

**SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE ARTRÓPODOS:
ESTADO DE LA CUESTIÓN CON ÉNFASIS EN
ANÁLISIS DE DATOS MOLECULARES**

Gonzalo Giribet¹, Gregory D. Edgecombe² y Ward C. Wheeler³

- ¹ Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024, USA — gonzalo@amnh.org
Dirección actual: Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 16 Divinity Ave., Cambridge, MA 02138, USA. — ggiribet@oeb.harvard.edu
- ² Centre for Evolutionary Research, Australian Museum, 6 College Street, Sydney, New South Wales 2010, Australia — greged@amsg.austmus.gov.au
- ³ Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024, USA — wheeler@amnh.org

Resumen

Se revisan distintas hipótesis sobre la relación entre los grandes grupos artrópodos basadas en datos morfológicos y moleculares, así como los análisis publicados sobre datos moleculares de artrópodos. Las hipótesis alternativas de Atelocerata/Pancrustacea y Mandibulata/Schizoramia son discutidas de acuerdo con toda la evidencia disponible. Frente a la actual indecisión de hipótesis, el análisis simultáneo de todos los datos disponibles de taxones actuales y fósiles, se ofrece como la solución para escoger entre las hipótesis alternativas morfológicas (Atelocerata), moleculares (Pancrustacea) y paleontológicas (Schizoramia).

Palabras clave: Arthropoda, Filogenia, Moléculas, Morfología, Fósiles, Mandibulata, Atelocerata, Pancrustacea, Schizoramia.

Systematics and Phylogeny of Arthropoda: State of the art with emphasis on molecular data.

Abstract

Different hypotheses about the relationships among the major groups of arthropods are evaluated in the basis of morphological and molecular data. The published molecular phylogenetic analyses of arthropods are evaluated. Alternative hypotheses of Atelocerata/Pancrustacea, and Mandibulata/Schizoramia are discussed according to all the available evidence. Facing this indecision among hypotheses, simultaneous analysis of all data from extinct and extant taxa offers a solution to choosing between conflicting morphological (Atelocerata), molecular (Pancrustacea) and paleontological (Schizoramia) schemes.

Keywords: Arthropoda, Phylogeny, Molecules, Morphology, Fossils, Mandibulata, Atelocerata, Pancrustacea, Schizoramia.

INTRODUCCIÓN

En un artículo previo de este volumen (Giribet, 1999) se han presentado diferentes hipótesis sobre la posición de los artrópodos entre los animales triploblásticos, concluyendo que los artrópodos están relacionados estrechamente con el resto de grupos de metazoos que presentan una muda cuticular; los ecdisozoos (*sensu* Aguinaldo et al. 1997). En este capítulo pretendemos abordar el estado de la cuestión sobre las relaciones filogenéticas entre los grandes grupos de artrópodos. Con este objeto hemos revisado la literatura más reciente que incorpora datos moleculares y morfológicos, tratando de ser lo más exhaustivos posible en la tarea de revisar las diferentes hipótesis propuestas en filogenia de artrópodos.

Los artrópodos constituyen el filum animal con el mayor número de especies descritas. Los artrópodos actuales

se pueden dividir en cuatro grandes grupos: quelicerados¹, crustáceos, miriápodos y hexápodos. Algunos de estos grupos (p. ej. quelicerados) son unánimemente considerados monofiléticos; mientras que otros (p. ej. miriápodos) han sido considerados grupos parafiléticos por numerosos autores. Otros grupos menores, como pycnogónidos han recibido menor atención desde un punto de vista sistemático, y si constituyen un grupo independiente, o si están directamente relacionados con los quelicerados ha suscitado cierto debate.

¹ A lo largo de este capítulo usaremos el término quelicerados (o Chelicerata) para referirnos a los 'Euchelicerata' de ciertos autores. Así por razones de conveniencia diferenciaremos entre Chelicerata y Pycnogonida.

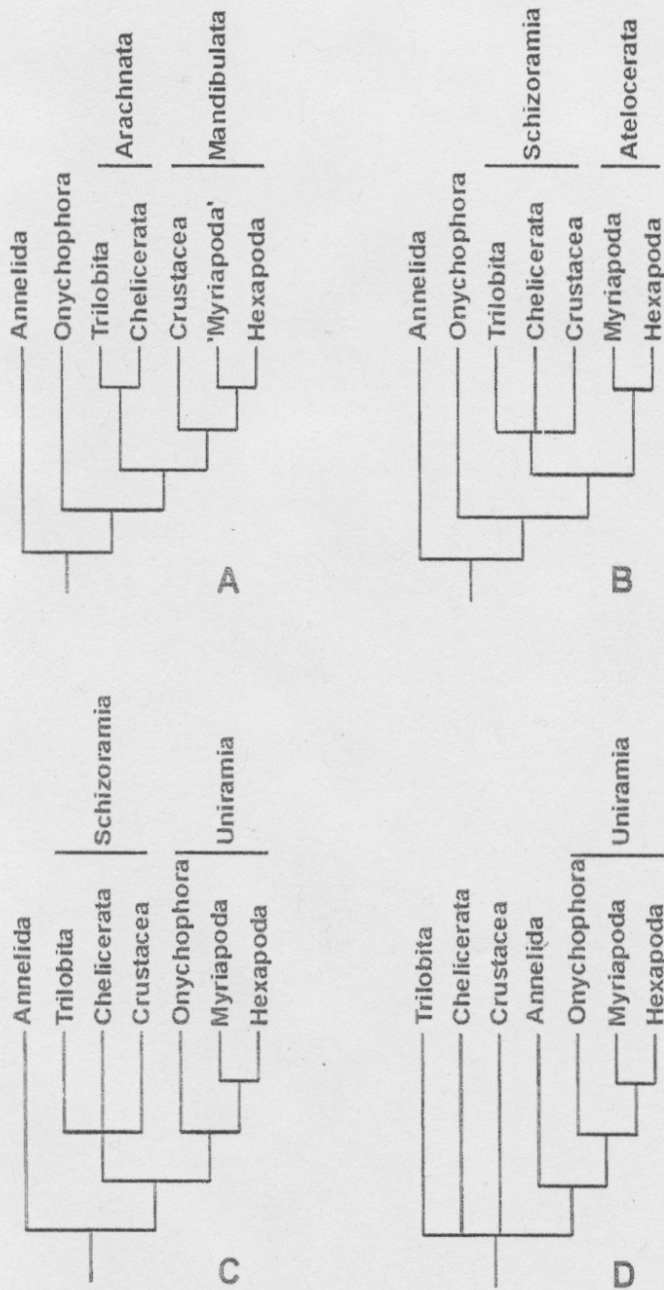


Fig. 1.- Diversas hipótesis sobre las relaciones entre los grandes grupos de artrópodos: A) artrópodos monofiléticos y divididos en Arachnata + Mandibulata (Snodgrass, 1938); B) artrópodos monofiléticos y divididos en Schizoramia + Atelocerata (Cisne, 1974); C) artrópodos difiléticos y divididos en Schizoramia + Uniramia (Tiegs y Manton, 1958); D) artrópodos polifiléticos (Manton, 1964; Anderson, 1973).

El número de especies fósiles es también muy elevado, constituyendo quizás el grupo más diverso de animales del Cámbrico (Fortey et al. 1996; 1997). Aunque algunos autores han considerado a algunos fósiles del Proterozoico tardío (Ediacara) como artrópodos (Jenkins, 1992; Waggoner, 1996), nosotros consideramos las evidencias disponibles poco convincentes.

En este capítulo no pretendemos tomar ninguna posición sobre la filogenia interna de los artrópodos, sino que trataremos de discutir, lo más objetivamente posible, las distintas hipótesis basadas en evidencias (ya sean morfológicas o moleculares) propuestas sobre las relaciones entre los diversos grupos de artrópodos.

ANTECEDENTES

El filo Arthropoda fue nombrado por von Siebold en el 'Lehrbuch' (Siebold y Stannius, 1848), y comprendía tres clases, Crustacea (incluyendo miriápodos), Arachnida e Insecta. Arthropoda correspondía por tanto a la vieja categoría lineana de Insecta. Desde entonces, han aparecido numerosas nuevas clasificaciones e hipótesis filogenéticas de los artrópodos. Aunque numerosos nuevos datos han aparecido en la literatura más reciente, el debate sobre la filogenia interna de los artrópodos y las relaciones entre sus grandes grupos es aun muy vigoroso (véanse los volúmenes: Edgecombe, 1998a; Fortey y Thomas, 1998). Por ejemplo, numerosas publicaciones recientes soportan la hipótesis tradicional de que Mandibulata (Crustacea + Myriapoda + Hexapoda) es grupo hermano de Chelicerata, con Crustacea siendo grupo hermano de Atelocerata (Myriapoda + Hexapoda) (Fig. 1A: Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1995, 1998a, 1998b). Por el contrario, algunos autores consideran que los crustáceos están más estrechamente relacionados con los quelicerados (y grupos fósiles como los trilobites) que con los atelocerados (Fig. 1B: Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Briggs et al., 1992; Budd, 1993, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998). Finalmente, varios análisis filogenéticos de genes ribosómicos (Turbeville et al., 1991; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Giribet y Ribera, 1998), ordenación de genes mitocondriales (Boore et al., 1995, 1998), y datos del desarrollo del sistema nervioso (Whittington et al., 1996; Averof y Akam, 1995; Dohle, 1998; Nilsson y Osorio, 1998), proponen una relación de parentesco entre Crustacea y Hexapoda.

Monofiletismo versus di/polifiletismo

Una vez definidos los artrópodos como un grupo de animales triploblásticos pertenecientes al clado que agrupa a otros animales con muda cuticular (= Ecdysozoa; Aguinaldo et al., 1997; Giribet y Ribera, 1998; Giribet, este volumen), la filogenia interna de los artrópodos constituye uno de los problemas más debatidos en la sistemática zoológica, y han sido propuestas numerosas hipótesis acerca de las relaciones entre dichos grupos. Considerados como un grupo monofilético desde muy antiguo (p. ej. Siebold y Stannius, 1848; Haeckel, 1866; Snodgrass, 1938), Tiegs (1947) y Tiegs y Manton (1958) sugirieron que los artrópodos eran difiléticos. Propusieron así la existencia de dos clados, uno que agrupaba Onychophora + Myriapoda + Hexapoda (denominado "Uniramia"), y otro que comprendía los grupos Trilobita + Crustacea + Chelicerata (más tarde denominado "TCC" por Cisne, 1974) (Fig. 1C). La teoría difiletista suponía que los caracteres utilizados para definir la monofilia de los artrópodos (como la presencia de un exoesqueleto de quitina, ojos compuestos, y apéndices articulados) eran convergencias debidas a un modo de vida similar.

Manton (1964, 1966, 1972, 1973, 1979) y Anderson (1973, 1979) extendieron la teoría difiletista a una polifiletista, en la que únicamente mantenían el clado Uniramia pro-

puesto por Tieggs (1947) (Fig. 1D). Manton propuso que las mandíbulas de crustáceos no eran homólogas a las de miriápodos y hexápodos, aunque no propuso ninguna relación específica de crustáceos ni de quelicerados con otros grupos. Anderson (1979) proporcionó otra posible fuente de evidencia, los mapas de destino del desarrollo embrionario, que muestran una similitud entre anélidos, onicóforos y Atelocerata (Myriapoda + Hexapoda). Posteriormente Schram (1978) se unió a los defensores de la teoría polifiletista, y propuso una relación entre picnogónidos y quelicerados basándose también en los mapas de destino del desarrollo embrionario.

Kristensen (1975, 1981) y Weygoldt (1979, 1986) criticaron los argumentos de Manton acerca de la no-homología de las mandíbulas de los artrópodos. Manton argumentaba que las mandíbulas de los diferentes grupos de artrópodos son demasiado diferentes para ser homólogas. Pero el grado de apomorfía de un carácter no es un argumento en contra de la homología (Hennig, 1966), sino que simplemente indica que ambas estructuras han divergido mucho desde que el ancestro común de ambos grupos se separó. Además, nuevos estudios sobre la morfología mandibular (Kukalová-Peck, 1992, 1998) y sobre el desarrollo de las mandíbulas en diferentes grupos de artrópodos (Panganiban et al., 1995; Popadić et al., 1996; 1998; Scholtz et al., 1998) sugieren lo contrario. Kukalová-Peck (1992, 1998) concluyó que los Uniramia no forman así un grupo natural, y que los artrópodos y los Mandibulata son monofiléticos (véase también Shear 1992; Wägele 1993). Sin embargo, los argumentos de Kukalová-Peck (1992), Shear (1992), y Wägele (1993) en contra de la hipótesis de Manton han sido criticados recientemente por Fryer (1996, 1998) que expone su visión polifiletista basada en los mismos argumentos utilizados por Manton, aunque sin presentar ningún análisis filogenético que soporte esta idea.

El segundo argumento, el de los mapas del desarrollo embrionario, fue revisado por Weygoldt (1979), que cuestionó si las ordenaciones propuestas son realmente características de los grupos muestreados. Finalmente, el principal argumento a favor de la monofilia de los artrópodos es la existencia de varias sinapomorfias compartidas por todos ellos (Boudreaux, 1979; Weygoldt, 1986; Wheeler et al., 1993; Wägele, 1993; Wheeler, 1998a, 1998b). A pesar de que Manton (1973), Anderson (1979) y Schram (1986) hayan intentado contradecir muchos de esos caracteres por considerarlos "propensos a la convergencia", hasta el momento no ha aparecido ningún análisis cladista completo que favorezca un origen múltiple de los artrópodos.

