

Artículo reseña
ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE ARTHROPODA

J.G. Rodríguez Diego*, J. Arece, J.L. Olivares***, E. Roque******

*Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria (CENSA), Apartado 10, San José de las Lajas, La Habana, Cuba. Correo electrónico: jesus@censa.edu.cu; **Estación Experimental de Pastos y Forrajes "Indio Hatuey", Central España Republicana. CP. 44280. Matanzas, Cuba; ***Departamento de Producción Agrícola y Animal. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco (UAM-X). Calzada del Hueso No. 1100. Col. Villa Quietud, Delegación Coyoacán, México 04960; ****Departamento de Prevención. Facultad de Medicina Veterinaria. UNAH. San José de las Lajas, La Habana, Cuba

RESUMEN: Se realiza un análisis de la bibliografía existente sobre la evolución de los artrópodos, la gran plasticidad que tiene ese grupo que le ha permitido abarcar tan disímiles hábitas hasta llegar a los actuales grupos de importancia parasitaria. Se brindan ejemplos de estudios realizados por algunos de los autores ejemplificando con las experiencias obtenidas en *Cochliomya hominivorax*, *C. macellaria*, *Psoroptes cuniculi*, *Amblyomma cajennense* y *Anocentor nitens*.

(Palabras clave: evolución; Arthropoda; Diptera; Acari)

ORIGIN AND EVOLUTION OF ARTHROPODA

ABSTRACT: An analysis of existing literature on the evolution of arthropods, the great plasticity of that group it has allowed him to cover such dissimilar live up to the current major parasitic groups. Examples of some author studies in relation to *Cochliomya hominivorax*, *C. macellaria*, *Psoroptes cuniculi*, *Amblyomma cajennense* and *Anocentor nitens* are provided.

(Key words: evolution; Arthropoda; Diptera; Acari)

INTRODUCCIÓN

El parasitismo se originó hace millones de años (1) aunque existen pocas evidencias fósiles de ello (2). El éxito de ese proceso radicó en el acoplamiento exitoso entre parásito y hospedero y la supervivencia lograda de esa relación biológica (2).

El análisis de secuencias ribosómicas ha puesto en evidencias que los parásitos han sido extremadamente divergentes en su camino evolutivo, con distancias de magnitud mayor que las que puedan existir entre mamíferos y peces. Esto afirma el hecho de que hubo más de un origen filogenético, en diferentes períodos de tiempo (3).

El número de fósiles de metazoos encontrados es escaso. La presencia de los principales phyla se evidencia desde el Precámbrico, coincidiendo con el

aumento de la concentración de oxígeno, como consecuencia del metabolismo de las algas fotosintéticas y es a partir de ese momento que se produjo la diversificación de las especies parásitas pluricelulares, cuyo número actualmente se calcula en alrededor de dos millones, sin cuantificar otras tantas que surgieron y desaparecieron a lo largo de la evolución (2).

Teniendo en cuenta el elevado número y la gran diversidad de especies pluricelulares, existen varias hipótesis que intentan dar explicación sobre el origen de estos. En la actualidad, la mayoría de los autores coinciden en que los organismos pluricelulares surgieron a partir de distintos tipos de eucariotes unicelulares que se desarrollaron independientemente. Aunque no existe consenso en lo referente al origen ancestral, todo indica que se trató de un protozoo flagelado que adquirió un hábito colonial y evolu-

cionó dando lugar a un organismo pluricelular obligado (2).

Evolución de los Artrópodos

El número más elevado de fósiles encontrados corresponde a diversas especies de artrópodos que proceden del Cenozoico y han sido encontrados en el ámbar del Báltico, con evidencias que sugiere que fueron transmisores de protozoos parásitos. Teniendo en cuenta la amplia diversidad de este grupo, se han encontrado fósiles que corresponden a distintos períodos, como los anoplura que surgieron entre el Eoceno y la migración Pliocena, aunque para otros corresponden al comienzo del Terciario (4).

