

Árbol de Metazoos 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).

Metazoos

16

Manuel Maldonado

Resumen: El origen de los animales (metazoos) y las relaciones filogenéticas entre sus clados basales (poríferos, placozoos, cnidarios y ctenophoros) plantean cuestiones evolutivas de gran controversia. Se ha propuesto que los animales surgieron hace entre 1200 y 700 millones de años, probablemente a partir de un antepasado unicelular común con los coanoflagelados modernos. Estudios recientes han demostrado que varios de los sistemas génicos que tradicionalmente se habían asumido como innovaciones de los animales estaban ya esbozados en el genoma de los organismos unicelulares o en el del antepasado común a coanoflagelados y metazoos, o en ambos, y por tanto anteceden a la multicelularidad animal. El principal obstáculo para dilucidar definitivamente el camino evolutivo que siguieron los animales en sus orígenes es el hecho de que diferentes regiones del genoma parecen haber experimentado historias evolutivas notablemente distintas y, por ello, producen señales filogenéticas que entran en conflicto. La cuestión más relevante versa en torno a si el filo basal son los poríferos, como sugieren los análisis clásicos de la información morfológica y los recientes análisis filogenómicos, o si por el contrario son los placozoos, como sugiere la señal filogenética del DNA mitocondrial. También hay controversia sobre las relaciones entre ctenophoros y cnidarios, y sobre cuál de estos grupos compartió un antepasado común con los animales bilaterados. Diversas fuentes de datos sugieren que en la filogenia más probable se encontrarían los poríferos de aparición temprana y después placozoos, cnidarios, ctenophoros y, por último, los bilaterados. Sin embargo, la resolución definitiva del camino evolutivo trazado por los animales en sus orígenes probablemente requerirá la reconstrucción de caracteres y análisis comparativos que impliquen grandes colecciones de genes o genomas completos.

Summary: *The origin of animals (metazoans) and the relationship between their basal clades (poriferans, placozoans, cnidarians, and ctenophorans) remain controversial evolutionary issues. Animals have been estimated to emerge sometime between 1200 and 700 million years ago, probably from a unicellular ancestor shared with modern choanoflagellates. Recent studies have shown that several of the gene systems traditionally assumed as innovations of modern animals were already outlined in the genome of unicellular organisms and/or in that of the ancestor shared by choanoflagellates and animals, therefore, predating the emergence of animal multicellularity. The main obstacle to definitively elucidate the evolutionary pathway traced by the early animals results from different regions of the genome having experienced substantially different evolutionary stories, therefore, yielding conflicting phylogenetic signals. The most relevant question revolves around whether the most basal animal group is Porifera, as suggested by classical morphological studies and recent phylogenomic approaches, or Placozoa, as suggested by the mtDNA phylogenetic signals. Controversy also persists regarding the relationship between Cnidaria and Ctenophora, and about which of them shared its oldest ancestor with Bilateria. Although several data source suggest that the most probable phylogeny may be Porifera, Placozoa, Cnidaria, Ctenophora, and Bilateria. The definitive elucidation of the pathway traced by the early animals will probably demand character mapping and comparative analyses based on either very large gene collections or complete genomes.*

La transición evolutiva desde un estado unicelular hasta el estado multicelular que caracteriza a los animales modernos o metazoos (Recuadros 1 y 2) constituye una apasionante cuestión científica que sólo se ha resuelto parcialmente. Una serie de innovaciones genéticas y citológicas facilitó el incremento del número de células que formaban el cuerpo de los organismos. Más importante aún, los organismos comenzaron a ser capaces de desempeñar simultáneamente diversas funciones vitales complejas, porque sus diferentes células, a pesar de poseer idéntica información genética, comenzaron a

desarrollar características diferentes (especialización celular) y a agruparse en unidades supracelulares funcionales o tejidos. La estructuración de los tejidos de un animal se esboza ya durante las etapas tempranas del desarrollo embrionario, mediante un proceso de reorganización y diferenciación de las células embrionarias conocido como gastrulación. Esta primera reorganización celular da lugar a un embrión que puede ser diblástico, formado por una capa celular externa o ectodermo y otra interna o endodermo, o bien triblástico, constituido por un ectodermo, un endodermo y una capa celular intermedia, denominada me-

¿Qué es un metazoo?

El origen conceptual del taxon Metazoa (del griego *meta* [entre, después, 'avanzado'] y *zoo* [animal]), nombre propuesto por Haeckel en 1874 para designar a los miembros del reino animal, llega hasta el *Systema Naturae* de Linneo (1735), en donde se estableció un reino Animalia (organismos heterotrófos conocidos en aquel tiempo) en contraposición al reino Plantae (organismos autótrofos). En la actualidad, el filo Metazoa (animales) acoge un conjunto de organismos multicelulares constituidos por células eucariotas carentes de pared celular y cloroplastos, y capaces de organizarse en grupos funcionales (tejidos) para desarrollar tareas específicas.

Recuadro 1. Caracteres morfológicos únicos de los metazoos.

- Organización multicelular constituida por células carentes de pared y cloroplastos, surgida de un proceso de división celular del cigoto, conocido como segmentación, y de un proceso subsiguiente de reorganización embrionaria y prediferenciación celular, conocido como gastrulación.
- Reproducción sexual mediada por espermatozoides y óvulos.
- Presencia de colágeno en el medio intercelular.
- Distintivo conjunto de inserciones y deleciones en genes codificadores de proteínas del genoma mitocondrial.

sodermo. La mayoría de los animales presentan embriones triblásticos con esbozos de simetría bilateral, y por ello se designan genéricamente Bilateria (véase el recuadro *Radiados y bilaterados*). Solamente los filos Porifera, Placozoa, Cnidaria y Ctenophora (véanse los recuadros correspondientes), colectivamente denominados 'invertebrados basales o inferiores' (nombre sin ninguna validez taxonómica o filogenética), presentan embriones no triblásticos. En Cnidaria y Ctenophora el ectodermo y el endodermo son homólogos de los que aparecen en los animales triblásticos, porque el ectodermo embrionario forma la pared externa del cuerpo del adulto y sus órganos anejos, mientras que el endodermo embrionario forma la pared del tubo digestivo y sus órganos anejos. Los tejidos de origen ectodérmico y endodérmico de los cnidarios y los ctenóforos quedan separados por un mesénquima intermedio, la mesoglea. Se trata de una matriz densa, rica en colágeno y otras macromoléculas, en la cual se encuentran diversos tipos de células ameboides en baja densidad. La laxitud de la mesoglea y el hecho de que sus escasas células ameboides raramente se unan para formar estructuras multicelulares de mayor complejidad hacen que este 'pseudotejido' no se considere un verdadero mesodermo, y por ello los cnidarios y los ctenóforos se han interpretado tradicionalmente como diblásticos. En el caso de Porifera y Placozoa, los epitelios embrionarios no se han podido homologar convincentemente con los de los restantes animales, por lo cual los términos 'gastrulación', 'ectodermo' y 'endodermo' fueron virtualmente eliminados del vocabulario zoológico de estos grupos durante el siglo XX. En consecuencia, Porifera y Placozoa, pero especialmente Po-

Recuadro 2. Los metazoos en cifras.

- Número de especies: una estimación aproximada indica que el número de especies animales vivas ronda en torno a 1 162 000, de las cuales unas 900 000 son insectos.
- Filo con mayor representación: los artrópodos lideran el *ranking* con más de un millón de especies, seguidos a distancia por los moluscos, con unas 100 000 especies.
- Filo con menor representación: Cycliophora cuenta con una única especie descrita; Placozoa y Xenoturbellida cuentan con dos especies.
- Metazoo más pequeño: diversos miembros del grupo de los ácaros harpacticoides, los tardígrados (osos de agua) y los nematodos cuentan con especies en las cuales los ejemplares adultos no superan las 150 μm .
- Metazoo más grande: ballena azul (*Balaenoptera musculus*), de hasta 33,2 m de longitud y 190 toneladas de peso.
- Metazoo más longevo: la edad de una demosponja *Corallistes* en el momento de su recolección fue estimada entre 135 y 160 años mediante análisis isotópico de su esqueleto. Harriet, una hembra de tortuga gigante de Galápagos (*Chelonoidis nigra*) recogida viva por Darwin, murió en el año 2006 con 176 años de edad; otros miembros de esta especie han alcanzado los 188 años de edad. Dataciones oficiosas de valvas de la almeja *Arctica islandica* sugieren que esta especie puede vivir más de 400 años. Estimaciones de la edad de la esponja barril gigante (*Xestospongia muta*) basadas en la relación entre el tamaño y el ritmo de crecimiento sugieren longevidades que podrían superar los 2000 años.
- Metazoo menos longevo: los machos del ácaro *Acaro-phenax tribolii* se desarrollan dentro del cuerpo de la madre, fertilizan a las hembras en desarrollo de su misma camada y mueren incluso antes de abandonar el cuerpo materno, todo ello en el periodo de unas horas. Algunas especies de gastrotricos viven sólo tres días.
- Metazoo más antiguo: Aunque hay gran controversia sobre la interpretación de diversos fósiles, se estima entre 650 y 1500 millones de años.
- Metazoo bilaterado más antiguo: *Vernanimalcula guizhouena*, una especie fósil microscópica que ha sido interpretada (no sin controversia) como provista de estructura triblástica y con una edad estimada entre 580 y 600 millones de años.

Términos básicos

Blastómero: Célula embrionaria indiferenciada que forma el cuerpo de los primeros estadios embrionarios de los animales.

“Celentéreo”: Término empleado clásicamente en zoología para designar conjuntamente a cnidarios y ctenóforos, bajo el argumento de que ambos grupos presentan un cuerpo estructurado alrededor de una gran cavidad interna (celénteron) y formado por sólo dos capas celulares. La capa externa constituye la pared de protección de la superficie del cuerpo y la interna tapiza el celénteron, que funciona como cavidad digestiva y se comunica con el exterior por un único orificio, que hace las funciones de boca y ano.

Dominio proteínico: Parte de la secuencia y estructura de una proteína que puede evolucionar, funcionar y existir independientemente del resto de la cadena proteica.

EST: Abreviatura de *Expressed Sequence Tag*, que alude a un fragmento corto de DNA derivado unívocamente de una librería cDNA y, por tanto, de una secuencia que ha sido transcrita en algún tejido o durante algún proceso del desarrollo embrionario, y que puede ser mapeada hasta su posición en el genoma, sirviendo para identificar el locus de ese gen.

Filogenómica: Reconstrucción de un árbol filogenético basada en el análisis combinado de la información de muchos genes o genomas completos.

Genes housekeeping: Genes nucleares que se expresan a un nivel relativamente constante en las células de los metazoos, porque sus productos son fundamentales para el mantenimiento del ciclo celular.

Larva lecitótrofa: Larva de metazoo incapaz de capturar alimento, generalmente carente de boca o de tubo digestivo, o de ambos, que se nutre a partir de las reservas acumuladas en su interior en forma de vitelo durante el desarrollo embrionario.

Macrómero: Blastómero o célula embrionaria indiferenciada de mayor tamaño que las restantes y generalmente con un ritmo de división más lento.

Micro-RNA: RNA monocatenario de corta longitud (entre 21 y 25 nucleótidos) que tiene la capacidad de regular la expresión de otros genes mediante diversos procesos.

Micrófago: Organismo que se alimenta de material particulado de muy pequeño tamaño (aproximadamente 1 μm).

Micrómero: Blastómero o célula embrionaria indiferenciada de menor tamaño que las restantes y generalmente con un ritmo de división más rápido.

Opistoconto: Grupo monofilético de organismos eucariotas que incluye animales (metazoos), hongos y coanozoos (coanoflagelados y otros varios grupos de “protistas” unicelulares emparentados con animales y hongos).

rifera, han sido considerados por muchos autores como un nivel de organización ‘prediblastico’, y por tanto inferior al de los restantes animales (Eumetazoa; Fig. 1).

Características de sus genomas

La información genómica de las células animales está constituida por el DNA contenido en el núcleo y en las mitocondrias. El DNA nuclear está asociado a proteínas y estructurado en forma de cromosomas, que aparecen generalmente en parejas. El DNA mitocondrial también está asociado a algunas proteínas, aunque diferentes de las nucleares y típicamente, pero no en todos los animales, forma una molécula circular.

En los metazoos no hay una correlación clara entre la complejidad de los organismos y la cantidad de DNA nuclear por célula. La especie humana cuenta con un genoma de $3,3 \times 10^9$ pb, que es menor que el de los anfibios del género *Salamandra* (10^{11}) y mayor que el del cnidario *Nematostella* ($4,5 \times 10^8$). Tampoco hay una relación obvia entre la cantidad de DNA y el número de genes. El genoma humano contiene alrededor de 25 000 genes, una cantidad notablemente inferior a la de algunos peces actinopterigios (el pez globo *Takifugu rubripes* tiene 38 000 genes) y sólo algo mayor que la del gusano nematodo *Caenorhabditis elegans* (19 099 genes). El número de cromosomas también varía drásticamente dentro de los metazoos, sin un patrón claro. Por ejemplo, la dotación cromosómica diploide de los mamíferos oscila entre 6 y 92 cromosomas, según las especies. Resulta ilustrativo que un rango de variación similar también se encuentra dentro del género de hormigas *Myrmecia*, cuya dotación diploide oscila entre 4 y 76 según las especies. Algunos actinopterigios como los esturiones cuentan con hasta 276 cromosomas, y muchos de ellos son microcromosomas. La esponja *Suberites domuncula* contiene 32 cromosomas, que es una dotación mayor que la de algunos mamíferos marsupiales y placozoos (6 pares) y similar a la de numerosos saurópsidos.

