

**Árbol de Protóstomos** donde se muestran las relaciones filogenéticas de los principales grupos. Las ramas con líneas gruesas indican clados robustos y las ramas con líneas finas clados poco apoyados. El número en círculos verdes indica el capítulo donde se une la rama. Los círculos naranjas marcan los principales nodos y las edades de los mismos. Las fotografías representan grandes linajes (números en recuadros).

---

---

# Protóstomos

---

---

# 19

Gonzalo Giribet

**Resumen:** Tras la incorporación, primero, de datos moleculares de genes seleccionados, y más recientemente de datos filogenómicos, se ha llegado a perfilar un árbol filogenético de las relaciones entre los animales protóstomos. Este clado es difícil de diagnosticar morfológicamente, pero agrupa a una serie de filos con un tipo de desarrollo embrionario en el cual el blastoporo da lugar a la boca. Actualmente se utiliza un criterio filogenético para definir a los animales protóstomos, la mayoría de los cuales presentan un tipo especial de sistema nervioso central con un centro nervioso apical (cerebro) conectado alrededor del esófago con un par de cordones nerviosos longitudinales en posición ventral. Los protóstomos se dividen en dos grupos principales: los espiralados y los ecdisozoos.

**Summary:** After the incorporation of molecular data for target genes first, and of phylogenomic data later, we are able to define an approximate phylogenetic tree of the relationships of protostome animals. The clade is difficult to diagnose morphologically, but in general it includes a series of phyla with animals with a embryonic development where the blastopore gives origin to the mouth. Currently protostomes are defined phylogenetically, although most of them do present a central nervous system with an apical nervous center (brain) connected circumesophageally with a pair of longitudinal ventral nervous chords. Protostomes are divided into two main clades: Spiralia and Ecdysozoa.

Una de las divisiones fundamentales en el árbol de la vida animal es la que separa a los animales triploblásticos (o bilaterados) en dos grandes líneas: la de los deuteróstomos y la de los protóstomos (Fig. 1). Este capítulo trata exclusivamente los animales protóstomos, mientras que los capítulos 35 a 43 cubren la diversidad de los deuteróstomos.

Los animales protóstomos incluyen los dos filos animales con el mayor número de especies vivientes descritas: los artrópodos (aproximadamente 1,1 millones; véanse caps. 25 a 28) y los moluscos (más de 100 000; véase cap. 21, Moluscos); aparte de otros muy diversos: nematodos (25 000; véase cap. 24, Nematodos), platelmintos (25 000; véase cap. 22, Platelmintos) y anélidos (17 000). En total, los protóstomos constituyen el 95% de la diversidad animal viviente. De éstos, los artrópodos constituyen el 87%.

Filogenéticamente (véase Árbol de Protóstomos) los animales protóstomos incluyen 22 filos: 8 en el clado de los ecdisozoos (véase cap. 23, Ecdisozoos), 13 en el clado de los espiralados (Lophotrochozoa, Trochozoa; véase cap. 20, Espiralados), más el filo Chaetognatha, de posición aún incierta. Los ecdisozoos incluyen a Arthropoda, Kinorhyncha, Loricifera, Nematoda, Nematomorpha, Onychophora, Priapulida y Tardigrada, constituyendo un

clado de animales pseudocelomados y celomados, con o sin segmentación (véase cap. 23, Ecdisozoos).

Los espiralados son un conjunto de animales principalmente con un modo de desarrollo embrionario espiral (un tipo de desarrollo estereotipado con un programa y destinos celulares muy conservados). Muchos animales espiralados poseen, además, una larva trocófora (véase cap. 20, Espiralados). Éstos incluyen a Annelida (hoy en día se considera a Echiura, Sipuncula y Vestimentifera como parte de los anélidos), Brachiopoda, Bryozoa, Cyclophora, Entoprocta, Gastrotricha, Gnathostomulida, Micrognathozoa, Mollusca, Nemertea, Phoronida, Platyhelminthes y Rotifera (Acanthocephala forma parte de los rotíferos). Los espiralados incluyen tanto animales celomados como acelomados, así como animales segmentados (anélidos) y no segmentados (casi la totalidad del resto de los filos). Diversos linajes de anélidos han perdido la segmentación. Si los moluscos constituyen un grupo primitivamente segmentado o no, aún es un tema controvertido.