Los artrópodos son organismos triblásticos, que proceden, probablemente, de antecesores anélidos. La similitud a estos está evidenciada en la segmentación del cuerpo, tanto externa como interna, que en ocasiones se modifica profundamente. Lo más característico del proceso de artropodización fue la diferenciación de la pared del cuerpo en áreas endurecidas y blandas, que proporcionaron la gran variedad de mecanismos esqueléticos musculares, que representan una de las características más importantes de éstos animales y que permitió acondicionar su modelo morfológico funcional. La adquisición de una cutícula, en parte esclerotizada, es otra de las características que distinguen a este phylum. Los piojos, por ejemplo, parecen haber derivado de ancestros parecidos a psócidos primitivos que probablemente devinieron parásitos, inicialmente en aves y más tarde en mamíferos, probablemente con un origen polifilético (2).

El desarrollo de una cutícula esclerotizada en los artrópodos, que les impidió en principio el movimiento y por ende la nutrición, atentó contra su supervivencia toda vez que para su mantenimiento necesitaban introducir ciertas cantidades de alimento en su tubo digestivo. Para conseguirlo, tenían que realizar movimientos que les permitieran trasladarse, por lo cual tuvieron que desarrollar articulaciones somáticas primarias que les permitieran que unos segmentos del cuerpo se movieran con respecto a otro. Esto conllevó la selección de las disposiciones más eficientes de estas articulaciones corporales y lograron, por selección natural, estabilizar aquellos modelos que presentaron mayores ventajas. De esta manera, se diferenciaron apéndices locomotores que les permitía impulsar y mover la totalidad del cuerpo del animal y secundariamente, alguno de estos apéndices, se fueron adaptando a realizar otras funciones (2).

El Phylum Arthropoda representa, actualmente, el taxón más amplio del reino animal, teniendo en cuen-

ta el elevado número de especies que lo integran y su adaptación a gran número de hospedadores y hábitats (5). Es uno de los grupos más diversificados, ya que comprenden desde especies de vida libre hasta estrictamente parásitas al menos en ciertas etapas de su vida, como sucede con algunos dípteros productores de miyiasis de animales y humanos (6, 7, 8).

El origen de los artrópodos vectores puede determinarse en el Paleozoico. Se ha descrito dos tipos diferentes de moscas procedentes del Cretáceo en Australia, señalando que la presencia de estos dípteros implica la presencia de animales de sangre caliente. También se han encontrado fósiles de artrópodos en plantas fósiles procedentes del Cenozoico, y del Mesozoico y las primeras trazas de insectos parecen ser del Pérmico (2).

Las condiciones que probablemente condujeron a los artrópodos hacia el parasitismo, la necesidad de alimento y de alojamiento, parecen ser las mismas que en otros grupos zoológicos. Diversas especies de artrópodos hematófagos, en la actualidad, se alimentan mediante la succión de sangre, por lo que es posible que los preparásitos de estos fuesen atraídos primero por alimentos de desecho, detritus y exudados de ciertos animales y posteriormente devinieran en parásitos (2). Los hipoboscidos, por ejemplo, presentan vestigios de alas, característica indicativa de un modo ancestral de vida libre. Lo mismo sucede con los dípteros del género *Glossina* frente a otras especies de mosquitos que, alternativamente, son fitófagos o hematófagos, por ejemplo los phlebotomos (2).

En los insectos dípteros, como es el caso de *Cochliomya hominivorax*, *Chrysomya bezziana*, o las especies del género *Lucilia*, el cambio de hábitos alimenticios ha sido determinante para justificar la transición de larvas que posiblemente eran necrófagas, y han evolucionado al parasitismo al ser depositadas en tejidos muertos, heridas o úlceras (9). De forma análoga, la sustitución gradual de la polifagia por la monofagia también ha podido tener un papel determinante en el origen de algunos ectoparásitos como sucede con algunas especies hematófagas.

