hermano del grupo de tetrapulmonados que comentamos más abajo (Fig. 5) (pero ver los comentarios críticos de Weygoldt [1998] al respecto). Los palpígrados carecen de órganos respiratorios y de ojos, aunque esto puede ir asociado a su pequeño tamaño. Asimismo, su caparazón dividido puede ser una adaptación a los desplazamientos por espacios estrechos entre partículas del suelo. Como los opiliones, los palpígrados tienen quelíceros trisegmentados, en forma de garra, lo que parece indicar que probablemente sean arácnidos muy primitivos, aunque en este momento no hay consenso sobre su parentesco exacto (Fig. 3-5).

Cuadro 7. Alimentación a base de líquidos

Las arañas, como muchos arácnidos, se alimentan de líquidos y hacen uso de la digestión preoral. Regurgitan enzimas sobre la presa y succionan los líquidos a través de una boca diminuta. Estos arácnidos tienen sistemas de filtrado que se encargan de que no traguen partículas sólidas accidentalmente.

Los xifosuros comen partículas sólidas de alimento. Esto es probablemente primitivo para los arácnidos, y si los opiliones son basales es de suponer que nunca hayan desarrollado alimentación a base de líquidos. Si el modelo de Weygoldt & Paulus (1979) es correcto, entonces este tipo "primitivo" de alimentación se ha perdido de forma convergente en una serie de otros grupos de arácnidos, o bien lo han "reinventado" los opiliones. Algunos ácaros también ingieren comida sólida. Por ejemplo, van der Hammen (1989) hablaba de la presencia de esporas en el tracto digestivo de un opilioacárido. Hay que señalar que autores como Savory (1971) consideraban a los opilioacáridos como "eslabón perdido" entre los opiliones y los ácaros.

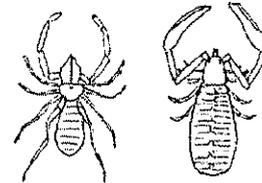
La alimentación a base de líquidos no se ha usado hasta ahora como carácter en análisis filogenéticos. Este estado apomórfico puede haber evolucionado sólo una vez, o más de una vez, mientras que el estado plesiomórfico de la alimentación a base de partículas sólidas se conserva en los opiliones y en ácaros derivativos basales.

Box 7. Feeding on liquids

Spiders, like many arachnids, are liquid feeders who use preoral digestion. They regurgitate enzymes onto their prey and suck in fluids through a tiny mouth. These arachnids have filtration systems to make sure solid particles are not accidentally swallowed.

Xiphosurans eat solid particles of food. This is probably primitive for arachnids and if opilionids are basal then presumably they never evolved liquid feeding. If the model of Weygoldt and Paulus (1979) is correct then this 'primitive' type of feeding was either convergently lost in a number of other arachnid groups, or was 'reinvented' by the opilionids. Some mites also ingest solid food. For example van der Hammen (1989) reported spores in the gut of an opilioacarid. It is worth noting that authors such as Savory (1971) regarded opilioacarids as a 'missing link' between opilionids and mites.

Liquid feeding has not previously been used as character in phylogenetic analyses. This apomorphic state may have evolved once, or more than once, while the plesiomorphic state of eating solid particles is retained in opilionids and early derivative mites.



Cuadro 8. ¿Haplocnemata o Apatellata?

Los principales caracteres que apoyan a los Haplocnemata (i.e. Solifugae + Pseudoscorpiones) son, según Shultz (1990):

1. quelíceros de dos segmentos, en forma de garra;
2. rostrum prominente que constituye las piezas bucales;
3. articulación anterolateral entre los quelíceros y el caparazón.

Shultz (1990) discute otros caracteres, no todos exclusivos de este clado. Van der Hammen (1989) llamaba a este clado "Apatellata", y sugería que estos órdenes carecían ancestralmente de patella en la pata. Esta hipótesis no ha tenido aceptación general. Shultz (1989) hizo un estudio cuidadoso de los músculos de las patas y llegó a la conclusión de que, como otros arácnidos, tanto solífugos como pseudoescorpiones tienen, de hecho, patella.

Box 8. Haplocnemata or Apatellata?

The main characters which support Haplocnemata (i.e. Solifugae + Pseudoscorpiones) are, according to Shultz (1990):

1. two-jointed, claw-shaped chelicerae
2. a projecting rostrum forming the mouthparts
3. anterolateral articulation between the chelicerae and carapace

Shultz (1990) discussed other characters, not all of them unique to this clade. Van der Hammen (1989) called this clade 'Apatellata' and suggested that these orders ancestrally lack the patella in the leg. This hypothesis has not been widely accepted. Shultz (1989) made a careful study of leg muscles and concluded that, like other arachnids, both solifuges and pseudoscorpions do have a patella.

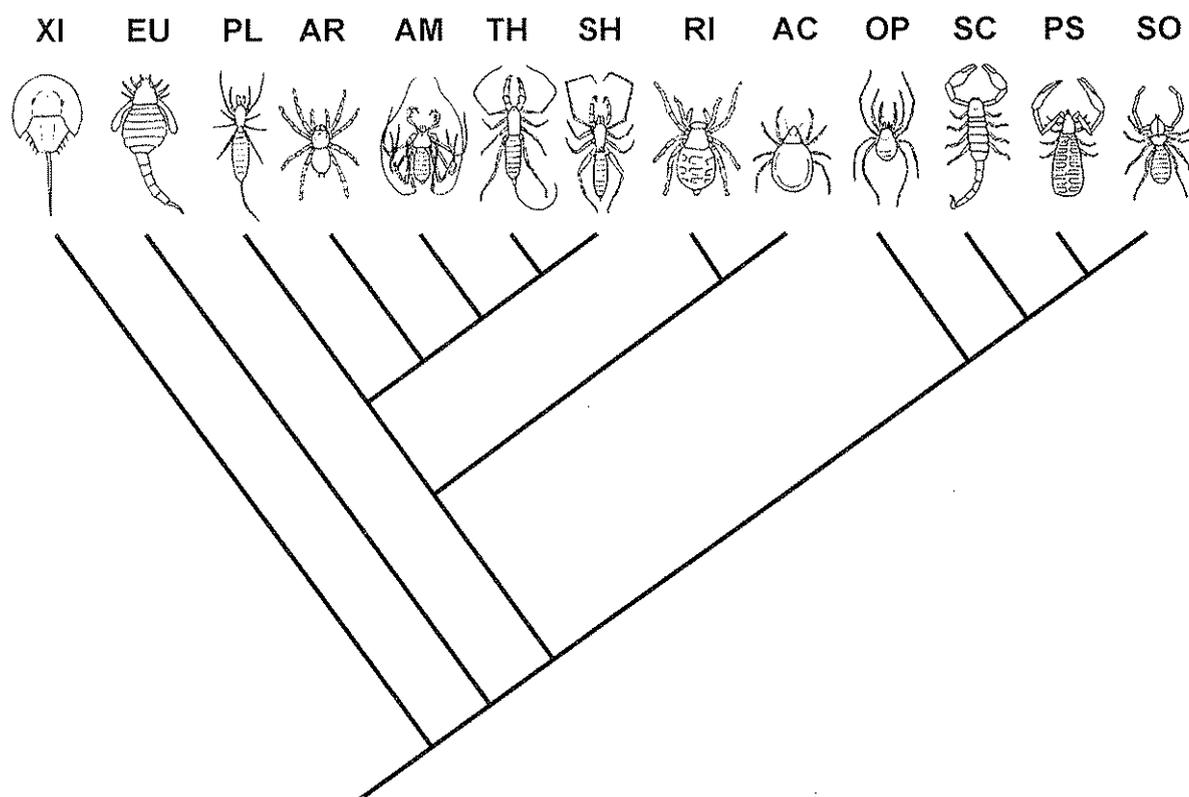


Fig. 5.- Filogenia de los quelicerados según Shultz (1990). Su esquema apoyaba la monofilia de los arácnidos y contemplaba a los escorpiones como arácnidos derivados. Wheeler & Hayashi (1998) reproducían básicamente este árbol usando una combinación de datos morfológicos (en su mayoría también de Shultz) y datos moleculares. Sin embargo, el árbol de Wheeler & Hayashi incluía a los pycnogónidos como grupo hermano de todos los demás quelicerados y colocaba a los Amblypygi y Araneae como grupos hermanos. XI = Xiphosura, EU = Eurypterida, PL = Palpigradi, AR = Araneae, AM = Amblypygi, TH = Thelyphonida, SH = Schizomida, RI = Ricinulei, AC = Acari, OP = Opiliones, SC = Escorpiones, PS = Pseudoscorpiones, SO = Solífugos. Tanto Shultz (1990) como Wheeler & Hayashi (1998) derivaron sus árboles de análisis cladísticos. Consultar en Shultz (1990) los detalles de los caracteres y en Wheeler & Hayashi (1998) la lista de caracteres.

