Sección III: Artropodiana

# LOS ÁCAROS: ORIGEN, EVOLUCIÓN Y FILOGENIA

Mª Lourdes Moraza

Departamento de Zoología y Ecología, Universidad de Navarra, Apdo. 177, 31080 Pamplona (Navarra).

#### Resumen

La historia evolutiva de los ácaros podría haber comenzado en el Devónico y, tras una segunda radiación adaptativa al final del Mesozoico, se han convertido en uno de los grupos animales con mayor diversidad específica y ecológica, modos de vida, hábitos tróficos y modelos reproductivos. El éxito conseguido se debe, además de a su tamaño, a su genuino oportunismo y plasticidad. Sin embargo, el conocimiento que se tiene de estos animales, que actualmente es amplio, sigue siendo insuficiente como para dar una respuesta exacta a los problemas filogenéticos planteados, no sólo en cuanto a sus relaciones con otros arácnidos, sino también entre sus grupos taxonómicos superiores.

Palabras clave: Acari, Origen, Evolución, Filogenia.

# Origin, Evolution and Phylogeny of Acari Abstract

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

Key words: Acari, Origin, Evolution, Phylogeny.

# INTRODUCCIÓN

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

Los ácaros son animales cuya radiación adaptativa ha sido excepcional respecto a lo ocurrido en otros arácnidos. Aparentemente, estos tuvieron una segunda y profunda radiación durante el final del Mesozoico y principio del Cenozoico. Sin embargo, esta segunda (o segundas radiaciones) parece ser que ocurrieron cuando los dos grupos de Ácaros (Actinotrichida y Anactinotrichida) ya estaban perfectamente diferenciados.

Antes de afrontar la cuestión del origen y evolución de los ácaros, convendría definir a esta Subclase, así como establecer la clasificación de sus categorías superiores. Lindquist (1984), define a estos animales sobre la base de once características, tras realizar una revisión de 40 caracteres filogenéticos importantes y compararlos en otros grupos de arácnidos. Según este autor, los ácaros son arácnidos con un

par de rutella (corniculi) subcapitulares; un par subcapitular de labios laterales bilobulados que flanquean ventrolateralmente la boca; larva con un máximo de 5 pares de setas subcapitulares, dos de las cuales son adorales; reducción a un máximo de 3 pares de lirifisuras esternales y a un máximo de 3 pares de prodorsales; idiosoma primitivamente poco esclerotizado, sin terguitos y esternitos bien desarrollados en el opistosoma; pigmento violeta en la hipodermisidiosomal; ingestión y digestión interna de partículas alimenticias sólidas (condición sólo observada en Xiphosura); presencia de una prelarva hexápoda (condición que podría estar presente en los Ricinulei, aunque de momento es desconocido). Existen otros dos caracteres --segundo segmento del quelícero con un máximo de 2 o 3 setas y quelícero con 1 o 2 lirifisuras (la antiaxial constante) - que han podido aparecer independientemente en otro u otros dos órdenes de arácnidos (Opiliones y Palpígrados). Otra posible característica exclusiva es la reducción del número de segmentos embriónicos a 6 (o 5 más el telson).

La presencia de un gnatosoma móvil separado del idiosoma por una sutura circuncapitular, la presencia de una larva hexápoda seguida de 3 estadios ninfales (protoninfa, deutoninfa y tritoninfa), un labro sobre la boca y trocánteres III y IV divididos en dos segmentos, son quizá los caracteres más utilizados para la diagnosis de los ácaros, pero estos son compartidos con los Ricinulei (salvo la prelarva hexápoda), grupo hermano de los ácaros.

#### Tabla 1

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

1	2	3	4		
Notostigmata	Notostigmata	Opilioacarida	Opilioacarida		
Ixodides	Metastigmata	lxodida	Ixodida		
Holothyroidea	Tetrastigmata	Holothyrida	Holothyrida		
Mesostigmata	Mesostigmata	Gamasida	Mesostigmata		
Trombidiformes	Prostigmata	Actinedida	Prostigmata		
Oribatei	Cryptostigmata	Oribatida	Oribatida		
Ácaridiae	Astigmata	Ácaridida	Astigmata		

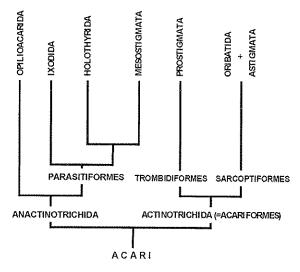


Fig. 1.- Relaciones entre las categorías taxonómicas superiores de Acari (no incluyendo a las 10 familias de Endeostigmata) (según Norton et al., 1993).