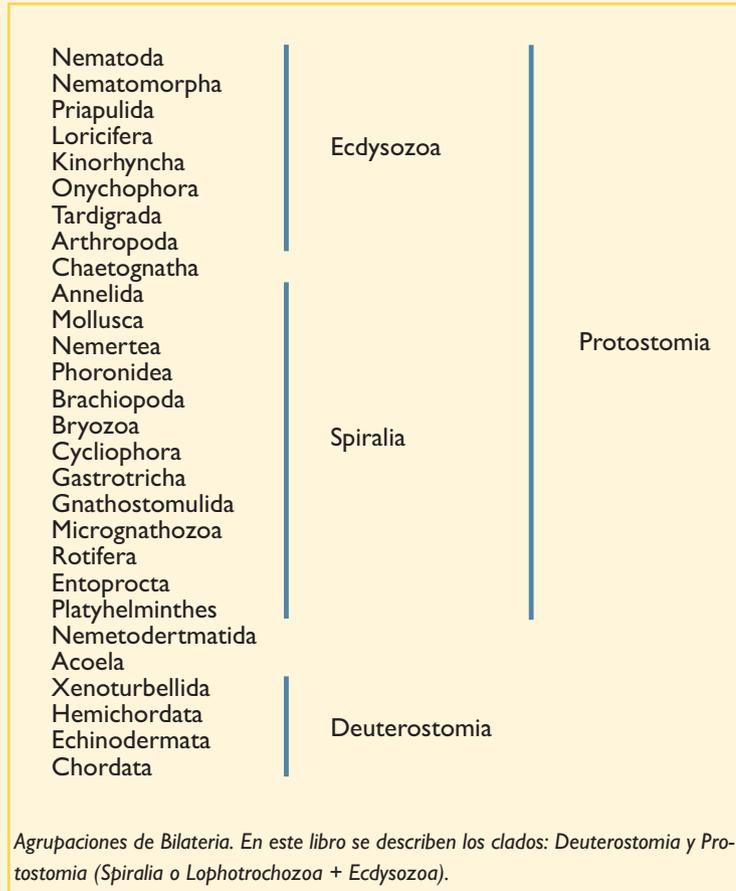
En lo que respecta al genoma mitocondrial, hay notables diferencias entre los ‘invertebrados basales’ y los Bilateria. Dentro de Bilateria, el patrón de organización del mtDNA es relativamente similar en todos los grupos: un genoma relativamente pequeño (aproximadamente 16 Kb), altamente compactado y virtualmente carente de intrones, así como de secuencias reguladoras y de secuencias espaciadoras entre sus genes, que son típicamente 37. Además, el mtDNA de Bilateria, salvo contadas excepciones, muestra codones de traducción-iniciación propios, estructuras altamente modificadas para los RNA de transferencia y ribosómicos, una relativa alta tasa de evolución de secuencias frente a una baja tasa de reorganización génica, y presencia de una única región de control no codificadora y de gran tamaño. Es destacable también que las mitocondrias de Bilateria traducen sus proteínas empleando un código genético propio, que incorpora diversas modificaciones respecto del código estándar, según el grupo. Dichos cambios en el código han permitido a los Bilateria reducir a 22 el número de genes necesarios para producir los tRNA requeridos para descodificar los posibles 62 codones en el mRNA. Por el contrario, las arqueas emplean 46, las bacterias 33 y los cloroplastos de las plantas superiores 31.

“Radiados” y bilaterados

Los términos “Radiata” y Bilateria sirven para designar a los táxones que contienen animales diblásticos y triblásticos, respectivamente, y se refieren a que los arquetipos anatómicos de los cnidarios y los ctenóforos presentan simetría radial respecto de un eje oral-aboral, mientras que los de los triblásticos presentan simetría bilateral, con un eje anteroposterior y otro dorsoventral. Los radiados forman un grupo parafilético con respecto a los bilaterados (véase Arbol de Metazoos). Los bilaterados comprenden al menos tres grandes clados bien fundamentados por datos morfológicos y moleculares (véase la figura). Estos clados se corresponden con:

1. Deuterostomia: animales en que el blastóporo embrionario forma el ano del adulto, mientras que la boca aparece como una neoformación.
2. Ecdysozoa: animales que mudan su tegumento (por ejemplo, artrópodos, nematodos, tardígrados, priapulidos) y en algunos casos presentan un cerebro en anillo alrededor de la faringe (= Cycloneuralia).
3. Spiralia: animales que se alimentan mediante una estructura denominada lofóforo (por ejemplo, braquiópodos, briozoos, foronídeos) o poseen una segmentación espiral y larva trocófora (por ejemplo, anélidos, moluscos, equiúridos, sipuncúlidos, nemertinos, platelmintos, etc.), junto con varios otros grupos que no poseen ni lofóforo ni trocófora, pero cuya agrupación con los anteriores cuenta con sólidos apoyos moleculares.

Los miembros de los clados 2 y 3 se consideran Protostomia o animales en que el blastóporo embrionario forma la boca del adulto.



Aunque hasta la fecha no se ha secuenciado ningún genoma mitocondrial completo de un ctenóforo ni de una esponja de la clase Calcarea, los que se conocen de otras esponjas, placozoos y cnidarios indican que el genoma mitocondrial de los ‘invertebrados basales’ presenta importantes desviaciones respecto del patrón estándar en Bilateria. En los ‘invertebrados basales’ hay una menor compactación, con varias regiones intergénicas relativamente grandes que hacen que la cantidad total de mtDNA sea comparativamente mayor, con un promedio de 18,2 Kbp en Cnidaria, 19 en Hexactinellida, 20,6 en Demospongiae y 37 en Placozoa. Además, estos grupos presentan una enorme variabilidad génica intragrupo y pueden contener genes que no existen en Bilateria. Por ejemplo, varios cnidarios contiene el gen *MutSK*, probablemente transferido desde el núcleo, que codifica una proteína reparadora de mutaciones ‘mismatch’. Asimismo, las demosponjas y las hexactinélidas incluyen el gen *atp9*, que codifica la subunidad 9 de la ATP sintetasa. También hay diferencias sustanciales en la dotación de tRNA, de modo que de los 22 genes que codifican tRNA en Bilateria tan sólo dos, como mucho, aparecen en Cnidaria, y entre cinco y 15 en De-

mospongiae, dependiendo de la especie. Por otra parte, en el mtDNA de algunos ‘invertebrados basales’ hay genes adicionales de tRNA que no aparecen en Bilateria. Además, hay intrones de tipo I y la traducción (excepto en las esponjas hexactinélidas) emplea un código mínimamente modificado, que es idéntico al de algunos hongos y al del único coanoflagelado secuenciado hasta la fecha. Es también interesante destacar que los cnidarios del clado Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa, Hidrozoa) tienen genomas mitocondriales lineales, a diferencia de los restantes invertebrados inferiores estudiados y la mayor parte de Bilateria, que son moléculas circulares. Por tanto, parece claro que el paso del estado diblástico al triblástico implicó una compactación y una estabilización del genoma mitocondrial, así como la especialización de su código genético.

Resultados filogenéticos contrastados con clasificaciones previas

Las relaciones filogenéticas entre los metazoos basales aún no han sido esclarecidas de modo definitivo. El patrón de relaciones varía dependiendo de si la filogenia se

Poríferos

Porifera es un filo que incluye aproximadamente unas 7000 especies vivas, mayoritariamente marinas. Se ha subdividido tradicionalmente en tres clases (Calcarea, Hexactinellida y Demospongiae), cuyas relaciones filogenéticas son objeto de intenso debate. Las demosponjas representan alrededor de un 85% de las esponjas vivas, las hexactinélidas un 10% y las calcáreas un 5%. Las esponjas de la clase Hexactinellida muestran una organización sincitial, mientras que Demospongiae y Calcarea tienen una estructura celular convencional. El arquetipo anatómico de una esponja es el de un animal sésil filtrador, con un cuerpo vasiforme o subsférico atravesado por un sistema de canales que se comunican con el exterior en ambos extremos y por el cual fluye una corriente de agua ambiente. Esta corriente transporta bacterioplancton y compuestos disueltos que nutren a la esponja, pero también proporciona oxígeno y elimina los productos de la excreción y la digestión, y sirve a la vez de vehículo de entrada y salida de gametos y embriones. El arquetipo histológico de una esponja consiste en dos capas celulares de tipo epitelial (pinacocitos), una externa que forma la pared del cuerpo y otra interna que forma la pared de los canales acuíferos. Los canales presentan expansiones en forma de cámaras, cuyas paredes están revestidas por células pseudocilíndricas provistas en su polo distal de un flagelo rodeado de un collar de microvellosidades. Estás células, denominadas coanocitos, fagocitan las bacterias del agua que circula por las cámaras y constituyen el rasgo más distintivo del filo Porifera. Entre el epitelio de los canales y el externo existe un mesénquima (llamado mesoglea en Demospongiae y Calcarea, y mesolamela en Hexactinellida) rico en colágeno y poblado por diversos tipos de células ameboideas que deambulan en baja densidad con funciones tales como la producción y el mantenimiento del medio intercelular, la defensa y la 'respuesta inmunitaria', el transporte de alimento y gametos, la producción y el ensamblado de materiales esqueléticos, el reemplazo de células envejecidas, etc. Esta organización arquetípica está ligeramente modificada en la clase Hexactinellida, en la cual los epitelios son sincitiales, y también en algunos géneros de demosponjas carnívoras que han perdido el sistema acuífero y los coanocitos, a favor de mecanismos de alimentación basados no en el filtrado de bacterias en suspensión sino en la captura de microinvertebrados, que son digeridos extracelularmente con la cooperación de bacterias simbiotas. Las esponjas se reproducen asexualmente, mediante fragmentación, gemación o formación de cuerpos de resistencia, y sexualmente mediante gametos con fecundación externa o interna. Los espermatozoides son generalmente de tipo primitivo, carentes de acrosoma. No obstante, recientemente se han descrito en el grupo espermatozoides altamente modificados y provistos de un complejo acrosomal con perforatorio. El cigoto, de desarrollo externo o interno, sufre segmentación total (igual o desigual, según el grupo), y mediante un desarrollo embrionario (variable según los grupos; véase Fig. 6) da lugar a una **larva lecitótrofa**.

infiere a partir de información derivada de estudios citológicos y ultraestructurales, de genes de rDNA, de genomas mitocondriales o de familias de genes nucleares proteínicos (por ejemplo, Hsp70, Hsp90, α -tubulina y β -tubulina, factores de elongación, proteínas de señalización, proteínas de adhesión, genes de diversas superfamilias de factores de transcripción del desarrollo, colecciones de **EST**, etc.).

La hipótesis más representada en las filogenias citológico-morfológicas de las dos últimas décadas propone que las esponjas constituyen el grupo basal de los metazoos (Fig. 1), y que los placozoos son el grupo hermano de los eumetazoos (cnidarios, ctenóforos + triplásticos). La posición basal de Porifera se ha fundamentado en la creencia de que las esponjas carecen de: 1) ectodermo y endodermo embrionarios homologables a los de los restantes animales, 2) verdaderos epitelios sellantes, y 3) capacidad de elaborar respuestas de comportamiento en consonancia con la ausencia de células musculares (efectoras), sensoriales y nerviosas. Los placozoos también carecen de células musculares y nerviosas, así como de membrana basal en sus epitelios, pero a diferencia de Porifera presentan uniones sellantes entre las células de los epitelios externos.

La posición basal de las esponjas en el árbol de los metazoos fue corroborada por las primeras filogenias moleculares basadas en RNA ribosómico (mayoritariamente rRNA 18S). Sin embargo, tales filogenias producían resultados controvertidos respecto a la posición de otros grupos, situando a Ctenophora como grupo hermano de Cnidaria + Bilateria (Fig. 2, A y B). Además, los placozoos

con frecuencia se han situado como si fueran un grupo hermano de los cnidarios, o incluso dentro de ellos (próximos a Medusozoa), sugiriendo que este filo podría haber surgido de la simplificación del estado de medusa de un escifozoo ancestral. Algunos de estos análisis de rDNA, dependiendo del número de táxones considerados y de las secuencias elegidas, han sugerido también que los placozoos podrían ser un clado hermano de todos los Bilateria, o bien de Cnidaria + Bilateria. En la actualidad hay ciertas dudas sobre la fiabilidad del rDNA para resolver por sí mismo la derivación de los nodos más profundos de los metazoos. Entre otros problemas, se ha detectado que la señal filogenética de las cadenas de rRNA en la subunidad grande (LSU) y la pequeña (SSU) entran en conflicto, de modo que las filogenias inferidas varían dependiendo de si el árbol se obtiene a partir de secuencias SSU (Fig. 2 C), LSU (Fig. 2 D) o de la combinación de ambas.