El origen común de los agentes productores de miyiasis, se evidencia en aquellos miembros de Calliphoridae, cuyas larvas infestan cadáveres y en ocasiones las heces de mamíferos (9). Un elemento de desarrollo evolutivo lo constituye, la atracción hacia las heridas purulentas de los hospederos vivos, que manifiestan muchas especies de la familia en la actualidad, con vistas a establecer sus larvas causando la miyiasis. Las dos especies conocidas de gusano barrenador: *C. hominivorax* y *Ch. bezziana*, causan-

tes de myiasis primaria, han evolucionado independientemente en las regiones Neotropicales y de Etiopía oriental, respectivamente, a partir calliphoridos necrófagos ancestrales y, en la actualidad, representan un ejemplo de evolución en paralelo (10). Estas especies muestran extraordinarias similitudes en hábitat, comportamiento, acción sobre el hospedero y otros muchos detalles de su biología. Otras especies afines y asociadas con aquellas (*C. hominivorax* con *C. macellaria* y *Ch. bezziana* con *Ch. megacephala*) presentes en casos de myiasis, como agentes secundarios, tienen funciones similares y ocupan, a su vez, nichos ecológicos complementarios (11).

Otras características comunes para los agentes productores de myiasis primaria, pero atípica para el resto de los calliphoridos, las constituye: la autogenia (las hembras pueden madurar su primera carga de huevecillos sin necesidad de ingerir proteína), la comparativamente larga vida de los adultos y el comportamiento reproductivo que incluye monocoito (las hembras se aparean con el macho solo una vez) y la oviposición de gran cantidad de huevecillos en grupos, durante frecuentes intervalos de tiempo (10). Estas características son típicas de una estrategia desarrollada, probablemente, en respuesta a la selección ante condiciones ambientales favorables intermitentes. Diversos estudios moleculares se han realizado en *C. hominivorax* que día a día aclaran más su relación filogenética (12, 13, 14, 15, 16).

En relación con los ácaros, las referencias más fieles del origen de los mismos data del Devónico, hace unos 400 millones de años, periodo en el que se desarrollaron complejos hábitats terrestres, tras una segunda radiación adaptativa, ocurrida al final del Mesozoico (17). Debido al pequeño tamaño y fragilidad, la fosilización de estos organismos no es buena y el registro fósil más antiguo, de sólo cinco especies, es escaso (18).

Los ácaros han devenido en uno de los grupos zoológicos con mayor diversidad específica y ecológica, modos de vida, hábitos tróficos y modelos reproductivos. El éxito evolutivo logrado se debe, además de a su tamaño, a su gran plasticidad. Sin embargo, el conocimiento que se tiene de estos animales, que actualmente es bastante 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 (17).

En la actualidad, además de utilizar los típicos caracteres morfológicos (segmentación corporal, carac-

terísticas de las tráqueas y estigmas, birrefringencia de las setas, desarrollo post-embionario, canal pococefálico y morfología del esperma), para la ubicación taxonómica, se tienen en cuenta otros, brindado por sus restos fósiles, distribución geográfica, morfología de los espermátóforos, sistemas genéticos, modelos reproductivos y técnicas moleculares (17).

En muchos ácaros actuales, incluyendo los más primitivos, se observa la 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 ácaros más primitivos, ingerían alimento sólido; posteriormente se conoce que los Endeostigmata ingerían alimento finamente triturado, al igual que la mayoría de Oribátidos y Astigmata (excepto los parásitos), en tanto los Prostigmata y Parasitiformes lo ingieren en forma líquida (19). 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.

Observaciones realizadas (20) sugieren que el acaro 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 como es el caso de los Acariformes.

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 el caso de los miembros de Ixodidae (17).

Los Acarina más primitivos presentaban una amplísima diversidad en hábitats áridos o semiáridos e incluso pueden ser encontrados a grandes profundidades en suelos arenosos de praderas desérticas. El origen de los Prostigmata actuales (*Demodex* y otros) comienza en la mitad del Paleozoico, con la adopción de hábitos predadores, que les permitió una mayor radiación adaptativa al final del Mesozoico (17).

