



Origen dels artròpodes i conquesta de la terra

Jesús Lozano Fernández 

Institut de Biologia Evolutiva (CSIC-UPF), Barcelona

Resum: Els artròpodes tenen un origen marí. D'ençà el Cambrià, fa més de 540 milions d'anys, aquests animals han dominat els oceans del món. La colonització de la terra, però, sembla no haver-se produït fins a un centenar de milions d'anys més tard, amb la formació dels primers ecosistemes terrestres complexos. Tot i que aquest medi representa un entorn hostil per a organismes marins, tres grups d'artròpodes han aconseguit envair-lo de manera independent durant el Paleozoic: hexàpodes (insectes), miriàpodes i aràcnids. El consens filogenètic actual ajuda a clarificar quantes colonitzacions de la terra hi ha hagut. Els miriàpodes, exclusivament terrestres, són el grup germà dels pancrustacis (hexàpodes i crustacis), amb els quelicerats com a parent més proper. Els aràcnids han estat tradicionalment considerats un grup monofilètic que conté tots els quelicerats terrestres. Alguns estudis filogenòmics recents, però, no han evidenciat aquesta relació, suggerint múltiples terrestrialitzacions dintre dels aràcnids. Tanmateix, una única colonització de la terra és més probable quan es tenen en consideració tant d'altres anàlisis filogenòmics, com l'evidència morfològica i paleontològica. Els remipedis, un grup crustaci de depredadors que habiten coves marines, són probablement els parents més propers dels hexàpodes. Les datacions moleculars més recents suggereixen l'existència de plantes i artròpodes terrestres durant el Cambrià. Aquestes dates precedeixen per desenes de milions d'anys l'evidència fòssil més antiga d'aquests grups i són compatibles amb una "explosió cambriana" continental no registrada en les roques. Aquestes discrepàncies poden estar relacionades amb la naturalesa del registre de les roques, que rarament presenta sediments terrestres en els substrats més antics (Cambrià fins al Silurià).

Summary: ARTHROPOD ORIGINS AND THE CONQUEST OF LAND. – Arthropods originated in the sea and have dominated the oceans of the world since the Cambrian, more than 540 million years ago. The colonization of the land, however, did not take place until a hundred million years later, with the formation of the first complex terrestrial ecosystems. Although this environment is hostile for marine organisms, three groups of arthropods colonized it independently during the Palaeozoic: hexapods (with insects), myriapods and arachnids. The current phylogenetic consensus clarifies how many terrestrializations have taken place. Myriapods, which are exclusively terrestrial, are the sister group of pancrustaceans (containing hexapods and crustaceans), with chelicerates as their closest relative. Arachnids have traditionally been considered a monophyletic group containing all terrestrial chelicerates. Some recent phylogenetic studies, however, disagree on this relationship, suggesting multiple terrestrialization events within arachnids. A single land colonization is more likely when the results of other phylogenomic analyses together with morphological and paleontological evidence are taken into account. Remipedes, a crustacean group of predators inhabiting sea caves, are probably the closest relative to hexapods. The most recent molecular dating studies suggest the existence of plants and arthropods during the Cambrian. These dates precede the oldest fossil evidence of those groups by tens of millions of years and are compatible with an unrecorded continental "Cambrian explosion". These discrepancies may be related to the nature of the rock record, which rarely exhibits terrestrial sediments in older substrates (Cambrian to Silurian).

Introducció

La vida conquesta el medi terrestre

La vida a la Terra es va originar fa uns 4.000 milions d'anys, poc després de la formació del nostre planeta, tal com suggereixen les restes d'organismes unicel·lulars que es troben al registre fòssil més antic. No obstant això, l'aparició d'organismes complexos pluricel·lulars, com animals, plantes o fongs, només es va produir en els darrers 1.000 mi-

lions d'anys (Lozano-Fernandez *et al.*, 2017). L'origen animal és, molt probablement, un dels estats més complexos assolits mai, ja que va donar lloc a una enorme diversitat de plans corporals i nombrosos tipus de cèl·lules, tots amb un desenvolupament embrionari complex. Aquesta diversitat de plans corporals ja es veu reflectida en l'excepcional registre fòssil primerenc dels animals, durant "l'explosió cambriana", fa uns 540 milions d'anys (Ma), on apareixen quasi de manera simultània components de la majoria dels filums actuals.