En el momento de elaborar este capítulo, el análisis de genomas mitocondriales completos, que es cronológicamente posterior a la mayoría de los estudios de genes ribosómicos, sugiere unas relaciones filogenéticas diferentes de las propuestas por los análisis de rDNA y también de las inferidas a partir de datos morfológicos. La mayor parte de los árboles filogenéticos basados en secuencias de aminoácidos de genomas mitocondriales han coincidido en situar a los placozoos (y no a las esponjas) en la base del árbol de los metazoos (Fig. 3 A). No obstante, aunque todavía no se ha podido secuenciar los genomas completos de las esponjas calcáreas y de los ctenóforos, la validez de la señal filogenética del mtDNA

Placozoos

Placozoa es un filo erigido en 1971 para albergar dos únicas especies animales: *Trichoplax adhaerens* (Schulze, 1883) y *Tetroplox reptans* (Monticelli, 1893). Un estudio de 31 ejemplares de *T. adhaerens* revela una notable variación interindividual en el DNA ribosómico y sugiere la presencia de al menos seis especies crípticas. Los placozoos son organismos de 0,5 a 3 mm de diámetro, comprimidos en el plano del sustrato, de aspecto ameboide, sin ejes de simetría reconocibles, que reptan sin dirección preferente de locomoción, y se alimentan de protozoos y diatomeas bentónicas. Estructuralmente son los metazoos más sencillos, ya que están constituidos por sólo cuatro o cinco tipos celulares organizados en tres 'capas': 1) un epitelio superior ('dorsal') formado exclusivamente por células monociliadas en forma de T, con uniones intercelulares selladas por desmosomas septados; 2) un epitelio inferior ('ventral') constituido por una combinación de células 'glandulares' no ciliadas y repletas de vacuolas que secretan enzimas digestivas sobre el sustrato, y células 'cilíndricas' monociliadas capaces de incorporar los productos de la digestión externa; y 3) un retículo de células 'fibrosas' sincitiales de naturaleza tetraploide que ocupa la zona interepitelial, aunque pueden emitir pseudópodos entre las células epiteliales que llegan al exterior. Este sincitio contiene fibras de actina y tiene una gran capacidad de contracción, por lo que probablemente sea el causante de los rápidos cambios de forma del cuerpo y de la naturaleza ameboide del desplazamiento. Las expansiones del sincitio están conectadas mediante estructuras discoidales electrón-densas, que podrían ser temporales, pero que en algunos casos se asemejan a placas perforadas (*plug*) intracelulares similares a las descritas en la estructura sincitial de las esponjas hexactinélidas. Algunos autores sugieren que estas células intermedias son protomusculares y protoneurornales, porque tienen capacidad de contracción y de conducción de estímulos; otros consideran que no se han encontrado pruebas convincentes de células musculares ni de transmisión de impulsos nerviosos en los placozoos. Sin embargo, un marcaje con anticuerpos ha mostrado que algunas células aún sin identificar (que podrían ser un quinto tipo celular) situadas cerca del margen del cuerpo contienen RF-amida, un neuropéptido característico de las células nerviosas y de la sinapsis en los eumetazoos. Esta región corporal intermedia, que parece equivalente de la mesoglea de esponjas y cnidarios, carece de una matriz extracelular evidente. Durante la mayor parte del tiempo, estos organismos se reproducen asexualmente mediante fisión binaria del cuerpo o por gemación, o mediante ambos. No obstante, el elevado grado de polimorfismo detectado en el DNA de *T. adhaerens* sugiere que las poblaciones se mantienen a largo plazo por procesos de reproducción sexual. En el laboratorio se ha visto que si aumenta la densidad de los ejemplares y las condiciones del medio comienzan a degenerar, los individuos producen oocitos a partir de células del epitelio ventral y éstos quedan libres cuando el tejido se degrada. No se han visto espermatozoos, pero se ha propuesto que unas pequeñas células redondas y aflageladas que aparecen en la capa intermedia podrían ser gametos masculinos. Se ha observado que óvulos supuestamente fecundados forman una membrana similar a la membrana de fertilización de otros metazoos e inician los primeros estadios de la segmentación, para luego degenerar.

para resolver por sí misma las relaciones de los metazoos basales también está actualmente en entredicho, debido a la enorme variabilidad intragrupo que se está revelando en los 'invertebrados basales'. Por ejemplo, las esponjas hexactinélidas presentan características en su mtDNA sorprendentemente diferentes no sólo de las de las restantes esponjas conocidas, sino también de los otros 'invertebrados basales', y son muy afines a las de Bilateria. Las esponjas hexactinélidas y Bilateria comparten la casi totalidad de los genes codificadores de proteínas, la presencia de una única región de control no codificadora de gran tamaño, una modificación similar del código genético para la síntesis de proteínas mitocondriales y estructuras génicas altamente derivadas para los tRNA y rRNA, incluyendo una estructura secundaria característica para uno de los tRNA de la serina. A primera vista, las similitudes entre el mtDNA de las esponjas hexactinélidas y de Bilateria podrían sugerir que las esponjas son un filo polifilético (Fig. 3 B). El hecho de que ninguno de los genes mitocondriales de tRNA presentes en las demosponjas y los placozoos se encuentre en las hexactinélidas, que por añadidura sólo poseen aquellos conocidos de Bilateria, junto con el hecho de que las demosponjas, los placozoos y los cnidarios poseen tRNA convencionales, en vez de derivados, también apoyarían una posible polifilia de Porifera, apuntando a Hexactinellida como posible clado her-

mano de Bilateria (Fig. 3 B). No obstante, el escenario que proporciona el mtDNA es aún más complicado, porque el genoma mitocondrial de todas las demosponjas y las hexactinélidas secuenciadas hasta la fecha contiene una característica común, el gen *atp9*, que no aparece en ningún otro grupo de metazoos y emerge como una importante sinapomorfía de Porifera, debilitando los argumentos a favor de una posible polifilia del grupo. En la demosponja *Amphimedon queenslandica* este gen parece haber sido transferido al núcleo recientemente; transferencia que podría contener una importante señal filogenética, si finalmente se demuestra que el gen ha sido heredado por Cnidaria y los restantes animales. Para hacer aun más compleja la situación, la escasa evidencia disponible sugiere que el genoma mitocondrial de esponjas calcáreas posee también varias características únicas, tales como un código genético con codones especiales para la traducción de las proteínas mitocondriales y que, además, contiene los genes rRNA fragmentados.

En conjunto, la información disponible del genoma mitocondrial de los 'invertebrados basales' sugiere la existencia de una variabilidad génica acelerada en estos grupos respecto de Bilateria. Por ejemplo, es destacable que en dos esponjas de una misma familia (Plakinidae) una de las especies (*Oscarella carmella*) contiene el mayor número de genes (44) conocido en un genoma mitocondrial animal,

Cnidarios

Cnidaria es un filo que cuenta con unas 10 000 especies vivas, mayoritariamente marinas. Los cnidarios se dividen en dos clases, una caracterizada por formas con un ciclo vital en el cual se suceden un estado pólipo y un estado medusa (Medusozoa: Scyphozoa + Cubozoa + Hydrozoa), y otra que comprende formas con sólo estado pólipo (Anthozoa). La organización morfológica del cnidario arquetípico adulto es vasiforme, con un epitelio externo protectorio y un epitelio de tipo digestivo que tapiza la cavidad interna. El orificio de comunicación de la cavidad interna con el exterior, derivado del blastoporo embrionario, funciona en el adulto como ano y boca, y define el eje oral-aboral sobre el cual se define la simetría radial básica del grupo. Los cnidarios se caracterizan por poseer en sus epitelios cnidocitos, unas células que producen y alojan un orgánulo denominado nematocisto conectado a un mecanocilio (cnidocilio). El nematocisto es una cápsula cargada de fluido tóxico y con parte de su pared invaginada en forma de filamento hueco, arrollado en espiral dentro de la cápsula. El contacto de un organismo extraño (típicamente una presa o un agresor) con el cnidocilio hace que el filamento se desenvagine violentamente para clavarse e inocular el veneno. Los nematocistos representan el rasgo más distintivo del grupo. A diferencia de las esponjas, los epitelios de los cnidarios están caracterizados por presentar uniones sellantes (septadas y desmosomas en cinturón) entre sus células, así como una membrana basal conspicua. Entre el epitelio externo y el interno se localiza una mesoglea muy delgada en la cual se sitúan células epiteliomusculares, así como células musculares lisas y estriadas en el estado medusa de algunos grupos. Los cnidarios poseen células sensoriales que constituyen órganos tales como ocelos y estatocistos, y poseen también células nerviosas organizadas en plexos, tanto en la larva como en los estados pólipo y medusa del adulto. El sistema nervioso es intraepitelial, formado por redes de neuronas que pueden condensarse en ciertos puntos formando anillos y ganglios. Las neuronas también se pueden fusionar para formar neurosincitios. Las uniones interneuronales y neuromusculares están provistas de uniones gap formadas por innexinas para establecer sinapsis eléctricas en adición a las químicas mediadas por neurotransmisores (amida FMRF, serotonina y noradrenalina), y pueden ser tanto de tipo bidireccional como unidireccional. Se ha detectado acetilcolina en el grupo, pero no en relación con la sinapsis. Los cnidarios se reproducen asexualmente por gemación del pólipo o de la medusa. A veces, las yemas no se liberan y permanecen unidas al progenitor, formando estructuras coloniales. La fecundación es típicamente externa, pero en ocasiones hay desarrollo interno. La segmentación produce una blástula hueca o sólida, dependiendo del grupo. El embrión se desarrolla mediante un proceso de gastrulación variable (embolia, inmigración, deslaminación), dependiendo del grupo y de la blástula, para formar una larva ciliada que puede ser planctótrofa o lecitótrofa, pero que siempre contiene los esbozos del ectodermo, el endodermo y la cavidad gástrica del adulto.

Ctenóforos

Ctenophora es un filo exclusivamente marino que cuenta con sólo unas 80 especies vivas. Son organismos carnívoros, básicamente planctónicos, que se mueven mediante batiendo ocho hileras de células multiciliadas (peines ciliares) distribuidas en la superficie del cuerpo. Presentan una organización general similar a la de los cnidarios, con un epitelio externo de origen ectodérmico que incluye células glandulares y mucosas, y un epitelio gástrico endodérmico que forma un saco ciego comunicado con el exterior por un orificio único que funciona como boca y ano. Se asume que el plan corporal arquetípico es una forma subsférica con dos tentáculos provistos de células adhesivas y caracterizado por una simetría birradial, en el plano oral-aboral y en el plano tentacular. No obstante, aparecen formas bentónicas aplanadas e incluso una especie sésil que se alejan completamente de este arquetipo. Entre ambos epitelios, que constan de células con uniones fuertes (septadas y gap) y membranas basales, se localiza una mesoglea, células musculares organizadas en una musculatura parietal subepitelial, así como fascículos de células musculares sincitiales estriadas embutidas en la mesoglea. Una red poligonal de células nerviosas inerva los epitelios, los peines ciliares y las células musculares de la mesoglea, y conecta con un ganglio apical situado inmediatamente debajo de un órgano sensorial de tipo estatocisto. Las células nerviosas son de tipo primitivo (isopolares), en las cuales cualquier parte de la membrana puede establecer una sinapsis con otra neurona o un efector. No obstante, aunque se ha detectado amida RF, las sinapsis parecen funcionar fundamentalmente con acetilcolina, como típicamente en los triblásticos. También se han observado uniones interneuronales y neuromusculares de tipo gap. Los ctenóforos son típicamente hermafroditas, con gónadas bien diferenciadas formadas a partir del endodermo y que se abren al exterior por gonoporos. En algunos casos, los órganos reproductores se complican y se diferencian cavidades accesorias tales como cámaras incubadoras y receptáculos seminales. El espermatozoide, aunque de cabeza redondeada, posee un verdadero acrosoma con perforatorio. La fertilización es externa, con poliespermia. La segmentación es total, pero desigual, formando un embrión con **macrómeros** y **micrómeros**, que tienen un destino predeterminado en el adulto. La gastrulación se produce típicamente por embolia y al final los micrómeros dan lugar al ectodermo y a células glandulares asociadas, el órgano sensorial apical, las células nerviosas, las células musculares y parte de la mesoglea, mientras que los macrómeros dan lugar a la cavidad gástrica y las estructuras asociadas.

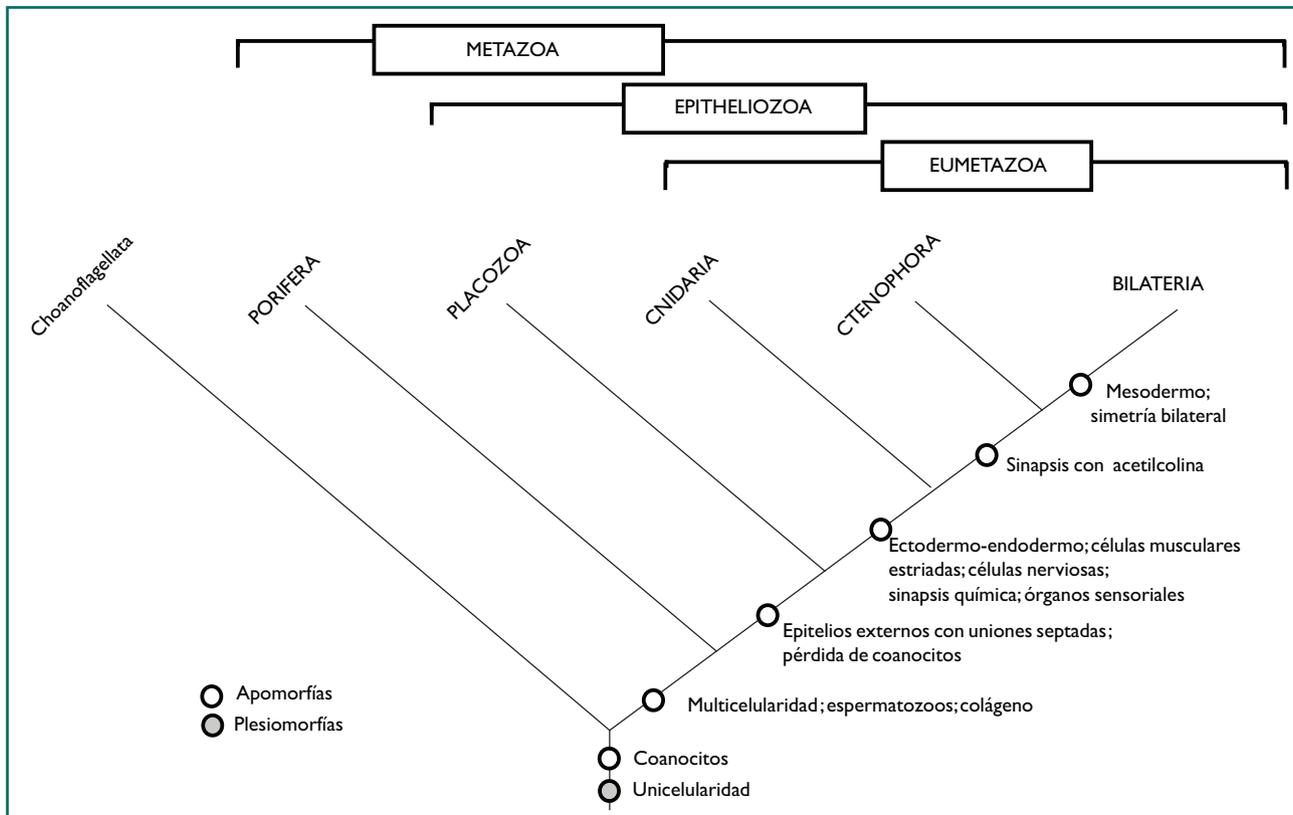


Figura 1. Filogenia tradicionalmente más aceptada para ilustrar las relaciones de parentesco entre los metazoos basales, inferidas según caracteres morfológicos. El grupo externo Choanoflagellata se refiere sólo a miembros de una de las cinco clases que componen el filo parafilético “Choanozoa”.

mientras que la otra (*Plakortis angulospiculatum*) contiene menos de la mitad (20 genes). Tal variabilidad entre géneros hermanos también aconseja precaución a la hora de emplear algunas de las características de los genomas mitocondriales en la inferencia de la filogenia de los nodos más profundos de los metazoos. El tamaño del mtDNA y su contenido génico también emergen como menos informativos de lo esperado inicialmente, ya que algunas evidencias apuntan a que se han producido pérdidas de genes en paralelo (homoplasia) en grupos bien distantes. Ante estas consideraciones generales (y a falta de datos sobre las esponjas calcáreas y los ctenóforos), un análisis filogenético conservador del genoma mitocondrial sólo puede traducirse en un árbol politómico, incapaz de resolver las relaciones entre los ‘invertebrados inferiores’ (Fig. 3 C).