## ¿CÓMO FUE EL ORIGEN DE LOS ÁCAROS?

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

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

En la actualidad, además de utilizar los típicos caracteres (segmentación corporal, tagmosis, tráqueas y estigmas, birrefringencia de las setas, desarrollo post-embrionario, canal podocefálico y morfología del esperma), se han tenido en cuenta otros, como sus restos fósiles, distribución geográfica, morfología de los espermatóforos, sistemas genéticos y modelos reproductivos y técnicas moleculares. Sin embargo, siguen sin dar una respuesta definitiva a la cuestión fundamental de su filogenia. Aunque todos terminan definiéndose como

partidarios de una u otra hipótesis, todos ellos aceptan, clara o soterradamente, que el conocimiento que se tiene de estos animales, así como de otros arácnidos, es aun insuficiente y las hipótesis filogenéticas no pueden ser adecuadamente examinadas.

Si las clasificaciones y relaciones filogenéticas de los taxones superiores de los ácaros son abundantes y controvertidas, la nomenclatura utilizada difiere considerablemente. Con el fin de aclarar esta cuestión, se muestra la equivalencia entre los nombres más frecuentemente utilizados (Tab. 1) y se sigue la siguiente clasificación:

Orden OPILIOACARIFORMES
Suborden OPILIOCARIDA

Orden PARASITIFORMES
Suborden HOLOTHYRIDA
Suborden MESOSTIGMATA
Suborden IXODIDA

Orden ACARIFORMES (= ACTINOTRICHIDA)
Suborden TROMBIDIFORMES (PROSTIGMATA)
Suborden SARCOPTIFORMES (ASTIGMATA +
ORIBATIDA)

Grandjean (1935) descubrió el fenómeno de la birrefringencia de estructuras de la superficie corporal de los ácaros debido a la presencia de una sustancia (actinopilina) que él denominó "actinoquitina". Este autor utilizó dicha sustancia para diferenciar dos grupos de ácaros

–ACTINOCHITINOSI (=ACTINOTRICHIDA) y

-NACTINOCHITINOSI (=ANACTINOTRICHIDA) en base a la presencia o ausencia de la misma. La actinopilina es característica sólo de los Acariformes, pero en los Opiliocariformes y otros órdenes de arácnidos, también se han encontrado estructuras birrefringentes como consecuencia de la posible existencia de otra clase de actinopilina.

Los Anactinotrichida (Opiliocarida + Parasitiformes) presentan 11 características derivadas (Lindquist, 1984), de las cuales, la larva con una seda postanal impar, tarsus I con un agrupamiento dorsal y distal de solenidios (órgano de Haller en Ixódidos), coxa de todas las patas articulada en su base, sin papilas genitales ni órgano de Claparede, sin tricobotrios ni ojos medianos y sin empodio en todas las patas, son los de más fácil observación.

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

Las relaciones filogenéticas entre los taxones superiores, y asumiendo el monofiletismo de los mismos, quedan reflejados en el árbol filético que se muestra en la Fig. 1.

### ¿CUÁNDO Y DÓNDE APARECIERON LOS ÁCAROS?

La historia evolutiva de los ácaros puede comenzar en el Devónico (hace unos 400 millones de años), periodo en el que se desarrollaron complejos hábitats terrestres. Debido a su pequeño tamaño y fragilidad, la fosilización de estos animales no es buena y el registro fósil más antiguo es escaso (solo cinco especies) (Bernini, 1986). Dentro de estos cabe destacar el fósil más antiguo que se conoce, *Protacarus crani* (Hirst, 1923), descubierto en Escocia y que vivió aproximadamente

	Millones de años	ACTINOTRICHIDA			ANACTINOTRICHIDA			
Periodo		ORIB.	ASTIG.	PROST.	OPILIO.	HOLOT	MESOS	IXOD.
RECIENTE		2002	I ROBBE	18/50	1000		DOM:	in the same of the
PLEISTOCENO	0.5-3							
PLIOCENO	7							
MIOCENO	25							
OLIGOCENO	40		11	2			10	2
EOCENO	60				Ī			
PALEOCENO	70		1 55					
CRETACICO	135		2					i
JURASICO	180							
TRIASICO	230							
PERMICO	280		2.3	I				
CARBONIFERO	310-345							
DEVONICO	405	1	4	I				
SILURICO	425							
ORDOVICICO	500							
CAMBRICO	600	T .	1					

Fig. 2.- Registro fósil de los distintos grupos de ácaros según Bernini (1986). El número en ciertas casillas hace referencia al número de especies encontradas en ese periodo. Abreviaturas: ORIB. = Oribatida; ASTIG. = Astigmata; PROST. = Prostigmata; OPILIO. = Opiliocarida; HOLOT. = Holothyrida; MESOS. = Mesostigmata; IXOD. = Ixodida.

hace 380-400 millones de años. Este ácaro muestra, como el resto de los fósiles, un aspecto muy moderno y carece de segmentación opistosómica. Al Mesozoico (Jurásico Inferior y Medio), pertenecen una serie de 67 especies de oribátidos fósiles y el ámbar del Cretácico aporta un reducido número (2 especies) de Prostigmata. El material encontrado perteneciente al ámbar Báltico del Oligoceno cuenta con numerosas formas casi modernas, la mayoría Oribátida, pero también Prostigmata y Astigmata (Fig. 2).