Los Astigmata (*Psoroptes*, *Sarcoptes* y otros) son ácaros que utilizan alimento de alta calidad y como consecuencia de esto, desarrollaron relaciones im-

portantes con animales y plantas (21). Pudieron tener una radiación similar a la de los Prostigmata y se fueron asociando cada vez más con los insectos que fueron habitando la madera (escarabajos e himenópteros). Se relacionaron posteriormente con vertebrados (primero con aves y más tarde con mamíferos) y como ya se mencionó de forma general, se alimentaban de los restos de alimentos y detritus presentes en nidos y madrigueras de aquellos y, ocasionalmente, se convirtieron en parásitos (17).

Se han aportado suficientes pruebas para apoyar la idea de que los Astigmata se originaron a partir de los oribátidos. Para ello se esgrimen 13 características derivadas (presencia de una lámela rutellar distal, acortamiento del tarso del palpo, pérdida de pelos botridiales en todos los estadios de desarrollo, entre otros); además, de similitudes morfológicas y ecológicas de los Astigmata con ciertos grupos de oribátidos (21). La presencia de estructuras en la mayoría de miembros de ese grupo, ejemplificado, por ejemplo, en *Psoropotus cuniculi* (22) como son el cuerpo oval; patas largas y robustas, proyectadas más allá de los bordes del cuerpo, capítulo alargado y ventosas con pedicelos largos y segmentados provistos de tres articulaciones, son evidencias de adaptaciones a la vida ectoparásita para las cual han adecuado su morfología.

La evolución de los ixodidos es más oscura, debido a la falta de fósiles. Sus propiedades biológicas, fisiológicas y estructurales parecen indicar que se establecieron a través de asociaciones parásitas con los reptiles del Paleozoico o principios del Mesozoico, bajo condiciones climáticas húmedas y cálidas deviniendo en parásitos obligados (23). Estos organismos presentaban tres estadios de desarrollo (larva, ninfa y adulto); cada uno de ellos requería de la ingestión de sangre o de tejido animal abundante. La búsqueda de alimento en estas condiciones no precisaba de la presencia de órganos visuales y la falta de pelos o plumas en sus hospederos, para la localización del lugar idóneo de fijación. Cuando los reptiles del Paleozoico se diversificaron y conquistaron una gran variedad de habitats terrestres y acuáticos, estos parásitos evolucionaron en dos líneas diferentes: Ixodidae y Argasidae (17).

Los ixodidos más primitivos debieron ser de gran talla (adultos 9-12 mm y larvas de 1 mm de longitud). Probablemente, requerían un hospedero para cada estadio de desarrollo y las hembras necesitaban de la ingestión de grandes cantidades de sangre o tejidos, durante varios días, para obtener la energía necesaria con vistas a la producción y maduración de

huevos, que no eran muchos, según los datos obtenidos del ancestral *Haemaphysalis inermes*. Por el contrario, los machos no necesitaban de mucho alimento para llevar a cabo su papel biológico (17).

Los Argasidae, por otro lado, asociados con los reptiles del Paleozoico-Mesozoico eran probablemente más grandes que los Ixodidae y no les resultaba suficiente tan poca cantidad de alimento. En los inicios, los estadios ninfales de los argásidos debieron ser dos o más, y cada ninfa necesitaba alimentarse en un hospedero diferente. Los adultos también necesitaban parasitar varias veces y las hembras ovipositar después de una ingesta de alimento completa (17).

Del mismo modo que las larvas de las garrapatas primitivas se alimentaban durante varios días, pudo ocurrir con las ninfas y adultos. Sin embargo, este patrón primitivo fue ajustado posteriormente. Las larvas de argásidos siguieron alimentándose durante varios días pero sus ninfas y adultos sobrevivieron alimentándose rápidamente (30 a 60 minutos). Por otro lado, las larvas, ninfas y hembras adultas de ixodidos pasaron a alimentarse lenta y gradualmente durante varios días (17).