Los problemas derivados del empleo de rDNA y mtDNA han llevado a la convicción de que la reconstrucción de las relaciones filogenéticas entre clados con divergencias tan profundas como las de los “invertebrados basales” (aproximadamente más de 600 millones de años) se podría resolver más eficientemente comparando genes nucleares que estén altamente conservados y que pueden ser claramente identificados como ortólogos. A este fin, algunos autores han explorado familias génicas codificadoras de factores de transcripción y diversas proteínas básicas para el funcionamiento de la multicelularidad animal, tales como las proteínas de las principales vías de señalización intercelular, de adhesión, de estrés, de elaboración de la matriz intercelular, etc. En la mayoría de los casos se han encontrado componentes de tales familias génicas en nu-

merosos filos animales (tanto basales como derivados), e incluso en coanoflagelados y otros **opistocontos** relativamente emparentados con los metazoos. Tales hallazgos indican que los componentes de diversas familias génicas que se asumían como ‘innovaciones evolutivas’ de los metazoos son anteriores a la divergencia del metazoo moderno más basal, e incluso a la emergencia de la multicelularidad animal, y carecen de poder explicativo para resolver la filogenia de los ‘invertebrados basales’.

Hasta la fecha, la señal filogenética más sólida y coherente parece derivarse de un estudio filogenómico reciente del grupo de Hervé Philippe en el cual se analizaron secuencias parciales (EST) de 128 genes proteínicos nucleares. En la filogenia inferida, que se muestra notablemente congruente con la hipótesis clásica derivada de los datos morfológicos (Fig. 4A), las esponjas aparecen como el primer grupo que diverge del tronco de los metazoos, seguido por los placozoos. Los cnidarios y los ctenóforos habrían surgido posteriormente, pero como una subunidad que se correspondería con el concepto clásico de “**celentéreos**”. Desde esta perspectiva, los cnidarios y los ctenóforos quedarían relacionados filogenéticamente al mismo nivel respecto de Bilateria.

Evolución de los caracteres

Epitelización, neuralización y otros rasgos derivados

Las esponjas y los placozoos, a diferencia de los cnidarios y los ctenóforos, no parecen tener células nerviosas ni musculares, por lo que estos grupos se consideran estruc-

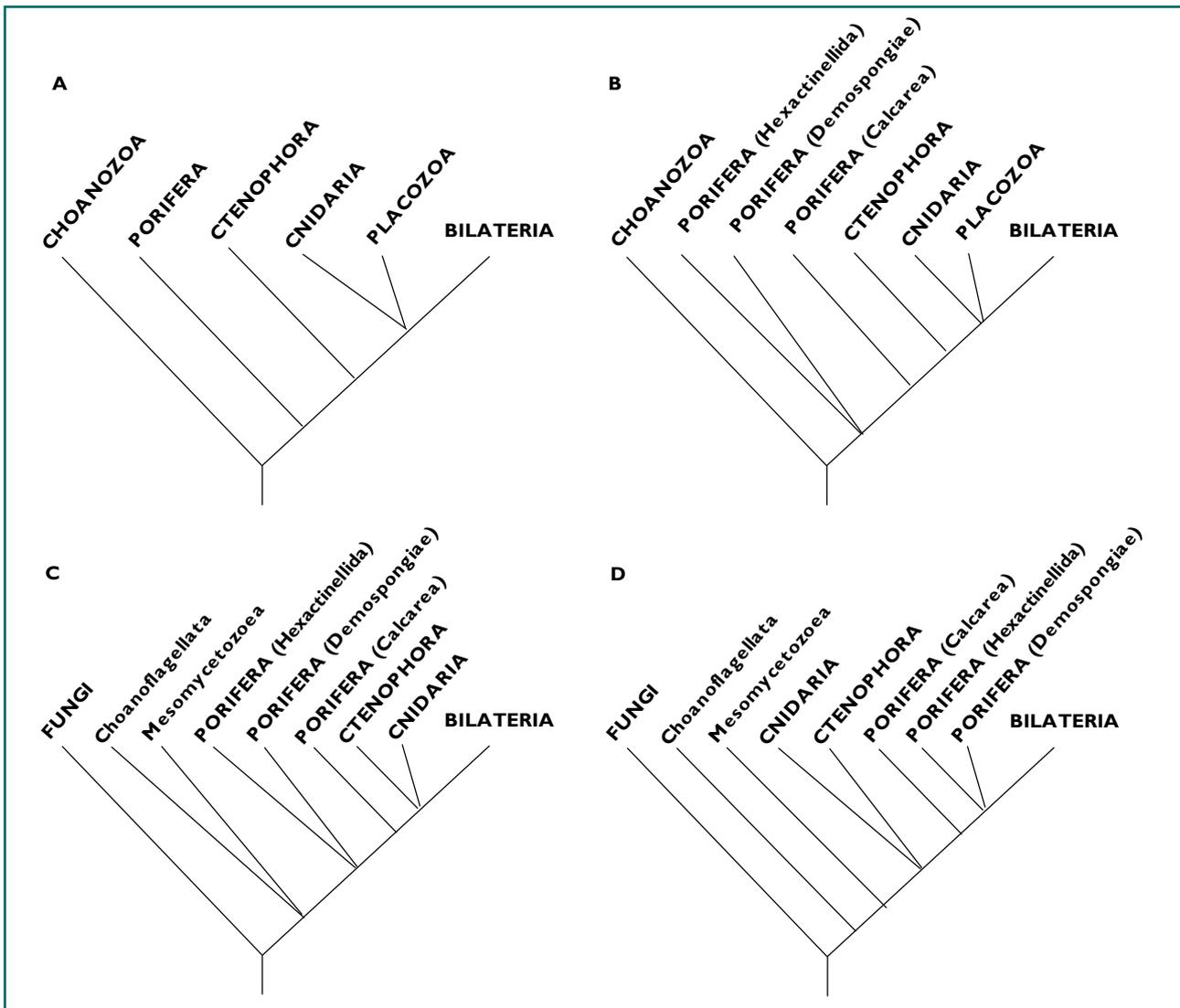


Figura 2. A: Filogenia de metazoos más comúnmente propuesta por los primeros estudios de DNA ribosómico con suficiente representatividad de táxones y secuencias. **B:** Filogenia más comúnmente propuesta por los primeros estudios de DNA ribosómico en la cual se detectó la relación parafilética detectada entre las clases del filo Porifera. En ambos árboles el grupo externo “Choanozoa” representa a las cinco clases que integran este filo (Choanoflagellata, Mesomycetozoea, Ministeriida, Corallochyrea y Cisticódea). **C-D:** Diferencias en el patrón de relaciones filogenéticas inferidas en base a genes de las unidades ribosómicas pequeñas (**C**) y grandes (**D**). En estos análisis no se consideró el filo Placozoa, pero se incluyeron Fungi y dos clases de “Choanozoa” como grupo externo.

turalmente más simples y evolutivamente más antiguos que los restantes. No obstante, recientes estudios ultraestructurales están poniendo de manifiesto la presencia, en las esponjas y los placozoos, de un mosaico de características en donde rasgos simples (que representarían la condición primitiva de caracteres de los metazoos) coexisten con otros relativamente complejos (condición derivada) y que tradicionalmente se habían asumido como ausentes del filo. En las esponjas, por ejemplo, no sólo se han hallado membranas basales (Fig. 5 A) y uniones septadas en algunos epitelios (Fig. 5 B), sino también epitelios larvarios de células multiciliadas, células epiteliales larvianas fotorreceptoras, epitelios capaces de secretar elementos esqueléticos (Fig. 5 C), etc. Muchos de los caracteres derivados más sorprendentes se han encontrado en relación con el proceso reproductivo de las esponjas, como por ejemplo la presencia en algunos grupos de espermatozoi-

des altamente modificados provistos de un complejo acrosomal con perforatorio, cromatina condensada en espiral y largas raíces ciliares estriadas (Fig. 5 D a F). También se ha descrito un variado patrón de migraciones y reorganizaciones celulares durante la embriogénesis de los diversos grupos de esponjas (Figs. 6 y 7), que se cree que es un proceso claramente homólogo de la gastrulación de los restantes animales. Asimismo, en las esponjas y los placozoos hay elementos celulares y compuestos típicamente relacionados con los sistemas neuromusculares de los animales superiores. Por ejemplo, diversos tipos celulares de esponjas muestran una relativa capacidad contráctil y contienen miosina o citoesqueletos de filamentos de actina, o ambos. En algunas de estas células se ha detectado acetilcolina y colinesterasa. También se ha encontrado serotonina en larvas y juveniles. No obstante, hasta la fecha no hay ninguna evidencia de que estas sustancias, que operan

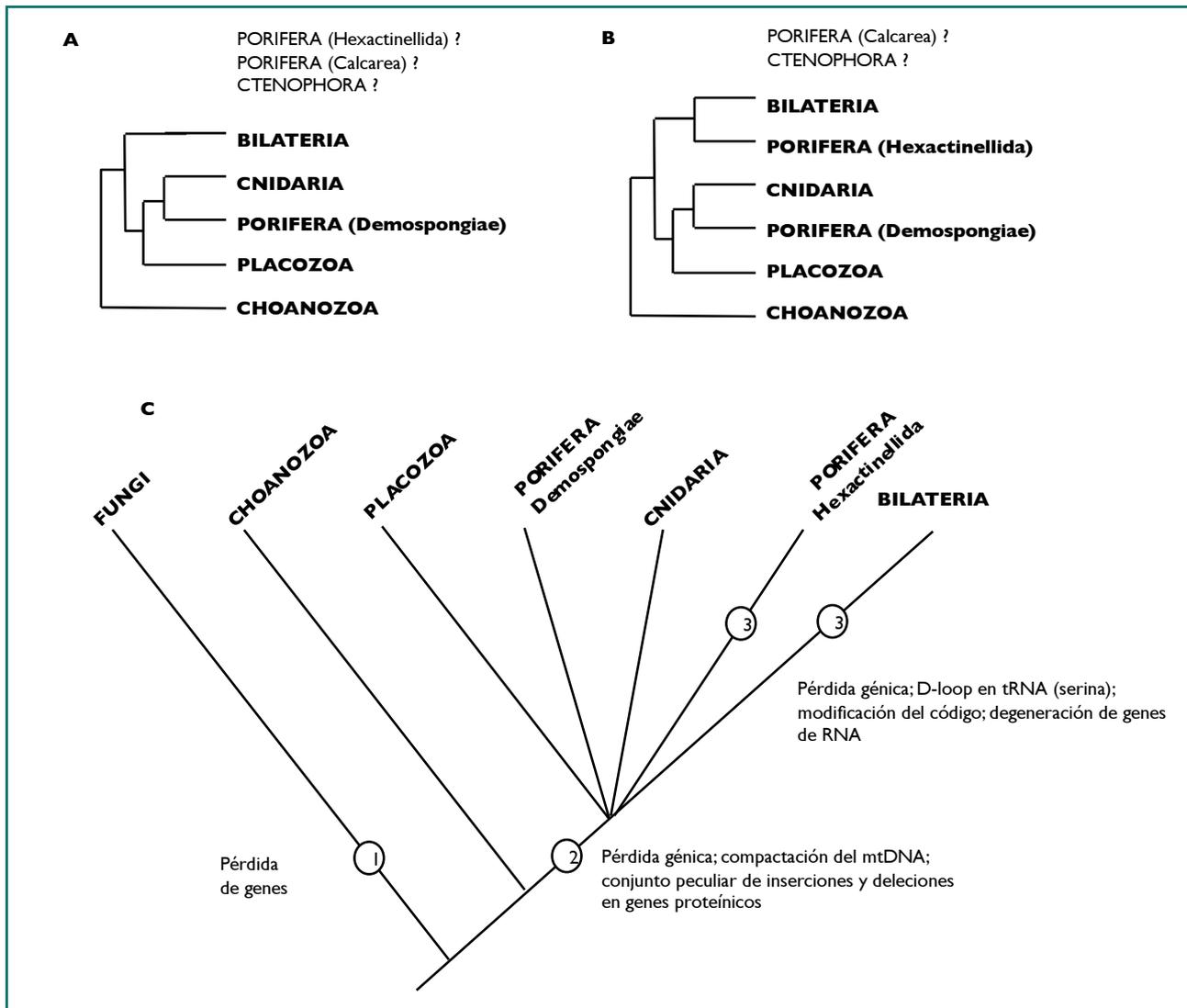


Figura 3. A: Esquema de un árbol de máxima verosimilitud obtenido en el año 2006 a partir de secuencias de aminoácidos de genomas mitocondriales completos para varios metazoos basales, entre los cuales sólo una de las tres clases de Porifera proporcionó datos analizables. Nótese también la ausencia de datos analizables para Ctenophora. **B:** Esquema de un árbol de máxima verosimilitud obtenido en el año 2007 a partir de secuencias de aminoácidos de genomas mitocondriales completos para varios metazoos basales en los cuales se incluyeron por primera vez dos esponjas de la clase Hexactinellida. Nótese que Hexactinellida aparece como un clado completamente aislado de los restantes poríferos y hermano de los bilaterados. Persiste la ausencia de datos analizables para las esponjas de la clase Calcarea y para Ctenophoros. **C:** Árbol filogenético más fiable derivado de un análisis de la información disponible hasta la fecha sobre la evolución del mtDNA en Metazoa. Nótese que, a falta de datos para las esponjas calcáreas y los ctenóforos, y sin nuevos métodos de inferencia filogenética, la señal filogenética contenida en el DNA mitocondrial no permite resolver las relaciones entre los 'invertebrados basales'.

como neurotransmisores en otros metazoos, intervengan en procesos de comunicación intercelular de tipo nervioso en las esponjas. Se ha demostrado que los epitelios sincitiales de las esponjas hexactinélidas tienen la capacidad de conducir impulsos eléctricos en ausencia de sinapsis. Esta conducción 'preneural' es mucho más lenta que la que típicamente se realiza entre las células nerviosas de otros animales, probablemente porque la transmisión parece realizarse empleando canales de calcio, como ocurre en las plantas, y no de sodio, como sucede típicamente en las neuronas. Es interesante que algunas células de demosponjas reaccionan modificando las concentraciones de calcio intracelular ante el aminoácido excitante glutamato y ante agonistas de los receptores metabótrópos del gluta-

mato. En estas células se ha clonado una proteína receptora bastante similar al receptor del glutamato metabótrópo y al receptor B del ácido gamma aminobutírico (GABA), que son dos neurotransmisores empleados en la excitación y la inhibición neuronal en los animales superiores. En el genoma de las demosponjas también se han encontrado genes 'postsinápticos', similares a los que codifican elementos asociados a las membranas celulares sinápticas en los animales neuralizados. Algunos de estos genes parecen expresarse en unas células con formas piriformes, monociliadas distalmente y con abundancia de vesículas proximalmente, que aparecen en el epitelio larvario y que podrían ser precursores evolutivos de las neuronas o de células neurosensoriales.