Sin embargo, los fósiles de Anactinotrichida no aparecen hasta la mitad del Oligoceno. Este hecho puede deberse a que estos ácaros son más modernos que los anteriores, pero no hay que desechar la posibilidad de que esta ausencia se deba a que sus fósiles no hayan sido reconocidos por ser muy diferentes de lo esperado, o a que no hayan sido encontrados hasta la fecha. No obstante, muchos autores consideran a los Opiliacariformes como los ácaros más primitivos.

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

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

Por el contrario, los Anactinotrichia más primitivos (Holothyrida y Opiliocarida) tienen su origen en la Gondwana y su distribución actual está limitada a los continentes del sur. Esta consideración puede hacerse extensiva a los Mesostigmata tempranamente derivados, de origen Paleoantártico, y con una distribución relicta fuera de la zona austral. Parece ser que la mayor radiación adaptativa de los Anactinotrichida ocurrió mas tarde (Paleozoico Superior-Mesozoico Inferior).

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

### HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS ÁCAROS

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

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

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

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

### ¿CÓMO ERA EL ANCESTRO DE LOS ÁCAROS?

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

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

#### ¿De qué se alimentaban los primeros ácaros?

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

En muchos ácaros actuales, incluyendo los más primitivos, se observa una ingestión de partículas alimenticias sólidas seguida de una digestión interna. Este hecho está correlacionado, en un principio, con un hábito no predador y la presencia de rutella bien desarrollada. Los Opiliocáridos, a menudo considerados como los ácaros más primitivos, ingieren alimento sólido; los Endeostigmata ingieren alimento finamente triturado, al igual que la mayoría de Oribátidos y Astigmata (excepto los parásitos) y los Prostigmata más derivados y Parasitiformes ingieren alimento líquido.

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

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

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

# ¿Cómo era su modelo reproductivo y sistemas genéticos?

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

El estudio realizado por Alberti (1984, 1991, 1995), pone de manifiesto que los espermatozoides de los ácaros son siempre aflagelados y con profundas diferencias entre los dos grandes grupos de ácaros De cualquier modo, son muy derivados en relación a los de otros arácnidos. Los Opiliocarida, Holothyrida e Ixodida, poseen un tipo de esperma altamente derivado y de gran tamaño, con una gran vacuola acrosoma y un complejo acrosomal y filamento -espermatozoides vacuolados. Los espermatozoides de los Acariformes, y de algunas familias de Mesostigmata más derivadas (Parasitina y Dermanyssina), son del tipo "acintado". Los de los Acariformes son muy pequeños y simples, con la peculiaridad de que la envuelta nuclear desaparece, total o parcialmente, durante la espermogénesis y que el filamento acrosomal queda libre en el citoplasma después de penetrar el cuerpo de cromatina. El tipo vacuolado parece ser evolutivamente muy estable y aparentemente ha dado origen al de tipo acintado, que obviamente es el derivado dentro de los Anactinothrichida. La morfología del esperma pone de manifiesto la distancia filogenética que existe entre los dos grandes grupos de ácaros.

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

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

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

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

# ¿Cómo era su desarrollo postembrionario?

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

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

También este ancestro debió de presentar la división dorsal por una sutura dorsosejugal entre prosoma y opistosoma bien patente. Esta condición se conserva en Acariformes, Opiliocaridos y en los embriones de Ixodida, pero queda enmascarada en los otros Parasitiformes por la presencia de una gran placa podonotal en todos los estadios postlarvales.

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

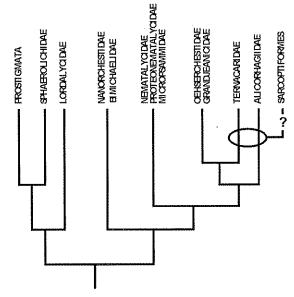


Fig. 3.- Relaciones cladísticas de los Endeostigmata parafiléticos (hipótesis de J. B. Kethley, según Norton et. al, 1993).

# LA ÚLTIMA O ÚLTIMAS RADIACIONES ADAPTATIVAS DE LOS ÁCAROS

#### Los Actinotrichida

La distribución general y particular de los Acariformes más primitivos, parece reflejar el cerco ambiental impuesto durante la evolución temprana de este grupo. Los Endeostigmata y otros ácaros primitivos, probablemente evolucionaron en ambientes duros asociados a los márgenes de zonas acuáticas. La colonización de la tierra y su dispersión pudo llevarse a cabo asociándose a masas de algas y otros desechos que llegaban a la costa y en los que, al menos inicialmente, resolvieron el problema del agua impuesto por el medio estrictamente terrestre. La distribución actual de estos ácaros puede ser relicta y reflejar la antigua historia geológica. Familias enteras (Micropsammidae y Nematalycidae), sólo han