© L'autor

Aquesta obra està subjecta a una llicència de Reconeixement-NoComercial 4.0 Internacional de Creative Commons ([cc by-nc 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/))

Els animals, i la vida en general, tenen orígens marins. No obstant això, hi ha evidència fòssil d'ecosistemes terrestres simples formats per organismes unicel·lulars des de fa uns 1.000 Ma (Clarke *et al.*, 2011). Els primers ecosistemes terrestres complexos registren una fascinant transició en la història de la vida. Anteriorment, les plantes i els animals només havien viscut als oceans. Des de fa com a mínim 470 Ma, però, van començar a colonitzar els continents, als quals no hi havia organismes complexos. L'era Paleozoica va des de l'inici del període Cambrià (fa 541 Ma), caracteritzada per la seva famosa explosió d'animals marins, fins al final del Permià (251 Ma); i està marcada per la extinció massiva més gran mai coneguda (Sahney i Benton, 2008). Abans del Paleozoic, l'única vida terrestre era unicel·lular, fet que —fins fa poc— només es podia deduir a partir de proves indirectes (Prave, 2002). Va ser durant el Paleozoic que les plantes i els animals van començar a colonitzar la terra, en el cas de les plantes deduït a partir de microfòssils anomenats criptòspores que apareixen a mitjans de l'Ordovicià, fa uns 470 Ma (Wellman i Gray, 2000), i en el cas dels animals amb fòssils terrestres del límit Silurià-Devonià (414 Ma) (Wilson i Anderson, 2004).

Processos de terrestrialització animal

Només uns pocs fílums animals contenen llinatges que poden completar cada fase del seu cicle de vida fora d'ambients carregats d'humiditat, i són per tant completament terrestres. Això és degut al fet que el medi terrestre representa un entorn nou i hostil per als organismes marins (Selden i Jeram, 1989). D'entre aquests, destaquen principalment els vertebrats (rèptils, ocells i mamífers), els mol·luscs (amb els cargols terrestres i els llimacs), els onicòfors i els artròpodes (per exemple, insectes, aranyes, escorpins, centpeus). És natural, doncs, que la vida a la terra requereixi una sèrie d'adaptacions. La terrestrialització és el procés mitjançant el qual els organismes aquàtics s'adaptaven a una vida terrestre, i esbrinar com s'ha produït és un dels problemes sense resoldre més fascinants de la biologia evolutiva, on molta literatura ha abordat aquest procés fisiològic (Dunlop *et al.*, 2013). No obstant això, la majoria d'aquests estudis s'han realitzat en llinatges aïllats i no han aprofitat al màxim l'enfocament comparatiu entre diversos llinatges terrestres (Felsenstein, 1985). Múltiples esdeveniments de terrestrialització ocorreguts de manera independent permeten comparacions sobre les solucions alternatives adoptades per diferents grups a un mateix repete adaptatiu, i representen una eina poderosa per comprendre l'evolució en un marc evolutiu. No obstant això, per a dur a terme aquests estudis cal: (i) clarificar quantes colonitzacions de la terra s'han produït de manera independent en el llinatge en estudi, (ii) estimar quan es van produir aquests processos de terrestrialització i quant de

temps van durar, i (iii) establir de manera robusta quin és el grup germà aquàtic de cada grup terrestre. Aquesta informació és, alhora, necessària per a poder realitzar anàlisis comparatives i estimar el ritme d'emergència de noves adaptacions terrestres. Tot i que la diversitat filogenètica animal (entesa com a diversitat de plans corporals) més gran és marina, la biodiversitat terrestre és clarament superior. Comprendre la terrestrialització animal és, doncs, crucial per clarificar la biodiversitat actual i entendre l'adaptació biològica.

Els artròpodes representen el registre fòssil més antic d'animals (fig. 1), i han colonitzat la terra múltiples vegades de manera independent i en diferents moments de la història del nostre planeta, constituint un dels millors models per estudiar adaptacions terrestres a escala genòmica, fisiològica i morfològica. A més, representen la major part de la diversitat, tant marina com terrestre, amb més d'1 milió d'espècies descrites (Zhang, 2013). En els artròpodes, hi ha hagut un mínim de tres terrestrialitzacions durant el Paleozoic: la dels hexàpodes (que inclouen els insectes), la dels miriàpodes i la dels aràcnids.