## Características de sus genomas

---

Caracterizar los genomas de un grupo como Protostomia, con 22 filos y más de un millón de especies descritas, re-

## ¿Qué es un protóstomo?

El término 'protóstomo' (del griego *proto-* [delante, primero] y *-stomia* [boca]) también se ha utilizado en español como 'protostomado' y se refiere a un tipo de desarrollo embrionario en el cual el **blastóporo** da lugar a la boca, normalmente mediante fusión de los labios laterales. En muchos casos también da origen al ano durante el desarrollo embrionario. Este tipo de desarrollo contrasta con el típico de los animales deuteróstomos (deuterostomados, Deuterostomia), en los cuales sólo el ano se origina a partir del blastóporo, mientras que la boca tiene un origen independiente. De todos modos, este tipo de desarrollo de los protóstomos ha sufrido numerosas modificaciones en distintos grupos animales, y es difícil utilizar dicho criterio embriológico, desconocido para la gran mayoría de las especies animales. Actualmente se utiliza un criterio filogenético para definir a los animales protóstomos, la mayoría de los cuales sí que presentan un tipo especial de sistema nervioso central, con un centro nervioso apical (cerebro) conectado alrededor del esófago por un par de cordones nerviosos longitudinales en posición ventral.

sulta inabarcable. Por ejemplo, el genoma animal más pequeño conocido se encuentra en un nematodo parásito de plantas (*Platylenchus coffeae*, con un valor C de 0,02, mientras que el anfípodo *Ampelisca macrocephala* tiene un valor C de 64,62). En la actualidad están secuenciados los genomas completos de varios grupos de protóstomos, incluso los espiralados tratados en el capítulo 20 y un número considerable de artrópodos y nematodos, así como el de un priapulido.

Aunque empiece a haber una cantidad no despreciable de genomas completos de protóstomos, el avance más importante ha sido la secuenciación de ESTs (*Expressed Sequence Tags*) de casi la totalidad de los filos con la finalidad de utilizarlos para estudios filogenéticos.

## Resultados filogenéticos contrastados con clasificaciones previas

Aunque actualmente más o menos se haya llegado a un consenso sobre la composición de los protóstomos y los deuteróstomos, principalmente basado en diversos análisis de datos moleculares, combinados o no con datos morfológicos, tradicionalmente los braquiópodos y los foronídeos (y a veces los briozoos) se habían considerado como deuteróstomos (Figura 1). Los miembros de estos tres filos no comparten el modo de desarrollo embrionario clásico de muchos otros protóstomos, y carecen de la típica larva trocófora tan frecuente en el clado de los espiralados, al cual pertenecen.

Las relaciones de varios miembros de protóstomos son especialmente difíciles de resolver, tanto con técnicas moleculares como con análisis morfológicos. Quizás los más