Fig. 5.- Chelicerate phylogeny according to Shultz (1990). His model supported arachnid monophyly and placed scorpions as derived arachnids. Wheeler and Hayashi (1998) essentially reproduced this tree using a combination of (mostly Shultz's) morphological data, plus molecular data. However, Wheeler and Hayashi's tree included pycnogonids as sister group to all other chelicerates and placed Amblypygi and Araneae as sister groups. XI = Xiphosura, EU = Eurypterida, PL = Palpigradi, AR = Araneae, AM = Amblypygi, TH = Thelyphonida, SH = Schizomida, RI = Ricinulei, AC = Acari, OP = Opiliones, SC = Scorpiones, PS = Pseudoscorpiones, SO = Solifugae. Both Shultz (1990) and Wheeler and Hayashi (1998) derived their trees from parsimony analyses. See Shultz (1990) for details of characters and Wheeler and Hayashi (1998) for a character list.

SOLÍFUGOS Y SEUDOESCORPIONES

A primera vista, los solífugos y los pseudoescorpiones no parecen especialmente semejantes. Los solífugos son a menudo bastante grandes, peludos, con quelíceros enormes. Por el contrario, los pseudoescorpiones son muy pequeños y tienen los pedipalpos modificados en forma de pinzas. Algunos autores piensan que los solífugos son arácnidos muy primitivos (e.g. Grasshoff, 1978), basándose en rasgos como su caparazón dividido. Por otra parte, a veces se ha supuesto que los pseudoescorpiones están relacionados con los escorpiones, al tener pinzas los dos grupos (e.g. Savory, 1971). Sin embargo, tanto van der Hammen (1989) (Fig. 4) como los estudios cladísticos (Fig. 3, 5) han llegado a la conclusión de que (Solífugos + Pseudoescorpiones) forman un clado, llamado Haplocnemata, basándose sobre todo en sinapomorfías de sus extremidades y piezas bucales (Cuadro 8). Algunos autores han mencionado semejanzas entre los ácaros y los solífugos (Evans [1992] hace una revisión del tema), pero no se han presentado datos convincentes contra el clado de los Haplocnemata. En las figuras 3-5 se presentan posiciones alternativas para los Haplocnemata con relación a los demás arácnidos.

LOS ÁCAROS Y SU MONOFILIA

La posición de los ácaros sigue siendo controvertida. Muchos autores han aceptado la monofilia del grupo Acari, formado por ácaros y garrapatas. No obstante, Zachvatkin (1952) sugirió que los ácaros son difiléticos, es decir, que consisten en dos grupos no emparentados. Esta proposición ha sido defendida más recientemente por van der Hammen en una serie de trabajos (con un resumen en van der Hammen [1989]). Propone que los "ácaros" constituyen dos órdenes no relacionados, los Actinotrichida (grupo hermano de los palpígrados) y los Anactinotrichida (grupo hermano de los ricinuleidos) (Fig. 4). Esta proposición es significativa, porque si van der Hammen tiene razón otros autores han estado buscando un solo grupo hermano para dos órdenes diferentes. Sin embargo, en la bibliografía no se encuentra apoyo para la tesis del origen difilético de los ácaros (Evans [1992] da un repaso a la bibliografía). La mayoría de los acarólogos aceptan una división en dos o tres grandes grupos, típicamente Acariformes (ácaros) y Parasitiformes (garrapatas). Cualquier intento de demostrar el origen difilético de los ácaros tendrá que demostrar la evolución convergente en estos dos grupos del gnatosoma (David Walter, comm. pers., 1997) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Los ácaros y su gnatosoma

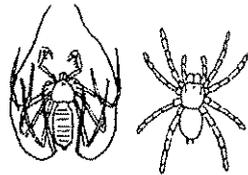
Los acarólogos tradicionalmente dividen el cuerpo de los ácaros en "gnatosoma" e "idiosoma". Esto puede causar confusión, dado que otros quelicerados están divididos en prosoma y opistosoma. El gnatosoma es una parte discreta del cuerpo que incluye los labios que flanquean la boca, los quelíceros y los pedipalpos, y que se articula, como unidad funcional, con el resto del cuerpo, i.e., el idiosoma.

Van der Hammen (1989) decía que sus dos grupos de ácaros tienen gnatosoma, pero no creía que fueran homólogos. En lo esencial, los argumentos de van der Hammen se basaban en el hecho de que los músculos que mueven el gnatosoma van insertados en sitios diferentes en los ácaros "actinotríquidos" y en los "anactinotríquidos". Aunque las ideas de van der Hammen no han recibido apoyo generalizado (los caracteres musculares pueden ser simples autapomorfias de los respectivos grupos de ácaros), haría falta reevaluar la estructura del gnatosoma en los diferentes ácaros.

Box 9. Mites and their gnathosoma

Acarologists traditionally divide the mite body into a 'gnathosoma' and an 'idiosoma'. This can cause some confusion since other cheilicerates are divided into a prosoma and opistosoma. The gnathosoma is a discrete region of the body which consists of the lips around the mouth, the chelicerae and the pedipalps, and which articulates as a functional unit against the rest of the body, i.e. the idiosoma.

Van der Hammen (1989) accepted that both his mite groups have a gnathosoma, but he did not believe they were homologous. Essentially van der Hammen's arguments were based on the fact that the muscles which move the gnathosoma insert in different places in 'actinotrichid' and 'anactinotrichid' mites. Although van der Hammen's views do not have wide support, (his musculature characters may simply be autapomorphies of the respective mite groups), a reassessment of the structure of the gnathosoma in different mites would be welcome.



Cuadro 10. "Labellata" y "Pedipalpi"

Dentro del clado de los Tetrapulmonata algunos autores han propuesto que los (Amblypygi + Araneae) forman un clado, normalmente llamado Labellata (e.g. Weygoldt & Paulus, 1979; van der Hammen, 1989; Wheeler & Hayashi, 1998). Otros han propuesto un clado (Amblypygi + (Thelyphonida + Schizomida)), llamado Pedipalpi (e.g. Shear et al., 1987; Shultz, 1990). De hecho, Pedipalpi era el nombre antiguo que se daba al orden de los amblypígididos, telifoníidos y esquizómidos antes de que se separasen en sus respectivos órdenes.

Las pruebas morfológicas que apoyan a los Pedipalpi son fuertes. Sus sinapomorfias más evidentes son los grandes pedipalpos subquelicados y el primer par de patas, anteniformes. Los defensores de los Labellata normalmente han señalado que sólo las arañas y los amblypígididos tienen un verdadero estómago succionador, aunque esto es discutible. La defensa más reciente de los Labellata viene de la mano del análisis molecular de Wheeler & Hayashi (1998), que se discute en más detalle en el texto.

Box 10. 'Labellata' and 'Pedipalpi'

Within the Tetrapulmonata clade some authors proposed that (Amblypygi + Araneae) form a clade, usually called Labellata (e.g. Weygoldt and Paulus, 1979; van der Hammen, 1989; Wheeler and Hayashi, 1998). Alternatively (Amblypygi + (Thelyphonida + Schizomida)) have been proposed as a clade called Pedipalpi (e.g. Shear et al., 1987; Shultz, 1990). In fact Pedipalpi was the old order name given to amblypygids, thelyphonids and schizomids before they were separated into their respective orders.

The morphological evidence supporting Pedipalpi is strong. Their most obvious synapomorphies are the large, subchelate pedipalps and the antenniform first pair of legs. Supporters of Labellata usually suggested that only spiders and amblypygids have a proper sucking stomach, although this observation is debatable. The most recent support for Labellata comes from Wheeler and Hayashi's (1998) molecular data which is discussed in more detail in the text.