Para resumir, las principales hipótesis filogenéticas de los grandes grupos de artrópodos actuales basadas en estudios morfológicos proponen que:

- (A) Los artrópodos son monofiléticos, y se dividen en dos líneas evolutivas actuales, Chelicerata, y Mandibulata (Crustacea + Atelocerata) (Snodgrass, 1938; Boudreaux, 1979a, 1979b; Weygoldt, 1979, 1986; Kukalová-Peck, 1992, 1998; Shear, 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b) (Fig. 1A).
- (B) Los artrópodos son monofiléticos, y se dividen en dos líneas evolutivas, Atelocerata y Schizoramia (Crustacea + Chelicerata) (Cisne, 1974; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Briggs et al., 1992; Budd, 1993, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998; partición morfológica de Zrzavý et al., 1998) (Fig. 1B).
- (C) Los artrópodos son monofiléticos, pero incluyen a los Onychophora como grupo hermano de Atelocerata,

formando los Uniramia (Meglitsch y Schram, 1991; Schram, 1991) (Fig. 1C).

- (D) Los artrópodos son di/polifiléticos. Los onicóforos son el grupo hermano de Atelocerata, constituyendo los Uniramia (a veces incluyendo a los Tardigrada) (Tieggs y Manton, 1958; Manton, 1964, 1966, 1972, 1973, 1979; Anderson, 1973, 1979; Schram, 1978; Willmer, 1990; Fryer, 1996, 1998) (Figs. 1C-D). Esta teoría comporta que el tipo de organización artropodiana evolucionó independientemente por lo menos tres veces: en Chelicerata, en Crustacea y en Atelocerata (Manton y seguidores); o dos veces, en Schizoramia y en Atelocerata (Hessler y Newman, 1975; Bergström, 1992; Budd, 1993).

Los conceptos de Mandibulata, Atelocerata, Schizoramia y Uniramia

El concepto de Mandibulata (Snodgrass, 1938) considera que los grupos que presentan mandíbulas (crustáceos, miriápodos y hexápodos) forman un grupo natural (p. ej. Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Boudreaux, 1987; Kukalová-Peck, 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler 1998a, 1998b). Esta hipótesis ha sido desafiada varias veces: (1) por el concepto mantoniano de Uniramia (que agrupa Onychophora + Atelocerata) (Tieggs y Manton, 1958; Manton, 1964, 1966, 1972, 1973, 1979; Anderson, 1973, 1979; Schram, 1978; Willmer, 1990; Fryer, 1996, 1998); (2) por análisis morfológicos basados principalmente en datos paleontológicos (Cisne, 1974; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Briggs et al., 1992; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998) aunque también en algunos análisis incluyendo únicamente grupos actuales (Zrzavý et al., 1998); y (3) por algunos análisis moleculares, que plantean la posibilidad de la monofilia de (Myriapoda + Chelicerata) (Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Aguinaldo et al., 1997).

Mandibulata, en el sentido literal propuesto por Snodgrass, sugiere también la monofilia de Atelocerata (= Myriapoda + Hexapoda; a este grupo también se le denomina Tracheata). La monofilia de Atelocerata está apoyada principalmente por datos morfológicos (Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Bergström, 1992; Briggs et al., 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Fortey et al., 1997; Emerson y Schram, 1998; Kraus, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b), o datos combinados de morfología y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b). Sin embargo, la monofilia estricta de Atelocerata no está soportada por ninguno de los análisis únicamente moleculares publicados hasta el momento (Turbeville et al., 1991; Boore et al., 1995, 1998; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Aguinaldo et al., 1997; Regier y Shultz, 1997², 1998; Colgan et al., 1998; Giribet y Ribera, 1998) o por las particiones moleculares de algunos análisis combinados de datos morfológicos y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b).

El concepto de Schizoramia, un taxon que agrupa a Chelicerata y Crustacea (y a algunos 'trilobitomorfos'), ha sido propuesto, principalmente, por carcinólogos y paleontó-

² La monofilia de Atelocerata está soportada por los análisis de parsimonia de EF-1 α , pero no por los análisis de distancias genéticas. Atelocerata tampoco está soportada por los análisis de POLII, o por los análisis combinados de EF-1 α + POLII.

puesto por Tiegs (1947) (Fig. 1D). Manton propuso que las mandíbulas de crustáceos no eran homólogas a las de miriápodos y hexápodos, aunque no propuso ninguna relación específica de crustáceos ni de quelicerados con otros grupos. Anderson (1979) proporcionó otra posible fuente de evidencia, los mapas de destino del desarrollo embrionario, que muestran una similitud entre anélidos, onicóforos y Atelocerata (Myriapoda + Hexapoda). Posteriormente Schram (1978) se unió a los defensores de la teoría polifiletista, y propuso una relación entre picnogónidos y quelicerados basándose también en los mapas de destino del desarrollo embrionario.

Kristensen (1975, 1981) y Weygoldt (1979, 1986) criticaron los argumentos de Manton acerca de la no-homología de las mandíbulas de los artrópodos. Manton argumentaba que las mandíbulas de los diferentes grupos de artrópodos son demasiado diferentes para ser homólogas. Pero el grado de apomorfía de un carácter no es un argumento en contra de la homología (Hennig, 1966), sino que simplemente indica que ambas estructuras han divergido mucho desde que el ancestro común de ambos grupos se separó. Además, nuevos estudios sobre la morfología mandibular (Kukalová-Peck, 1992, 1998) y sobre el desarrollo de las mandíbulas en diferentes grupos de artrópodos (Panganiban et al., 1995; Popadić et al., 1996; 1998; Scholtz et al., 1998) sugieren lo contrario. Kukalová-Peck (1992, 1998) concluyó que los Uniramia no forman así un grupo natural, y que los artrópodos y los Mandibulata son monofiléticos (véase también Shear 1992; Wägele 1993). Sin embargo, los argumentos de Kukalová-Peck (1992), Shear (1992), y Wägele (1993) en contra de la hipótesis de Manton han sido criticados recientemente por Fryer (1996, 1998) que expone su visión polifiletista basada en los mismos argumentos utilizados por Manton, aunque sin presentar ningún análisis filogenético que soporte esta idea.

El segundo argumento, el de los mapas del desarrollo embrionario, fue revisado por Weygoldt (1979), que cuestionó si las ordenaciones propuestas son realmente características de los grupos muestreados. Finalmente, el principal argumento a favor de la monofilia de los artrópodos es la existencia de varias sinapomorfias compartidas por todos ellos (Boudreaux, 1979; Weygoldt, 1986; Wheeler et al., 1993; Wägele, 1993; Wheeler, 1998a, 1998b). A pesar de que Manton (1973), Anderson (1979) y Schram (1986) hayan intentado contradecir muchos de esos caracteres por considerarlos "propensos a la convergencia", hasta el momento no ha aparecido ningún análisis cladista completo que favorezca un origen múltiple de los artrópodos.

Para resumir, las principales hipótesis filogenéticas de los grandes grupos de artrópodos actuales basadas en estudios morfológicos proponen que:

- (A) Los artrópodos son monofiléticos, y se dividen en dos líneas evolutivas actuales, Chelicerata, y Mandibulata (Crustacea + Atelocerata) (Snodgrass, 1938; Boudreaux, 1979a, 1979b; Weygoldt, 1979, 1986; Kukalová-Peck, 1992, 1998; Shear, 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b) (Fig. 1A).
- (B) Los artrópodos son monofiléticos, y se dividen en dos líneas evolutivas, Atelocerata y Schizoramia (Crustacea + Chelicerata) (Cisne, 1974; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Briggs et al., 1992; Budd, 1993, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998; partición morfológica de Zrzavý et al., 1998) (Fig. 1B).
- (C) Los artrópodos son monofiléticos, pero incluyen a los Onychophora como grupo hermano de Atelocerata,

formando los Uniramia (Meglitsch y Schram, 1991; Schram, 1991) (Fig. 1C).

- (D) Los artrópodos son di/polifiléticos. Los onicóforos son el grupo hermano de Atelocerata, constituyendo los Uniramia (a veces incluyendo a los Tardigrada) (Tiegs y Manton, 1958; Manton, 1964, 1966, 1972, 1973, 1979; Anderson, 1973, 1979; Schram, 1978; Willmer, 1990; Fryer, 1996, 1998) (Figs. 1C-D). Esta teoría comporta que el tipo de organización artropodiana evolucionó independientemente por lo menos tres veces: en Chelicerata, en Crustacea y en Atelocerata (Manton y seguidores); o dos veces, en Schizoramia y en Atelocerata (Hessler y Newman, 1975; Bergström, 1992; Budd, 1993).

Los conceptos de Mandibulata, Atelocerata, Schizoramia y Uniramia

El concepto de *Mandibulata* (Snodgrass, 1938) considera que los grupos que presentan mandíbulas (crustáceos, miriápodos y hexápodos) forman un grupo natural (p. ej. Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Boudreaux, 1987; Kukalová-Peck, 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler 1998a, 1998b). Esta hipótesis ha sido desafiada varias veces: (1) por el concepto mantoniano de Uniramia (que agrupa Onychophora + Atelocerata) (Tiegs y Manton, 1958; Manton, 1964, 1966, 1972, 1973, 1979; Anderson, 1973, 1979; Schram, 1978; Willmer, 1990; Fryer, 1996, 1998); (2) por análisis morfológicos basados principalmente en datos paleontológicos (Cisne, 1974; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Briggs et al., 1992; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998) aunque también en algunos análisis incluyendo únicamente grupos actuales (Zrzavý et al., 1998); y (3) por algunos análisis moleculares, que plantean la posibilidad de la monofilia de (Myriapoda + Chelicerata) (Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Aguinaldo et al., 1997).

Mandibulata, en el sentido literal propuesto por Snodgrass, sugiere también la monofilia de *Atelocerata* (= Myriapoda + Hexapoda; a este grupo también se le denomina Tracheata). La monofilia de *Atelocerata* está apoyada principalmente por datos morfológicos (Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Bergström, 1992; Briggs et al., 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Fortey et al., 1997; Emerson y Schram, 1998; Kraus, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b), o datos combinados de morfología y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b). Sin embargo, la monofilia estricta de *Atelocerata* no está soportada por ninguno de los análisis únicamente moleculares publicados hasta el momento (Turbeville et al., 1991; Boore et al., 1995, 1998; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Aguinaldo et al., 1997; Regier y Shultz, 1997², 1998; Colgan et al., 1998; Giribet y Ribera, 1998) o por las particiones moleculares de algunos análisis combinados de datos morfológicos y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b).

El concepto de *Schizoramia*, un taxon que agrupa a Chelicerata y Crustacea (y a algunos 'trilobitomorfos'), ha sido propuesto, principalmente, por carcinólogos y paleontó-

² La monofilia de *Atelocerata* está soportada por los análisis de parsimonia de EF-1 α , pero no por los análisis de distancias genéticas. *Atelocerata* tampoco está soportada por los análisis de POLII, o por los análisis combinados de EF-1 α + POLII.

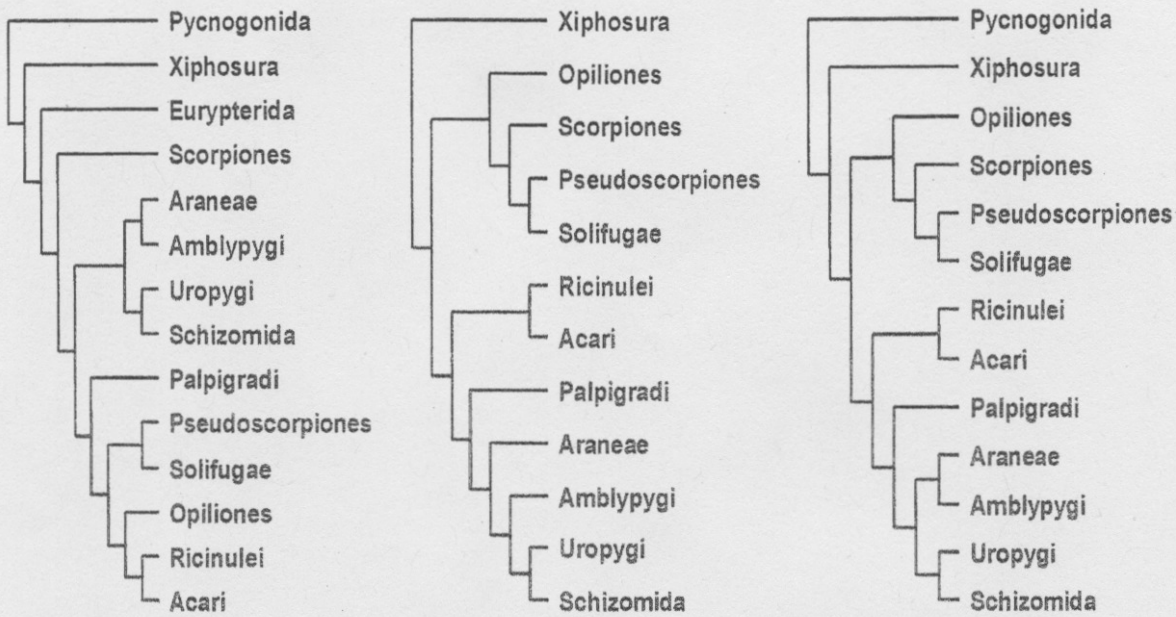


Fig. 2.- Hipótesis filogenéticas de Chelicerata. Izquierda: análisis morfológico de Weygoldt y Paulus (1979). Centro: análisis morfológico de Shultz (1990); Derecha: análisis combinado (morfológico y molecular) de Wheeler y Hayashi (1998).

logos (Cisne, 1974; Hessler y Newman, 1975; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Bergström, 1992; Briggs et al., 1992; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Fortey et al., 1997; Emerson y Schram, 1998). Este concepto desafía la hipótesis de que los artrópodos con mandíbulas (Mandibulata) forman un grupo natural, y se basa en el concepto mantoniano de la presencia de apéndices unirrámeos *versus* polirrámeos (véase una discusión morfológica en Kukalová-Peck, 1991, 1992, 1998; Shear, 1992; Wägele, 1993). El concepto de Schizoramia no está soportado por los análisis combinados de datos morfológicos y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b; Zrzavý et al., 1998), que corroboran la monofilia de Mandibulata.