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 ixodidos no pudieron adaptarse a los nuevos hospederos 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, esas dos familias devienen importantes causas de los problemas veterinarios y médicos que existen en nuestros tiempos (17).

En la actualidad, la mayoría de los argásidos siguen habitando cerca de sus hospedadores, condicionan su tamaño al tamaño de éste y se protegen acortando los tiempos de alimentación (17).

Por otro lado, los ixodidos se han adaptado mejor, biológica y ecológicamente. Estos han reducido su tamaño considerablemente; en algunos casos relacionado con la reducida talla de su hospedero preferencial y se observa una clara reducción del hipostoma y del artejo 4^o del palpo, que pasa a estar alojado en un fosa del artejo 3^o. El palpo alargado, carácter primitivo, persiste en la larva y ninfas de

especies actuales *Ixodes* y *Haemaphysalis*, sin embargo sus adultos muestran un palpo corto y compacto. Además, se ha producido un alargamiento de la base del capítulo (17).

Otras evidencias de adaptaciones evolutivas al parasitismo se observa, actualmente, en algunas especies de ixódidos. Durante el desarrollo de investigaciones realizadas en Cuba, se estudió la biología de *Amblyomma cajennense* (24, 25) y *Anocentor nitens* (26) y se evidenció que, el primer ixódido, utiliza tres hospederos para completar su ciclo biológico rememorando las características de sus ancestros; oviposita una gran cantidad de huevos para lograr la perpetuación de la especie, toda vez que debe vencer, en cada ocasión que se desprendan sus estadios del animal, el reto que les significa los diferentes enemigos naturales y climáticos en el suelo y la vegetación. Por tanto, debe garantizar una carga considerable de huevos en el entorno que conlleve una alta población de larvas y ninfas para, si parte de ellos mueren, otros puedan continuar el ciclo. Por el contrario *A. nitens* que logra su ontogénesis sobre un mismo animal, oviposita una cantidad considerablemente menor de huevos. Este ixódido, considerada la garrapata tropical del equino puede, además, lograr exitosamente su ciclo sobre los bovinos (27).

REFERENCIAS

1. Poulin R. The evolution of life history strategies in Parasitic Animals. *Adv Parasitol* 1996;37:107-134.
2. Sánchez C. Origen y evolución del parasitismo. Discurso de ingreso. Academia de Ciencias de Zaragoza. 2000; 12 de diciembre. Zaragoza. España.
3. Tait A. Genetic exchange and evolutionary relationships in protozoan and helminth parasites. *Parasitology* 1990;100:75-87.
4. Noble E, Noble GA. *Parasitology. The biology of animal parasites* 1989; 6°. Ed. Lea & Febiger. Philadelphia. USA.
5. Gállego J. *Atlas de Parasitología* 1968, pp 8 Ed. Jóven, S.A. España.
6. Jacquiet P, Tran Thi Ngoc T, Nouvel X, Prevot F, Grisez C, Yacob HT. Regulation of Oestrus ovis (Diptera: Oestridae) populations in previously exposed and naïve sheep. *Vet Immunol Immunopathol* 2005;105(1-2):95.
7. Rodríguez Diego JG, Córdova Ramos G, Arozarena R. First notification of cattle screw worm (*Cochliomyia hominivorax*) in a human case, in Cuba. *Rev Salud Anim* 2007;29(3):193.
8. Rodríguez Diego JG, Blandino T, Alonso, Mendoza E, Seoane G, Fegel N. Presence à Cuba de la lucilie boucherie. *Rev Elev Med Vet Pays Trop.* 1996;49(3):223-225.
9. James MT. A study in the origin of parasitism. *Bull Entomol Soc Am.* 1964;15:251.
10. Spradbery JP. Screw-worm Fly: a Tale of Two Species. *Agric Zoo. Reviews.* 1994;6:3.
11. Rodríguez Diego JG, Blandino T, Alonso M, Mendoza E, Seoane G, Fegel N. Presencia de *Cochliomyia. macellaria* en las miasis en Cuba. *Rev Salud Anim.* 2000;22(1):1-3.
12. Bedo DG. Polytene chromosomes of the Old World screwworm fly (*Chrysomya bezziana*) and its evolutionary relationships with *Lucilia caprina* and *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae). *Genome.* 1992;35(2):294.
13. Roehrdanz RL, Johnson DA. Mitochondrial DNA restriction site map of *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae). *J Med Entomol.* 1996;33(5):865.
14. Taylor DB, Peterson RD. Population genetics and gene variation in primary and secondary screwworm (Diptera Calliphoridae). *Ann Entomol Soc. Amer* 1994;87(5):626.
15. Taylor DB, Peterson RD, Moya-Borja GE. Population genetics and gene variation in screwworms (Diptera: Calliphoridae) from Brazil. *Biochem Genet.* 1996;34(1-2):67.
16. Taylor DB, Szalanski AL, Peterson RD. Mitochondrial DNA variation in screwworm. *Med Vet Entomol.* 1996;10(2):161.
17. Moraza ML. Evolución y Filogenia de Arthropoda. Sección III: Artropodiana *Bol. S.E.A.* 1999: No.26 pp 281-292.
18. Bernini F. Current ideas on the phylogeny and the adaptive radiations of Acarida. *Bull Zool.* 1986;53:279-313