Los estudios cladistas (Fig. 3, 5) han supuesto que los Acari son monofiléticos, y ven a los ácaros como grupo hermano del extraño y escaso orden de los Ricinulei. Van der Hammen (1989) también coloca a uno de sus órdenes de ácaros con los ricinuleidos. Por tanto, parece que hay apoyo fuerte para el clado (Acari + Ricinulei), que se basa principalmente en la presencia de: (1) coxas pedipalpaes fusionadas, y (2) larvas hexápodas (Shultz, 1990). Pero, las coxas fusionadas no son exclusivas de estos dos grupos, y la fusión de las coxas puede ser una tendencia general de los arácnidos, produciéndose al no ser las gnatobases coxales ya necesarias para masticar la comida. Las larvas hexápodas constituyen un carácter más interesante. ¿Es sinapomórfico? Si aceptamos a los picnogónidos como grupo externo de los Euchelicerata, el patrón de desarrollo en el que aparecen apéndices extra en los estadios posteriores podría interpretarse como carácter plesiomórfico, o como regresión a un tipo más "primitivo" de desarrollo. De hecho, los patrones de desarrollo de los ácaros y los ricinuleidos indican que puede que sea necesario andar con cuidado a la hora de definir a los Euchelicerata y la pérdida en este grupo de la larva inicial.

Dunlop (1996b) sugería sinapomorfias para los Ricinulei y el orden extinto de los Trigonotarbida (ver más abajo). Esta hipótesis no se ha comprobado en un análisis cladístico de todos los arácnidos, pero si es correcta hace que la posición de los ácaros deje de estar clara. El problema con los ácaros es que son pequeños, difíciles de estudiar y muy diversos. La aracnología y la acarología se han desarrollado casi como disciplinas separadas en las que a menudo se usan diferentes términos morfológicos para la misma estructura, y esto puede ocultar sinapomorfias potenciales. Un ejemplo de esto es el hipostoma de los ácaros, una prominencia de las piezas bucales formada a partir del labro y los "labios laterales" de las coxas palpaes, que parece ser muy semejante en su morfología a lo que normalmente se denomina "rostrum" en los solífugos y los seudoescorpiones, donde este carácter se trata como sinapomórfico. Una morfología comparada básica de los ácaros y otros arácnidos puede ser un requisito previo para comprender sus relaciones.

LOS TETRAPULMONADOS Y SUS POSIBLES PARIENTES

Todos los estudios recientes de filogenia de arácnidos (Fig. 3-6) han apoyado un clado que incluye a las arañas y sus parientes más cercanos, es decir, las arañas de látigo (Amblypygi) y escorpiones de látigo (Thelyphonida y Schizomida). Pocock (1893) llamó a este grupo Caulogastra, y se han propuesto diversos nombres alternativos, como Pulmonata, Megoperculata y Arachnidea, habiendo sido aceptado por una serie de autores el nombre más reciente, Tetrapulmonata, propuesto por Shultz (1990). El nombre de "Tetrapulmonata" indica el principal rasgo de este grupo, la presencia de dos pares de filotráqueas. Éstas se han convertido en un par en los esquizómidos, y uno de los pares (o los dos) se ha visto sustituido por tráqueas en muchas arañas. Otras características de este grupo incluyen: (1) un estrechamiento, o pedicelo, entre el prosoma y el opistosoma, (2) un estómago succionador postcerebral, y (3) quelíceros de dos segmentos, en forma de navaja plegable.

Como los Haplocnemata, los Tetrapulmonata parecen ser un grupo bien apoyado por los datos disponibles. Sin embargo, dentro de los Tetrapulmonata hay discusión sobre la posición de los amblypígididos (Cuadro 10). Shear & Selden (1986) y Shear et al. (1987) ven al orden fósil de los Trigonotarbida como grupo hermano de los demás tetrapulmonados.

Basándose en el estudio de fósiles del Devónico excepcionalmente bien conservados, Shear et al. (1987) pudieron demostrar sinapomorfias convincentes para los Trigonotarbita y otros tetrapulmonados. Previamente ya se habían descubierto dos pares de filotráqueas en este material fósil de trigonotarbitos (Claridge & Lyon, 1961). El grupo de los Trigonotarbita en sí lo creó Petrunkevitch (1949) a partir de otro orden fósil, los Anthracomartida. Dunlop (1996a) sinonimizó los dos órdenes bajo el nombre más reciente, Trigonotarbita, comentando que muchas de las supuestas diferencias de Petrunkevitch entre estos dos órdenes eran interpretaciones erróneas de los fósiles. Los trigonotarbitos tienen, efectivamente, terguitos opistosomáticos divididos en placas medias y laterales, y un mecanismo especial de cierre entre el prosoma y el opistosoma. Estos caracteres también se ven en los Ricinulei y, como se ha dicho más arriba, Dunlop (1996b) sugería también que estos órdenes podrían ser grupos hermanos, lo que incluiría a los Ricinulei en los tetrapulmonados. El orden fósil de los Haptopoda, monotípico, puede que también deba incluirse en los Tetrapulmonata, posiblemente como grupo hermano de los Pedipalpi (Dunlop, 1996a), aunque sus piezas bucales y órganos respiratorios son mal conocidos y no tienen el característico pedicelo de los tetrapulmonados. El último orden fósil mencionado en la bibliografía, los Kustarachnida, se basa probablemente en opiliones mal identificados (Beall, 1986); ver también la revisión de los arácnidos fósiles de Dunlop (1996c).

PRUEBAS MOLECULARES Y "TOTAL EVIDENCE"

Wheeler & Hayashi (1998) han presentado el análisis más reciente de las relaciones de parentesco entre los quelicerados, y más arriba se han discutido algunas de sus conclusiones. Su análisis simultáneo o 'total evidence' intentaba crear un esquema filogenético sólido mediante la combinación de datos morfológicos y moleculares, aunque no incluían los taxones fósiles en su análisis. Wheeler & Hayashi (1998) decían que una ventaja de su método es que los datos moleculares pueden resolver los clados en los casos en que los datos morfológicos no resultan concluyentes, y viceversa. Similar método ha sido utilizado por Giribet et al. (1999) para resolver las relaciones de los Opiliones, señalando que los datos moleculares proporcionan una fuente alterativa de información filogenética, permitiendo que postulados tradicionales sobre la homología o caracteres morfológicos sean contrastados. El conjunto de caracteres morfológicos de Wheeler & Hayashi (1998) (93 caracteres) es el mayor que se ha analizado hasta la fecha, y se basa principalmente en los datos de Shultz (1990), con caracteres adicionales, sobre todo de Weygoldt & Paulus (1979) y Yoshikura (1975). Estos datos morfológicos volvían a producir el árbol de Shultz (Wheeler & Hayashi, 1998, fig. 5).

Mientras tanto, sus datos moleculares (18S ADNr y 28S ADNr) producían resultados más sorprendentes. El cladograma más sólido de los basados exclusivamente en pruebas moleculares (Wheeler & Hayashi, 1998, fig. 6), el primer árbol molecular publicado sobre todos los arácnidos, agrupaba a la mayoría de los taxones dentro de sus órdenes respectivos (por ejemplo, todas las arañas analizadas salían como monofiléticas). De todas formas, interpretados literalmente, estos datos moleculares sugerían algunas relaciones poco ortodoxas entre los órdenes de arácnidos, por ejemplo (Scorpiones + Thelyphonida) y (Pseudoscorpiones + todos los demás arácnidos). Wheeler & Hayashi (1998, fig. 10) combinaron los resultados moleculares y morfológicos para producir un cladograma-resumen. Nuevamente, éste repetía básicamente los resultados de Shultz. Adicionalmente, los datos molecula-

Cuadro 11. Árboles morfológicos y moleculares

Las filogenias morfológicas presentan tres problemas (Giribet & Ribera, 1998): (1) el hecho de que algunos caracteres son homólogos, (2) la existencia de modos alternativos de definir los caracteres y (3) que debemos decidir qué taxones terminales vamos a analizar (por ejemplo, ¿una "araña" en abstracto o una especie concreta de araña?). Algunos autores consideraron, en un principio, que las filogenias moleculares eran más fiables porque evitaban los problemas mencionados. No obstante, los primeros estudios produjeron a menudo resultados inconsistentes, lo cual condujo a autores como Wägele & Wetzel (1994) a cuestionar la fiabilidad de los datos moleculares, por ejemplo por sus dificultades en la alineación de secuencias moleculares.

Recientemente, ha quedado claro que el principal problema de las filogenias moleculares es una cobertura taxonómica insuficiente (por ejemplo, Giribet & Ribera, 1998), pero que la precisión puede mejorarse mediante el análisis de conjuntos muy grandes de datos, con más taxones (por ejemplo, Hillis, 1996). Con respecto a los quelicerados, algunos de los conflictos entre el árbol molecular (datos de 33 taxones, incluidos los grupos externos) de Wheeler & Hayashi (1998, Fig. 6) y los datos morfológicos "tradicionales" podrían resolverse analizando un número mayor de arácnidos; por ejemplo, su apoyo para los Labellata se basaba en datos de una sola especie de amblypigio. Esta sigue siendo un área en la que se debe trabajar.