Por último, el concepto de *Uniramia* (Tiegs y Manton, 1958; Manton, 1964, 1966, 1972, 1973, 1979; Anderson, 1973, 1979; Fryer, 1996, 1998) se basa en la presunta relación de grupos hermanos entre Onychophora y Atelocerata. Esta hipótesis ha sido rechazada por numerosos morfológicos y paleontólogos (Boudreaux, 1979a, 1979b; Weygoldt, 1986; Kukalová-Peck, 1991, 1992; Schram y Emerson, 1991; Shear, 1992; Wägele, 1993), así como por estudios simultáneos de datos morfológicos y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1995, 1998a, 1998b; Zrzavý et al., 1998). Ningún análisis de datos objetivo ha obtenido la monofilia de *Uniramia* (excepto los análisis de Meglitsch y Schram, 1991; Schram, 1991; pero véase un reanálisis de esos mismos datos por Schram y Ellis, 1994). Como comentan Štys y Zrzavý (1994), 'el concepto de *Uniramia* parece estar pasado de moda'.

LOS GRUPOS DE ARTRÓPODOS:

Chelicerata y Pycnogonida

Los quelicerados constituyen probablemente el grupo más homogéneo de artrópodos, aunque hay problemas de definición respecto a si los picnogónidos constituyen un grupo de quelicerados, o bien un grupo de artrópodos independiente. Generalmente, los picnogónidos se clasifican como el grupo

hermano o como un grupo interno de los quelicerados (véanse varias opiniones en Sharov, 1966; Manton, 1977; Boudreaux, 1979a, 1979b; Schram, 1986; Brusca y Brusca, 1990; Willmer, 1990; Bergström, 1992). Sin embargo, aunque en algunos casos se ha dudado de su condición artropodiana, varios análisis moleculares que han incluido datos de picnogónidos indican que constituyen claramente un grupo de artrópodos (Wheeler et al. 1993; Wheeler, 1995, 1998a, 1998b; Giribet, 1997; Colgan et al., 1998; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler y Hayashi, 1998), probablemente grupo hermano de los quelicerados (Wheeler et al. 1993; Wheeler, 1995, 1998a, 1998b; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler y Hayashi, 1998), o bien grupo hermano del resto de artrópodos, dependiendo de los parámetros utilizados en los análisis basados únicamente en datos moleculares (Giribet, 1997). La posición de los picnogónidos parece ser inestable en dichos análisis moleculares basados en genes ribosómicos.

Diversas hipótesis filogenéticas de los grandes grupos de quelicerados han sido formuladas basadas en análisis cladistas de datos morfológicos (Weygoldt y Paulus, 1979a, 1979b; Shultz, 1990; Wheeler y Hayashi, 1998) (Fig. 2), y moleculares (Wheeler y Hayashi, 1998). La monofilia del grupo (euquelicerados de acuerdo con algunos autores) no ha sido puesta en duda en ningún estudio morfológico serio, ni en ningún estudio molecular (Turbeville et al., 1991; Wheeler et al., 1993; Giribet et al., 1996; Regier y Shultz, 1997, 1998; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b; Wheeler y Hayashi, 1998), con la excepción de los análisis de H3 y U2, que por sí solos presentan poca resolución (Colgan et al., 1998).

En conclusión, Chelicerata constituye un grupo claramente monofilético, mientras que Pycnogonida parece ser el grupo hermano de Chelicerata, o bien el grupo de artrópodos más basal, hermano de (Chelicerata + Mandibulata). La adición de taxones fósiles parece ser clave para resolver la posición de este putativo clado basal de artrópodos, especialmente del picnogónido del Devónico *Palaeoisopus* (Bergström et al., 1980), que posee algunas sinapomorfias de Chelicerata (telson estiliforme; ano situado ventralmente en la base del telson) que no están presentes en los picnogónidos actuales.

Crustacea

Los crustáceos constituyen el grupo de artrópodos que presenta la máxima disparidad de planes estructurales, lo cual se refleja en la existencia de por lo menos cinco grandes grupos (clases de acuerdo con algunos autores): Remipedia, Cephalocarida, Branchiopoda, Maxillopoda y Malacostraca. La filogenia interna de crustáceos, se ha mostrado especialmente complicada. Los datos morfológicos (p. ej. Schram, 1986; Wilson, 1992; Briggs y Fortey, 1989; Briggs et al., 1993; Wills, 1998; Wills et al., 1998; Schram y Hof, 1998) y los moleculares (p. ej. Spears y Abele, 1998) son muy discordantes. Además de los problemas de su filogenia interna, tradicionalmente, los carcinólogos han tenido serias dificultades con la definición del estado filogenético (monofiletismo *versus* para/polifiletismo) de los crustáceos (véase Schram, 1986; Wägele, 1993; Schram y Hof, 1998 [Fig. 3]). Una explicación alternativa es que los crustáceos son parafiléticos respecto a Atelocerata (Lauterbach, 1983), o respecto a Chelicerata + Trilobitomorpha (Briggs y Fortey, 1989). Aunque los datos morfológicos actuales parecen sugerir la monofilia del grupo (Wheeler et al., 1993; Schram y Hof, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b). Sin embargo, la parafilia/polifilia de crustáceos (respecto a hexápodos) es obtenida en análisis moleculares del gen ribosómico ARNr 18S (Garey et al., 1996; Giribet et al., 1996; Giribet y Ribera, 1998; véase también los análisis sólo moleculares en Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b), aunque estos trabajos incluyen pocos datos de crustáceos. Los datos de EF-1 α (Regier y Shultz, 1997, 1998) parecen indicar también un origen polifilético de los crustáceos, que se dividirían en cuatro líneas: (1) Maxillopoda + Malacostraca, (2) Remipedia, (3) Ostracoda + Branchiopoda, y (4) Cephalocarida. Los genes H3 y U2 (Colgan et al., 1998) tampoco obtienen monofilia de crustáceos. Sin embargo, los análisis combinados de datos morfológicos y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b; Zrzavý et al., 1998) concluyen que los crustáceos constituyen un grupo monofilético.

En un trabajo no publicado (Edgecombe et al.) incluyendo morfología y los datos de los genes H3 y U2 de Colgan et al. (1998), la monofilia de crustáceos (incluyendo datos moleculares y morfológicos de las cinco 'clases') está soportada con un índice de Bremer de 13, aunque muchas de las sinapomorfias de crustáceos son optimizadas como simplesiomorfias cuando se consideran algunos grupos fósiles, tales como trilobites y otros quelicerados basales (véase Edgecombe y Ramsköld, 1999). La inclusión de los datos morfológicos de dichos fósiles en los análisis podría favorecer la hipótesis de Schizoramia, aunque de acuerdo con los datos morfológicos de especies actuales y con los datos moleculares, parece ser que los crustáceos son el grupo hermano de Atelocerata, constituyendo así ambos grupos el clado Mandibulata.

La escasez de datos moleculares de ciertos grupos 'clave' de crustáceos, ha dificultado el estudio de su monofilia/parafilia. Datos moleculares de Remipedia y Cephalocarida no han aparecido en la literatura hasta muy recientemente. Los primeros datos moleculares de Remipedia corresponden a las especies *Speleonectes tulumensis* (ARNr 18S [Spears y Abele, 1998]; EF-1 α [Regier y Shultz, 1998]), y *Lasionectes exleyi* (H3 y U2 [Colgan et al., 1998]), aunque la secuencia de ARNr 18S publicada por Spears y Abele (1998) es con toda probabilidad una contaminación fúngica, que además difiere completamente de la secuencia de *Speleonectes gironensis* (datos no publicados de los autores). Los datos disponibles para Cephalocarida corresponden a la especie *Hutchinsoniella macracantha* (ARNr 18S [Spears y Abele, 1998]; EF-1 α [Regier y Shultz, 1998]; H3 [Colgan et al., 1998]). Pero la

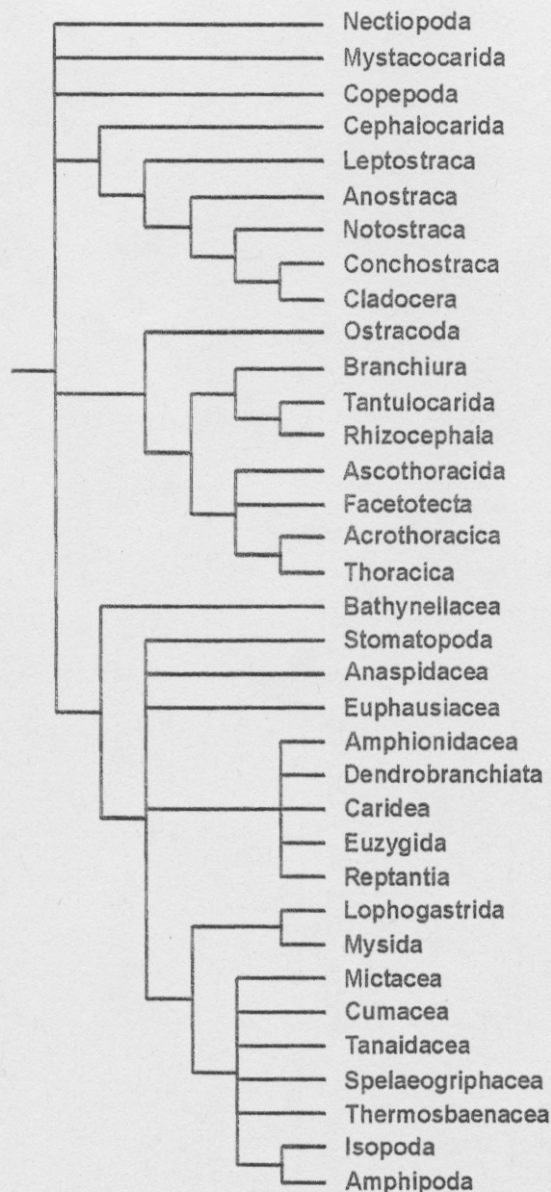


Fig. 3.- Hipótesis filogenética de Schram y Hof (1998) basada en el análisis morfológico de los grupos actuales de crustáceos.

adición de nuevos datos de Remipedia y Cephalocarida, contrariamente a las expectativas puestas en estos dos 'grupos clave', no ha hecho más que añadir nuevas dudas a la filogenia de éste ya de por sí, grupo controvertido.

Myriapoda

Basándose en análisis morfológicos, prácticamente todos los autores han aceptado la monofilia de Atelocerata (Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Bergström, 1992; Briggs et al., 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Fortey et al., 1997; Emerson y Schram, 1998; Kraus, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b), con pocas excepciones (por ejemplo, Zrzavý et al., 1998). Los miriápodos, en cambio, han sido considerados como un grupo parafilético en relación con los hexápodos, y la monofilia de los miriápodos ha sido defendida raramente basándose en datos morfológicos.

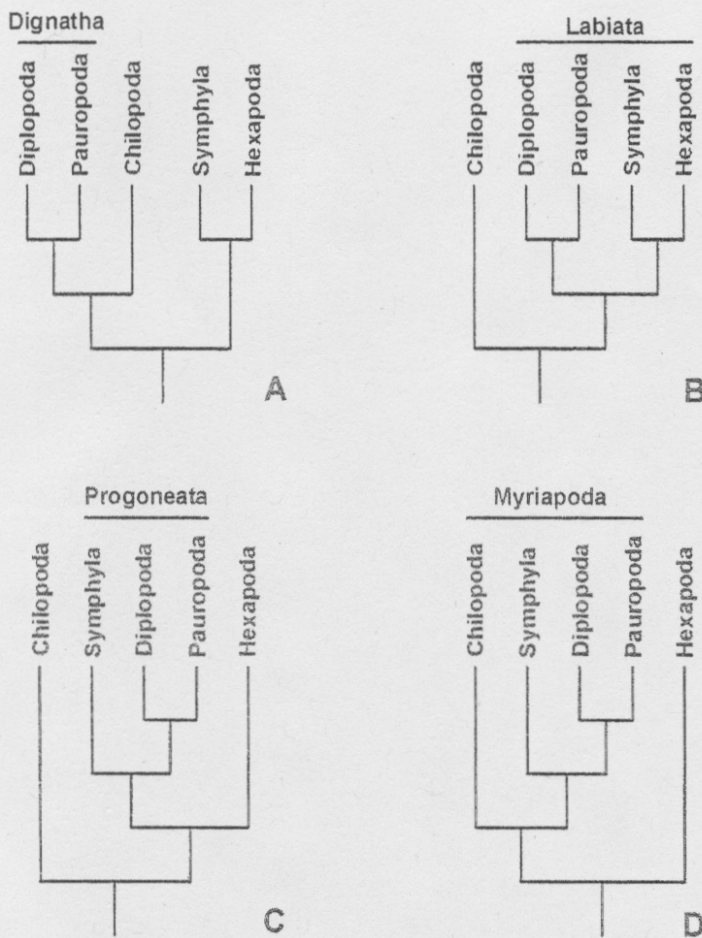


Fig. 4.- Hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los grupos de miriápodos: A) miriápodos parafileticos (Sharov, 1966); B) miriápodos parafileticos, monofilia de Labiata (Snodgrass, 1938); C) miriápodos parafileticos, monofilia de Progoneata (Dohle, 1980; Kraus y Kraus, 1994); D) miriápodos monofileticos, monofilia de Progoneata (Zrzavý et al., 1998).