Origen i terrestrialització d'artròpodes

Origen d'artròpodes

Els artròpodes conformen la major part de la diversitat i abundància d'animals terrestres del Paleozoic (un grup que, de fet, ha estat dominant en termes de biodiversitat animal durant els darrers 520 milions d'anys; Edgecombe, 2010). Els artròpodes es caracteritzen per presentar una segmentació corporal interna i externa amb especialitzacions regionals (tagmosi: en el cas dels insectes per exemple, presenten un tòrax on s'insereixen potes i ales mentre a l'abdomen no hi ha extremitats); un esquelet extern compost per peces articulades esclerotitzades; segments corporals que primitivament portaven associats extremitats articulades; creixement a base de mudes (ècdisis); i un sistema circulatori obert amb un cor dorsal amb vàlvules laterals (Grimaldi i Engel, 2005). Aquest conjunt de característiques úniques indiquen que són un grup monofilètic (descendents d'un avantpassat comú que posseïa les característiques diagnòstiques del grup). Els artròpodes (fig. 2) estan constituïts pels quelicèrats (amb aràcnids com les aranyes i escorpins, i grups marins com els picnogònids), els hexàpodes (contenen els insectes), els crustacis (per exemple, crancs o gambes), els miriàpodes (com milpeus i centpeus) i inclou grups importants extints, com els trilobits. La seva abundància fa que els artròpodes siguin ecològicament essencials; per exemple, els miriàpodes són processadors importants de fullaraca en els boscos i els tèrmit consumeixen grans quantitats de cel·lulosa. Sense artròpodes, la vida i els ecosistemes de la Terra serien radicalment diferents. La seva sor-