Box 11. Morphological and molecular trees

Morphological phylogenies are associated with three problems (Giribet and Ribera, 1998): (1) the fact that some characters are homologous, (2) that there are alternative ways of defining characters and (3) that we must decide which terminal taxa we analyse (e.g. a generalised 'spider' or a specific spider species?). Molecular phylogenies were initially thought by some authors to be more reliable by avoiding these problems. However, early studies often produced inconsistent results leading authors such as Wägele and Wetzel (1994) to question the reliability of molecular data, pointing out factors such as difficulties in aligning molecular sequences.

More recently, it has become apparent that the main problem for molecular phylogenies is poor taxonomic sampling (e.g. Giribet and Ribera, 1998), but that accuracy can be improved by analysing very large data sets with more taxa (e.g. Hillis, 1996). With respect to chelicerates, some of the conflicts between Wheeler and Hayashi's (1998, fig. 6) molecular tree (data from 33 taxa, including outgroups) and 'traditional' morphological data, might be resolved by analysing a larger number of arachnids; for example their support for Labellata was based on data from a single amblypygid species. This remains an area for future work.

res de Wheeler & Hayashi (1998) sustentaban claramente (Pycnogonida + Euchelicerata), y esto es coherente con las pruebas morfológicas y el modelo de Walossek & Müller (1997), basado en el desarrollo larvario.

Sin embargo, la información molecular de Wheeler & Hayashi (1998) colisiona con otros clados bien consolidados en la literatura. Por ejemplo, los datos morfológicos apoyan claramente un parentesco (Amblypygi + (Thelyphonida + Schizomida)) (Cuadro 10), y Shulz (en prensa) ha ampliado recientemente la lista de sinapomorfias para este clado de Pedipalpi. En contraste, la información molecular apoya Labellata, una relación (Araneae + Amblypygi). ¿Cuál de los dos modelos es el correcto?. Personalmente encuentro Pedipalpi más convincente que Labellata, pero sería sorprendente que no hubiese contradicción entre los datos morfológicos y los moleculares. Los árboles moleculares no están libres de problemas (Cuadro 11), pero existe el riesgo de que las nuevas técnicas moleculares y los estudios morfológicos tradicionales formen dos campos mutuamente excluyentes. Uno de los desafíos para la futura investigación filogenética será resolver tales conflictos, aunque yo opino que queda aún un trabajo importante por hacer en la descripción de nuevos caracteres morfológicos, así como para la reevaluación de la validez y polaridad de los ya existentes. ¿Debería asumirse que todos los caracteres morfológicos tienen igual peso? (y, en caso contrario, ¿cómo podemos ponderarlos?) y ¿es la

parsimonia la única prueba de homoplasia (Bill Shear, *com. pers.*, 1998)? Además, ¿podemos evaluar hipótesis alternativas basadas en argumentos biológicos, como por ejemplo cómo han evolucionado a lo largo del tiempo complejos de caracteres? Los arácnidos fósiles también deben incluirse en las filogenias y pueden ser cruciales para resolver algunas relaciones (Dunlop, 1996b). El problema es que muchos fósiles presentan una gran cantidad de caracteres desconocidos en comparación con los caracteres utilizados en los grupos actuales.

Todas las filogenias son hipótesis, pero aquéllas basadas en fuentes de datos más diversas y extensas deberían resultar más robustas y fiables, y constituyen una mejora significativa con respecto a la literatura antigua en la que se proponían relaciones en base a unos pocos caracteres, considerados significativos por los distintos autores. Se ha progresado desde las investigaciones de Lankester, Pocock y Heimons. Espero

haber demostrado que algunas de las ramas del árbol de los quelicerados tienen un apoyo muy amplio, por ejemplo (Pycnogonida + Euchelicerata), (Pseudoscorpiones + Solifugae) y gran parte del grupo Tetrapulmonata. Al mismo tiempo la posición de Scorpiones, Opiliones y Acari necesita más trabajo para resolver cuál de las hipótesis alternativas es correcta; y para completar la historia de la evolución de los quelicerados.