Pocock (1893) fue el primero en proponer un origen parafiletico de los miriápodos y propuso clasificar a los Atelocerata en *Progoneata* (Symphyla, Paurópoda y Diplopoda) y *Opisthgoneata* (Chilópoda y Hexapoda). Snodgrass (1938) propuso la categoría *Labiata*, que agrupa a Diplopoda, Paurópoda, Symphyla y Hexapoda, dejando a Chilópoda como el grupo hermano de Labiata. Kaestner (1963) mantuvo la existencia de una clase denominada Myriapoda, que dividió en tres categorías: Chilópoda, *Dignatha* (= Diplopoda + Paurópoda) y *Trignatha* (= Symphyla), aunque a la vez asumía una relación entre Symphyla y Hexapoda, de acuerdo con la categoría *Labiata* propuesta por Snodgrass (1938). De este modo, él mismo cuestionaba indirectamente la monofilia de los miriápodos. Boudreaux (1979b, 1987) también mantuvo la clase Myriapoda, y la dividió en dos taxones, *Collifera* (= *Dignatha*) y *Atelopoda* (Symphyla y Chilópoda), y propuso una relación de grupos hermanos entre miriápodos y hexápodos. En total, por lo menos cuatro hipótesis básicas han sido propuestas:

1. Los miriápodos son parafileticos: ((Chilópoda (Diplopoda + Paurópoda)) (Symphyla + Hexapoda)) (Sharov, 1966) (Fig. 4A). Esta hipótesis se basa principalmente en la estructura cefálica y de las piezas bucales (labio) y no está soportada en la literatura actual.

- Los miriápodos son parafileticos, formando el clado *Labiata*: (Chilópoda ((Diplopoda + Paurópoda) (Symphyla + Hexapoda))) (Snodgrass, 1938) (Fig. 4B).
- Los miriápodos son parafileticos: (Chilópoda ((Symphyla (Diplopoda + Paurópoda)) Hexapoda)) (Dohle, 1980; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Kraus, 1998; Borucki, 1996; Wheeler, 1998b) (Fig. 4C).
- Los miriápodos son monofileticos (teniendo en cuenta diferentes relaciones internas; un ejemplo se puede ver en la Fig. 4D) (Manton, 1972, 1977; Anderson, 1973; Baccetti 1979; Boudreaux, 1979b, 1987; Jamieson, 1987; Wills et al., 1995, 1998; Zrzavý et al., 1998). Varias posibles sinapomorfias para los miriápodos han sido nombradas por Boudreaux (1979b) y por Brusca y Brusca (1990), aunque Shear (1998) ha criticado varios de los caracteres propuestos por Brusca y Brusca (1990). De acuerdo con Kristensen (1991), por lo menos la arquitectura del endoesqueleto cefálico debe ser una autapomorfia del clado.

Los análisis morfológicos más recientes han favorecido la parafilia de miriápodos, y consideran a *Progoneata* [((Symphyla + (Diplopoda + Paurópoda))] como el grupo hermano de Hexapoda (Dohle, 1980; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Borucki, 1996; Kraus, 1998). Dohle (1998) concluye que la evidencia morfológica provee un soporte claro para la monofilia de *Progoneata*, pero que no hay una evidencia clara para la monofilia de *Myriapoda*.

Esto refleja la idea de Dohle de que la ausencia de caracteres no tiene utilidad en la inferencia filogenética; varias de las posibles sinapomorfias de *Myriapoda* son reducciones/pérdidas (ausencia de ojos medianos; ausencia *descolopidia*; reducción de los pliegues paratergales). El rechazo a usar pérdida de caracteres como evidencia debe de haber ignorado los argumentos de la ultraestructura espermática para definir el clado *Myriapoda*. Baccetti (1979) y Jamieson (1987) defendían la monofilia de miriápodos en base al complejo acrosómico en monocapa, que en miriápodos carece del performatorium presente en otros artrópodos. El trabajo de Manton (1964) en la estructura y función del endoesqueleto cefálico también contradice el argumento de falta de evidencia para la monofilia de miriápodos. La abducción de la mandíbula mediante movimientos de los brazos anteriores del tentorio (el llamado "swinging tentorium") está presente exclusivamente en *Progoneata* y Chilópoda (excepto en *Scutigromorpha* y *Geophilomorpha*, en los cuales los movimientos mandibulares son musculares). Si la distribución de los túbulos de Malpighi en miriápodos (un único par en la zona de unión entre mesodeo y proctodeo, frente a los múltiples pares en el extremo anterior del proctodeo en hexápodos) es plesiomórfica o potencialmente apomórfica, es una cuestión aún debatida. Los oponentes de la monofilia de miriápodos han identificado unos pocos caracteres como sinapomorfias potenciales para la

hipótesis alternativa: Progoneata + Hexapoda. Kraus y Kraus (1994, 1996), y Kraus (1998) citan dos caracteres potencialmente apomórfitos para este grupo, vesícula y estilo coxales, y una boca rodeada por una placa maxilar formada por la parte basal de la segunda maxila. Sin embargo, la interpretación de la placa maxilar está contradicha por evidencias embriológicas, de inervación, expresión génica, y muscular (Dohle, 1998; Scholtz et al., 1998; contra Kraus y Kraus, 1994, 1996 basado en la morfología externa). La vesícula y estilo coxales exhiben un considerable grado de homoplasia (p. ej., ausencias de ambos en numerosos diplópodos; ausencia de estilo en paurópodos y Ellipura) y la homología es cuestionable (Dohle, 1980). Así concluimos que el debate morfológico sobre el estatus de Myriapoda *versus* Labiata no está zanjado, y la monofilia de miriápodos no puede ser rechazada con la evidencia actual.

Aunque diversos estudios moleculares parecen rechazar las hipótesis de la monofilia de Atelocerata, la hipótesis de la monofilia de los miriápodos (por lo menos quilópodos + diplópodos) está soportada por todos los análisis moleculares que han incluido a dichos grupos (Wheeler et al. 1993; Friedrich y Tautz 1995; Wheeler 1995; Regier y Shultz, 1997, 1998; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b), exceptuando el análisis de Colgan et al. (1998), aunque los análisis basados en datos del ARNr 18S han incluido, hasta el momento, únicamente datos de quilópodos y diplópodos. De hecho, el grupo (Chilopoda + Diplopoda) es el grupo de artrópodos más estable al análisis bajo diferentes parámetros (Wheeler, 1995). Los análisis combinados de datos morfológicos y moleculares de Wheeler (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a) soportan la monofilia de Chilopoda + Diplopoda, aunque al añadir datos morfológicos de Symphyla y Pauropoda (datos moleculares no disponibles), la hipótesis de la monofilia de Labiata es favorecida (Wheeler, 1998b).

Los datos moleculares publicados sobre miriápodos son aun escasos, y posiblemente constituyan hasta ahora el grupo de artrópodos peor representado. Datos del gen ARNr 18S de quilópodos y diplópodos han sido publicados por varios autores (Field et al., 1988; Wheeler et al., 1993; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Giribet y Ribera, 1998; Giribet et al., 1999a; Edgecombe et al., este volumen). Los primeros análisis de genes ribosómicos (18S y 28S) que utilizaron secuencias de simfilos y paurópodos han sido producidos recientemente (Giribet, 1997), aunque aun no han sido publicados formalmente. Si que se han publicado datos de simfilos para el EF-1 α y pol II (Regier y Shultz, 1997, 1998), H3 y U2 (Colgan et al., 1998). También hay datos disponibles de paurópodos de los genes H3 y U2 (Colgan et al., 1998). Las secuencias de los genes ribosómicos de simfilos y paurópodos son muy diferentes de las de otros miriápodos u otros artrópodos, dificultando enormemente los análisis filogenéticos (Giribet, 1997), mientras que los datos de Regier y Shultz (1997, 1998) claramente sitúan a los simfilos junto a los otros miriápodos (quilópodos y diplópodos).

La mono/parafilia de 'miriápodos' es aun tema de debate entre varios autores, debido al conflicto existente entre los datos morfológicos (que son ambiguos) y los moleculares

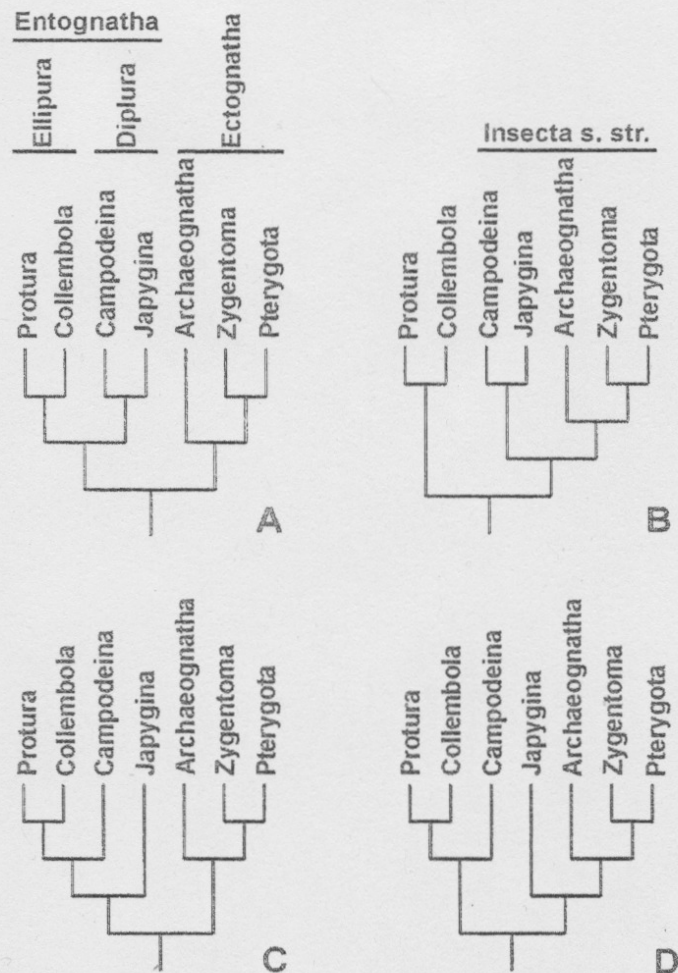


Fig. 5.- Hipótesis filogenéticas de los grupos basales de Hexapoda: A) monofilia de Entognatha (Hennig, 1969); B) monofilia de Insecta s. str. (Kukalová-Peck, 1987); C) monofilia de Entognatha, parafilia de Diplura (Štys y Bilinski, 1990); D) polifilia de Diplura (Štys et al., 1993).

(que sugieren monofilia), requiriendo probablemente datos adicionales de los grupos poco representados.

Hexapoda

La mayoría de estudios morfológicos modernos sobre filogenia de hexápodos parecen estar de acuerdo en la monofilia del grupo (p. ej. Hennig, 1969; Boudreaux, 1979b; Kristensen, 1981, 1991, 1998; Kukalová-Peck, 1991; Štys et al., 1993; Wheeler et al., 1993; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Kraus, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b; Willmann, 1998). La monofilia de **Ellipura** (o Parainsecta: Protura y Collembola), **Ectognatha** (Archaeognatha, Zygentoma y Pterygota), **Dicondylia** (Zygentoma y Pterygota), **Pterygota** y **Holometabola** son otros de los aspectos de la filogenia de los hexápodos ampliamente aceptados. Algunos de los problemas en la sistemática de los grupos basales de los hexápodos son si Entognatha (Ellipura y Diplura), y Diplura (Campodeina y Japygina), constituyen grupos monofiléticos (véase una revisión de las diferentes hipótesis en Štys y Zrzavý, 1994; Bitsch y Bitsch, 1998; Kristensen, 1998; Figs. 5A-D).

Los caracteres moleculares del ARNr 18S coinciden con la monofilia de Ectognatha (Carmean et al., 1992; Chalwatzis et al., 1996; Giribet et al., 1996; Whiting et al., 1997; Giribet y Ribera, 1998). Los datos de *Entognatha* son más escasos, y

si constituyen un grupo monofilético junto a Ectognatha (Friedrich y Tautz 1995) o un grupo parafilético (Giribet et al. 1996; Giribet y Ribera, 1998; Spears y Abele, 1998) parece depender de los grupos de crustáceos incluidos en los análisis. Asimismo, la partición molecular de Wheeler (1998b) no es congruente ni con la monofilia de Hexapoda ni Ectognatha, y los tres grupos de hexápodos entognatos (Collembola, Protura y Diplura) aparecen 'relacionados' con ciertos grupos de crustáceos.

La polifilia de hexápodos es inaceptable desde un punto de vista morfológico, aunque se obtiene constantemente en análisis moleculares (Giribet et al., 1996; Giribet y Ribera, 1998; Spears y Abele, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b), mientras que son siempre monofiléticos en análisis morfológicos y en análisis combinados de datos morfológicos y moleculares.

FILOGENIAS MOLECULARES

Hasta aquí se han revisado algunas de las distintas hipótesis presentadas en la literatura para las relaciones entre los grandes grupos de artrópodos, ya sean basadas en datos morfológicos o moleculares. A continuación pasamos a revisar la mayoría de trabajos publicados que aportan nuevos datos moleculares sobre la relación interna de los grandes grupos de artrópodos. Se ha pretendido ser lo más exhaustivo posible en esta sección, aunque se hace difícil extraer conclusiones ante resultados y análisis tan dispares. Sin embargo, tomamos la posición filosófica de considerar los análisis más completos (con más taxones e información, ya sea morfológica o molecular) como los más corroborados, y por tanto los que tienen un mayor poder explicativo.