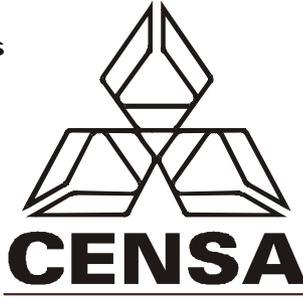
19. Dunlop JA. Palaeozoic arachnids and their significance for arachnid phylogeny 1997 En: Proceedings of the 16th European Colloquium on Arachnology, pp.65-82. Siedlce, Poland.
20. Walter DE, Proctor HC. Feeding behavior and phylogeny: observations on early derivative Acari. Exp Appl Acarol. 1998;22:39-50.
21. Norton RA, Alberti G. Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida): 3. Evolutionary and ecological aspects. Zoologia. 1997;146:115-143.
22. Villalba G, Rodríguez Diego JG, de la Cruz J, Vergara RG, Crespo F. Sarna soróptica (*Psoroptes cuniculi*) en una cabra, en Cuba. Rev Salud Anim. 1983;5:645-648.
23. Hoogstraal H, Aeschlimann A. Tick-host specificity. 2 Symp. Spec. Parasitol. Parasit. Vertébr. Paris. Mém Mus Nat Hist sér. A Zool. 1982;123:157-171.
24. Rodríguez Diego JG, Villalba G. Fase preparasitica de *Amblyomma cajennense* en condiciones naturales I Protoquia y cotoquia. Rev Salud Anim. 1984;6:517-523.
25. Rodríguez Diego JG, Villalba G. Fase preparasitica de *Amblyomma cajennense* en condiciones naturales II Emersión larvaria y supervivencia de larvas. Rev Salud Anim. 1985;7:35-39.
26. Abreu R, Rodríguez Diego JG, Villalba G. *Anocentor nitens* (Acarina, Ixodidae). Fase preparasitica en condiciones naturales I Protoquia y cotoquia. Rev Salud Anim. 1986;8:31-34.
27. Rodríguez Diego JG, Jiménez T. Parasitic phase of *Anocentor nitens* (Acarina, Ixodidae) in cattle. Rev Elev Med Vet Pays Trop. 1989;42(2):231-232.

(Recibido 7-5-2009; Aprobado 5-10-2009)



DOCTORADOS

En la actualidad el 69 % de sus profesionales ostentan la categoría de: **DOCTOR EN CIENCIAS** de alguna especialidad, y el 5% de ellos, son **DOCTORES EN CIENCIA**



CENSA
CENTRO NACIONAL DE SANIDAD AGROPECUARIA

40 años

Fundado en 1969, el CENSA entra en su quinto decenio con un trabajo sostenido y resultados de impacto en la economía y la sociedad