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría expresar mi gratitud a Lyall Anderson, Simon Braddy, Graham Budd, Otto Kraus, Paul Selden, Bill Shear, David Walter y Mark Webster por las valiosas conversaciones e intercambio de correspondencia mantenidos, así como a los evaluadores anónimos que han sugerido mejoras en el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, D. T., 1973. *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Pergamon, New York.
- ANDERSON, L. I. & SELDEN, P. A., 1997. Opisthosomal fusion and phylogeny of Palaeozoic Xiphosura. *Lethaia*, **30**: 19-31.
- BEALL, B. S., 1986. Reinterpretation of Kustarachnida (Abstract). *Am. Arachnol.*, **34**: 4.
- BERGSTRÖM, J., 1971. *Paleomerus* - merostome or merostomoid. *Lethaia*, **4**: 393-401.
- BERGSTRÖM, J., 1979. Morphology of fossil arthropods as a guide to phylogenetic relationships. In: A. P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co., New York: 3-56.
- BRIGGS, D. E. G. & COLLINS, D. A., 1988. A Middle Cambrian chelicerate from Mount Stephen, British Columbia. *Palaeontology*, **31**: 779-798.
- BRIGGS, D. E. G. & FORTEY, R. A., 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science*, **246**: 241-243.
- BRIGGS, D. E. G., BRUTON, D. L. & WHITTINGTON, H. B., 1979. Appendages of the arthropod *Aglaspis spinifer* (Upper Cambrian, Wisconsin) and their significance. *Palaeontology*, **22**: 167-180.
- BRUTON, D. L. & WHITTINGTON, H. B., 1981. *Emeraldella* and *Leancholia*, two arthropods from the Burgess Shale, British Columbia. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, **300**: 553-585.
- CASTER, K. E. & BROOKS, H. K., 1956. New fossils from the Canadian-Chazyan (Ordovician) hiatus in Tennessee. *Bull. Am. Paleont.*, **36**: 153-199.
- CLARIDGE, M. F. & LYON, A. G., 1961. Lung-books in the Devonian Palaeocharinidae (Arachnida). *Nature*, **191**: 1190-1191.
- DALINGWATER, J., 1987. Chelicerate cuticle structure. In: W. NENTWIG (ed.) *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag, Berlin, 3-15.
- DAMIEN, W. G. M., HAUSDORF, M., SEYFARTH, E.-A. & TAUTZ, D., 1998. A conserved mode of head segmentation in arthropods revealed by the expression of Hox genes in a spider. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 10665-10670.
- DUNLOP, J. A., 1996a. Systematics of the fossil arachnids. *Rev. suisse Zool. hors série*: 173-184.
- DUNLOP, J. A., 1996b. Evidence for a sister group relationship between Ricinulei and Trigonotarbita. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, **10**: 193-204.
- DUNLOP, J. A., 1996c. Arácnidos fósiles (con exclusión de arañas y escorpiones). *Bol. SEA*, **16**: 77-92.
- DUNLOP, J. A., 1998. The origins of tetrapulmonate book lungs and their significance for chelicerate phylogeny. In: P. A. SELDEN (ed.) *Proc. 17th Euro. Coll. Arachnol.*, British Arachnological Society, Bucks, pp. 9-16.
- DUNLOP, J. A. & HORROCKS, C. A., 1997. Phalangiotrabid arachnids from the Coal Measures of Lancashire, UK. *Geol. Mag.*, **134**: 369-381.
- DUNLOP, J. A. & SELDEN, P. A., 1997. The early history and phylogeny of the chelicerates. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London, 221-235.
- DUNLOP, J. A. & WEBSTER, M., 1999. Fossil evidence, terrestrialization and arachnid phylogeny. *Proc. XIV Int. Cong. Arachnol., Chicago. J. Arachnol.*, **27**: 86-93.
- DUNLOP, J. A., ANDERSON, L. I. & BRADY, S. J., 1999. A new chasmataspid (Chelicerata: Chasmataspida) from the Lower Devonian of the Midland Valley of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.*, **89**: 161-165.
- EDGECOMBE, G. D. & RAMSKÖLD, L., 1996. [Response to Wills.] *Science*, **272**: 747-748.
- EVANS, G. O., 1992. *Principles of Acarology*. C. A. B. International, Wallingford, 563 pp.
- FIRSTMAN, B., 1973. The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the Endosternite. *J. Arachnol.*, **1**: 1-54.
- GIRIBET, G. & RIBERA, C., 1998. The position of Arthropods in the Animal Kingdom: A search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol. Phyl. Evol.*, **9**: 481-488.
- GIRIBET, G., RAMBLA, M., CARRANZA, S., BAGUÑA, J., RIUTORT, M. & RIBERA, C., 1999. Phylogeny of the arachnid order Opiliones (Arthropoda) inferred from a combined approach of complete 18S and partial 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Mol. Phyl. Evol.*, **11**: 296-307.
- GOULD, S. J., 1989. *Wonderful Life*. Penguin Books, London.
- GRASSHOFF M., 1978. A model of the evolution of the main chelicerate groups. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **42**: 273-284.
- HAMMEN, L. VAN DER 1989. *An Introduction to Comparative Arachnology*. SPB Academic Publishing, The Hague, 576 pp.
- HEDGEPEETH, J. W., 1954. On the phylogeny of the Pycnogonida. *Acta Zool.*, **35**: 193-213.
- HEYMONS, R., 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica*, Lief 2-5, 244 pp.
- HILLIS, D. M., 1996. Inferring complex phylogenies. *Nature*, **383**: 130-131.
- JERAM, A. J., 1998. Phylogeny, classification and evolution of Silurian and Devonian scorpions. In: P. A. SELDEN (ed.) *Proc. 17th Euro. Coll. Arachnol.*, British Arachnological Society, Bucks, 17-31.
- KING, P. E., 1973. *Pycnogonids*. Hutchison & Co., London, 144 pp.
- KJELLESVIG-WAERING, E. N., 1986. A restudy of the fossil scorpions of the world. *Palaeontographica Am.*, **55**: 1-287.
- KRAUS, O., 1976. Zur phylogenetischen Stellung und Evolution der Chelicerata. *Entomol. Ger.*, **3**: 1-12.
- KRAUS, O., 1998. Elucidating the historical process of phylogeny: Phylogenetic systematics versus cladistic techniques. In: P. A. SELDEN (ed.) *Proc. 17th Euro. Coll. Arachnol.*, British Arachnological Society, Bucks., 1-7.
- LATREILLE, P. A., 1810. *Considerations générales sur l'ordre naturel des animaux composant la classe des Crustacés, des Arachnides, et des Insectes*. Dufart, Paris.
- LANKESTER, E. R., 1881. *Limulus*, an arachnid. *Quar. J. Micr. Sci.*, **23**: 504-548, 609-649.
- LANKESTER, E. R., 1904. The structure and classification of the Arthropoda. *Quar. J. Micro. Sci.*, **47**: 523-582.
- LAUTERBACH, K.-E., 1973. Schlüsselergebnisse in der Evolution der Stammgruppe der Euarthropoda. *Zool. Beitr. Berlin (NF)*, **19**: 251-299.
- MANTON, S. M., 1977. *The Arthropoda. Habits, Functional Morphology and Evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- MÜLLER, K. J. & WALOSSEK, D., 1986. Arthropod larvae from the Upper Cambrian of Sweden. *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.*, **77**: 157-179.
- PETRUNKOVITCH, A. I., 1948. The case of *Phalangiolarbus subovalis* (Woodward). *Am. J. Sci.*, **246**: 353-362.
- PETRUNKOVITCH, A. I., 1949. A study of Palaeozoic Arachnida. *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, **37**: 69-315.
- POCOCK, R. I., 1893. On some points in the morphology of the arachnida (s.s.) with notes on the classification of the group. *Ann. Mag. Nat Hist., Ser. 6*, **11**: 1-19.
- RAW, F., 1957. The origin of chelicerates. *J. Paleont.*, **31**: 139-192.
- SAVORY, T. H., 1971. *Evolution in the Arachnida*. Mellow, Watford, 42 pp.
- SELDEN, P. A., 1993. Arthropoda (Aglaspida, Pycnogonida and Chelicerata). In: M. J. BENTON (ed.) *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, London, 297-320.
- SHEAR, W. A. & SELDEN, P. A., 1986. Phylogenetic relationships of the Trigonotarbita, an extinct order of arachnids. *Actas X Congr. Int. Arachnol. Jaca/España, 1986*, **1**: 393-397.
- SHEAR, W. A., SELDEN, P. A., ROLFE, W. D. I., BONAMO, P. M. & GRIERSON, J. D., 1987. New terrestrial arachnids from the Devonian of Gilboa, New York (Arachnida, Trigonotarbita). *Am. Mus. Nov.*, **2901**: 1-74.
- SHULTZ, J. W., 1989. Morphology of locomotor appendages in Arachnida: evolutionary trends and phylogenetic implications. *Zool. J. Linn. Soc.*, **97**: 1-56.
- SHULTZ, J. W., 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics*, **6**: 1-38.
- SHULTZ, J. W. in press a. Skeletomuscular anatomy of the harvestman *Leiobunum aldrichi* (Weed, 1893) (Arachnida: Opiliones: Palpatores) and its evolutionary significance. *Zool. J. Linn. Soc.*
- SHULTZ, J. W. in press b. Muscular anatomy of a whipspider, *Phrynus longipes* (Pocock) (Arachnida: Amblypygi) and its evolutionary significance. *Zool. J. Linn. Soc.*
- STØRMER, L., 1944. On the relationships and phylogeny of fossil and recent Arachnomorpha. *Skr. Vid.Akad. Oslo I. M.-N. Kl. 1944*, **5**: 1-158.
- TELFORD, M. J. & THOMAS, R. H., 1998. Expression of homeobox genes shows chelicerate arthropods retain their deutocerebral segment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 10671-10675.

- WALCOTT, C. D., 1912. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata. Cambrian Geology and Palaeontology, II. *Smithsonian misc. Collns.*, **57**: 145-288.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1997. Cambrian 'Orsten'-type arthropods and the phylogeny of Crustacea. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London, 139-153.
- WÄGELE, J. W. & WETZEL, R., 1994. Nucleic acid sequence data are not per se reliable for inference of phylogenies. *J. nat. Hist.*, **28**: 749-761.
- WEYGOLDT, P., 1998. Evolution and systematics of the Chelicerata. *Exp. Appl. Acarol.*, **22**: 63-79.
- WEYGOLDT, P. & PAULUS, H. F., 1979. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. *Z. Zool. Sys. Evol. Forsch.* **17**: 85-116, 177-200.
- WHEELER, W. C. & HAYASHI, C. Y., 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics*, **14**: 173-192.
- WHEELER, W. C., CARTWRIGHT, P. & HAYASHI, C. Y., 1993. Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, **9**: 1-39.
- WILLS, M. A., 1996. Classification of the Arthropod *Fuxianhuia*. *Science*, **272**: 746-748.
- WILLS, M. A., BRIGGS, D. E. G., FORTEY, R. A. & WILKINSON, M., 1995. The significance of fossils in understanding arthropod evolution. *Verh. Dt. Zool. Ges.*, **88**: 203-215.
- YOSHIKURA, M., 1975. Comparative embryology and phylogeny of Arachnida. *Kumamoto J. Sci. Biol.*, **12**: 71-142.
- ZACHVATKIN, A. A., 1952. The division of the Acarina into orders and their position in the system of the Chelicerata. *Parazit. Sb.*, **14**: 5-46 [in Russian].

Evolution and Phylogeny of Arthropods

A REVIEW OF CHELICERATE EVOLUTION

Jason A. Dunlop

What are the chelicerates ?

Chelicerates comprise the arachnids (spiders, scorpions, mites, etc.), their closest living relatives, the xiphosurans (horseshoe crabs) and pycnogonids (sea spiders), plus two less well known extinct groups (eurypterids and chasmatspids) (Fig. 1, Box 1). Arachnids are the most familiar chelicerates, although there is some debate about whether they are a natural, monophyletic, group (e.g. Dunlop and Webster, 1999). Xiphosurans were originally thought to be crustaceans, primarily because they are aquatic and have gills. Xiphosurans have been called 'living fossils' and their fossil record (e.g. Anderson and Selden, 1997) suggests that the group was previously much more diverse than the four species known today. Eurypterids are only known from Palaeozoic fossils and were soon recognised as relatives of xiphosurans and placed with them in a group called Merostomata. Eurypterids also resemble scorpions, leading some authors to suggest that the two groups are closely related (e.g. Bergström, 1979). Chasmatspids were originally described as an order of the xiphosurans. These rare fossils have only recently been proposed as a separate group of the Chelicerata (Dunlop and Selden, 1997) and share characters with both eurypterids and xiphosurans. Finally, pycnogonids are a living group which many authors have included among the chelicerates (e.g. Wheeler and Hayashi, 1998); although in the past this proposal has not been universally accepted.