Una situación similar a la de las esponjas se da en Placozoa, que también carecen de células musculares y nerviosas, pero en los que se ha revelado mediante inmunomarcado que algunas células aún sin identificar situadas cerca del margen del cuerpo contienen amida RF, un neuropéptido característico de las células nerviosas en otros animales. Además, la secuenciación del genoma completo de *T. adhaerens* ha revelado que hay varios genes en los placozoos ortólogos de los que se expresan en los eumetazoos durante la formación del sistema nervioso (*Trox2*, *Pax-B*) y del sistema neuroendocrino (familia POU). A pesar de la reducida diversidad celular que caracteriza a los placozoos, su genoma también contiene un amplio grupo de factores de transcripción que se creían específicos de los eumetazoos, varios de ellos implicados en la diferenciación celular, la especialización celular durante el desarrollo embrionario, la gastrulación y la determinación temprana de una línea celular germinal.

En contraste con las esponjas y los placozoos, los cnidarios y los ctenóforos presentan epitelios relativamente complejos y sistemas neuronales patentes. En Cnidaria el sistema nervioso es subepitelial, formado por redes de neuronas que pueden condensarse en ciertos puntos formando anillos y ganglios. Las neuronas también se pueden fusionar para formar neurosincitios. Las uniones interneuronales y neuromusculares están provistas de uniones gap que establecen sinapsis eléctricas además de las químicas mediadas por neurotransmisores. No obstante, los canales gap no están formados por conexinas como en los metazoos superiores, sino por inexinas, típicas de los invertebrados. Las sinapsis químicas interneuronales están mediadas por la amida RF, la serotonina y la noradrenalina, y pueden ser tanto de tipo bidireccional como unidireccional, siendo este último modelo típico de los metazoos superiores. También se ha detectado acetilcolina en el grupo, pero no en relación con la sinapsis. La complejidad estructural es aún mayor en el caso de Ctenophora, lo que tradicionalmente ha llevado a considerarlos, desde el punto de vista morfológico, como grupo hermano de Bilateria (Fig. 1). En los ctenóforos, entre el epitelio externo (ectodermo) y el gástrico (endodermo), ambos caracterizados por uniones intercelulares especiales (septadas y gap) y membrana basal, se localiza una mesoglea con células musculares organizadas en una musculatura parietal subyacente a los epitelios. También hay fascículos de células musculares estriadas sincitiales embutidos en la mesoglea. Una red poligonal de neuronas inerva los epitelios, los peines ciliares de la superficie del cuerpo y las células musculares de la mesoglea, y conecta con un ganglio apical situado inmediatamente debajo de un órgano sensorial de tipo estatocisto. Las células nerviosas son de tipo primitivo (isopolar), en las cuales cualquier parte de la membrana puede establecer sinapsis con otra neurona o un efector. Aunque se ha detectado amida RF, las sinapsis parecen funcionar fundamentalmente con acetilcolina, como ocurre típicamente en los triblásticos. También se han observado uniones interneuronales y neuromusculares de tipo gap.

En relación con la 'sensorialización', hasta la fecha no se han detectado células sensoriales en los placozoos ni en las esponjas adultas, pero las larvas de algunas demosponjas poseen células fotorreceptoras interconectadas por puentes citoplásmicos y organizadas en una estructura

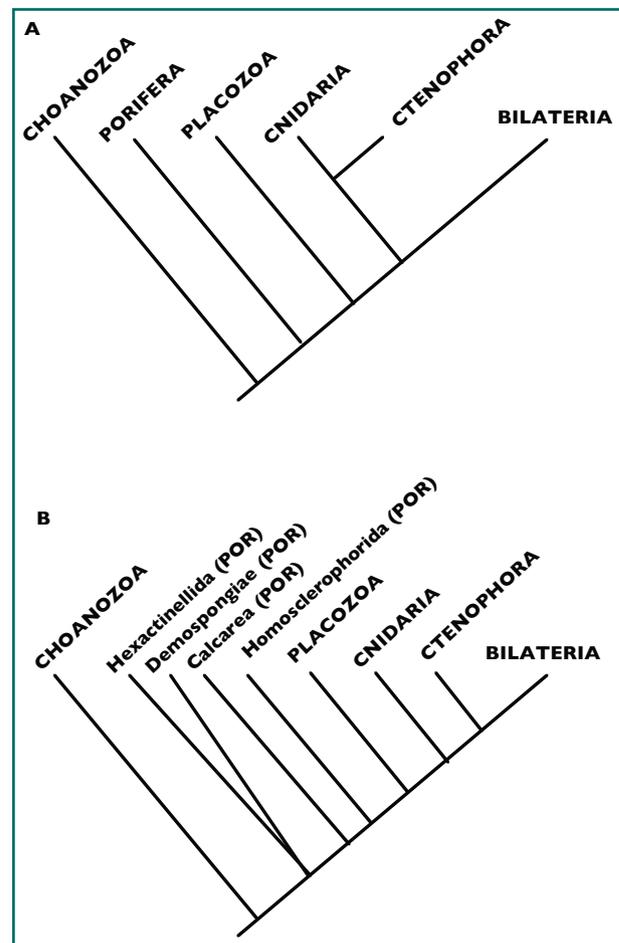


Figura 4. A: Resumen de las relaciones filogenéticas entre los 'invertebrados basales' inferidas de un estudio filogenómico basado en datos de 128 genes nucleares y una importante representación de especies en cada uno de los filos de invertebrados implicados. **B:** Resumen de las relaciones filogenéticas de un filo Porifera (POR) con estructura parafilética y los restantes metazoos basales, tal como se proponen desde un análisis bayesiano y de máxima verosimilitud de genes nucleares constitutivos (*housekeeping*).

supracelular anular equivalente a un órgano fotorreceptor larvario (Fig. 7 F). Resulta interesante puntualizar que aunque las únicas células sensoriales conocidas en el filo Porifera son estos fotorreceptores larvarios, tanto larvas como adultos presentan reacciones de movimiento en respuesta a estímulos ambientales diferentes de la luz, tales como el contacto con presas (en las esponjas carnívoras), el contacto con congéneres, la falta de alimento, el exceso de sedimentación, la presencia de corriente, las características fisicoquímicas de los sustratos con que contactan, etc. También es sorprendente que se hayan descrito respuestas fototácticas en los placozoos en ausencia de células fotosensibles conocidas. Los cnidarios y los ctenóforos son sensorialmente más complejos, ya que poseen células sensoriales que se organizan en órganos fotorreceptores y estatocistos, generalmente inervados por los plexos nerviosos subepiteliales o por derivaciones de los ganglios.

La presencia en Porifera y Placozoa de estructuras, compuestos y genes relacionados con la formación de epitelios, el sistema nervioso y otros rasgos derivados, ha sido mayoritariamente interpretada como una evidencia de que

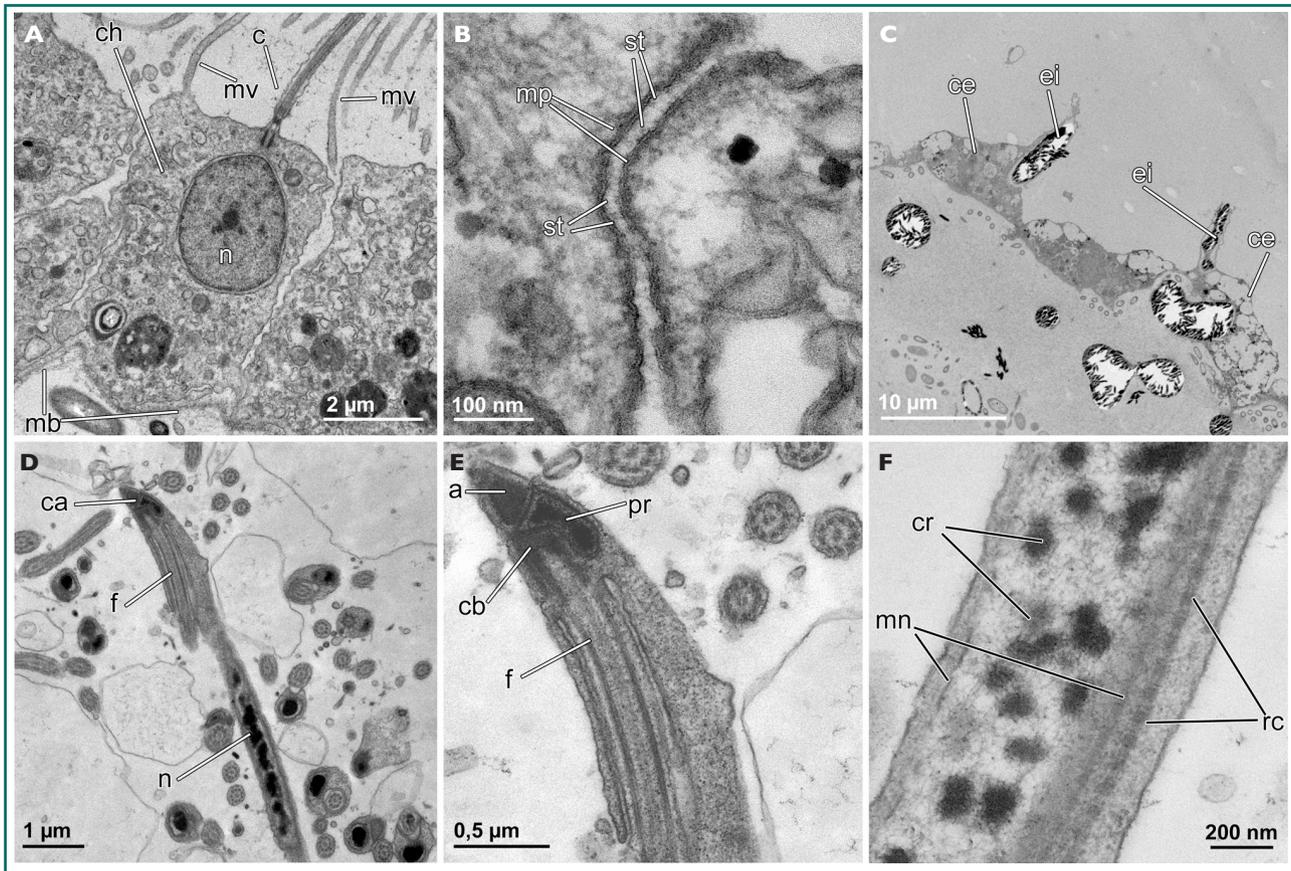


Figura 5. A: Epitelio de coanocitos (ch) de la demosponja homosclerofórida *Corticium candelabrum*, donde se observa una membrana basal subepitelial. Nótese que los coanocitos, cortados longitudinalmente, muestran su núcleo (n), el cilio (c) y el collar de microvellosidades (mv). **B:** Detalle del epitelio de la larva de *C. candelabrum*, donde se aprecia un oscurecimiento de la membrana plasmática (mp) en la zona de contacto entre dos células epiteliales adyacentes. Nótese que el espacio intercelular en la zona de contacto entre las membranas contiene material en forma de septos (st). Los epitelios externos septados se habían considerado tradicionalmente una adquisición evolutiva posterior a la aparición de los poríferos (Fig. 1). **C:** Vista de las células del epitelio (ce) externo de un adulto de *C. candelabrum*, donde se observan espículas intraepiteliales (ei). **D-F:** Detalles de un espermatozoide (**D-E**) y de una espermatida (**F**) de la demosponja *Crambe crambe*. Nótese que un flagelo (f) con su cuerpo basal (cb) se inserta en la zona anterior del espermatozoide, junto al complejo acrosomal (ac). El complejo acrosomal consta de un acrosoma (a) y un perforatorio (pr). El núcleo (n) es alargado y junto a la membrana nuclear (mn) corren largas raíces ciliares estriadas (rc). La cromatina está condensada en espiral en el espermatozoide maduro (**D**), y es granular (cr) en el estado previo de espermatida. El acrosoma con perforatorio y la compactación helicoidal de la cromatina se habían considerado tradicionalmente adquisiciones evolutivas posteriores a la aparición de poríferos, plazoos y cnidarios (**F**).

algunos de los ‘utensilios’ básicos de la ‘epitelización’, la ‘neuralización’ y el funcionamiento multicelular de los eumetazoos ya estaban presentes en estados evolutivos anteriores, en los cuales se empleaban para otros fines. De otro modo, resultaría muy complicado explicar cómo las esponjas y los plazoos, que carecen de sistema nervioso, presentan en sus genomas genes ortólogos de los que codifican proteínas postsinápticas y componentes de vías de señalización que típicamente participan en el ensamblado de circuitos neuronales en los animales superiores. Alternativamente se ha sugerido que, en el caso de Placozoa, estos componentes genómicos del sistema nervioso podrían ser restos de un proceso de simplificación morfológica secundaria desde un verdadero estado eumetazoo, o bien estar codificando mecanismos que sólo están operativos en estados del ciclo vital que aún se desconocen. También se ha propuesto la posibilidad de que al menos una parte de la simplicidad citológica y arquitectural de

las esponjas pudiera derivar de procesos de simplificación secundaria.