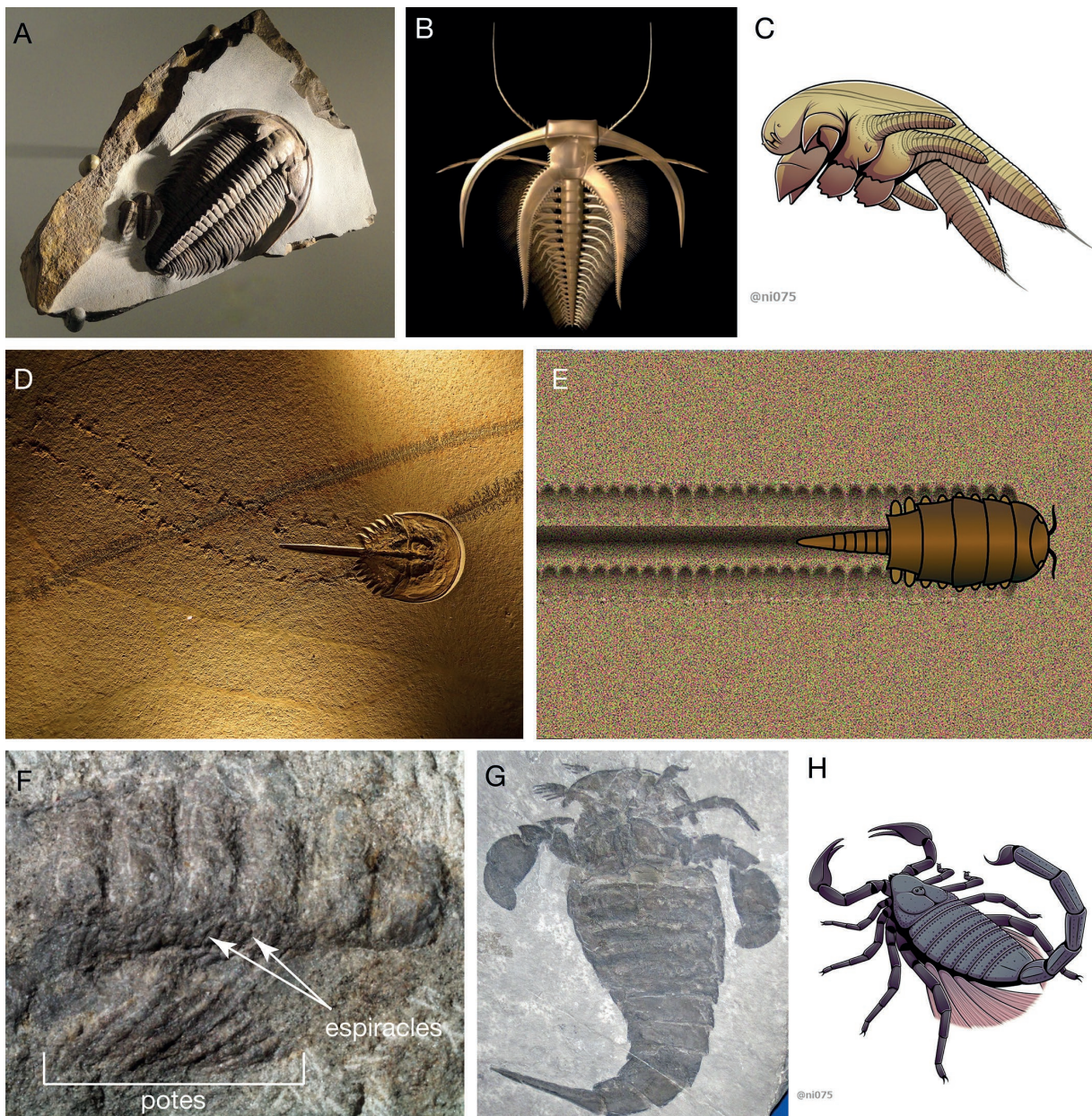


Figura 1. Exemplars fòssils dels primers artròpodes marins i terrestres. (A) Redlichiidae, grup de trilobits del Cambrià inferior; (B) reconstrucció de *Marrella splendens*, artròpode del Cambrià d'afinitat incerta; (C) reconstrucció d'una forma juvenil del picnogònid Cambrià *Cambropycnogon klausmuelleri*; (D) empremtes i fòssil del xifosur que va produir-les, *Mesolimulus walchi*. S'interpreta que va morir sufocat dintre d'un llac altament salí. Morfològicament és gairebé indistingible de formes modernes; (E) reconstrucció d'un icnofòssil terrestre Cambrià, presumiblement realitzat per l'euthycarcinoid *Mosineia*, grup emparentat amb miriàpodes; (F) milpeus *Pneumodesmus newmani* del Devonià inferior presentat espiracles; (G) euriptèrid *Eurypterus remipes* del Silurià; (H) escorpi *Waeringoscorpio westerwaldensis* del Devonià, amb brànquies filamentoses que suggereixen una possible adaptació secundària aquàtica. Fonts de les imatges: Wikimedia Commons (Autors Il·lustració: (B) Haug, (C) i (H) Junnn1).

prenent diversitat (que supera el 75% de totes les espècies vives descrites; Brusca i Brusca, 2003) pot ajudar a dilucidar els patrons i els processos d'evolució.

Els primers animals que coneixem que van colonitzar la terra van ser artròpodes (Little, 1983). En concret, l'animal indiscutiblement terrestre més antic correspon al milpeus *Pneumodesmus*

newmani, de fa 414 Ma (Devonià inferior) (Wilson i Anderson, 2004). El caràcter terrestre d'aquest organisme és indiscutible ja que presenta espiracles, que són obertures a la cutícula que permeten l'entrada d'aire al sistema traqueal (fig. 1F). En la seva adaptació a la terra, els artròpodes han experimentat evolució convergent (origens independents en diferents llinatges), la qual cosa ha