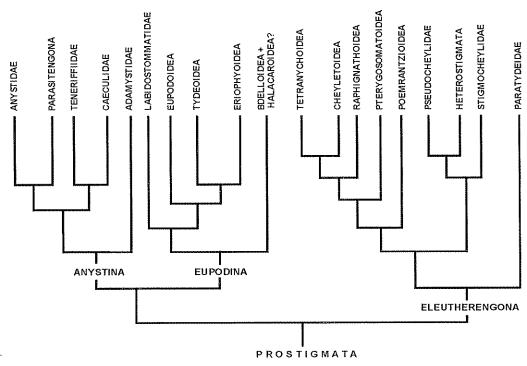


Fig. 4.- Relaciones cladísticas en los Prostigmata según Norton et al., 1993.

sido encontradas en capas muy profundas de suelos arenosos de playas o de origen aluvial. Todos los Acariformes más primitivos poseen su máxima diversidad en hábitats áridos o semiáridos e incluso pueden ser encontrados a grandes profundidades en suelos arenosos de praderas desérticas,

Los Endeostigmata (Fig. 3), con una organización corporal muy primitiva, aunque algunas familias muestran caracteres altamente derivados, son considerados los Acariformes más primitivos y, aunque sistemáticamente son considerados como un grupo dentro de los Prostigmata, se trata de un grupo parafilético. Los monofiléticos Sarcoptiformes y los Prostigmata han surgido de diferentes ancestros "endeostigmátidos". Dos de sus familias (Sphaerolichidae y Lordalycidae) están intimamente relacionadas con los Prostigmata y el resto constituyen la línea que conduce hacia los Oribatida y Astigmata. Teniendo esto en cuenta, O'connor (1984) propone el uso del nombre Trombidiformes para Prostigmata, Sphaerolichidae y Lordalycidae, y Sarcoptiformes para Oribatidos, Astigmatas y otras familias de Endeostigmata. Estos ácaros representan el puente filogenético entre el resto de los arácnidos y los acariformes más evolucionados.

Si la historia evolutiva de los Prostigmata (Fig. 4) comienza en la mitad del Paleozoico, a partir del stock fungívoro y fitófago habitante en la tierra, su siguiente paso evolutivo fue la adopción de hábitos predadores, que les permitió una mayor radiación adaptativa al final del Mesozoico. Esta radiación quizá se llevo a cabo en conjunción con la dominancia de angiospermas e insectos polinizadores -radiación adaptativa ligada a las plantas (fitófagos) y radiación a expensas de los insectos, cuyos huevos pudieron ser posibles presas y los adultos huéspedes para relaciones de foresia, comensalismo o parasitismo. Siguiendo siempre el recurso alimenticio o al huésped en cualquier nicho, se ha convertido en un grupo complejo, heterogéneo y con una gran variedad morfológica, ampliamente distribuido en todos los ecosistemas terrestres. Algunos Prostigmata volvieron a ambientes acuáticos (predadores dulceacuícolas y marinos).

En la actualidad se reconocen cuatro cohortes en este suborden (Norton et. al., 1993) y la composición de las superfamilias puede obtenerse en Kethley (1982, 1990) (fig. 4).

Los Anystina, 'grupo' parafilético según Kethley (1982), incluye familias predadoras o parásitas de otros artrópodos. Los Parasitingona, anteriormente con rango equivalente a los Anystina, son considerados ahora como uno de sus miembros. Son ácaros con un ciclo de vida único y complejo y las relaciones entre sus grupos no son claras. Su agrupación en superfamilias se hace en función de su hábitat terrestre o acuático. Los terrestres tienden a estar débilmente esclerotizados y con un esclerito prodorsal lineal con uno o dos pares de tricobotrios. Los acuáticos tienden a estar moderada o fuertemente esclerotizados y carecen de esclerito prodorsal.

Los Eupodina son ácaros predadores de vida libre, fungívoros, fitófagos o parásitos que aceleran su desarrollo mediante la supresión de uno o más de sus estadios ninfales. Incluyen 5 superfamilias, terrestres y acuáticas. Los Eriophyoidea, de gran importancia económica por el papel que juegan en los ecosistemas agrícolas, habían sido alineados anteriormente con los Tetranychoidea. Su posición actual resuelve el problema de presentar caracteres primitivos como la presencia de espermatóforos con tallo. Los marinos Halacaroidea, siguen teniendo una posición incierta en el cladograma y su asociación con Bdelloidea es tenue.

Los Eleutherentengona son ácaros predadores, parásitos o fitófagos. Los inmaduros son homeomórficos respecto al adulto y tienden a suprimir estadios de desarrollo.

Dentro de este grupo, los Heterostigmata son muy diversos y altamente derivados.