Where did Chelicerata come from ?

In the nineteenth century people recognised arachnids, xiphosurans and pycnogonids, but no such group as 'chelicerates'. Pycnogonids were often assumed to be arachnids and a few authors challenged the old assumption that xiphosurans were crustaceans. Xiphosurans were shown to be related to arachnids in a classic paper by E. Ray Lankester (1881) who showed that the appendages of a xiphosuran correspond directly to those in a scorpion. Lankester (1881) suggested that 'Arachnida' should include arachnids, xiphosurans, eurypterids and even trilobites, and later Lankester (1904) placed the pycnogonids among his 'arachnids' too. The evolutionary 'grades' that Lankester (1881) proposed for arachnids have largely been abandoned and trilobites were never widely accepted as members of this group. However, despite some initial resistance, the foundations for 'chelicerates' had been laid and later, Richard Heymons (1901) proposed an alternative taxon for spiders and their relatives, Chelicerata (Box 2), and this became their most widely accepted name.

What were the chelicerates ?

For zoologists there is little difficulty in recognising a living chelicerate. Unlike insects, myriapods and crustaceans; arachnids, xiphosurans and pycnogonids diagnostically have a body divided into two parts (a prosoma and opisthosoma), claw-like chelicerae (modified into a fang in some arachnids) and lack antennae (at least in living groups). For palaeontologists the situation is more difficult. There are a large number of Palaeozoic arthropods, the most famous of which are fossils from Cambrian Lagerstätte such as Chenjiang in China and the Burgess Shale in Canada. A number of these fossils resemble xiphosurans, at least superficially (Figs. 2A-B), and Charles Walcott (1912) placed some of them among the merostomes. Subsequently these strange fossils were usually placed in rather poorly-defined groups of similar-looking animals, such as Leif Størmer's (1944) Merostomoidea. Revisions of the Burgess Shale arthropods by Harry Whittington and his students (summarised by Gould (1989)) emphasised the 'uniqueness' of these problematic arthropods and regarded this as support for Sidnie Manton's (1977) theory that arthropods are not a natural, monophyletic, group. Whittington and his colleagues

argued that these xiphosuran-like arthropods (Figs. 2A-B) were not chelicerates, nor were they particularly closely related to them (e.g. Bruton and Whittington, 1981). Other fossil groups such as Aglaspidida (Fig. 2C) have sat uncomfortably between being included in Chelicerata (Weygoldt and Paulus, 1979), or excluded from them (Briggs et al., 1979). Meanwhile, a few authors suggested that chelicerates are most closely related to olenellid trilobites (Raw, 1957; Lauterbach, 1973), although this hypothesis has not been widely accepted.

More recently, Manton's conclusions have been rejected and there is a broad consensus that arthropods are monophyletic (Wheeler et al., 1993; Wills et al., 1995). Chelicerates, trilobites and the Palaeozoic xiphosuran-like arthropods have tended to be placed together into a group called either Arachnata or Arachnomorpha. It is difficult to find good characters which define Arachnata, other than overall body shape, and it is not clear how the various 'arachnates' relate to each other. Different studies have produced quite different results (Briggs and Fortey, 1989; Wills et al., 1995). It is therefore difficult to say with confidence which of these arachnate fossils is the oldest chelicerate and/or the most 'primitive' member of the group. One of the best known candidates is *Sanctacaris* described by Briggs and Collins (1988) from the Burgess Shale (Fig. 2D). Another is *Fuxianhuia*, an older fossil placed among the chelicerates by Wills (1996). Neither have been accepted as chelicerates by everyone (Box 3).

Chelicerates are certainly present in the Ordovician (e.g. Selden, 1993) and were probably present in the Upper Cambrian too (see below). Clearly some of these older 'arachnate' fossils must lie on the chelicerate stem lineage (i.e. the arthropods which are successively closer to being the sister group of Chelicerata). Reconstructing this stem lineage may be difficult, although we might predict that the two most significant changes towards the chelicerate condition are the reduction of the antennae and the formation of the next appendages into a claw. However, fossils are usually incomplete and often lack details of the appendages. It is very difficult to construct a meaningful phylogeny involving animals such as the Lower Cambrian *Paleomerus* where only the dorsal body and its segmentation is preserved (e.g. Bergström, 1971). For the palaeontologist, the dividing line between what is and what is not a chelicerate will always be somewhat arbitrary, but this should not distract us from the overall pattern of evolution. Nevertheless, Dunlop and Selden (1997) tried to redefine chelicerates on two synapomorphies: (1) presence of a distinct median eye tubercle and (2) some degree of opisthosomal tagmosis, i.e. division into a preabdomen and postabdomen. Both of which could be tested against relatively incomplete fossils where the appendages (i.e. Heymons' traditional character of chelate chelicerae) were unknown. Of these two characters, opisthosomal tagmosis is less convincing being present in some of these problematic fossils such as *Sidneya* (Fig. 2A). Yet, as far as I know a median eye tubercle, generally in the centre of the carapace, is still only seen in arachnids, xiphosurans, eurypterids, chasmatspids and pycnogonids (some arachnids have since lost these eyes). These animals are, for me, the Chelicerata.

Are pycnogonids chelicerates ?

Pycnogonids resemble spiders (Fig. 1) and early descriptions (e.g. Latrielle, 1810) often included them among the arachnids since they do not have biramous appendages like crustaceans. However, other authors suggested that pycnogonids were 'degenerate' crustaceans or that they were descended from annelid worms (see King (1973) for a review). Although most textbooks have regarded pycnogonids as chelicerates, this has been criticised by authors such as Hedgepeth (1954) who argued that pycnogonids were unrelated to any other arthropod group. Hedgepeth (1954)

noted the 'unique' characters of pycnogonids such as the proboscis, oviger, highly reduced abdomen and gonopores at the base of the legs. Unfortunately all of these are pycnogonid autapomorphies (unique, derived characters seen only in this group) and of little help in reconstructing phylogeny. Cladistic studies of chelicerates (Weygoldt and Paulus, 1979; Shultz, 1990) did not explicitly test the position of pycnogonids, but tentatively suggested that pycnogonids were basal chelicerates.

In their cladistic analysis of arthropods Wheeler et al. (1993) placed pycnogonids as sister group to the other chelicerates and this was later supported with the addition of more characters (Wheeler and Hayashi, 1998). They proposed three morphological synapomorphies (derived, shared characters) for pycnogonids and other chelicerates: (1) postoral antennae absent (but see Box 4), (2) first appendage chelicerae (or cheliciphores) and (3) tagmosis of body segments into prosoma and opisthosoma without distinct head. As such, there is far better evidence for placing the pycnogonids among the chelicerates than with any other arthropod group. But are they primitive chelicerates? Klaus Müller and Dieter Walossek (1986) described a tiny phosphatised arthropod (Larva D) with claw-like appendages from the Cambrian Orsten fauna and suggested it resembled the protonymph larva of pycnogonids. This interpretation seems reasonable and would place pycnogonids (and by implication chelicerates) back in the Cambrian. Subsequently, Walossek and Müller (1997) noted that pycnogonids retain a larval stage, a so called 'early larva', which is different in appearance from the adult. This is seen in certain other arthropod groups (e.g. crustaceans) and so probably represents the plesiomorphic condition. By contrast, other chelicerates have no 'early larva' and juveniles resemble adults. Walossek and Müller (1997) therefore regarded pycnogonids as chelicerates, but placed them as sister group to all other chelicerates. This clade of chelicerates minus pycnogonids has been called Euchelicerata and has the synapomorphy of early larvae lost.

'Merostomes' and 'Arachnids' ?

Textbooks traditionally divided Chelicerata into two classes: Merostomata and Arachnida, with most including Pycnogonida as a third class (see above). However, this division is essentially ecological rather than phylogenetic (Kraus, 1976), recognising aquatic merostomes and terrestrial arachnids. The earliest scorpions were almost certainly aquatic and this is supported both by morphological features and the geological settings in which they are preserved. (e.g. Jeram, 1998). The studies by Weygoldt and Paulus (1979), Jeff Shultz (1990) and Ward Wheeler and Cheryl Hayashi (1998) rejected this merostome-arachnid division (Figs. 3, 5), and recognised a basic phylogeny of (Xiphosura (Eurypterida + Arachnida)). This model supports the general consensus that xiphosurans are 'primitive' chelicerates, while arachnids are an 'advanced' monophyletic group who share a common ancestor with the eurypterids. The other fossil group, Chasmataspida, should also be mentioned here. First described by Caster and Brooks (1956) and only known from a few Palaeozoic species they uniquely have a postabdomen of nine segments (an autapomorphy) (Fig. 1). Furthermore, chasmataspids have two good synapomorphies with eurypterids: (1) a genital appendage and (2) a metastoma (Dunlop et al., 1999). This suggests that chasmataspids and eurypterids are closely related, but their exact position within Chelicerata remains to be resolved.