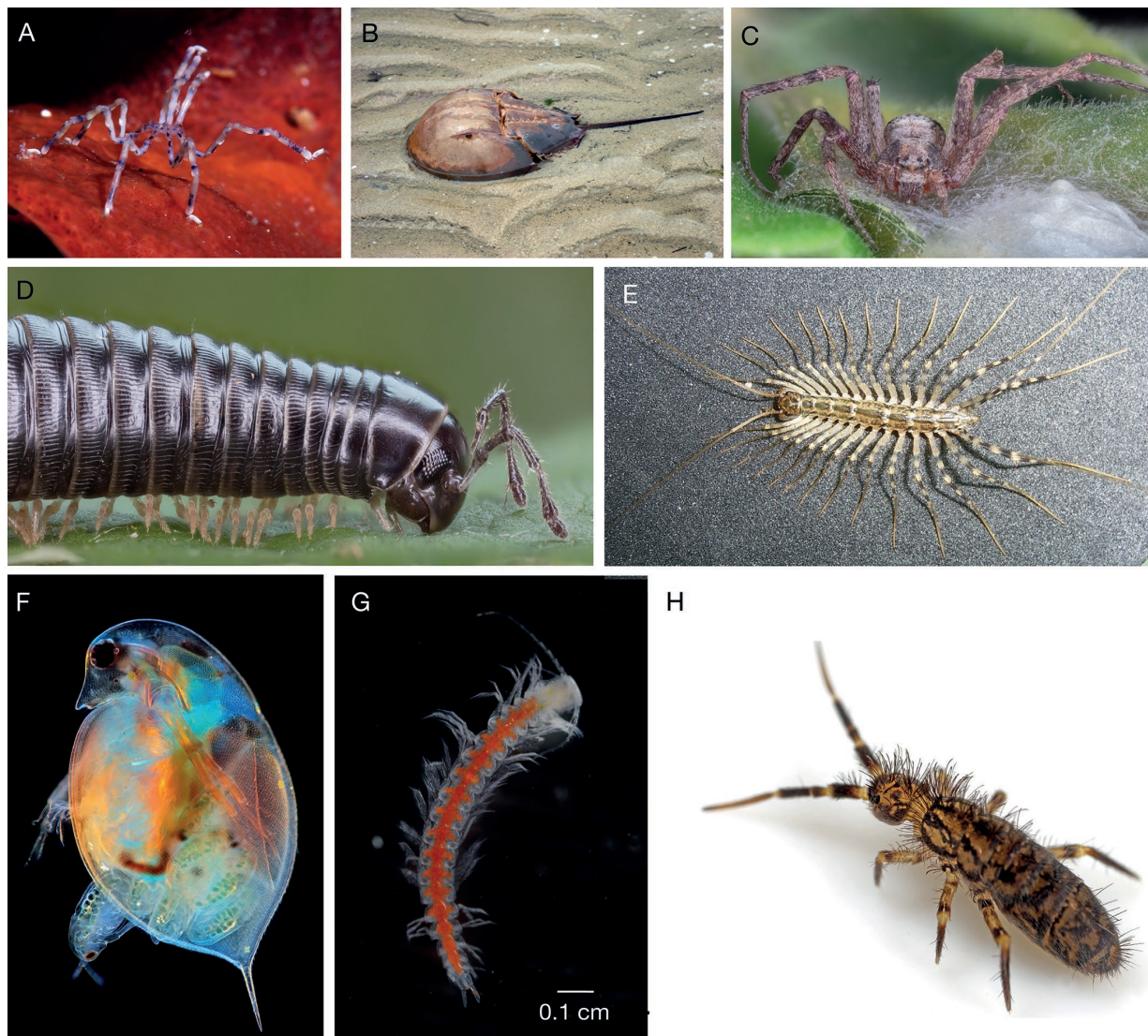


Figura 2. Diversitat actual d'artròpodes. (A) picnogònid *Endeis flaccida* (quelicerat); (B) xifosur *Limulus polyphemus* (quelicerat); (C) aranya *Philodromus aureolus* (aràcnid: quelicerat); (D) milpeus *Cylindroiulus caeruleocinctus* (miriàpode); (E) centpeus *Scutigera coleoptrata* (miriàpode); (F) branquiòpode *Daphnia* sp. (pancrustaci); (G) remipedi *Morlockia williamsi* (pancrustaci); (H) hexàpode *Orchesella villosa* (pancrustaci). Fonts de les imatges: Wikimedia Commons i (G) Jørgen Olesen.

complicat sovint els esforços per avaluar les relacions de parentiu entre aquests (Edgecombe, 2010). Per exemple, trobem tràquees (estructures respiratòries adaptades al medi terrestre) en diversos llinatges que han conquerit la terra de manera independent durant el Paleozoic: en miriàpodes, aràcnids i hexàpodes.