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

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

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

Los **Oribátidos** han existido al menos desde el Devónico e incluso, algunos géneros derivados se conocen desde el Jurásico. Si se les compara con otros ácaros, parece que han sido muy conservadores, en cuanto a su biología se refiere, dado que no han explotado el parasitismo en plantas y animales. Son un 'grupo' claramente parafilético, que ha dado origen a los Astigmata (O'Connor, 1982, 1984; Norton, 1998). Este conservadurismo biológico no se corresponde con su rica diversidad y varios autores explican este hecho en relación a su microdistribución y especificidad alimentaria.

Parece muy probable que los Oribátidos han constituido cuantitativa y cualitativamente el mayor componente de la fauna edáfica desde el Paleozoico Medio y desde entonces se han extendido por toda la superficie terrena explotando todo tipo de hábitats. En parte, la gran diversidad de estos ácaros edáficos (unas 150 familias) se debe a la heterogeneidad estructural del suelo, que ofrece un ilimitado número de nichos ecológicos, y a la gran disponibilidad y diversidad de sus recursos alimenticios (hongos, bacterias, algas y plantas), que permite tal especificidad por el alimento, que estos ácaros pueden influir decisivamente en la estructura de las comunidades de hongos del suelo, de la misma forma que estos hongos influyen en la presencia o ausencia de determinadas especies de oribátidos. Aunque son esencialmente miembros de la fauna del suelo, existen formas arbóreas y unas pocas especies muestran hábitos foréticos (la mayoría en coleópteros). La saprofagia quizá derivó de un modo facultativo cuando el micelio superficial era escaso.

Dos acontecimientos son fundamentales para la radiación adaptativa de los oribátidos:

—la esclerotización y mineralización de la procutícula en los adultos, claramente relacionada con la protección ante sus predadores (Norton y Behan-Pelletier, 1991) y Norton (1994), sugieren además que este alto grado de esclerotización es el resultado indirecto de su baja tasa metabólica

—la aparición de órganos respiratorios específicos para paliar la menor permeabilidad gaseosa de este tegumento esclerotizado.

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

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

Con la aparición de las tráqueas, se hace necesario la creación de áreas hidrofóbicas alrededor de los estigmas y aparece el cerotegumento especial hidrofóbico, además de un sistema octotáxico (estructuras secretoras). Este sistema pudo haberse originado a partir de un par de glándulas dermales y los cuatro pares derivaron de este primer par ancestral por duplicación de genes o alguna otra modificación del control del desarrollo. Lo que si parece claro es que originalmente eran muy pequeños

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

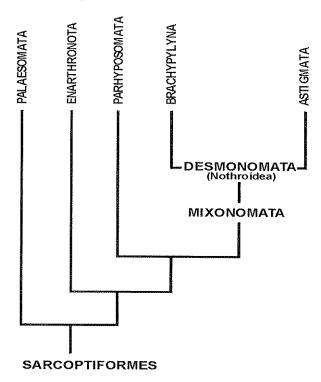


Fig. 5.- Relaciones cladísticas de los Sarcoptiformes (los parafiléticos oribátidos y astigmatas), según Norton et al., (1993).

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

Este grupo está representado en la actualidad por más de 150 familias repartidas en cuatro cohortes (Fig. 5):

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

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

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

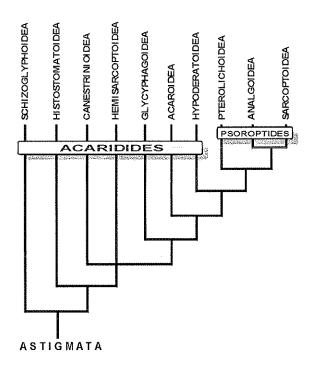


Fig. 6.- Relaciones cladísticas de las superfamilias del suborden Astigmata según Norton et al., (1993).

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

Los Desmonomata presentan ya un rostro bien desarrollado y una fuerte esclerotización corporal. El tipo corporal es holoide, con una sutura secundaria –sutura circungástrica– y carecen de divisiones transversales en el hysterosoma. Poseen órgano de Tragardh al igual que los Astigmata y muestran regresión del tricobotrio en los inmaduros así como reducción del Claparede.

Las cuatro cohortes anteriores constituyen los llamados Oribátidos Inferiores (Balogh, 1965) o Macropylina (Balogh, 1972)

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

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

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

Los Astigmata (Fig. 6) son ácaros que explotan alimento de alta calidad, rico en proteínas pero limitado en

espacio y en tiempo. Como consecuencia de esto, han desarrollado relaciones importantes con animales y plantas (O'Conor, 1982). Muestran además, una gran diversidad, tanto los de vida libre como los parásitos.

Pudieron tener una radiación similar a la de los Prostigmata y a partir del tronco edáfico y de los relacionados con las raíces, se fueron asociando cada vez más con los insectos que fueron habitando la madera (escarabajos e himenópteros xilófagos) y ocasionalmente se convirtieron en parásitos. Lo mismo ocurrió con relación a otros invertebrados y vertebrados, primero con aves y más tarde con mamíferos (de alimentarse de los restos en nidos y madrigueras, no perdieron la oportunidad de convertirse en comensales y parásitos).