Genética del desarrollo embrionario

La embriogénesis, un proceso ausente previamente, emerge como una indiscutible innovación de los metazoos. Los estudios realizados en Bilateria han demostrado que los genes de numerosas vías de señalización y de factores de transcripción que conforman las redes regulatorias de la expresión de los genes del desarrollo embrionario están bien conservados y son de ortología fácilmente identificable, por lo que podrían resultar de utilidad a la hora de inferir el patrón de relaciones entre los ‘invertebrados inferiores’. En las esponjas, los plazoos y los cnidarios, se han descrito recientemente ortólogos (totales o parciales) de genes que originalmente se creían exclusivos de Bilateria (por ejemplo, hélice-bucle-hélice, Mef2, Fox, Sox, T-box, ETS, REI/NF- κ B, bZIP, Smad, y varias cla-

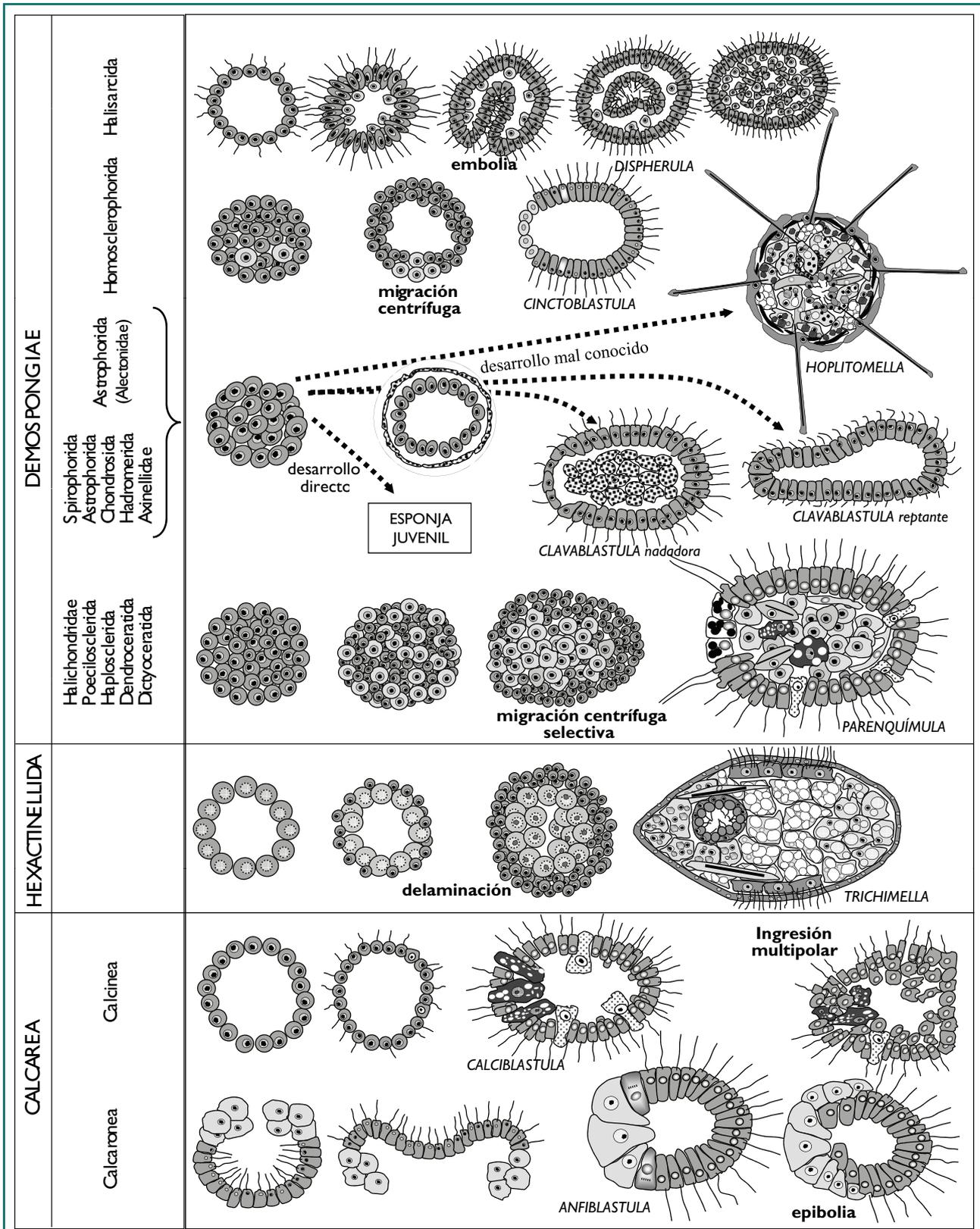


Figura 6. Esquema de los diferentes tipos de reorganizaciones celulares detectadas durante el desarrollo embrionario en los diversos órdenes taxonómicos de las tres clases de esponjas (Demospongiae, Calcarea y Hexactinellida). Las reorganizaciones embrionarias descritas se proponen como equivalentes de los principales tipos de gastrulación (nomenclatura en negrita) conocidos en los restantes animales.

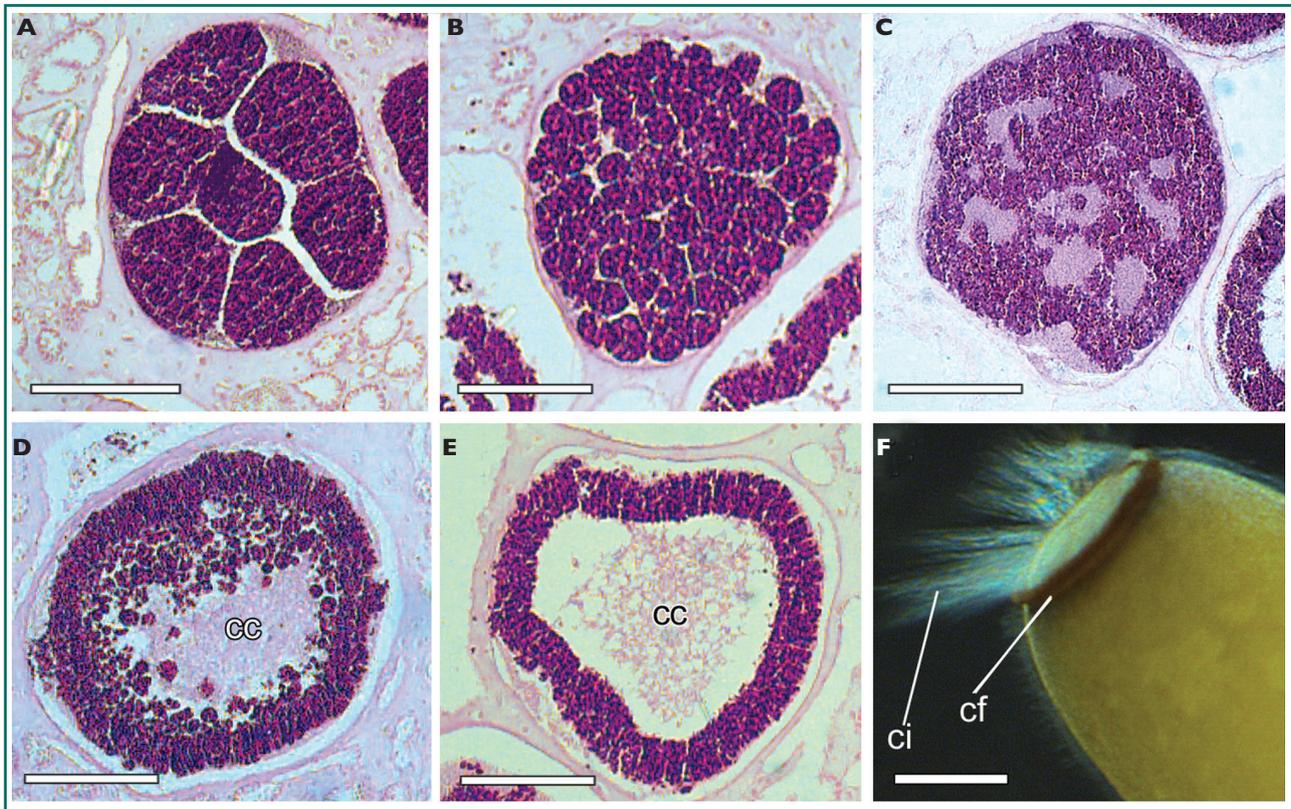


Figura 7. A-E: Secciones histológicas donde se observa la gastrulación de un embrión de esponja homosclerofórica en el cual una mórula sólida (esteroblástula) se convierte en una blástula hueca (celoblástula), mediante un proceso de migración de los **blastómeros** interiores hacia la periferia del embrión para formar una cavidad interna o blastocelo (cc), tal y como se esquematiza en la Figura 6. **F:** Parte posterior de una larva de la demosponja *Ircinia oros* en la cual se muestra el conjunto de células fotorreceptoras (cf) pigmentadas y organizadas en un órgano fotorreceptor anular que controla el movimiento de los cilios larvarios del polo posterior (ci) en función de la iluminación, y que sirve de timón a la larva. La barra de escala representa una longitud de 100 μ m.

ses de genes homeobox, incluyendo ANTP, Prd-like, Pax, POU, LIM-HD, Six y TALE), y estos hallazgos sugieren que muchos de los mecanismos que se activan durante el desarrollo de los animales bilaterados para producir la requerida diversidad celular y establecer los principales ejes de la arquitectura corporal estaban ya presentes en el genoma del último antepasado común de los metazoos.

Algunos trabajos que han explorado la señal filogenética contenida en cuatro subclases de genes homeobox de la clase Antennapedia (ANTP), tales como los genes Hox, Parahox, EHGbox y NK, que contribuyen de modo decisivo a establecer la organización principal del cuerpo en los animales triblásticos (Bilateria), indican que estas subclases de genes parecen haber surgido evolutivamente en los metazoos por procesos de cis-duplicación. En consonancia con el patrón observado en otras superfamilias de genes, el contenido de genes homeobox en la única esponja cuyo genoma completo se conoce (*A. queenslandica*) es notablemente inferior a los descritos en Cnidaria y Bilateria. La esponja posee genes NK, pero no genes Hox, Parahox ni EHGbox. El grupo NK, que ya se había detectado con anterioridad en otras esponjas, forma un paquete de cinco genes con una organización similar a la que se observa en los triblásticos, lo que sugiere que tal paquete génico debía estar presente en el antepasado de

los metazoos antes de la divergencia de Porifera, mientras que los genes Hox (presentes en los cnidarios y los placozoos, pero ausentes en las esponjas y los ctenóforos) habrían surgido posteriormente en la evolución de los metazoos inferiores. Según esta interpretación, el pequeño número de genes Hox y NK presentes en Placozoa representaría un estado inicial en la complicación del sistema homeobox ocurrida tras la divergencia de las esponjas. No obstante, algunos recientes análisis en base tanto a genomas mitocondriales completos como a aproximaciones filogenómicas sugieren (no sin controversia) que los placozoa podrían estar en la base de los metazoos, y haber surgido antes de la divergencia entre Porifera y los restantes animales (Fig. 3 A y B). Si esto fuera así, la ausencia de genes Hox en las esponjas y los ctenóforos tendría que explicarse como una pérdida secundaria, ya que al menos un gen Hox debería estar presente en el metazoo ancestral para poder explicar la presencia de genes Hox en los placozoos actuales. Es interesante destacar que los datos disponibles para Cnidaria y Eumetazoa sugieren que el metazoo inmediatamente ancestral a la divergencia entre estos dos filos debería contar con una dotación de 56 a 58 genes homeobox. Sin embargo, la dotación encontrada en la única esponja secuenciada hasta la fecha, con sólo 31 genes, supone menos

de la mitad de tal predicción. Por ello, algunos autores han propuesto que este escaso número de genes podría haber resultado de una pérdida de varios genes de la familia NK y al menos uno de la Hox.

También se ha demostrado recientemente que ortólogos de varios otros factores de transcripción que operan en Bilateria (Pax, PO, LIM-HD Sox, receptor nuclear, Forkhead, T-box, Mef2 y ETS) se expresan durante la embriogénesis de la esponja *A. queenslandica*, en adición a los genes ANTP. Un análisis filogenético detallado de la superfamilia génica hélice-bucle-hélice, presente también en los hongos y las plantas aunque no con funciones de control embrionario, ha revelado que la mayoría de los genes presentes en Bilateria cuentan con ortólogos en Cnidaria, mientras que sólo unas pocas familias están presentes en la esponja *A. queenslandica*; los ctenóforos y los placozoos no han sido estudiados. De nuevo, el número de genes de esta superfamilia que aparecen en la esponja es notablemente menor que el esperado, según los datos disponibles de Cnidaria. Los cnidarios, o al menos algunos de los antozoos mejor estudiados, como *Nematostella vectensis*, no son organismos sencillos desde el punto de vista de la regulación del desarrollo embrionario. El contenido génico de factores de transcripción de *N. vectensis* (Cnidaria) es muy similar al de Bilateria, y entre dos y tres veces mayor que el conocido para las esponjas (*A. queenslandica*) y los placozoos (*T. adherens*). El antozoo *N. vectensis* posee entre 130 y 139 genes homeobox, incluyendo siete genes Hox, 14 Sox, 15 Fox, 12 WNT, 6 TGF- β y numerosos antagonistas de éstos. Para varias familias génicas, *Nematostella* presenta más genes que los que poseen otros invertebrados notablemente más sofisticados, tales como el insecto *Drosophila melanogaster* o el nematodo *Caenorhabditis elegans*.