La secuenciación de ADN para estudios filogenéticos de artrópodos de alto nivel se ha basado principalmente en los genes ribosómicos—particularmente el ARNr 18S (Abele et al., 1989; Turbeville et al., 1991; Wheeler et al., 1993; Spears et al., 1992, 1994; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996, 1999a, 1999b; Whiting et al., 1997; Giribet y Ribera, 1998; Spears y Abele, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b; Wheeler y Hayashi, 1998; Whiting, 1998; Edgecombe et al., este volumen); ARNr 28S (Friedrich y Tautz, 1995; Whiting et al., 1997; Wheeler, 1998a, 1998b; Wheeler y Hayashi, 1998; Whiting, 1998; Giribet et al., 1999a, 1999b; Edgecombe et al., este volumen); ARNr 12S (Ballard et al., 1992),—aunque también se han usado genes nucleares como el que codifica para la ubiquitina (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1999b), EF-1 α (Regier y Shultz, 1997, 1998; Shultz y Regier, 1997), POLII (Regier y Shultz, 1997), histona H3 ('H3') (Colgan et al., 1998), o U2 ARNsn ('U2') (Colgan et al., 1998).

La primera generación

El primer análisis molecular publicado incluyendo varios grupos de artrópodos fue el de Field et al. (1988), que trataba básicamente sobre las relaciones filogenéticas entre diez fila animales analizadas mediante distancias genéticas. En su estudio incluyeron secuencias parciales del ARNr 18S de los cuatro grupos principales de artrópodos: quelicerados (*Limulus*), miriápodos (*Spiroboles*), crustáceos (*Artemia*) e insectos (*Drosophila*), que aparecían como un grupo monofilético entre el resto de protóstomos. En el árbol presentado para los artrópodos, se observa la siguiente resolución: (*Spiroboles* (*Limulus* (*Artemia* + *Drosophila*))), siendo por tanto crustáceos e insectos grupos hermanos. Esta hipótesis no soporta el clado Mandibulata, aunque el escaso número de secuencias de

artrópodos analizadas podría haber influenciado los resultados obtenidos. Los análisis de parsimonia de estos mismos datos (Patterson, 1989) también soportaban la monofilia de los artrópodos. Sin embargo, Lake (1989, 1990) obtuvo parafilia de artrópodos utilizando el método de los invariantes (llamado también parsimonia evolutiva). En su artículo los artrópodos aparecían como un grupo parafilético entre protóstomos y deuteróstomos.

En su análisis para posicionar los pentastómidos dentro de los crustáceos, Abele et al. (1989) utilizaron secuencias completas del ARNr 18S de unos pocos artrópodos, que resultaban monofiléticos respecto a un anélido.

Turbeville et al. (1991) añadieron nuevas secuencias de quelicerados a sus datos previos (Field et al. 1988), y cambiaron la secuencia de *Drosophila* (Diptera) por una secuencia de *Tenebrio* (Coleoptera). En este trabajo concluyeron que los artrópodos y los quelicerados eran monofiléticos. Los quelicerados aparecían como el grupo hermano del resto de artrópodos (Mandibulata) en el análisis de Fitch-Margoliash, o bien como el grupo hermano del miriápodo (*Spiroboles*) en el análisis de parsimonia, mientras que el insecto (*Tenebrio*) y el crustáceo (*Procambarus*) siempre aparecían como grupos hermanos.

Ballard et al. (1992) analizaron secuencias del gen ribosómico mitocondrial 12S de 40 taxones terminales. Los resultados presentados por los autores implican que los onicóforos son artrópodos derivados, mientras que Atelocerata es parafilético. Los árboles de parsimonia y de *neighbor-joining* publicados por Ballard et al. (1992) proponen que Onychophora, Chelicerata y Crustacea emergen entre Myriapoda y Hexapoda. Estos resultados fueron vistos por Fortey y Thomas (1993) como '... un tributo de los estudios moleculares y un estímulo de nuevas ideas'. Sin embargo, Ballard et al. (1992) no presentaron los árboles más cortos obtenidos en los análisis (Carpenter et al., 1998; Wheeler, 1998a). Un reanálisis de estas secuencias muestra que los resultados originales son además dependientes de la alineación utilizada (Wägele y Stanjek, 1995), y otras alineaciones concluyen con la monofilia de los artrópodos excluyendo a los onicóforos.

Wheeler et al. (1993), utilizaron por primera vez un análisis simultáneo (*total evidence*) de secuencias parciales del ARNr 18S, ubiquitina, y de 100 caracteres morfológicos de artrópodos y otros protóstomos. También por primera vez se utiliza un amplio muestreo taxonómico, incluyendo dos moluscos, tres anélidos, dos onicóforos, un picnogónido, cinco quelicerados, dos crustáceos, dos miriápodos (un quilópodo y un diplópodo) y ocho hexápodos (todos ectognatos). Los resultados de este análisis apoyan un origen monofilético de los artrópodos y de Arthropoda + Onychophora. La ordenación interna de los artrópodos difiere entre los datos moleculares y el análisis simultáneo, que concluye con la existencia de una línea Mandibulata (crustáceos + miriápodos + hexápodos), aunque los crustáceos son considerados como el grupo hermano de Atelocerata. Estos resultados fueron posteriormente reanalizados y reafirmados (Wheeler, 1995).

Friedrich y Tautz (1995) utilizaron secuencias parciales de los genes ribosómicos 18S y 28S con el objeto de analizar las relaciones internas de los artrópodos, concluyendo que los artrópodos son monofiléticos (respecto a un anélido, un nematodo y dos cordados). Además, obtuvieron evidencias para la monofilia de los Chelicerata (un merostomado y un araneido), Myriapoda (un quilópodo y dos diplópodos), Crustacea (un branquiópodo y un malacostráceo) y Hexapoda (un colémbolo, un arqueognato y un coleóptero). Además, proponen una relación de grupos hermanos entre (Crustacea + Hexapoda) y entre (Myriapoda + Chelicerata), al igual que uno de los árboles presentados por Turbeville et al. (1991).

Boore et al. (1995) analizaron ordenaciones de genes mitocondriales de los cuatro grandes grupos de artrópodos (un merostomado, tres crustáceos, un insecto y un diplópodo), de un onicóforo y de algunos protóstomos. Sus resultados concluyen con un origen monofilético de artrópodos y de Mandibulata, pero no eran suficientes para resolver la filogenia interna de Mandibulata ni para determinar la posición de los onicóforos. Posteriormente (Boore et al., 1998) añadieron nuevos datos de tardígrados, y más artrópodos (entre ellos varios miriápodos y el crustáceo remipedio *Speleonectes*). Los nuevos datos siguen sugiriendo un origen monofilético de artrópodos, aunque no soportan la monofilia de Mandibulata, y sí una relación de grupos hermanos entre crustáceos y hexápodos, excluyendo a miriápodos.

Giribet et al. (1996) utilizaron por primera vez secuencias completas del gen ribosómico 18S con el objeto de posicionar los tardígrados dentro del reino animal, así como de analizar las relaciones internas de los diferentes grupos de artrópodos. Los análisis sugieren que artrópodos y tardígrados forman un grupo monofilético, posiblemente con los tardígrados como grupo hermano del resto de artrópodos; que hexápodos y crustáceos forman un grupo monofilético; y que posiblemente quelicerados y miriápodos son también monofiléticos, aunque la monofilia de Mandibulata también se obtiene en uno de los análisis. Estos resultados están de acuerdo con los análisis previos de secuencias parciales de genes ribosómicos de otros autores (Turbeville et al., 1991; Wheeler et al., 1993; Friedrich y Tautz, 1995).

Aguinaldo et al. (1997; véase también Aguinaldo y Lake, 1998) han estudiado la relación filogenética de los artrópodos respecto a otros fila de metazoos, relacionándolos con una serie de grupos de 'asquelmintos' que presentan muda de la cutícula. Sin embargo el número de taxones incluidos en el análisis es pobre y falla en reconstruir la monofilia de los artrópodos.

La mayoría de los trabajos presentados hasta aquí constituyen lo que llamamos la 'primera generación' de trabajos incluyendo datos moleculares de artrópodos. Todos estos trabajos, más o menos pioneros, presentan deficiencias en el muestreo taxonómico de cada gran grupo de artrópodos. Por ejemplo, excepto el trabajo de Wheeler et al. (1993) ningún otro trabajo presenta datos de picnogónidos. Tampoco ninguno de estos trabajos presenta dato alguno de otros importantes grupos de artrópodos como Symphyla, Pauropoda, Cephalocarida, o Entognatha (con excepción de algún trabajo que presenta datos de Colembolla). Estas deficiencias han ido corrigiéndose en algunos de los trabajos que llamamos 'de segunda generación', como los que presentamos a continuación.

La segunda generación

Regier y Shultz (1997, 1998) incorporaron un nuevo marcador molecular al estudio filogenético de los artrópodos, además de utilizar secuencias de casi todos los grandes grupos de artrópodos. Así, estudiaron el EF-1 α y pol II de 17 artrópodos, incluyendo por primera vez datos moleculares de simfilos. Los análisis del EF-1 α muestran la monofilia de varios clados de artrópodos reconocidos en estudios morfológicos, incluyendo Myriapoda (Chilopoda + Diplopoda + Symphyla), Diplopoda, Hexapoda, Insecta, Branchiopoda, Chelicerata, Arachnida y Malacostraca. Contrariamente a lo propuesto en otros estudios, Malacostraca aparece como grupo hermano del resto de artrópodos, mientras que Branchiopoda parece estar relacionado más estrechamente con hexápodos y miriápodos que con los crustáceos malacostráceos. Los análisis de la POLII (11

artrópodos) son en general consistentes con los análisis de EF-1 α , y soportan la existencia de un clado de Hexapoda + Branchiopoda, contradiciendo la monofilia de Atelocerata. Posteriormente, Regier y Shultz (1998) añadieron nuevos datos del EF-1 α (incluyendo, entre otros, Remipedia y Cephalocarida). En este análisis, los crustáceos aparecen como un grupo polifilético dividido en cuatro clados (Maxillopoda + Malacostraca), Remipedia, (Ostracoda + Branchiopoda) y Cephalocarida. Myriapoda (Chilopoda + Diplopoda + Symphyla), Diplopoda, Hexapoda, Insecta, Pycnogonida, y Chelicerata, aparecen como grupos monofiléticos. Sin embargo, Atelocerata no aparece como un grupo monofilético, porque incluye a Cephalocarida como grupo hermano de Myriapoda. La primera división de artrópodos carece de resolución (en el árbol consenso, consta de una politomía que contiene (Maxillopoda + Malacostraca), Pycnogonida, y el resto de artrópodos. Este último clado aparece también como una politomía en el árbol consenso, con tres clados: Chelicerata, Remipedia, y el resto de Mandibulata.

Colgan et al. (1998) presentaron una matriz de artrópodos incorporando otro nuevo sistema de marcadores moleculares. En este caso, secuencias del gen que codifica para la histona H3 (31 especies) y para la unidad pequeña del RNA U2 (29 especies). Este trabajo incorpora una gran cantidad de grupos de artrópodos (primeros datos moleculares de paupódos; también datos de simfilos, remipedios y cefalocáridos, entre otros). Sin embargo, la resolución de estos dos genes es poco congruente con la morfología, quizás por la poca información contenida en los fragmentos secuenciados (350 y 133 bases, respectivamente).

Giribet y Ribera (1998) analizaron secuencias completas del gen 18S ARNr de 24 artrópodos en un amplio contexto para situar a los artrópodos en el reino animal. Numerosos grupos de artrópodos reconocidos en análisis morfológicos aparecen como grupos monofiléticos: Pycnogonida, Chelicerata, Pycnogonida + Chelicerata, Mandibulata, Chilopoda, Diplopoda, Chilopoda + Diplopoda, y Ectognatha. Sin embargo, Hexapoda, Atelocerata o Crustacea no forman grupos monofiléticos, como había ido apareciendo en análisis previos de secuencias del gen ARNr 18S (Turbeville et al., 1991; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996).

Wheeler (1998b) analizó secuencias parciales de los genes ribosómicos 18S y 28S, junto con una matriz de 552 caracteres morfológicos, para 90 taxones supraespecíficos (31 de ellos sin datos moleculares). Este análisis, que es el más extenso publicado hasta el momento, concluye con la monofilia de Pycnogonida + Chelicerata, Chelicerata, Mandibulata, Crustacea, Atelocerata, Labiata, Hexapoda e Insecta. Esta topología es similar a la obtenida para los datos morfológicos por sí solos. En otro análisis similar, esta vez con datos también del gen nuclear ubiquitina (Wheeler, 1998a), se llega a conclusiones muy similares. Las topologías obtenidas en estos análisis son consistentes con la hipótesis clásica de Snodgrass (1938).