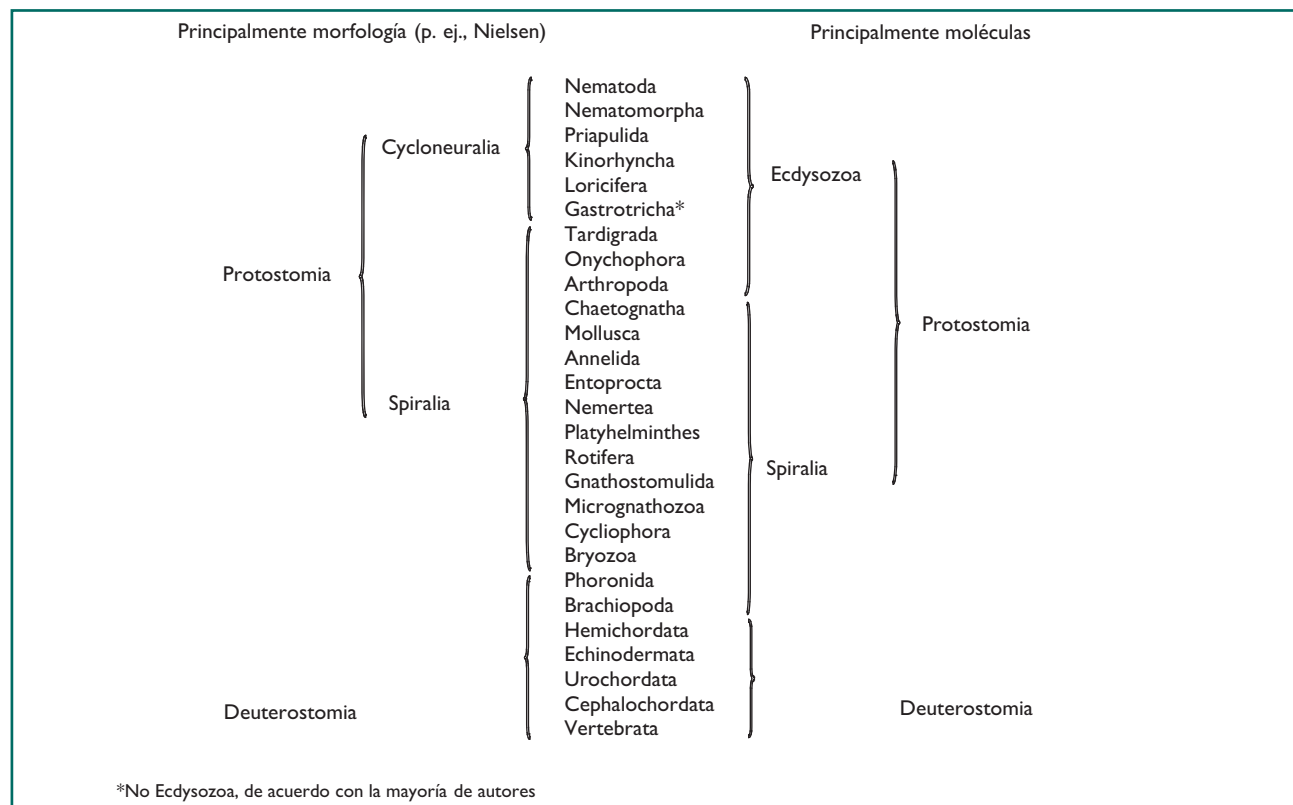


Figura 1. Principal división de los filos animales.

### Términos básicos

**Blastóporo:** Apertura al exterior del gastrocele (cavidad embrionaria que prefigura la futura luz del tubo digestivo) durante la fase de gastrulación.

**Lagerstätte:** Lugar de almacenamiento o depósito de sedimentos donde se encuentra una gran riqueza de fósiles por su número o estado de conservación.

**Modularidad:** Propiedad de un organismo de funcionar por la unión de varias partes (módulos) que interactúan independientemente entre sí para alcanzar un objetivo común.

**Profundidades hadales:** Aguas y fondos marinos más profundos, es decir, por debajo de la zona abisal, y que se sitúan únicamente en las grandes fosas oceánicas a más de 6000 m.

llamativos sean los casos de los quetognatos, los briozoos, los ciclíforos y el enigmático grupo de gusanos parásitos conocidos como Myzostomida, que para algunos autores constituye un filo distinto de anélidos.

Además de su composición exacta, una de las cuestiones principales discutida en años recientes es la monofilia o no de los animales protóstomos. Por ejemplo, los acelos y los nemertodermátidos, antiguamente considerados parte de los platelmintos, y por lo tanto miembros de pleno derecho del clado protóstomos, son considerados ahora un grado previo a la diversificación entre protóstomos y deuteróstomos. Aunque el origen de la boca de estos dos filos no ha sido del todo clarificado, su sistema nervioso se ha investigado en numerosas especies y no cabe duda de que la falta de un cerebro ganglionar y de un par de cordones nerviosos ventrales longitudinales les descalifica como protóstomos. Sin embargo, el típico sistema nervioso de los protóstomos también está ausente en ciertos grupos de vida sésil (p. ej. Entoprocta). En organismos como Priapulida es precisamente la posición de la cadena nerviosa postoral la que se utiliza para definir la región ventral del animal, por lo que a la hora de definir la presencia de una cadena nerviosa ventral se cae en una lógica circular.

Los análisis moleculares tradicionales, aquellos que utilizan datos de secuencias de uno o unos pocos genes, generalmente han apoyado la monofilia de los ecdisozoos y de los espiralados (en muchos casos como Lophotrochozoa), pero el apoyo para la monofilia de Protostomia en dichos análisis es escaso. La excepción la constituyen algunos análisis multigénicos. En años recientes, con la incorporación de análisis filogenómicos (que utilizan una fracción importante del genoma de un organismo y se basan principalmente en secuencias de clones al azar mediante ESTs) al estudio de la filogenia animal se ha obtenido por fin resolución y apoyo para la monofilia de Protostomia, así como para las relaciones entre sus filos principales. Curiosamente, cuestiones tan básicas como cuál es el grupo hermano de artrópodos, moluscos o anélidos, por mencionar sólo algunos de los

### Recuadro 1. Caracteres morfológicos únicos de los protóstomos.

Desafortunadamente aún no se ha encontrado un carácter morfológico único que sea compartido por todas las especies de protóstomos, pero se acepta este grupo porque las filogenias son contundentes sobre su origen único.

grupos principales de protóstomos, habían recibido escasa atención desde el punto de vista molecular. Estas cuestiones serán tratadas con más detalle en los capítulos 20 y 23.