Por tanto, a falta de información suficiente sobre los placozoos, los ctenóforos y varias clases de Porifera, resulta muy complicado retrazar el posible camino evolutivo que las familias génicas implicadas en el control del desarrollo embrionario han realizado en los 'invertebrados basales'. Además, hay argumentos razonables que no permiten descartar la hipótesis de que algunos grupos (Porifera, Placozoa) podrían haber experimentado un extenso proceso de simplificación génica en sus orígenes, mientras que otros (Cnidaria) podrían haber tenido una expansión.

Tendencias evolutivas

El salto a la multicelularidad animal

Varias fuentes de datos sugieren que el metazoo ancestral y los coanoflagelados actuales (una de las cinco clases de organismos unicelulares del filo Choanozoa) derivaron de un antepasado común. Esta relación filogenética entre coanoflagelados y metazoos, que inicialmente fue formulada basándose en el extraordinario parecido en la citología de coanoflagelados y coanocitos de esponjas (Fig. 5 A), es la más aceptada en la actualidad, aunque se han propuesto varias alternativas de menor aceptación (que no se comentan en este capítulo).

La comparación del genoma mitocondrial del coanoflagelado *Monosiga brevicollis* con los que se conocen de esponjas, placozoos y cnidarios indica que la adquisición de la multicelularidad animal implicó un proceso de com-

pactación del genoma mitocondrial (Fig. 3 C), con una drástica reducción de intrones y regiones intergénicas no codificadoras, así como una pérdida de unos 10 genes con respecto al promedio del número presente en los animales no bilaterados. El mtDNA de *M. brevicollis* tiene un tamaño de 76,7 Kbp (unas 3,8 veces el promedio en Porifera) y contiene 1,5 veces más genes que el promedio en los metazoos, codifica moléculas de rRNA y tRNA poco modificadas y similares a las de bacterias, y emplea un código genético sólo mínimamente modificado. La información disponible hasta la fecha indica que el mtDNA de los coanoflagelados carece de un conjunto de inserciones o deleciones (indels) en diferentes genes codificadores de proteínas que, por el contrario, aparece bien conservado en los principales grupos de metazoos. La ausencia en los coanoflagelados de estos indels característicos de los metazoos (Fig. 3 C), junto con la ausencia del gen ATP9 (hasta la fecha sólo conocido en Porifera), excluye la posibilidad de que los coanoflagelados puedan ser interpretados como esponjas reducidas al estado unicelular por un proceso de simplificación secundaria.

La secuenciación del genoma nuclear completo de los coanoflagelados han puesto de manifiesto que el salto a la multicelularidad animal implicó diversas modificaciones genéticas con respecto al estado unicelular inicial, y son especialmente destacables dos aspectos: 1) la aparición de nuevos y más complejos sistemas de regulación de la expresión génica (por ejemplo, nuevas familias de factores de transcripción, **micro-RNA**, etc.) que, controlando en el tiempo y en el espacio la expresión de genes que codifican directamente características fenotípicas, permiten que células con idénticos genotipos desarrollen diferentes características y se especialicen para formar tejidos; y 2) la aparición de nuevos mecanismos de adhesión y comunicación intercelular (por ejemplo, proteínas de adhesión, nuevas vías de señalización intercelular, etc.) que permiten mejorar la unión física y la delimitación de un medio intercelular interno, así como la coordinación entre las células de un tejido y la integración funcional de los diferentes tejidos. Sorprendentemente, parte del material génico que permitió tales innovaciones en los metazoos estaba ya disponible en el genoma del antepasado común de los metazoos y los coanoflagelados modernos. El único coanoflagelado secuenciado hasta la fecha (*M. brevicollis*) posee un genoma de 49,6 Mb, es decir, del orden de 10^3 pb menor que el de los 'invertebrados basales'. Se trata de un genoma relativamente rico en genes (9200) e intrones, que a pesar de pertenecer a un organismo unicelular codifica un sorprendente arsenal de **dominios proteínicos** relacionados con la adhesión celular y la elaboración del medio intercelular en los animales. Sin embargo, apenas codifica elementos de las principales vías de señalización intercelular conocidas en los animales (con excepción de las tirosina quinasa). En el genoma de los coanoflagelados tampoco se han encontrado micro-RNA ni componentes relevantes de los diversos factores de transcripción que conforman el entramado regulador del desarrollo embrionario en los animales. Es interesante destacar que los placozoos también parecen carecer de micro-RNA (encargados de controlar la represión postranscripcional de los mRNA), mientras que tales moléculas reguladoras, que se suponen un avance evolutivo, aparecen en Porifera y

Cnidaria. La ausencia de micro-RNA en Placozoa podría ser el resultado de una pérdida secundaria, similar a la que se ha propuesto para otros componentes de su genoma.

En el estado actual de conocimiento resulta difícil decidir si el antepasado común de los coanoflagelados y los metazoos carecía realmente de los componentes necesarios para una incipiente señalización intercelular y una regulación de la transcripción, o si estos elementos estaban presentes en el origen y se perdieron secundariamente en los coanoflagelados modernos. En conjunto, la información disponible sugiere que la puesta en marcha de los sistemas génicos (nucleares y mitocondriales) que facilitaron el establecimiento de la multicelularidad en los animales implicó probablemente una diversidad de procesos en el material génico preexistente que afectó de modo diferente a diversas regiones del genoma, incluyendo expansiones génicas (duplicaciones, etc.) en unos casos y compactaciones en otros. Parece que se dieron, además, procesos de creación de nuevos genes. Sin embargo, permanecen sin aclararse tanto los mecanismos de ‘invención’ de nuevos genes como los que facilitaron la integración de éstos en la creciente red de sistemas de señalización y de regulación transcripcional que caracterizó a la emergencia de la multicelularidad animal.

El salto del metazoo ancestral a los metazoos basales modernos

Para poder entender la transición entre el metazoo ancestral y el grupo más basal de los metazoos modernos es necesario resolver definitivamente cuál es el grupo basal de los metazoos: ¿las esponjas o los placozoos? Este punto sigue debatiéndose debido a que la señal filogenética del genoma mitocondrial y otros caracteres (por ejemplo, la ausencia de micro-RNA, la ausencia de matriz extracelular en la mesoglea, la reducida diversidad celular, etc.) apoyan una posición de los placozoos en la base del árbol de los metazoos, previamente a la divergencia entre las esponjas y los restantes animales (Fig. 3). Con tal esquema evolutivo resultaría complicado explicar cómo el antepasado común de los coanoflagelados y los metazoos, que se supone provisto de células coanocitarias, habría podido dar lugar a los placozoos, que carecen de células tipo coanocito. Para explicar la distribución de este carácter (presencia/ausencia de células de tipo coanocito) en el árbol filogenético habría que proponer pérdidas paralelas independientes del carácter en los placozoos y en otros grupos de invertebrados de divergencia posterior a las esponjas, o alternativamente asumir la pérdida en el metazoo ancestral y una reaparición de las células coanocitarias en la base de la rama evolutiva de las esponjas. Tales esquemas resultan muy poco parsimoniosos. Además, si los placozoos fueran basales, el metazoo ancestral podría proponerse bajo la teoría de la plácula, es decir, como un predador reptante, **micrófago**, carente de coanocitos, pero provisto de células digestivas y nerviosas.

No obstante, la secuenciación del genoma nuclear completo de *Trichoplax adhaerens* contradice la señal filogenética del genoma mitocondrial y apoya la idea de que los placozoos divergieron con posterioridad a las esponjas. Si las esponjas, y no los placozoos, estuvieran en la base del árbol de los metazoos, la distribución del carácter ‘células coanocitarias’ se explicaría mediante una sencilla

continuidad del carácter en Porifera y una única pérdida posterior en el tronco de los metazoos. No obstante, una reconstrucción fiable de la filogenia dentro de Porifera, que en la actualidad aún no se ha conseguido (Figs. 2 B, 3 B, 4 B y 8), es un requisito fundamental para refinar la inferencia de las características del metazoo ancestral y de cómo se pudo producir la pérdida de los coanocitos en el tronco de los metazoos. En la actualidad hay un intenso debate sobre si las esponjas son un grupo monofilético, parafilético o polifilético. Dadas las enormes diferencias entre las esponjas de la clase Hexactinellida y las de la clase Demospongiae en cuanto a la organización y el contenido del genoma mitocondrial, la práctica totalidad de los análisis basados en el mtDNA muestran a las esponjas como un grupo polifilético, en el cual las hexactinélidas serían el clado hermano de Bilateria (Fig. 3 B). Incluso a falta de datos mitocondriales para la esponjas de la clase Calcarea, la propuesta de polifilia del mtDNA resulta muy poco convincente, debido a la existencia en las esponjas de varias sólidas sinapomorfias morfológicas y moleculares (incluyendo el gen mitocondrial *atp9*), que prácticamente descartan la posibilidad de una polifilia. Más problemáticas son las propuestas realizadas basándose en algunos análisis de rDNA y de algunas familias de genes constitutivos (**housekeeping**), en los cuales se sugiere que las esponjas podrían ser un grupo parafilético (Figs. 2 B y 4 B) con la clase Calcarea y un orden desgajado de la clase Demospongiae (orden Homosclerophorida), y estar más relacionados con otros ‘invertebrados basales’ que con las restantes esponjas. En la actualidad, la evidencia molecular y citológica en favor de la idea de que las esponjas homosclerofóridas podrían representar una cuarta ‘clase’ taxonómica dentro del filo Porifera (Fig. 4b, 8A) es cada vez mayor.

El salto del estado diblástico al triblástico

Desde el punto de vista del mtDNA, el origen de los Bilateria se corresponde con una notable reorganización del genoma mitocondrial de sus predecesores (los ‘invertebrados basales’), que ha implicado múltiples cambios en el código genético, pérdida de genes tRNA, algunas innovaciones genéticas y una aceleración de la tasa de evolución de secuencia.

No obstante, los resultados de algunos estudios de expresión génica han debilitado el concepto tradicional de organismo diblástico, planteando serias dudas sobre si los cnidarios y los ctenóforos tienen o no las células homólogas del mesodermo que caracterizan a los Bilateria (triblásticos). El estado medusa de algunos cnidarios posee células de músculo liso y estriado, formadas a partir de una pequeña masa celular (entocodón) que se diferencia del ectodermo durante la embriogénesis. Durante la diferenciación de estas células musculares en la fase medusa del hidrozoo *Podocoryne* se ha detectado la expresión de genes ortólogos de las familias Brachyury, Mef2 y snail/slug, así como de un homólogo de MyoD. La expresión de estos genes, típicamente asociada a la formación de derivados mesodérmicos en los organismos triblásticos, sugiere homología entre los cnidarios y los triblásticos en la construcción del sistema muscular, que es un tejido típicamente mesodérmico. Del mismo modo, los ctenóforos presentan no sólo células epiteliomusculares,

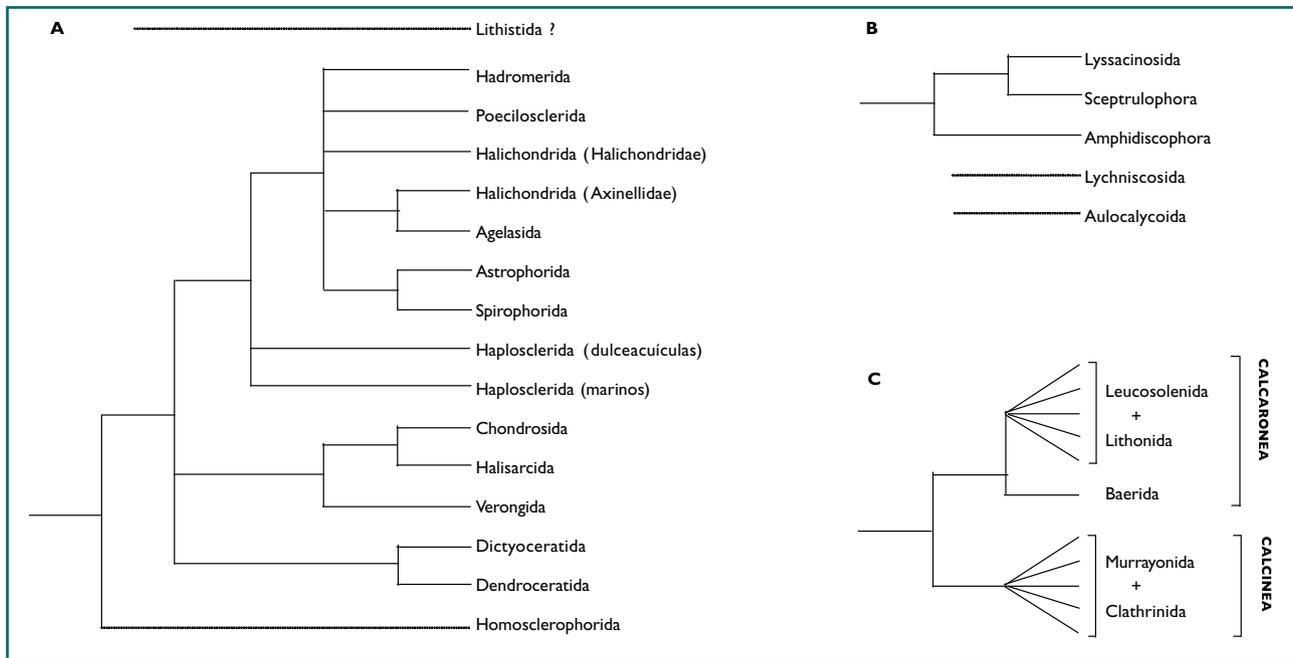


Figura 8. Filogenias moleculares de esponjas. **A:** Topología resumen de las relaciones más probables entre los órdenes de esponjas de la clase Demospongiae. Nótese que el controvertido y presuntamente polifilético taxon “Lithistida” raramente se ha incluido en filogenias moleculares. La posición de los Homosclerophorida que se indica en el árbol es la inferida basándose en el DNA mitocondrial, pero cuando se utilizan otras fuentes de datos (DNA ribosómico o algunas familias de genes nucleares), este grupo queda situado fuera de la clase Demospongiae y relativamente emparentado con la clase Calcarea, pudiendo constituir una cuarta clase dentro del filo Porifera. **B:** Resumen de las relaciones filogenéticas entre los principales grupos de esponjas de la clase Hexactinellida, inferidas mediante análisis de DNA ribosómico. Nótese que las dificultades para recolectar esponjas de esta clase, que típicamente aparecen en hábitats batiales y abisales, han favorecido que en los análisis filogenéticos nunca se hayan incluido representantes de varios órdenes. **C:** Las filogenias moleculares de esponjas de la clase Calcarea todavía están muy poco desarrolladas. El principal problema consiste en que, mientras las subclases (Calcinea y Calcaronea) encuentran notable apoyo molecular, la mayoría de los órdenes taxonómicos tradicionales son reconocidos como unidades polifiléticas por los estudios de DNA ribosómico.

sino verdaderas células musculares que parecen formarse a partir de micrómeros diferenciados del ectodermo durante la gastrulación, en un proceso similar al que se conoce en muchos triblásticos. Estos hallazgos recientes han demostrado que los elementos básicos de la triploblastia habrían entrado en funcionamiento previamente a la aparición de los animales triblásticos. Incluso algunos autores han propuesto que el estado medusa de numerosos cnidarios y los ctenóforos podrían ser en realidad organismos triblásticos. Sin embargo, en tejidos de ctenóforos de naturaleza presuntamente mesodérmica no se ha detectado la expresión de genes NKL, típicamente asociados con el desarrollo del mesodermo y el neuroectodermo en los triblásticos. Esta falta de expresión podría indicar tanto la ausencia de un verdadero mesodermo como la existencia de un mesodermo que no sería estrictamente homólogo del de los restantes animales.