Filogènia d'artròpodes

Les relacions evolutives entre els grans grups d'artròpodes ha estat sempre un tema de debat. És de gran rellevància conèixer el grup germà de cada llinatge terrestre, no només per disposar d'aquesta informació en estudis comparatius sobre estratègies d'adaptació a la vida a la terra, sinó també per entendre les seves rutes de ter-

restrallització. Per inferir aquestes filogènies s'ha comparat principalment les estructures anatòmiques d'espècies vives i fòssils, i durant les darreres dècades s'ha basat en gran mesura en la utilització de dades moleculars.

Miriàpodes

En relació a la seva filogènia, una de les hipòtesis clàssiques predominants suggereix que els miriàpodes, animals exclusivament terrestres, són grup germà dels hexàpodes. Aquesta hipòtesi, anomenada Tracheata, es basa principalment en la presència de tràquees en ambdós grups per a dur a terme l'intercanvi de gasos. Estudis més actuals basats en dades moleculars, i també morfològiques, descarten aquesta hipòtesi, i atribueixen la

coincidència a la convergència morfològica en processos de terestrialització independents, que confonen la seva història evolutiva (Lozano-Fernandez *et al.*, 2016). Una segona hipòtesi derivada de les primeres anàlisis amb dades moleculars suggeria als miriàpodes com a grup germà dels quelicerats. Tanmateix, aquests resultats es consideren un artefacte degut a les taxes d'evolució ràpides de crustacis i hexàpodes, que contribueixen a la designació d'aquest clade erroni quan es fan servir models simples d'evolució molecular. Avui dia, hi ha un cert consens sobre les principals relacions. Els miriàpodes, el primer dels tres grans llinatges terrestres, s'accepta generalment com a grup germà dels pancrustacis (hexàpodes i tots els llinatges crustacis), i els quelicerats com a parent més proper d'aquest clade (fig. 3). Així doncs la divisió bàsica entre artròpodes consisteix en aquells que presenten mandíbules (miriàpodes i pancrustacis) o bé quelícers (Lozano-Fernandez *et al.*, 2016).

Pancrustacis

Existeix un suport ampli molecular i morfològic que afavoreix la consideració d'hexàpodes dintre dels 'Crustacis' (el concepte de Pancrustacea o

Tetraconata — per exemple (Regier *et al.*, 2010; Schwentner *et al.*, 2017; Lozano-Fernandez *et al.*, 2019a), i la dels miriàpodes com a grup germà de pancrustacis tot formant el grup de mandibulats, caracteritzats per la presència d'aquesta estructura bucal. En conseqüència, el grup més properament emparentat amb els miriàpodes terrestres ha de ser un grup primitiu de pancrustacis marins o bé un grup fòssil encara per establir. En contraposició, les relacions exactes dels hexàpodes dintre dels pancrustacis encara són poc clares, i no és obvi quin és el seu grup germà aquàtic, havent-se suggerit els branquiòpodes, que habiten aigües dolces (Lozano-Fernandez *et al.* 2016), i els remipedis, depredadors que habiten coves marines (Schwentner *et al.*, 2017; Lozano-Fernandez *et al.*, 2019a). L'establiment robust del grup crustaci més emparentat amb els hexàpodes té gran impacte a l'hora d'establir si aquests van colonitzar el medi terrestre directament des del mar (ruta marina), o si primerament van colonitzar entorns d'aigua dolça per posteriorment traslladar-se a la terra. Val a dir que els estudis més recents de tipus filogenòmics, fent servir centenars de marcadors moleculars, han mogut la balança en favor dels remipedis (Schwentner *et al.*, 2017; Lozano-