### Evolución de los caracteres

Debido a la heterogeneidad anatómica y morfológica de los animales protóstomos es difícil establecer con claridad tendencias evolutivas de sus caracteres. La evolución del modo de desarrollo embrionario, en el cual la boca del animal adulto deriva del blastóporo embrionario, es uno de los caracteres típicos de los protóstomos, aunque hay una considerable variación. Lo mismo ocurre con el modo de formación del mesodermo, pero estos caracteres no son suficientes para diagnosticar el clado. Un carácter que sí suele encontrarse en la mayoría de los protóstomos, por lo menos en los de vida no sésil, es la presencia de un ganglio cerebral dorsal (a veces circumesofágico) conectado a una cadena nerviosa ventral, a menudo con un par de cordones nerviosos.

### Tendencias evolutivas

Por la diversidad filogenética de los protóstomos es difícil definir patrones generales de la evolución de sus caracteres. Quizás el origen de un sistema nervioso apical supraesofágico bien definido, con una doble cadena nerviosa ventral longitudinal, haya posibilitado un reconocimiento del medio ambiente que permitió la explosión evolutiva de este clado animal, pero esto es imposible de comprobar científicamente. Muchos de los caracteres observados en los filos más diversos (por lo menos en diversidad estimada) se encuentran en un subclado de protóstomos, los ecdisozoos (artrópodos y nematodos), y el siguiente filo más diverso se encuentra en el grupo hermano, los espiralados (moluscos). Sin embargo, se cree que el éxito de cada uno de estos grupos se puede deber a caracteres diferentes (p. ej., la **modularidad** de los artrópodos, la simplicidad

### Recuadro 2. Los protóstomos en cifras.

- Número de filos: 22 (algunos filos tradicionales, como Acanthocephala, Echiura, Pogonophora y Vestimentifera, actualmente se incluyen en otros filos).
- Número de especies: 1 263 295

y el tamaño de los nematodos, o la presencia de una concha protectora en los moluscos).

## Biogeografía y biodiversidad

El origen de los protóstomos data del cámbrico, cuando aparece una enorme diversidad animal que incluye una gran parte de los filos de los animales que aun viven hoy en día. Un repaso del registro fósil muestra que gran parte de los ecdisozoos y los espiralados abundaban en los mares del cámbrico. Tal es el caso de los priapulidos, los tardígrados, los onicóforos y los artrópodos, entre los ecdisozoos, y de los anélidos (incluyendo los sipuncúlidos), los moluscos, los braquiópodos y los foronídeos entre los espiralados. El registro fósil de los briozoos data del ordovícico. En cambio, hay un gran vacío en cuanto a algunos animales de pequeño tamaño, además de los no tan pequeños nemertinos y platelmintos. Esta laguna en el registro fósil incluye a todos los miembros del supuesto clado Platyzoa.

El descubrimiento de yacimientos fosilíferos del cámbrico con condiciones de preservación extraordinarias (incluidos algunos famosos *Lagerstätte*), como por ejemplo los de Chengjiang (China), Burgess Shale (Canadá) o Sirius Passet (Groenlandia), ha permitido el estudio detallado de numerosos grupos animales que ayudan a completar las relaciones entre los protóstomos que viven hoy en día, por incorporar novedosas combinaciones de caracteres. Dichos fósiles han sido, hasta cierto punto, integrados en la nueva filogenia animal. Dentro de los animales protóstomos destacan diversos fósiles que han ayudado a reinterpretar la segmentación en la base de los ecdisozoos, embriones cámbricos que muestran el modo de desarrollo de los ecdisozoos (del grupo de los llamados Cycloneuralia, grupo cuya monofilia está por confirmar) y varios grupos con un escleritoma (conjunto de escleritos que pueden estar representados por conchas, placas o espículas) que ayudan a interpretar la base del árbol de los trocozoos (moluscos, braquiópodos, anélidos, etc.; véase Árbol de Protóstomos).