Zrzavý et al. (1998) analizaron una matriz morfológica de 27 taxones supraespecíficos combinada con una matriz molecular para 14 de esos taxones. Los resultados morfológicos muestran la división entre Atelocerata y Schizoramia, siendo los crustáceos polifiléticos, mientras que todos los otros grandes grupos resultan monofiléticos. Este es el único análisis morfológico de taxones actuales que soporta la hipótesis de Schizoramia. El análisis combinado muestra, por el contrario, monofilia de Mandibulata, de Crustacea, Hexapoda y Myriapoda. Este análisis soporta además la monofilia de Crustacea + Hexapoda (= Pancrustacea) por primera vez basándose en un análisis combinado de datos morfológicos y

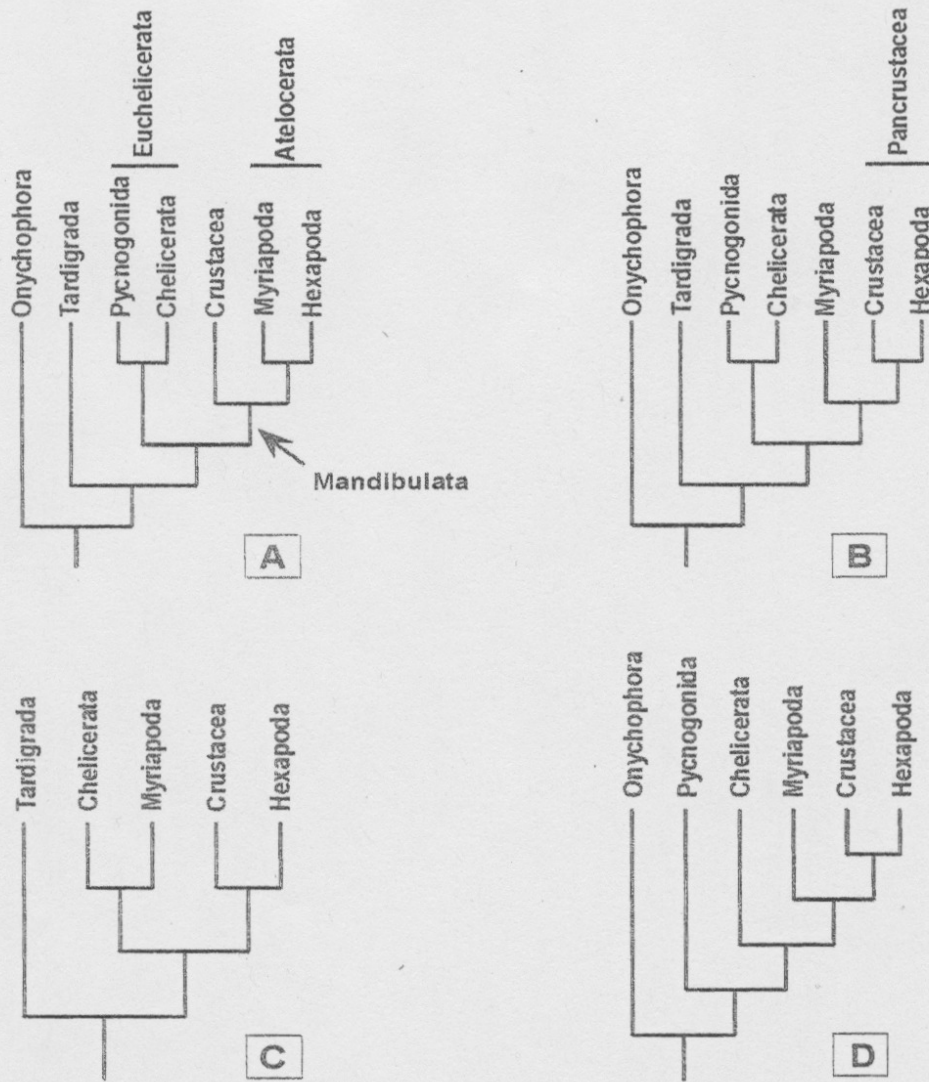


Fig. 6.- Diversas hipótesis filogenéticas de los grandes grupos de artrópodos propuestas en trabajos moleculares o análisis combinados de datos morfológicos y moleculares: A) monofilia de Mandibulata y Atelocerata (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b); B) monofilia de Mandibulata y Pancrustacea (Giribet y Ribera, 1998); C) monofilia de Chelicerata + Myriapoda y Pancrustacea (Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996); D) Pycnogonida como grupo hermano del resto de artrópodos, monofilia de Mandibulata, monofilia de Pancrustacea (Zrzavý et al., 1998).

moleculares. Pycnogonida representa el grupo hermano del resto de artrópodos.

Giribet y Ribera (en prensa) decidieron explorar una serie de parámetros (gaps y transversiones/transiciones) para la matriz molecular (ARNr 18S y ARNr 28S) de artrópodos más extensa que se ha explorado hasta el momento. En ese trabajo se utilizan secuencias de 139 especies, representando todas las 'clases' de artrópodos actuales, excepto Remipedia y Cephalocarida. La gran heterogeneidad en las secuencias utilizadas (desde 1.350 bases en símfilos, hasta 2.700 bases en algunos quilópodos) hace que la posición de las especies con estas secuencias poco usuales sea difícil y muestra la necesidad de combinar los genes ribosómicos (para los cuales ya hay una buena representación de casi todos los grupos) con otras formas de información, ya sean morfológicas o moleculares. La monofilia de Pycnogonida, Chelicerata, Chilopoda, Chilognatha, Malacostraca, Branchiopoda (excluyendo

Daphnia), Dicondylia, Ectognatha e Insecta aparece bajo la mayoría de parámetros. La posición de Symphyla, Pauropoda, los grupos de Entognatha (Protura, Diplura y Collembola), Onychophora y *Daphnia* son las más inestables en el rango de parámetros estudiado. La monofilia estricta de Artrópodos no es obtenida bajo ninguno de los parámetros, ya sea porque alguno de los grupos externos de Ecdysozoa aparece dentro de los artrópodos (Tardigrada, Onychophora o Nematomorpha), o bien porque alguna de las secuencias 'aberrantes' aparece entre los grupos externos (*Daphnia*, Pauropoda, Symphyla, Diptera, o Cirripedia). En general, Pycnogonida, Chelicerata y Myriapoda aparecen entre los grupos basales de artrópodos, con diversas ordenaciones. Crustáceos y hexápodos aparecen como grupos derivados, aunque ninguno de los dos es estrictamente monofilético bajo ningún conjunto de parámetros. Además, algunas veces incluyen secuencias de Symphyla o Pauropoda.

HIPÓTESIS DE RELACIONES ENTRE LOS GRANDES GRUPOS DE ARTRÓPODOS:

Finalmente, en esta sección queremos dejar abierto el debate más moderno sobre filogenia interna de artrópodos. Debido a que la monofilia de artrópodos ha quedado suficientemente demostrada empíricamente (los únicos autores que se oponen a su monofilia no presentan análisis empíricos, sino simples disquisiciones metafísicas), queremos concluir con el debate más acérrimo que enfrenta, por un lado a los datos puramente moleculares con los puramente neontológicos (hipótesis de *Atelocerata* versus *Pancrustacea*, ver fig. 6), y por otro lado a los datos puramente paleontológicos frente a los datos derivados de los taxones actuales (hipótesis de *Mandibulata* versus *Schizoramia*). Los otros aspectos menos generales (monofilia de *Crustacea*, de *Myriapoda*, de *Hexapoda*, y posición de *Pycnogonida*) han sido suficientemente tratados en secciones anteriores.

¿*Atelocerata* o *Pancrustacea*?

Como se ha comentado previamente, dos hipótesis alternativas mutuamente excluyentes están siendo debatidas en numerosos artículos sobre filogenia y evolución de artrópodos: ¿cuál de los dos grupos, *Atelocerata* o *Pancrustacea* es un grupo natural?

El término *Pancrustacea* fue introducido por Zrzavý y Štys (1997; véase también Zrzavý et al., 1998) para indicar un posible origen de hexápodos a partir de crustáceos (crustáceos parafiléticos con respecto a hexápodos), o bien una relación de grupos hermanos (si los dos grupos resultan monofiléticos). Este término está inspirado principalmente en varios análisis de datos moleculares publicados, en los que crustáceos y hexápodos se agrupan excluyendo a miriápodos (Field et al., 1998; Turbeville et al., 1991; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Giribet y Ribera, 1998).

La hipótesis alternativa, la monofilia de *Atelocerata*, por el contrario está soportada por la mayoría de análisis morfológicos (Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Bergström, 1992; Briggs et al., 1992; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Kraus y Kraus, 1994, 1996; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998; Kraus, 1998; Wheeler, 1998a, 1998b). Algunas de las posibles sinapomorfias de *Atelocerata* serían: pérdida del segundo par de antenas, presencia de túbulos de Malpighi, órganos postantennales y presencia de tráqueas (Dohle, 1998); además de la presencia de apéndices unirrámeos, cuerpo adiposo cefálico (*cephalic fat body*), un único músculo pretarsal (el depresor) y brazos tentoriales anteriores (pretentorio).

Aparte de los resultados obtenidos del análisis de secuencias de genes ribosómicos (Field et al., 1998; Turbeville et al., 1991; Friedrich y Tautz, 1995; Giribet et al., 1996; Giribet y Ribera, 1998), de un análisis combinado de datos moleculares y morfológicos (Zrzavý et al., 1998) y de datos derivados de la reordenación de genes mitocondriales (Boore et al., 1995, 1998), los argumentos utilizados en favor de la teoría de *Pancrustacea* se basan principalmente en la idea de que los caracteres principales que soportan la monofilia de *Atelocerata* son propensos a la convergencia (véase Averof y Akam, 1995; Friedrich y Tautz, 1995; Dohle, 1998). Además, se han propuesto una serie de posibles sinapomorfias que definirían a *Pancrustacea*, aunque muchas de ellas parecen ser compartidas únicamente por crustáceos malacostráceos e insectos. Algunas de estas putativas sinapomorfias (de acuerdo con Dohle, 1998) serían: la constitución del cerebro, la

axogénesis en la diferenciación neuronal temprana, la presencia de neuroblastos, la estructura de los ommatidios oculares y la expresión de algunos genes de la segmentación.

La asunción de que la presencia de una glándula de la muda es una sinapomorfia de *Mandibulata* (Wägele, 1993) se basa en la supuesta homología del órgano-Y de malacostráceos con la glándula protorácica de insectos. Wägele propuso que las glándulas de la muda de insectos y crustáceos son derivaciones hipodérmicas de la segunda maxila y que están ausentes en quelicerados. También se ha alegado la presencia de una estructura posiblemente homóloga a la glándula de la muda en ciertos quilópodos (*Lithobiomorpha*: Seifert y Rosenberg, 1974; glándula capitis en *Scutigermorpha*: Seifert, 1979), mientras que no hay evidencias de glándulas de la muda en otros grupos de miriápodos, excepto en polixénidos (glándula periesofágica: Seifert, 1979). El hecho de que el órgano-Y esté restringido a los malacostráceos entre los crustáceos (Fingerman, 1987) dificulta la homologación de dichas glándulas. Por ejemplo, no se ha descubierto ninguna glándula similar en crustáceos branquiópodos, aunque parece que sí hay hormonas de la muda (Martín, 1992).

El estudio del control genético de la segmentación y del sistema nervioso en diferentes grupos de artrópodos parece sugerir también una relación entre insectos y crustáceos malacostráceos (Dohle y Scholtz, 1988; Whittington et al., 1991, 1993, 1996; Patel, 1994; Dohle, 1998). Los procesos de neurogénesis y crecimiento axonal en el quilópodo *Ethmostigmus* (Whittington et al., 1991) son diferentes del patrón compartido por insectos y crustáceos malacostráceos (Whittington et al., 1993, 1996). Además, las similitudes observadas en el patrón celular de los ojos y del sistema nervioso central de insectos y crustáceos, no se han visto en quelicerados o miriápodos (Paulus, 1979; Osorio y Bacon, 1994; Averof y Akam, 1995; Osorio et al., 1995; Nilsson y Osorio, 1998). Crustáceos malacostráceos e insectos presentan también una serie de similitudes en la construcción de su cerebro (Osorio et al., 1995; Nilsson y Osorio, 1998). Estudios de genética del desarrollo sugieren la existencia de un ancestro común entre insectos y crustáceos con una tagmosis trimera primitiva con cabeza, tronco y una región caudal (Osorio et al., 1995).

Por último, la hipótesis que las mandíbulas de insectos y miriápodos son homólogas, y no homologables a las de los crustáceos (p. ej. Manton, 1973) ha sido refutada mediante el estudio del patrón de expresión del gen homeótico *Distal-less* (*Dll*) en las mandíbulas de miriápodos, insectos y crustáceos (Panganiban et al., 1995; Popadić et al., 1996, 1998; Scholtz et al., 1998). El patrón de expresión del gen homeótico *Distal-less* (*Dll*) en las mandíbulas de diferentes grupos de artrópodos se ha utilizado como un argumento a favor de la teoría de *Pancrustacea* (Panganiban et al., 1995; Popadić et al., 1996), aunque estas conclusiones han sido refutadas posteriormente tras explorar los patrones de expresión en más taxones (Popadić et al., 1998; Scholtz et al., 1998).

Por el contrario, la hipótesis de los *Atelocerata* sigue siendo soportada por los caracteres morfológicos clásicos en los análisis de datos morfológicos de taxones actuales (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b; Zrzavý et al., 1998), fósiles (Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Briggs et al., 1992; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998), y por los análisis combinados de datos morfológicos y moleculares (Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b), aunque esta hipótesis no se obtiene en el análisis también combinado de Zrzavý et al. (1998).