La expresión de otras familias de genes, tales como el sistema decapentapléjico (*dpp*) implicado en la especificación del eje dorso-ventral del cuerpo en los invertebrados superiores y los vertebrados, también sugiere que la frontera entre la organización diblástica y triblástica es relativamente difusa. Durante la embriogénesis del cnidario *Acropora* se expresa un gen de esta familia en la hoja ectodérmica cerca del extremo en que se abre el blastoporo (orificio que se forma por invaginación del epitelio de la blástula para originar el endodermo digestivo del embrión y sirve de boca embrionaria, convirtiéndose

posteriormente en la boca del pólipo adulto). Este hecho sugiere que el origen de la simetría bilateral podría anteceder a la divergencia entre Cnidaria y Bilateria. Algunos estudios de expresión génica en Cnidaria y Ctenophora han sugerido también una posible homología entre el eje oral-aboral de “Radiata” y el dorso-ventral de Bilateria.

Relojes moleculares frente a registro fósil

Varias estimaciones independientes basadas en tasas calibradas de divergencia de secuencias moleculares sugieren, no sin controversia, que el origen de los metazoos no sería posterior a 1200 millones de años, mientras que la aparición de los Bilateria se data, con importantes desavenencias entre autores y métodos empleados, entre los 1200 y los 600 millones de años. Según diversos autores, los restos de los metazoos más antiguos están representados por esponjas, bien fósiles moleculares correspondientes a esteroides de 30 carbonos que atestiguan que algún miembro de las demosponjas podría haber estado presente hace 630 millones de años, bien espículas de demosponjas datadas en torno a 580 a 599 millones de años, o bien restos inequívocamente atribuibles a una esponja hexactinélida descrita como *Paleophragmodictya reticulata* y con una edad estimada entre 650 y 543 millones de años. Por tanto, los eventos evolutivos ocurridos en los aproximadamente 600 millones de años transcurridos entre el supuesto origen de los metazoos y

los primeros restos de esponjas permanecen sin registro fósil. No obstante, algunos autores han descrito, no sin controversia, que durante tal periodo no sólo hay rastros de metazoos fósiles, sino que éstos corresponden a organismos arquitecturalmente más complejos que las esponjas. Por ejemplo, se han descrito restos fósiles constituidos por un estolón de hasta 30 cm de longitud sobre el que se disponen regularmente conos que podrían haber albergado zooides. Estos fósiles, abundantes en el oeste de Australia, en China y en Montana (Estados Unidos) en rocas siliciclásticas de una antigüedad de 1500 millones de años, originalmente se interpretaron como el primer metazoo colonial bentónico (*Horodyskia moniliformis*), aunque también han sido reinterpretados por otros autores como posibles “protistas” coloniales relacionados con los foraminíferos. Asimismo, en estratos de yacimientos rusos datados en 1000 millones de años se han recolectado 80 fósiles de 6 cm de largo y 2,5 cm de diámetro provistos de marcas de segmentación. Tales restos fueron interpretados en principio como un antepasado de los anélidos (*Parmia*), pero algunos autores han sugerido que podrían corresponder a “algas”. En general, la mayoría de los fósiles neoproterozoicos (más de 540 millones de años) son huellas o moldes bastante sencillos, que en todos los casos resultan difíciles de interpretar sin recurrir a especulaciones que frecuentemente dan lugar a intensos debates científicos.

La formación de fosforitas de Doushantou (sur de China), datada entre 580 y 599 millones de años, donde los fósiles neoproterozoicos se han preservado con sumo detalle, tampoco ha facilitado la inferencia del patrón evolutivo de los animales basales. En estratos de prácticamente idéntica edad han aparecido los restos de espículas de demosponjas más antiguos conocidos, pero también embriones y huevos fosilizados que podrían pertenecer a cnidarios y organismos triblásticos, así como restos de *Vernanimalcula guizhouena*, probablemente el primer organismo bilaterado conocido. Estos últimos restos consisten en 10 fósiles de entre 100 y 200 µm de tamaño que parecen pertenecer a un organismo con organización triblástica, provisto de celoma, tubo digestivo, ano y pares de fosas que podrían albergar órganos sensoriales alrededor de una boca. El hallazgo de estos minúsculos triblásticos sugiere que la radiación inicial de los invertebrados basales se podría haber producido antes de que éstos alcanzaran siquiera un tamaño macroscópico.

No obstante, algunos autores han sugerido la posibilidad de que los restos interpretados como embriones de cnidarios y triblásticos fueran en realidad bacterias coloniales del azufre del tipo *Thiomargarita*. También se ha sugerido que las huellas de órganos que indican simetría bilateral en *V. guizhouena* podrían ser en realidad marcas artificiales formadas durante el proceso de fosilización. Si se descartan los restos de cnidarios y triblásticos del yacimiento de Doushantou, la secuencia posterior de restos de metazoos sería: 1) un organismo globular pedunculado datado entre 550 y 543 millones de años e interpretado como cnidario (*Namacalathus hermanastes*); 2) restos de ‘vendobiontes’, organismos en forma de hojas y provistos de unas ramas ciliadas que parecen representar la forma ancestral de los peines ciliares de los ctenóforos, datados en

el cámbrico inferior; y 3) rastros de desplazamiento de animales bilaterados datados siempre con posterioridad a 555 millones de años. Bajo esta interpretación, el registro fósil apoyaría que los primeros metazoos con restos fósiles fueron las esponjas y posteriormente habrían aparecido, de modo secuencial, los cnidarios, los ctenóforos y los bilaterados.

Biogeografía y biodiversidad

La idea más aceptada es que los metazoos vivos (no fósiles) se distribuyen entre 35 y 37 filos, según los autores. Además, hay diversas propuestas para subdividir filos que podrían ser polifiléticos (Bryozoa, Platyhelminthes, etc.) o fusionar otros que son afines. Por ejemplo, los acantocéfalos pueden ser considerados un filo independiente o incluido en Rotifera; los pterobranquios y los enteropneustos pueden considerarse filos separados o incluirse en Hemichordata. Asimismo, hay diversos filos con escasos representantes y pobremente estudiados, tales como gnatostómidos, ciclíforos, xenoturbellarios, micrognatozoos, etc., cuya consideración como filos independientes puede cambiar en función del resultado de estudios futuros.

En la actualidad, el número de especies de metazoos vivos (no fósiles) catalogadas es de unas 1 162 000, de las cuales más de un millón (aproximadamente el 86%) son artrópodos. Los cordados (= vertebrados, ascidias, anfioxos, etc.) están representados por sólo unas 45 000 especies (3,8 %). Además, está escasa representatividad de los cordados está sobrestimada, ya que para muchos filos de invertebrados hay una notable diferencia entre el número de especies catalogadas hasta la fecha y las que realmente existen. Los nematodos constituyen uno de los casos en que la diferencia entre lo catalogado y lo existente es más notable: cuentan con unas 15 000 especies descritas y se estima que unas 100 000 aún están por describir.

Los metazoos probablemente tuvieron un origen marino y, de modo similar, los cuatro grupos de metazoos más basales (Porifera, Placozoa, Cnidaria y Ctenofora) también parecen haber surgido en el océano. Sólo Porifera y Cnidaria cuentan con representantes de agua dulce, pero en ambos casos éstos están representados por sólo unos pocos géneros y un registro fósil que sugiere una colonización de las aguas continentales a partir de formas marinas ancestrales. Los metazoos, tras su radiación, han colonizado prácticamente todos los hábitats del planeta, desde las profundidades marinas abisales hasta las grandes cumbres y desde las latitudes ecuatoriales a las polares. Algunos grupos o especies han experimentado adaptaciones sorprendentes que les han permitido vivir en hábitats extremos, tales como gránulos de polvo atmosférico, cuevas y simas sin intercambio sustancial con el medio externo, surgencias termales de agua dulce, surgencias hidrotermales marinas, chimeneas de metano y azufre en la corteza oceánica, así como en condición de parásitos de otros metazoos o de plantas. Algunas especies de diversos grupos, como tardígrados, peces actinopterigios, anfibios, etc., incluso han desarrollado la capacidad de criptobiosis, suspendiendo temporalmente los procesos metabólicos cuando las condiciones medioambientales llegan a ser extremas.

Diferenciación y especiación

Los patrones de diferenciación y especiación son muy diferentes en los cuatro grupos de ‘invertebrados basales’, como atestigua la diversidad conocida para cada uno de los grupos: Porifera con unas 7000 especies vivas, Placozoa con sólo dos, Cnidarios con unas 10 000 y ctenóforos con unas 80. Se desconoce si tales divergencias en la diversidad entre grupos de deben a diferencias en el efecto de los procesos de extinción o a distintas tasas de especiación intragrupo. En todos los grupos, excepto en los placozoos, se conocen linajes extintos. En el caso de las esponjas, el proceso de extinción más reciente parece derivarse de la expansión de las diatomeas durante el cretácico. Las diatomeas son unos ávidos consumidores de silicato marino, cuya expansión en las aguas superficiales del océano conllevó la extinción de numerosas esponjas, que también requieren este nutriente para elaborar sus esqueletos de silicio. La competencia por el silicio entre ambos grupos desde el cretácico hasta la actualidad no ha sido sólo una causa de extinción, sino que también parece haber funcionado como una importante presión ambiental que ha condicionado la evolución esquelética en las esponjas, favoreciendo la aparición de nuevos grupos en los cuales los esqueletos de silicio han sido sustituidos por materiales orgánicos derivados del colágeno. A su vez, algunos autores han sugerido que la extinción de las esponjas silíceas formadoras de arrecifes durante el cretácico favoreció la posterior expansión evolutiva de los corales modernos, que encontraron un nicho vacío. No hay estudios genéticos que permitan estimar tasas medias de divergencia (especiación simpátrida) en tales grupos como consecuencia de estos procesos, que son relativamente recientes (60 millones de años) en la escala evolutiva. Los estudios de genética de poblaciones están demostrando que, con frecuencia, especies que se habían asumido tradicionalmente con distribución cosmopolita son en realidad subconjuntos que parecen haber surgido por especiación alopátrida, es decir, especies identificables genéticamente pero crípticas desde el punto de vista morfológico. Esta situación afecta a los cuatro grupos de ‘invertebrados basales’, pero en especial a los placozoos, en los que la especie presuntamente cosmopolita *Trichoplax adhaerens*, una de las dos especies que componen el filo, parece ser un complejo de al menos seis especies críp-

licas, según sugiere la notable variación interindividual de cuatro marcadores moleculares del rDNA.

Principales cuestiones pendientes

- ¿Cuál es la diversidad genómica dentro de los coanoflagelados modernos y qué subgrupo estaría más relacionado con el metazoo ancestral?
- ¿Son las esponjas un grupo monofilético, parafilético o polifilético?
- ¿Poseen las esponjas hojas embrionarias verdaderamente homólogas del ectodermo y el endodermo de los restantes animales?
- ¿Por qué los placozoos son un grupo tan poco diverso?
- ¿Cómo son la segmentación, la gastrulación y el desarrollo embrionario de los placozoos?
- ¿Podría una parte de la simplicidad anatómica de las esponjas y los placozoos derivar de procesos de simplificación secundaria?
- ¿Cómo es el genoma nuclear y mitocondrial de Ctenophora?
- ¿Se podrán resolver las relaciones filogenéticas entre los grupos de metazoos más basales sin considerar el análisis de genomas nucleares completos de varios miembros de cada uno de los filos?

Bibliografía básica

- King N, Westbrook MJ, Young SL, Kuo A, Abedin M, et al. 2008. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature* 451:783-788.
- Lavrov DV. 2007. Key transitions in animal evolution: a mitochondrial DNA perspective. *Integrative and Comparative Biology* 47: 734-743.
- Maldonado M. 2004. Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity. *Invertebrate Biology* 123: 1-22.
- Philippe H, Derelle R, López P, Pick K, Borchiellini C, et al. 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. *Current Biology* 19: 706-712.
- Schierwater B, Eitel M, Jakob W, Osigus H-J, Hadrys H, et al. 2008. Concatenated analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern “Urmetazoon” hypothesis. *PLOS Biology* 7: 36-44.