The (Xiphosura (Eurypterida + Arachnida)) clade has recently been challenged (Box 5), primarily through supporting a (Scorpioles + Eurypterida) clade. A number of authors have concluded that scorpions are most closely related to eurypterids (e.g. Lankester, 1881; Bergström, 1979; Kjellesvig-Waering, 1986). Shultz (1990) summarised arguments against this, criticising these authors for relying on overall resemblance rather than synapomorphies. Nevertheless, eurypterids and scorpions do have one obvious synapomorphy, their five-segmented postabdomen or 'tail', something not seen in any outgroup. This character was either ignored by the cladistic analyses, or assumed to be symplesiomorphic (a shared primitive character). Van der Hammen's (1989) model also recognised a paraphyletic 'Arachnida' (Fig. 4) with a tentative Myliosomata grouping (Opiliones, Scorpioles and Xiphosura) of chelicerates with modified coxae.

Arachnid monophyly was strongly supported by Weygoldt and Paulus (1979), Shultz (1990) and Wheeler and Hayashi (1998); the latter study being the largest dataset analysed for

parsimony so far. The synapomorphies for Arachnida identified in these studies include: (1) slit sensilla, (2) malpighian tubules, (3) anteriorly directed mouth, (4) loss of the carapace pleural margin. Slit sensilla remain a good arachnid synapomorphy, however, some other characters supporting Arachnida, e.g. malpighian tubules, may be adaptations for life on land (Kraus, 1976; Dunlop and Webster, 1999). This makes them questionable synapomorphies. The presence of aquatic fossil scorpions shows that arachnids must have come onto land at least twice, i.e. scorpions came onto land independently from the other arachnids. If arachnids are monophyletic we would not expect to see terrestrial adaptations (e.g. book lungs) in their common ancestor; because this was an aquatic animal. The evolution of respiration in arachnids is an important subject. Within the arachnids, both Firstman (1973) and Weygoldt and Paulus (1979) proposed an Apulmonata group of arachnids lacking book lungs (i.e. palpigrales, solifuges, pseudoscorpions, ricinuleids and mites) (Fig. 3). This clade has not been supported by the other studies and was criticised by Kraus (1998) since tracheae are also present in many spiders and the tracheae of the 'apulmonates' are not clearly homologous with each other, originating on different segments in different arachnid groups.

Scorpions are the key group to resolve

The question of arachnid monophyly remains to be resolved and it is the position of the scorpions which is most contentious (Weygoldt, 1998). All scorpions have obvious autapomorphies, e.g. pectines and a venomous sting, but zoologists have often overlooked subtle, but significant differences between fossil and living scorpions (Jeram, 1998; Dunlop and Webster, 1999). There is some evidence to place scorpions as sister group of eurypterids (see above), and even those authors supporting a monophyletic Arachnida do not agree on their position. Weygoldt and Paulus (1979) supported the hypothesis that scorpions are the most basal arachnids, a proposal dating back to Pocock's (1893) early study of arachnid phylogeny. Both Pocock (1893) and Weygoldt and Paulus (1979) recognised a Lipoctena clade of arachnids minus the scorpions (Fig. 3). Subsequently, Shultz (1990) proposed a Dromopoda clade which placed scorpions as more derived arachnids as part of a clade (Opiliones (Scorpioles (Pseudoscorpiones + Solifugae))). The Dromopoda clade has the synapomorphies of extensor muscles in the legs and specialisations of femur-patella and patella-tibia joints. However, Shultz's placement of scorpions was criticised by both Weygoldt (1998) and Dunlop and Webster (1999) since his model overlooks a number of characters which support the Lipoctena clade instead (Box 6).

Opilionids and palpigrales: 'primitive' arachnids ?

Opilionids are a moderately diverse and successful group of arachnids. Their phylogenetic position is controversial. Weygoldt and Paulus (1979) placed them as highly derived arachnids, most closely related to mites and ricinuleids (Fig. 3). Van der Hammen's (1989) Myliosomata group was discussed above (Fig. 4). Shultz (1990) and Wheeler and Hayashi (1998) placed opilionids at the base of the Dromopoda group (see above) (Fig. 5), although more recently Shultz (in press a) has outlined possible synapomorphies for (Opiliones + Scorpioles). Essentially the question is whether opilionids are basal or derived arachnids. This is not quite the same as asking if opilionids are primitive. A basal arachnid is one that diverged from the other arachnids at an early stage of evolution, but since that time the lineage may have acquired a lot of derived, apomorphic features, such that living forms no longer look very primitive. Opilionids certainly have derived features such as repugnatorial glands, a penis and their generally compact body, but at the same time they show very primitive characters in the mouthparts. Like xiphosurans, they retain three-jointed, claw-shaped chelicerae and they are able to ingest solid food. By contrast, most other arachnids are liquid feeders (Box 7). The mouthparts suggest that Shultz and van der Hammen are probably correct in placing opilionids as quite basal arachnids.

It is also worth mentioning the extinct phalangiotarbid here. These Palaeozoic fossils have a number of unusual features, e.g. very short anterior opisthosomal tegites, an apparently dorsal anus covered by an operculum and tiny mouthparts (e.g. Dunlop and Horrocks, 1997). Phalangiotarbids have been compared to cythophthalmid opilionids (Petrunkevitch, 1948) and opilioacarid

mites (Dunlop, 1996a). The mouthparts and respiratory organs of phalangiotarbid remain unknown, but they do appear to have an opisthosoma of nine segments plus an operculum. This is characteristic of opilionids too, and phalangiotarbid may therefore be related to opilionids.

Palpigrades are rare, tiny arachnids with an elongate body and a long flagellum. They resemble whip-scorpions and were therefore originally thought to be closely related to thelyphonids and schizomids. Savory (1971) believed palpigrades were extremely primitive arachnids and drew a hypothetical arachnid ancestor based on this assumption. Weygoldt and Paulus (1979) placed palpigrades at the base of their apulmonate arachnids (Fig. 3). Van der Hammen (1989) placed palpigrades with one of his mite orders (Fig. 4) (see below). Shultz (1990) and Wheeler and Hayashi (1998) placed palpigrades as sister group to the tetrapulmonate group discussed below (Fig. 5) (but see Weygoldt (1998) for criticisms). Palpigrades lack both respiratory organs and eyes, although these characters may be associated with their small size. Similarly, their divided carapace may be an adaptation for moving in narrow spaces between soil particles. Like opilionids, palpigrades have three-jointed, claw-shaped chelicerae which suggests that they probably are quite primitive arachnids, although there is currently no consensus over their exact relationships (Figs. 3-5).

Solifuges and Pseudoscorpions

On first appearances solifuges and pseudoscorpions do not look especially similar. Solifuges are often quite large, hairy arachnids with massive chelicerae. By contrast, pseudoscorpions are very small and have pedipalps modified into claws. Some authors thought that solifuges were quite primitive arachnids (e.g. Grasshoff, 1978) based on features such as their divided carapace. Meanwhile, pseudoscorpions were sometimes assumed to be related to scorpions as both groups have claws (e.g. Savory, 1971). However, both van der Hammen (1989) (Fig. 4) and the cladistic studies (Figs. 3, 5) concluded that (Solifugae + Pseudoscorpiones) form a clade, called Haplocnemata, based primarily on synapomorphies of their limbs and mouthparts (Box 8). Some authors have noted similarities between mites and solifuges (see Evans (1992) for a review), but no convincing evidence against the Haplocnemata clade has been presented. Alternative positions for Haplocnemata relative to the other arachnids are shown in Figs. 3-5.

Mites and mite monophyly

The position of the mites remains controversial. Most authors have accepted that mites and ticks form a monophyletic group, the Acari. However, Zachvatkin (1952) suggested that mites are diphyletic, i.e. they consist of two, unrelated groups. This proposal has been restated more recently in a series of papers by van der Hammen (summarised in van der Hammen (1989)). He proposed that 'mites' consist of two, unrelated orders Actinotrichida (sister group of palpigrades) and Anactinotrichida (sister group of ricinuleids) (Fig. 4). This proposal is significant because if van der Hammen is correct, other authors have been attempting to find a single sister group for two separate orders. However, a diphyletic origin for mites has not been supported in the literature (see Evans (1992) for a review). Most acarologists accept a broad division into two or three major groups, typically Acariformes (mites) and Parasitiformes (ticks). However, any attempt to prove a diphyletic origin for mites must demonstrate the convergent evolution in both these groups of the gnathosoma (David Walter, pers. comm., 1997) (Box 9).