Como se ha dicho, todos los protóstomos tienen su origen en el mar, posiblemente durante el cámbrico o poco después. Aunque numerosos linajes permanecen aún restringidos al medio acuático marino (Chaetognatha, Loricifera, Kinorhyncha, Priapulida, Gnathostomulida, Micrognathozoa, Cycliophora, Entoprocta, Brachiopoda, Phoronida), no son pocos los que han colonizado los medios dulceacuícolas y terrestres (el resto de los filos). Sin embargo, el éxito en el medio terrestre no deja de ser concreto y restringido a unos pocos linajes. Por ejemplo, de las ocho clases de moluscos, únicamente los bivalvos y los gasterópodos han colonizado el medio dulceacuícola, y tan solo los gasterópodos han colonizado el medio terrestre. Lo mismo ocurre con los anélidos, cuyos linajes son mayoritariamente marinos y un grupo de clitelados ha colonizado con éxito el medio terrestre. Curiosamente, de todos los filos de protóstomos, el medio terrestre ha sido colonizado por los dos ya mencionados, además de por los artrópodos, los nematodos,

los tardígrados, los platelmintos, unos pocos nemertinos (13 especies terrestres conocidas) y los onicóforos. Este último grupo constituye además el único filo viviente enteramente de hábitos terrestres, sin ninguna especie conocida en aguas dulces ni marinas, aunque el filo está restringido a zonas tropicales o subtropicales con elevada humedad. La colonización del medio terrestre también se ha llevado a cabo con éxito en el filo cordados, entre los deuteróstomos.

La adaptación a la vida terrestre se ha llevado a cabo en varias ocasiones en los artrópodos (en los queliceros, los miriápodos y diversos linajes de “crustáceos”, incluidos los hexápodos). En algunos de estos grupos se ha mantenido un ciclo vital con fases dulceacuícolas y terrestres, especialmente entre los insectos. Los ácaros han colonizado diversos ambientes, incluido el marino (halacáridos).

La colonización del medio terrestre ha desempeñado un papel importantísimo en el desarrollo de los ecosistemas, y se han dado numerosos casos de coevolución entre plantas e insectos que parecen haber sido fundamentales para su mutua diversificación.

Biogeográficamente, los protóstomos se encuentran en todos los medios y ecosistemas, desde las **profundidades hadales** hasta los puntos más altos de la atmósfera, donde se pueden encontrar especies de ácaros o tardígrados. Se encuentran también en todas las latitudes, ya que diversos grupos pueden suspender su metabolismo y pasar largos periodos en condiciones adversas o generar formas de resistencia. Tal es el caso de los tardígrados, los rotíferos y los nematodos. Además, varios grupos de protóstomos constituyen una gran fracción de la biomasa terrestre (insectos) y marina (krill).

## Diferenciación y especiación

Los patrones de diferenciación y especiación son muy distintos en los diferentes grupos de protóstomos. En ellos se encuentran numerosos patrones reproductivos, y éstos a menudo dictan los modos de especiación. Como norma, aunque debería contrastarse con datos más detallados, los animales marinos con rangos de distribución más restringidos y fases larvianas con poca capacidad de dispersión suelen mostrar más estructura geográfica, y por lo tanto mayor facilidad para acelerar los procesos de especiación. En los protóstomos continentales, los patrones geológicos pueden determinar los procesos de diferenciación y especiación de forma más marcada que en el medio marino.

## Principales cuestiones pendientes

- ¿Podrán resolverse las incertidumbres filogenéticas mediante la incorporación de nuevos datos del registro fósil, morfología y nuevos métodos microscópicos para estudiar el desarrollo embrionario?
- ¿Se deben las irresoluciones filogenéticas internas a una compresión en el tiempo de las diversificaciones?

- La reciente resolución obtenida al utilizar casi 1500 genes para representantes de prácticamente todos los filos animales podrá mostrar no sólo las relaciones entre los animales, sino que su genoma aún contiene la señal que permite reconstruir sus relaciones evolutivas, aunque no se sabe hasta qué punto.

### Bibliografía básica

---

- Brusca, R.C., Brusca, G.J. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland.
- Dunn, C.W., Hejnol, A., Matus, D.Q., Pang, K., Browne, W.E., Smith, S.A., et al. 2008. Broad taxon sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature* 452: 745-749.
- Giribet, G. 2008. Assembling the lophotrochozoan (=spiralian) tree of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 1513-1522.
- Giribet, G., Dunn, C.W., Edgecombe, G.D., Rouse, G.W. 2007. A modern look at the animal tree of life. En: Zhang, Z.-Q., Shear, W.A. (Eds.). *Linnaeus tercentenary: progress in invertebrate taxonomy*. Magnolia Press, Auckland. pp. 61-79.
- Nielsen, C. 2001. *Animal evolution, interrelationships of the living phyla*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.