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

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

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

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

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

En al actualidad se reconocen diez superfamilias cuyas relaciones filogenéticas se muestran en la figura 5 y que han sido separadas tradicionalmente en dos Supercohortes (Krantz, 1978);

Los Acaridides, que pueden presentar hypopus asociados a vertebrados e invertebrados, mientras que los demás estadios son de vida libre o nidícolas y a veces se asocian con otros animales Los Psoroptides, que carecen de hypopus y son parásitos o paráfagos de mamíferos, aves, crustáceos o insectos, ocasionalmente nidicolas o de vida libre.

La poca información sobre los espermatozoides de estos ácaros podría indicar el hecho de que los Acaridides son más derivados que los Psoroptides. Estos ácaros, con una gran diversidad en cuanto a ciclos de vida, mantienen preferentemente la condición primitiva de la diplodiploidía, pero ésta ha evolucionado a una arrenotoquia en los Histiostomatidae y Epidermoptidae y existen datos que sugieren la existencia de Parahaploidía. Existe una especie telitoca que produce machos espanádricos que son diploides y muestran meiosis normales. La transferencia de esperma es directa.

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

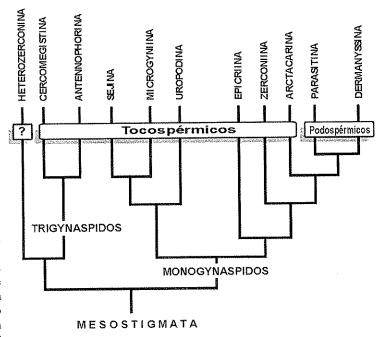


Fig. 7.- Relaciones cladísticas de las cohortes del suborden Mesostigmata (modificada de Norton et al., 1993).

#### Los Anactinotrichida

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

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

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

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

La movilidad de la coxa en estos ácaros es un carácter derivado y el hecho de que en los Ixodida esta movilidad sea reducida puede deberse a que las placas de la región esternal están reducidas. La fisua peripodomérica que se observa en todos los fémures de las patas, y en todos los estadios de desarrollo, es un carácter no conocido en otros arácnidos.

Los Holothyrida (3 familias) son considerados como los Parasitiformes más primitivos y son relacionados con los Opiliocaridos (1 familia), en base a varios caracteres plesiomórficos. Los Holothyridos tienen un origen en la Gondwana y la familia más primitiva —Allothyridae- es aparentemente común en Australia y Nueva Zelanda. Su distribución geográfica es relicta, encontrándose bien radiados en Nueva Guinea, Seychelles y Mauritius. Solamente una especie ha sido citada

en Perú (Lehtinen, 1991). Estos ácaros presentan un derivado órgano de secreción, "órgano de Thon" (que frecuentemente ha sido mal interpretado como un par de estigmas respiratorios), y conservan los ojos ancestrales, como los Ixodida, con una clara tendencia evolutiva a perderlos. También comparten con los Ixodida la presencia del órgano de Haller con una gran variedad estructural, sin olvidar que, muy probablemente, el complejo receptor del tarso I de Mesostigmata es homólogo a éste, como puede serlo el órgano telotarsal de Opilocarida. Al igual que en los Ixodida, el tritosternum se ha perdido en las familias más derivadas (Holothyridae y Neothyridae), mientras que en los más primitivos sigue conservando la estructura ancestral de los Opilocarida.

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

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

Los Mesostigmata (Fig. 7) son en general ácaros de mediano o gran tamaño y el número y grado de esclerotización de sus placas dorsales y ventrales ponen generalmente de manifiesto el estadio de desarrollo en el que se encuentran. El dimorfismo sexual en estos es muy marcado. Taxones tempranamente derivados, como algunos Cercomegistina, Uropodina y Sejina, son predadores que ingieren solo alimento líquido de sus presas

Tradicionalmente, se ha dividido a estos ácaros en dos Supercohortes (Fig. 7):

Los Trigynáspidos, a menudo son ácaros muy ornamentados y de gran tamaño, la mayoría tropicales o subtropicales, asociados a artrópodos y, ocasionalmente, a reptiles. Algunas especies se alimentan de las secreciones de sus huéspedes pero otras son foréticas. Sus hembras presentan un complejo epiginial derivado constituido por tres elementos o placas

coalescentes o fusionadas, que en opinión de Lehtinen (1991) son las mismas que presentan los Holothyrida, y el dedo móvil de sus quelíceros está provisto de filamentos o excrecencias. Todos los machos carecen de espermatodáctilo y por lo tanto son tocospérmicos.