Uno de los argumentos de más peso que defienden el estado ancestral de *Crustacea* con respecto a *Myriapoda* y *Hexapoda*, es el registro fósil. Los primeros miembros

inequívocamente miriápodos, son fósiles (Diplopoda y Chilopoda) que aparecen en los depósitos del Silúrico tardío, y del Devónico temprano (Almond, 1985; Jeram et al., 1990; Shear et al., 1996, 1998; Shear, 1998), o bien del Silúrico temprano (Mikulic et al., 1985a, 1985b). Por el contrario, los crustáceos se conocen desde el Cámbrico (Walossek y Müller, 1998). Otros grupos relacionados con Atelocerata han sido descritos para el Silúrico tardío: Arthropleurida (Shear y Selden, 1995) y Kampecarida (Almond, datos no publicados; en Shear, 1998), y se han encontrado otros posibles taxones de miriápodos del Devónico temprano (Tesakov y Alekseev, 1992; Edgecombe, 1998b, 1998c). Euthycarinoidea, que datan del Ordovícico o del Silúrico temprano, son aun problemáticos, pero podría tratarse de linajes basales de atelocerados (Edgecombe y Morgan, 1999). El fósil más temprano atribuido a un animal de tipo miriápodo proviene de depósitos marinos del Cámbrico medio (Robison, 1990), aunque la interpretación de este fósil podría ser altamente especulativa (Wägele, 1993; Shear, 1998).

Sentadas las bases de la discusión de estas dos hipótesis, no queda más que esperar que la adición de nuevas fuentes de datos, especialmente de crustáceos no-malacostráceos, acaben por resolver este problema.

¿Mandibulata o Schizoramia?

Otro de los debates, no resuelto definitivamente a pesar de ser más antiguo que el anterior, lo constituye el hecho de si los artrópodos con mandíbulas (Mandibulata) son monofiléticos, o si por el contrario, los artrópodos con apéndices primitivamente polirrámicos (Schizoramia) por un lado, y los artrópodos con apéndices unirrámeos por otro lado, constituyen sendos grupos monofiléticos.

Básicamente, paleontólogos y carcinólogos defienden la hipótesis de Schizoramia (p.ej. Cisne, 1974; Hessler y Newman, 1975; Briggs y Fortey, 1989; Schram y Emerson, 1991; Bergström, 1992; Briggs et al., 1992; Budd, 1993; Wills et al., 1994, 1995, 1998; Emerson y Schram, 1998). Por el contrario, los neontólogos, ya sean morfólogos (p. ej. Snodgrass, 1938, 1950, 1951; Boudreaux, 1987; Kukalová-Peck, 1992, 1998; Wägele, 1993; Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998a, 1998b; Zrzavý et al., 1998) o biólogos moleculares (p. ej. Wheeler et al., 1993; Giribet y Ribera, 1998; Wheeler 1998a, 1998b) parecen sugerir la existencia de un clado Mandibulata. El único análisis de datos morfológicos basado únicamente en taxones actuales que obtiene la hipótesis de Schizoramia, es el análisis de Zrzavý et al. (1998), aunque dicha hipótesis deja de ser la más corroborada al combinar esos mismos datos con datos moleculares del gen ribosómico 18S.

Así, parece ser que la inclusión de taxones fósiles por un lado, o la inclusión de datos moleculares, por el otro, van a condicionar la obtención de una de las dos hipótesis alternativas. Sin embargo hasta el momento no se ha publicado ningún estudio exhaustivo incluyendo simultáneamente datos morfológicos de artrópodos fósiles y actuales con datos moleculares de artrópodos actuales.

Y es aquí donde las ventajas y la necesidad de los análisis simultáneos incluyendo todo tipo de información se hacen más evidentes.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado gracias a una beca postdoctoral para investigación (Lerner Gray Research Fellowship) del American Museum of Natural History (New York) a G.G.

BIBLIOGRAFÍA

- ABELE, L.G., KIM, W. & FELGENHAUER, B.E., 1989. Molecular evidence for inclusion of the phylum Pentastomida in the Crustacea. *Mol. Biol. Evol.*, 6: 685-691.
- AGUINALDO, A.M. & LAKE, J.A., 1998. Evolution of the multicellular animals. *American Zoologist*, 38: 878-887.
- AGUINALDO, A.M.A., TURBEVILLE, J.M., LINDFORD, L.S., RIVERA, M.C., GAREY, J.R., RAFF, R.A. & LAKE, J.A., 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489-493.
- ALMOND, J.E., 1985. The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 309: 227-238.
- ANDERSON, D.T., 1973. *Embryology and phylogeny in annelids and arthropods*, Pergamon, Oxford, 495 pp.
- ANDERSON, D.T., 1979. Embryos, fate maps, and the phylogeny of arthropods. En: A.P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand, New York: 59-106.
- AVEROF, M. & AKAM, M., 1995a. Insect-crustacean relationships: Insights from comparative developmental and molecular studies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 347: 293-303.
- AVEROF, M. & AKAM, M., 1995b. Hox genes and the diversification of insect and crustacean body plans. *Nature*, 376: 420-423.
- BACCETTI, B., 1979. Ultrastructure of sperm and its bearing on arthropod phylogeny. En: A. P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 609-644.
- BALLARD, J.W.O., BALLARD, O., OLSEN, G.J., FAITH, D.P., ODGERS, W.A., ROWELL, D.M. & ATKINSON, P., 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science*, 258: 1345-1348.
- BERGSTRÖM, J., 1992. The oldest Arthropoda and the origin of the Crustacea. *Acta Zoologica*, 73: 287-291.
- BERGSTRÖM, J., STÜRMER, W. & WINTER, G., 1980. *Palaeoisopus*, *Palaeopantopus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hünsruck Slate, West Germany. *Palaeontol. Z.*, 54: 7-54.
- BITSCH, C. & BITSCH, J., 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insect clades (Hexapoda). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)*, 34: 339-363.
- BOORE, J.L., COLLINS, T.M., STANTON, D., DAHLER, L.L. & BROWN, W.M., 1995. Deducing the pattern of arthropod phylogeny from mitochondrial DNA rearrangements. *Nature*, 376: 163-165.
- BOORE, J.L., LAVROW, D.V. & BROWN, W.M., 1998. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, 392: 667-668.
- BORUCKI, H., 1996. Evolution und Phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, 35: 95-226.
- BOUDREAUX, H.B., 1979a. Significance of intersegmental tendon system in arthropod phylogeny and a monophyletic classification of Arthropoda. En: A.P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York-London: 551-586.
- BOUDREAUX, H.B., 1979b. *Arthropod phylogeny with special reference to insects*, John Wiley & Sons, New York, 320 pp.
- BOUDREAUX, H.B., 1987. Phylogeny of the arthropod classes. En: *Arthropod phylogeny, with special reference to insects*. Robert E. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida: 82-122.
- BRIGGS, D.E.G. & FORTEY, R.A., 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science*, 246: 241-243.
- BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. & WILLS, M.A., 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science*, 256: 1670-1673.
- BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J., 1990. *Invertebrates*, Sinauer Associates, Sunderland, 922 pp.
- BUDD, G.E., 1993. A Cambrian gilled lobopod from Greenland. *Nature*, 364: 709-711.
- BUDD, G.E., 1996. Progress and problems in arthropod phylogeny. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 356-358.
- CARMEAN, D., KIMSEY, L.S. & BERBEE, M.L., 1992. 18S rDNA sequences and the holometabolous insects. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 1: 270-278.
- CARPENTER, J.M., GOLOBOFF, P.A. & FARRIS, S.J., 1998. PTP is meaningless, T-PTP is contradictory: A reply to Trueman. *Cladistics*, 14: 105-116.
- CHALWATZIS, N., HAUF, J., VAN DE PEER, Y., KINZELBACH, R. & ZIMMERMANN, F.K., 1996. 18S ribosomal RNA genes of insects: Primary structure of the genes and molecular phylogeny of the Holometabola. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 89: 788-803.
- CISNE, J.L., 1974. Trilobites and the origin of arthropods. *Science*, 186: 13-18.
- COLGAN, D.J., MCLAUCHLAN, A., WILSON, G.D.F., LIVINGSTON, S.P., EDGEcombe, G.D., MACARANAS, J., CASSIS, G. & GRAY, M.R., 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, 46: 419-437.
- DOHLE, W., 1980. Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg*, 23: 45-104.
- DOHLE, W., 1998. Myriapod-insect relationships as opposed to an insect-crustacean sister group relationship. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 305-315.
- DOHLE, W. & SCHOLTZ, G., 1988. Clonal analysis of the crustacean segment: the discordance between genealogical and segmental borders. *Development*, 104 (Suppl.): 147-160.
- EDGEcombe, G.D., 1998a. *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia Univ. Press, New York, 347 pp.
- EDGEcombe, G.D., 1998b. Devonian terrestrial arthropods from Gondwana. *Nature*, 294: 172-175.
- EDGEcombe, G.D., 1998c. Early myriapodous arthropods from Australia: *Maldybulakia* from the Devonian of New South Wales. *Records of the Australian Museum*, 50: 293-313.
- EDGEcombe, G.D., GIRIBET, G. & WHEELER, W.C., 1999. Phylogeny of Chilopoda: combining 18S and 28S rDNA sequences and morphology. En: A. MELIC et al. (ed.) *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Bol. Soc. Entomol. Aragonesa, 26: 293-331. Zaragoza.
- EDGEcombe, G.D. & MORGAN, H., 1999. *Synastrus* and the euthycarcinoid puzzle. *Alcheringa*, 23: 193-213.
- EDGEcombe, G.D. & RAMSKÖLD, L., 1999. Relationships of Cambrian Arachnata and the systematic position of Trilobita. *Journal of Paleontology*, 73: 263-287.
- EERNISSE, D.J., 1998. Arthropod and annelid relationships re-examined. En: R.A. FORTEY, R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 43-56.
- EMERSON, M.J. & SCHRAM, F.R., 1998. Theories, patterns, and reality: game plan for arthropod phylogeny. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 67-86.
- FIELD, K.G., OLSEN, G.J., LANE, D.J., GIOVANNONI, S.J., GHISELIN, M.T., RAFF, E.C., PACE, N.R. & RAFF, R.A., 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, 239: 748-753.
- FINGERMAN, M., 1987. The endocrine mechanisms of crustaceans. *J. Crustacean Biol.*, 7: 1-24.
- FORTEY, R.A., BRIGGS, D.E.G. & WILLS, M.A., 1996. The Cambrian evolutionary 'explosion': Decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linnean Soc.*, 57: 13-33.
- FORTEY, R.A., BRIGGS, D.E.G. & WILLS, M.A., 1997. The Cambrian evolutionary 'explosion' recalibrated. *BioEssays*, 19: 429-434.
- FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H., 1993. The case of the velvet worm. *Nature*, 361: 205-206.
- FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H., 1998. *Arthropod Relationships*, Chapman & Hall, London, 383 pp.
- FRIEDRICH, M. & TAUTZ, D., 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, 376: 165-167.
- FRYER, G., 1996. Reflections on arthropod evolution. *Biol. J. Linnean Soc.*, 58: 1-55.
- FRYER, G., 1998. A defence of arthropod polyphyly. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 23-33.
- GAREY, J.R., KROTEC, M., NELSON, D.R. & BROOKS, J., 1996. Molecular analysis supports a tardigrade-arthropod association. *Invert. Biol.*, 115: 79-88.
- GIRIBET, G., 1997. *Filogenia molecular de Artrópodos basada en la secuencia de genes ribosomales*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona, 221 pp.