The cladistic studies (Figs. 3, 5) assumed Acari was monophyletic and placed mites as sister group to the strange, rare order Ricinulei. Van der Hammen (1989) also placed one of his mite orders with ricinuleids too. An (Acari + Ricinulei) clade therefore looks to have strong support and is based primarily on the presence of: (1) fused pedipalpal coxae and (2) hexapodal larvae (Shultz, 1990). Yet, fused coxae are not unique to these two groups and coxal fusion may be a general trend seen in the arachnids once their coxal gnathobases were no longer needed to chew food. Hexapodal larvae is a more interesting character. Is it synapomorphic? If we accept pycnogonids are an outgroup for the Euchelicerata then a pattern of development in which appendages are added with later instars could be interpreted as a plesiomorphic state, or as a throwback to a more 'primitive' type of development. Indeed, the development patterns of mites and ricinuleids

mean we may have to be careful about how Euchelicerata and its loss of an early larva is defined.

Dunlop (1996b) suggested synapomorphies for Ricinulei and the extinct order Trigonotarbida (see below). This hypothesis has not been tested in a parsimony analysis of all arachnids, but if it is correct then the position of the mites becomes uncertain. The problem with mites is that they are small, difficult to work with and very diverse. Arachnology and acarology have developed almost as separate subjects in which different morphological terms are often used for the same structure. This may hide potential synapomorphies. An example of this is the hypostome of mites, a projection of the mouthparts formed from the labrum and epistome, which appears to be homologous with something usually called the rostrum in Solifuges and Pseudoscorpions, where this character is treated as synapomorphic (Dunlop in prep.). Basic comparative morphology of mites and other arachnids may be the pre-requisite to understanding their relationships.

Tetrapulmonates and their possible relatives

All the recent studies of arachnid phylogeny (Figs. 3-6) have supported a clade consisting of spiders and their closest relatives, i.e. whip spiders (Amblypygi) and whip scorpions (Thelyphonida and Schizomida). Pocock (1893) called this group the Caulogastera and various alternative names for this group have been proposed, e.g. Pulmonata, Megoperculata and Arachnidea, with the most recent name, Shultz's (1990) Tetrapulmonata, being adopted by a number of authors. Tetrapulmonata indicates the main feature of this group, the presence of two pairs of book lungs. These have been modified to one pair in schizomids and one (or both) pairs have been replaced by tracheae in many spiders. Other characteristics of this group include: (1) a narrowing, or pedicel between the prosoma and opisthosoma, (2) a postcerebral sucking stomach and (3) two-jointed, clasp-knife chelicerae.

Like Haplocnemata, Tetrapulmonata appears to be a well supported group. However, within Tetrapulmonata there is debate over the position of amblypygids (Box 10). Shear and Selden (1986) and Shear et al. (1987) placed the extinct, fossil order Trigonotarbida as sister group to the other tetrapulmonates. Based on studies of exceptionally preserved Devonian fossils, Shear et al. (1987) were able to demonstrate convincing synapomorphies for Trigonotarbida and other tetrapulmonates. Two pairs of book lungs had already been discovered in some of this fossil trigonotarbid material (Claridge and Lyon, 1961). Trigonotarbida itself was created by Petrunkevitch (1949) from another fossil order, Anthracomartida. Dunlop (1996a) synonymised the two orders to the newer name Trigonotarbida, noting that many of Petrunkevitch's supposed differences between these orders were misinterpretations of the fossils. Trigonotarbids do have opisthosomal tergites divided into median and lateral plates and a special locking mechanism between the prosoma and opisthosoma. These characters are also seen in Ricinulei and, as noted above, Dunlop (1996b) also suggested that these orders could be sister groups which would bring Ricinulei into the tetrapulmonates. The monotypic fossil order Haptopoda may also belong in Tetrapulmonata, possibly as sister group to the Pedipalpi (Dunlop 1996a), although its mouthparts and respiratory organs are poorly known and it does not have the characteristic tetrapulmonate pedicel. The final fossil order mentioned in the literature, Kustarachnida, is probably based on misidentified opilionids (Beall 1986); see also Dunlop (1996c) for a review of fossil arachnids.

Molecular evidence, 'total evidence' and future work

Wheeler and Hayashi (1998) presented the most recent analysis of chelicerate relationships and some of their conclusions have been discussed above. Their 'simultaneous analysis' or 'total evidence' approach attempted to create a robust picture of phylogeny by combining both morphological and molecular data, although fossil taxa were not included in their analysis. Wheeler and Hayashi (1998) noted that an advantage of their method is that molecular data may resolve clades where morphological data is inconclusive, and vice-versa. Similar methods have been used by Giribet et al. (1999) to resolve relationships within Opiliones and these authors noted that molecular data provides an alternative source of phylogenetic information and enables traditional assumptions about the homology of morphological characters to be tested. Wheeler and Hayashi's (1998) morphological dataset (93 characters) is the largest analysed so far and was primarily

based on Shultz's (1990) data, but with additional characters, mostly from Weygoldt and Paulus (1979) and Yoshikura (1975). This morphological data recovered Shultz's tree (Wheeler and Hayashi, 1998, fig. 5).

Meanwhile, the molecular data (18S rDNA and 28S rDNA) gave more interesting results. Their best supported cladogram based exclusively on molecular evidence (Wheeler and Hayashi, 1998, fig. 6) was the first molecular tree published for all arachnids and grouped most taxa within their respective orders, e.g. all the spiders tested emerged as monophyletic. However, this molecular data supported some seemingly unorthodox relationships between arachnid orders, e.g. (Scorpiones + Thelyphonida) and (Pseudoscorpiones + all other arachnids). Wheeler and Hayashi (1998, fig. 10) combined their molecular and morphological results to produce a summary cladogram. Again, this mostly replicated Shultz's results. In addition, Wheeler and Hayashi's (1998) molecular data strongly supported (Pycnogonida + Euchelicerata), and this is consistent with the morphological evidence and Walossek and Müller's (1997) model based on larval development.

However, Wheeler and Hayashi's (1998) molecular data conflicts with other well-supported clades in the literature. For example, morphological evidence clearly supports an (Amblypygi + (Thelyphonida + Schizomida)) relationship (Box 10) and Shultz (in press b) has recently expanded the list of synapomorphies for this Pedipalpi clade. By contrast, the molecular data supported Labellata, i.e. an (Araneae + Amblypygi) relationship. Which model is correct? Personally I find Pedipalpi more convincing than Labellata, but it would be surprising if there was no conflict between molecular and morphological data. Molecular trees are not without their problems (Box 11), but there is a danger of falling into mutually exclusive camps of 'modern' molecular techniques versus 'traditional' morphological studies. One of the challenges for future phylogenetic work will be resolving such

conflicts, while I believe there is still an important role for describing new morphological characters and re-assessing the validity and polarity of existing ones. Should all morphological characters be assumed to be of equal weight (and if not, how can we weight them) and is parsimony the only test of homoplasy (Bill Shear pers. comm., 1998)? Furthermore, can we evaluate competing hypotheses based on biological arguments, such as how character complexes have evolved over time? Fossil arachnids must also be integrated into phylogenies and may be crucial for resolving certain relationships (Dunlop 1996b). The problem is that many fossils have large amounts of missing data with respect to the characters used for living groups.

All phylogenies are hypotheses, but those based on wider and more diverse sources of data should prove to be more robust and reliable, and are a significant improvement on the older literature where relationships were proposed based on a few characters which the authors felt to be significant. Progress has been made since the work of Lankester, Pocock and Heymons. I hope to have shown that there is broad support for some branches of the chelicerate tree, i.e. (Pycnogonida + Euchelicerata), (Pseudoscorpiones + Solifugae) and much of the Tetrapulmonata group. At the same time the position of Scorpiones, Opiliones and Acari in particular needs further work to resolve which of the competing hypotheses are correct; and to complete the story of chelicerate evolution.

Acknowledgements

I would like to thank Lyall Anderson, Simon Braddy, Graham Budd, Otto Kraus, Paul Selden, Bill Shear, David Walter and Mark Webster for valuable discussions and correspondence and anonymous reviewer for suggesting improvements to the manuscript.