Los Monogynáspidos son un grupo grande y muy diverso de vida libre, foréticos y parásitos, cuyas hembras se caracterizan por la presencia de una placa genital simple (se han reducido totalmente las placas latigyniales) que se abre en su margen anterior. Los machos de Dermanyssina poseen un espermatodáctilo que utilizan para transferir el espermatóforo en el tracto reproductor de las hembras a través de un sistema genital accesorio, provisto de espermotecas, cuyos orificios externos se abren en los artejos basales de las patas posteriores (podospermia). En las otras cohortes, los machos carecen de esta especialización en su quelícero y por lo tanto los espermatóforos son transferidos directamente de un orificio reproductor a otro (tocospermia). En los machos de estos últimos ácaros, el orificio genital ocupa una posición central en la placa esternal, carácter primitivo compartido por los Holothyrida e Ixodida.

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

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

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

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

Los Epicriina muestran el dorso cubierto por una única placa dorsal que a menudo se fusiona con otras placas ventrales dando lugar a animales acorazados. Todos los estadios anteriores al adulto muestran una única placa dorsal (que no llega a cubrir toda la superficie en la larva). El pretarso de la pata I se han perdido y solo quedan vestigios de él en algunas especies. Sólo se encuentran en el hemisferio Norte.

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

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

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

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

El pasado de los Ixodida (3 familias) es más oscuro debido a la falta de fósiles. Sus propiedades biológicas, fisiológicas y estructurales parece que se establecieron durante sus asociaciones parásitas con los reptiles del Paleozoico o principios del Mesozoico en unas condiciones climáticas húmedas y cálidas (Hoogstraal y Aeschlimann, 1982), convirtiéndose en parásitos obligados. Estos reptiles, de cuerpos grandes, epidermis lisa y que vivían en densos grupos, constituían el hospedador ideal. Presentaban tres estadios de desarrollo (larva, ninfa y adulto), cada uno de los cuales requería una ingestión de sangre o de tejido animal abundante. La búsqueda de hospedador en estas condiciones no requería la presencia de órganos visuales y la falta de pelos o plumas en estos hospedadores hacía fácil la localización de un lugar idóneo de enganche. Cuando los reptiles del Paleozoico se diversificaron y conquistaron una gran variedad de hábitats terrestres y acuáticos, estos parásitos evolucionaron en dos líneas diferentes: Ixodidae y Argasidae.

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

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

Las larvas de estas garrapatas primitivas podían permitirse estar alimentándose durante varios días, y lo mismo pudieron hacer las ninfas y adultos. Sin embargo, este patrón primitivo en cuanto a la duración de sus comidas, fue ajustado

posteriormente. Las larvas de argásidos siguieron alimentándose durante varios días pero sus ninfas y adultos sobrevivieron alimentándose rápidamente (30 a 60 minutos). Las larvas, ninfas y hembras adultas de ixódidos pasaron a alimentarse lenta y gradualmente durante varios días.

Al principio del Terciario (hace unos 70 millones de años), las aves y los mamíferos reemplazaron a los reptiles como vertebrados dominantes. La diversidad, abundancia y talla de los reptiles decreció y algunos grupos de Ixodida no pudieron adaptarse a los nuevos hospedadores y se extinguieron. La evolución de los que sobrevivieron fue paralela a la de los nuevos vertebrados pero de un modo más lento y conservador. Estos ácaros disminuyeron su talla y modificaron ciertas estructuras, su biología y comportamiento, apareciendo también otros patrones de alimentación. Cuando el hombre incorpora los animales domésticos en el ambiente, estas dos familias llegan a presentar los problemas veterinarios y médicos que existen en la actualidad.

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

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

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

Los ixódidos y argásidos han modificado el número de hospedadores requeridos durante su ciclo biológico en varias ocasiones. El ciclo de dos hospedadores lo encontramos en unas 12 especies de ixódidos y el de un único hospedador en 12 especies de ixódidos y en el argásido *Otobius megnini*. En la mayoría de las especies actuales de argásidos se observa un ciclo vital en el que se requieren varios (más de tres) hospedadores y el mismo número de estadios ninfales.