- GIRIBET, G., 1999. Ecdysozoa versus Articulata, dos hipótesis alternativas sobre la posición de los Artrópodos en el reino Animal. En: A. MELIC et al. (ed.) *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Bol. Soc. Entomol. Aragonesa, 26: 145-160. Zaragoza.
- GIRIBET, G., CARRANZA, S., BAGUÑA, J., RIUTORT, M. & RIBERA, C., 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, 13: 76-84.
- GIRIBET, G., CARRANZA, S., RIUTORT, M., BAGUÑA, J. & RIBERA, C., 1999a. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 354: 215-222.
- GIRIBET, G., RAMBLA, M., CARRANZA, S., BAGUÑA, J., RIUTORT, M. & RIBERA, C., 1999b. Phylogeny of the Arachnid Order Opiliones (Arthropoda) Inferred from a Combined Approach of Complete 18S and Partial 28S Ribosomal DNA Sequences and Morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 11: 296-307.
- GIRIBET, G. & RIBERA, C., 1998. The position of arthropods in the animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 9: 481-488.
- GIRIBET, G. & RIBERA, C. A., [En prensa] A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics* (en prensa).
- HAECKEL, E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana-Chicago-London, 263 pp.
- HENNIG, W., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. W. Kramer, Frankfurt, 436 pp.
- HESSLER, R.R. & NEWMAN, W.A., 1975. A trilobitiform origin for the Crustacea. *Fossils & Strata*, 4: 437-459.
- JAMIESON, B.G.M., 1987. *The Ultrastructure and Phylogeny of Insect Spermatozoa*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 320 pp.
- JENKINS, R.J.F., 1992. Functional and ecological aspects of the Ediacaran assemblages. En: J.H. LIPPS, P.W. SIGNOR (eds.) *Origin and early evolution of the Metazoa*. Plenum Press, New York: 181-223.
- JERAM, A.J., SELDEN, P.A. & EDWARDS, D., 1990. Land animals in the Silurian: Arachnids and myriapods from Shropshire, England. *Science*, 250: 658-661.
- KAESTNER, A., 1963. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Gustav Fischer, Jena.
- KRAUS, O., 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 295-303.
- KRAUS, O. & KRAUS, M., 1994. Phylogenetic system of the Tracheata (Mandibulata): On "Myriapoda": Insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, 34: 5-31.
- KRAUS, O. & KRAUS, M., 1996. On myriapod/insect interrelationships. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, 169: 283-290.
- KRISTENSEN, N.P., 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Z.ool. Syst. Evolut. -forsch.*, 13: 1-44.
- KRISTENSEN, N.P., 1981. Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Entomol.*, 26: 135-157.
- KRISTENSEN, N.P., 1991. Phylogeny of extant Hexapods. En: I.D. NAUMAN (ed.) *The Insects of Australia*. Cornell Univ. Press, Ithaca: 125-140.
- KRISTENSEN, N.P., 1998. The groundplan and basal diversification of the hexapods. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 281-293.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. En: I.D. NAUMAN (ed.) *The Insects of Australia*. Cornell Univ. Press, Ithaca: 141-179.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1992. The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.*, 70: 236-255.
- KUKALOVÁ-PECK, J., 1998. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 249-268.
- LAKE, J.A., 1989. Origin of the multicellular animals. En: B. FERNHÖLM, K. BREMER & H. JÖRNVALL (eds.) *The Hierarchy of life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis*. Excerpta Medica, Amsterdam-New York-Oxford: 273-278.
- LAKE, J.A., 1990. Origin of the Metazoa. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87: 763-766.
- MANTON, S.M., 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 247: 1-183.
- MANTON, S.M., 1966. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 9. Functional requirements and body design in Symphyla and Paurpoda and the relationships between Myriapoda and Pterygota. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 46: 103-141.
- MANTON, S.M., 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and the evolution of the hexapod classes. *Zool. J. Linnean Soc.*, 51: 203-400.
- MANTON, S.M., 1973. Arthropod phylogeny—a modern synthesis. *J. Zool. Lond.*, 171: 11-130.
- MANTON, S.M., 1977. *The Arthropoda: Habits, functional morphology, and evolution*. Clarendon Press, Oxford, 527 pp.
- MANTON, S.M., 1979. Functional morphology and the evolution of the hexapod classes. En: A.P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 387-466.
- MARTIN, J.W., 1992. Branchiopoda. En: F.W. HARRISON & A.G. HUMES (eds.) *Microscopical Anatomy of Invertebrates*. Volume 9. Crustacea. Wiley-Liss, New York: 25-224.
- MEGLITSCH, P.A. & SCHRAM, F.R., 1991. *Invertebrate Zoology*. Oxford University Press, Oxford.
- MIKULIC, D.G., BRIGGS, D.E.G. & KLUSSENDORF, J., 1985a. A Silurian soft-bodied biota. *Science* 228: 715-717.
- MIKULIC, D.G., BRIGGS, D.E.G. & KLUSSENDORF, J., 1985b. A new exceptionally preserved biota from the Lower Silurian of Wisconsin, U. S. A. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 311: 75-85.
- NILSSON, D.-E. & OSORIO, D., 1998. Homology and parallelism in arthropod sensory processing. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 333-347.
- OSORIO, D., AVEROF, M. & BACON, J.P., 1995. Arthropod evolution: Great brains, beautiful bodies. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 449-454.
- OSORIO, D. & BACON, J.P., 1994. A good eye for arthropod evolution. *BioEssays*, 16: 419-424.
- PANGANIBAN, G., SEBRING, A., NAGY, L. & CARROLL, S., 1995. The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods. *Science*, 270: 1363-1366.
- PATEL, N.H., 1994. Developmental evolution: insights from studies of insect segmentation. *Science*, 266: 581-590.
- PATTERSON, C., 1989. Phylogenetic relationships of major groups: conclusions and prospects. En: B. FERNHÖLM, K. BREMER & H. JÖRNVALL (eds.) *The Hierarchy of life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis*. Excerpta Medica, Amsterdam-New York-Oxford: 471-488.
- PAULUS, H.F., 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. En: A.P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 299-383.
- POCOCK, R.J., 1893. On the classification of the tracheate Arthropoda. *Zool. Anz.*, 16: 271-275.
- POPADIĆ, A., RUSCH, D., PETERSON, M., ROGERS, B.T. & KAUFMAN, T.C., 1996. Origin of the arthropod mandible. *Nature*, 380: 395.
- POPADIĆ, A., PANGANIBAN, G., RUSCH, D., SHEAR, W.A. & KAUFMAN, T.C., 1998. Molecular evidence for the gnathobasic derivation of arthropod mandibles and for the appendicular origin of the labrum and other structures. *Dev. Genes Evol.*, 208: 142-150.
- REGIER, J.C. & SHULTZ, J.W., 1997. Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 902-913.
- REGIER, J.C. & SHULTZ, J.W., 1998. Molecular phylogeny of arthropods and the significance of the Cambrian "explosion" for molecular systematics. *American Zoologist*, 38: 918-928.
- ROBISON, R.A., 1990. Earliest-known uniramian arthropod. *Nature*, 343: 163-164.
- SCHOLTZ, G., MITTMANN, B. & GERBERDING, M., 1998. The pattern of *Distal-less* expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata. *Int. J. Dev. Biol.*, 42: 801-810.

- SCHRAM, F.R., 1978. Arthropods: a convergent phenomenon. *Fieldiana Geology*, 39: 61-108.
- SCHRAM, F.R., 1986. *Crustacea*. Oxford Univ. Press, New York-Oxford, 606 pp.
- SCHRAM, F.R., 1991. Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematica. En: A.M. SIMONETTA & S. CONWAY MORRIS (eds.) *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 35-46.
- SCHRAM, F.R. & ELLIS, W.N., 1994. Metazoan relationships: A rebuttal. *Cladistics*, 10: 331-337.
- SCHRAM, F.R. & EMERSON, M.J., 1991. Arthropod pattern theory: a new approach to arthropod phylogeny. *Mem. Qld. Mus.*, 31: 1-18.
- SCHRAM, F.R. & HOF, C.H.J., 1998. Fossils and the interrelationships of major crustacean groups. En: G.D. EDGECOMBE (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia Univ. Press, New York: 233-302.
- SEIFERT, G., 1979. Considerations about the evolution of excretory organs in terrestrial arthropods. En: M. CAMATINI (ed.) *Myriapod Biology*. Academic Press, London: 353-372.
- SEIFERT, G. & ROSENBERG, J., 1974. Elektronenmikroskopische untersuchungen der häutungsdrüsen ("Lymphstränge") von *Lithobius forficatus* L. *Z. Morph. Tiere*, 78: 263-279.
- SHAROV, A.G., 1966. *Basic arthropodan stock with special reference to insects*. Pergamon Press, Oxford, 271 pp.
- SHEAR, W.A., 1992. End of the 'Uniramia' taxon. *Nature*, 359: 477-478.
- SHEAR, W.A., 1998. The fossil record and evolution of the Myriapoda. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 211-219.
- SHEAR, W.A., GENSEL, P.G. & JERAM, A.J., 1996. Fossils of large terrestrial arthropods from the Lower Devonian of Canada. *Nature*, 384: 555-557.
- SHEAR, W.A., JERAM, A.J. & SELDEN, P.A., 1998. Centiped legs (Arthropoda, Chilopoda, Scutigermorpha) from the Silurian and Devonian of Britain and the Devonian of North America. *Amer. Mus. Novitates*, 3231: 1-16.
- SHEAR, W.A. & SELDEN, P.A., 1995. *Eoarthroleura* (Arthropoda, Arthropleurida) from the Silurian of Britain and the Devonian of North America. *N. Jb. Geol. Palänt. Abh.*, 196: 347-375.
- SHULTZ, J.W., 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics*, 6: 1-38.
- SHULTZ, J.W. & REGIER, J.C., 1997. Progress toward a molecular phylogeny of the centipede orders (Chilopoda). *Entomol. Scand. Suppl.*, 51: 25-32.
- SIEBOLD, C.T.W.V. & STANNIUS, H., 1848. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen Tiere*. Veit, Berlin.
- SNODGRASS, R.E., 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithson. Misc. Collect.*, 97: 1-159.
- SNODGRASS, R.E., 1950. Comparative studies on the jaws of mandibulate arthropods. *Smithson. Misc. Collect.*, 116: 1-85.
- SNODGRASS, R.E., 1951. *Comparative studies on the head of mandibulate arthropods*. Comstock Publ. Co. Ithaca, 118 pp.
- SPEARS, T., ABELE, L.G. & KIM, W., 1992. The monophyly of brachyuran crabs: A phylogenetic study based on 18S rRNA. *Syst. Biol.* 41: 446-461.
- SPEARS, T., ABELE, L.G. & APPLIGATE, M.A., 1994. Phylogenetic study of cirripedes and selected relatives (Thecostraca) based on 18S rDNA sequence analysis. *J. Crustacean Biol.*, 14: 641-656.
- SPEARS, T. & ABELE, L.G., 1998. Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 169-187.
- ŠTYS, P. & BILINSKI, S., 1990. Ovariole types and the phylogeny of hexapods. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 65: 401-429.
- ŠTYS, P. & ZRZAVÝ, J., 1994. Phylogeny and classification of extant Arthropoda: review of hypotheses and nomenclature. *Eur. J. Entomol.*, 91: 257-275.
- ŠTYS, P., ZRZAVÝ, J. & WEYDA, F., 1993. Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism. *Biol. Rev.*, 68: 365-379.
- TESAKOV, A.S. & ALEKSEEV, A.S., 1992. Myriapod-like arthropods from the Lower Devonian of central Kazakhstan. *Paleontol. J.*, 26: 18-23.
- TIEGS, O.W., 1947a. The post-embryonic development of *Hanseniella agilis* (Symphyla). *Quart. J. micr. Sci.*, 85: 191-327.
- TIEGS, O.W., 1947b. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus sylvaticus*. *Quart. J. micr. Sci.*, 88: 275-336.
- TIEGS, O.W. & MANTON, S.M., 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, 33: 255-337.
- TURBEVILLE, J.M., PFEIFER, D.M., FIELD, K.G. & RAFF, R.A., 1991. The phylogenetic status of arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 8: 669-686.
- WAGGONER, B.M., 1996. Phylogenetic hypotheses of the relationships of arthropods to Precambrian and Cambrian problematic fossil taxa. *Syst. Biol.*, 45: 190-222.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K.J., 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossils. En: G.D. EDGECOMBE (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia Univ. Press, New York: 185-231.
- WÄGELE, J.W., 1993. Rejection of the "Uniramia" hypothesis and implication of the Mandibulata concept. *Zool. Jb. Syst.*, 120: 253-288.
- WÄGELE, J.W. & STANJEK, G., 1995. Arthropod phylogeny inferred from partial 12S rRNA revisited: Monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment. *J. Zoo. Syst. Evol. Research*, 33: 75-80.
- WEYGOLDT, P., 1979. Significance of later embryonic stages and head development in arthropod phylogeny. En: A.P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand, New York: 107-136.
- WEYGOLDT, P., 1986. Arthropod interrelationships - the phylogenetic - systematic approach. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 24: 19-35.
- WEYGOLDT, P. & PAULUS, H.F., 1979a. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 17: 85-116.
- WEYGOLDT, P. & PAULUS, H.F., 1979b. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 17: 177-200.
- WHEELER, W.C., 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Syst. Biol.*, 44: 321-331.
- WHEELER, W.C., 1998a. Molecular systematics and arthropods. En: G.D. EDGECOMBE (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia Univ. Press, New York: 9-32.
- WHEELER, W.C., 1998b. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 87-96.
- WHEELER, W.C., CARTWRIGHT, P. & HAYASHI, C.Y., 1993. Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, 9: 1-39.
- WHEELER, W.C. & HAYASHI, C.Y., 1998. The phylogeny of extant chelicerate orders. *Cladistics*, 14: 173-192.
- WHITING, M.F., 1998. Phylogenetic position of the Strepsiptera: review of molecular and morphological evidence. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, 27: 53-60.
- WHITING, M.F., CARPENTER, J.M., WHEELER, Q.D. & WHEELER, W.C., 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 46: 1-68.
- WHITINGTON, P.M., 1996. Evolution of neural development in the arthropods. *Seminars in Cell and Dev. Biol.*, 7: 605-614.
- WHITINGTON, P.M., MEIER, T. & KING, P., 1991. Segmentation, neurogenesis and formation of early axonal pathways in the centipede. *Ethmostigmus rubripes* (Brandt). *Roux's Arch. Dev. Biol.*, 199: 349-363.
- WHITINGTON, P.M., LEACH, D. & SANDEMAN, R., 1993. Evolutionary change in neural development within the arthropods: Axonogenesis in the embryos of two crustaceans. *Development*, 118: 449-461.
- WILLMANN, R., 1998. Advances and problems in insect phylogeny. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 269-279.
- WILLMER, P.G., 1990. *Invertebrate relationships: patterns in animal evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 400 pp.
- WILLS, M.A., 1998. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 189-209.

- WILLS, M.A., BRIGGS, D.E.G. & FORTEY, R.A., 1994. Disparity as an evolutionary index: A comparison of Cambrian and recent arthropods. *Paleobiology*, **20**: 93-130.
- WILLS, M.A., BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. & WILKINSON, M., 1995. The significance of fossils in understanding arthropod evolution. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, **88**: 203-215.
- WILLS, M.A., BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A., WILKINSON, M. & SNEATH, P.H.A., 1998. An arthropod phylogeny based on fossil and recent taxa. En: G.D. EDGECOMBE (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia Univ. Press, New York: 33-105.
- WILSON, G.D.F., 1992. Computerized analysis of crustacean relationships. *Acta Zool.*, **73**: 383-389.
- ZRZAVÝ, J., ŠTYS, P., 1997. The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *J. Evol. Biol.*, **10**: 353-367.
- ZRZAVÝ, J., HYPŠA, V. & VLÁŠKOVÁ, M., 1998. Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets. En: R.A. FORTEY & R.H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 97-107.