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

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

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

# ¿A QUÉ SE DEBE EL ÉXITO DE LOS ÁCAROS?

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

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

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

#### **BIBLIOGRAFIA**

- ALBERTI, G., 1984. The contribution of comparative spermatology to problems of acarine systematics. En: D.A. GRIFFITHS & C.E. BOWMAN (Eds.), *Acarology* VI, vol. 1: 479-490. Ellis Horwood Publi., Chichester, England.
- ALBERTI, G., 1991. Spermatology in the Acari: Systematic and functional implications. En: R. SCHUSTER & P. W. MUR-PHY (Eds.), The Acari, Reproduction, development and life-history strategies, pp. 77-103.
- ALBERTI, G., 1995. Comparative spermatology of the Chelicerata: review and perspective. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 166: 203-230.
- BAKER, E. W. & WHARTON, G. W., 1952. An Introduction to Acarology. MacMillan, New York, 14: 1-465.
- BERNINI, F., 1986. Current ideas on the phylogeny and the adaptative radiations of Acarida. *Boll. Zool.*, **53**: 279-313
- EVANS, G. O., SHEAL, J.G. & MACFARNALE, D., 1961. The terrestrial Acari of the British Isles. An introduction to Their Morphology, Biology and Classification. Vol. 1. Brit. Mus. Nat. Hist., London. 219 pp.
- DUNLOP, J. A., 1997. Palaeozoic arachnids and their significance for arachnid phylogeny. En: Proceedings of the 16th European Colloquum on Arachnology, pp.65-82.
- HIRST, S., 1923. On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). Ann. Mag. Nat. Hist., 12: 455-474.
- HOOGSTRAAL, H. & AESCHLIMANN, A., 1982. Tick-host specificity. 2 Symp. Spéc. Parasit. Parasites Vertébr. Paris, 1981. Mém. Mus. Natn. Hist., sér. A Zool., 123: 157-171
- JOHNSTON, D. E., 1982. Parasitiformes. En: S. B. PARKER (ed.), Synopsis and Classification of Living Organisms. MacGraw-Hill, NY., pp. 111-117
- KETHLEY, J. B., 1982. Acariformes. En: S. B. PARKER (ed.), Synopsis and Classification of Living Organisms. MacGraw-Hill, New York, pp. 117-146
- KETHLEY, J. B., 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida). En: D. L. DINDAL (ed.), Soil Biology Guide. John Wiley & Son, N.Y., pp. 667-756
- KRANTZ, G. W., 1970. A manual of Acarology. Corvallis, Oregon State Univ., 509 pp.
- LEHTINEN, P. T., 1991. Phylogeny and Zoogeography of the Holothyrida. En: F. DUSBÁBEK & V. BUKVA (eds.), *Modern Acarology*, Acad., Prague and SPB Publi, The Hague, vol. 2: 101-113
- LINDQUIST, E. E., 1984. Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Aracnida, with consequent implications for their classification. En: D. A. GRIFFITHS & C. E. BOWMAN (Eds.), Acarology VI, vol. 1: 28-62. Ellis Horwood Publi., Chichester, England.
- LINDQUIST, E. E., 1998. Evolution of phytophagy in trombidiform mites. Exp. & Appl. Acarol., 22: 81-100

- NORTON, R. A. & PALMER S. C., 1991. The distribution, mechanisms, and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. En: R. SCHUSTER & P. W. MURPHY (Eds.), *The Acari: Reproduction, Development and Life-history Strategies*. Chapman and Hall Ltd., London, pp. 107-136.
- NORTON, R. A., KETHLEY, J. B., JOHNSTON, D. E. & O'CONNOR, B. M., 1993. Phylogenetic Perspectives on Genetic Systems and Reproductive Modes of Mites. En: D. WRENSCH & M. EBBERT (Eds.), Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites. Chapman & Hall, vol. 1: 8-99.
- NORTON, R. A., 1994. Evolutionary Aspects of Oribatid Mite Life Histories and Consequences for the Origin of the Astigmata. En: M. HOUCK (Ed.), Mites. Ecological and Evolutionary Analyses of Life-Historry Patterns, pp. 99-135
- NORTON, R.A. & ALBERTI G., 1997. Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida): 3. Evolutionary and ecological aspects. Zoologia (Stuttgart), 146: 115-143
- O'CONNOR, B.M., 1982. Acari: Astigmata. En: S PARKER (Ed.), Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw-Hill, New York, pp. 146-169
- O'CONNOR, B. M., 1984. Phylogenetic relationships among higher taxa in Acariformes, with particular reference to the Astigmata. En: D. A. GRIFFITHS & C. E. BOWMAN (Eds.), Acarology VI, vol. 1. Ellis Horwood Publ., Chichester, England, pp 19-27
- PROCTOR, H. C., 1998. Indirect sperm transfer in arthropods: Behavioral and Evolutionary Trends. Annu. Rev. Entomol., 43: 153-174.
- SITNIKOVA, L. G., 1978. Major evolutionary trens of Acari and the problem of their monophyly. *Entomol. Obozr*, 57: 431-457.
- VAN DER HAMMEN, L., 1968. Introduction générale à la classification, la terminologie morphologique, l'ontogénèse et l'évolution des Acariens. Acarologia, 10: 401-412
- VAN DER HAMMEN, L., 1977. A new classification of Chelicerata. Zool. Meded., 51: 1-62
- VANNIER, G., 1973. The importance of ecophysiology for both biotic and abiotc studies of the soil. En: Ph. LEBRUN et al. (eds.), New trends in soil biology. Proc. VIII Int. Coll. Soil Zoology. Louvain la Neuve, pp. 289-314.
- WALTET, D. E. & PROCTOR, H. C., 1998. Feeding behabior and phylogeny: observations on early derivative Acari. Exp. & Appl. Acarol., 22: 39-50.
- WEYGODLTP. & PAULUS, H. F., 1979. Entersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch., 17: 177-200
- ZACHVATKIN, A. A., 1952. The division of the Acarina into orders and their position in the system of the Chelicerata. Prazit. Sbornik Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 14: 5-46.