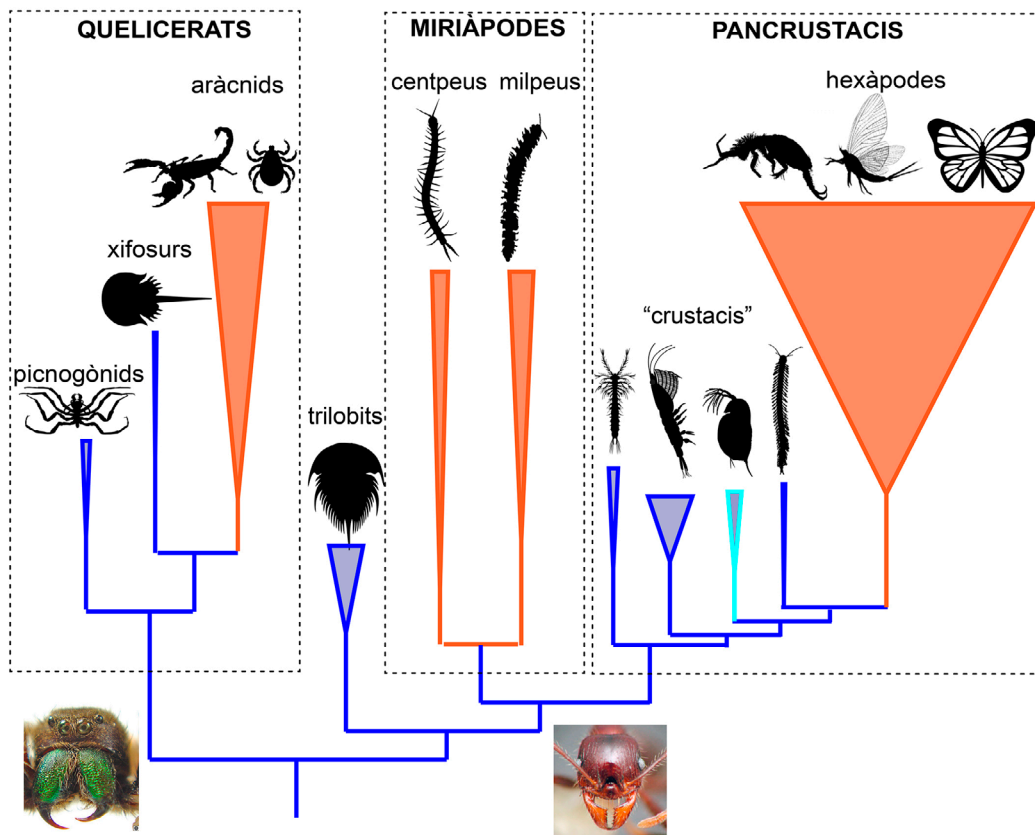


Figura 3. Cladograma amb el consens actual sobre les relacions filogenètiques entre els grans grups d'artròpodes. Els grups terrestres es representen en colors taronges mentre que els clades marins en blau i turquesa per branquiòpodes (aigua dolça). El gruix de les branques terminals es correspon amb una aproximació proporcional de número d'espècies descrites. A la base del cladograma, imatge amb detall de quelícers i mandíbules, les estructures definidores dels dos grups. Algunes de les siluetes provenen de Phylopic (<http://www.phylopic.org/>).

Fernandez *et al.*, 2019a). Els remipedis són una classe de crustacis anoftalms i depredadors que viuen en aqüífers costaners que contenen aigües subterrànies salines. Es van descobrir fa menys de 40 anys (Yager, 1981), i presenten una distribució molt restringida, amb unes poques espècies descrites a coves del mar del Carib, dues espècies a les Illes Canàries i una a l'oest d' Austràlia. Es coneix molt poc de la biologia d'aquests organismes, la qual cosa dificulta la comprensió sobre la possible terestrialització d'hexàpodes a partir d'un ancestre comú amb remipedis, encara que una ruta marina directa a la terra sembla el més probable.

Aràcnids

Entre els artròpodes terrestres, només els insectes superen els aràcnids en nombre d'espècies descrites (1 milió versus 112.000). Els miriàpodes són menys nombrosos, amb unes 16.000 espècies descrites (Zhang, 2013). Els aràcnids inclouen tots els grups terrestres d'un llinatge molt divers, els quelicerats, compost majoritàriament per formes depredadores com les aranyes o escorpions, paràsits com les paparres, o grups marins com els picnogònids i xifosurs. Ni les dades morfològiques ni moleculars actuals han resolt les relacions de parentiu internes entre quelicerats. Els aràcnids han estat tradicionalment considerats un grup monofilètic que conté totes les formes terrestres de quelicerats, la qual cosa suggereix una única colonització ancestral de la terra irreversible que va propiciar l'èxit evolutiu d'aquest grup. Alguns estudis filogenòmics recents, però, no han evidenciat aquesta relació. En canvi, han revelat que els xifosurs marins s'agrupen dins dels aràcnids terrestres, i no com a grup germà d'aquest (Ballesteros i Sharma, 2019). El centre d'interès d'aquest debat és saber si hi ha hagut un únic avantpassat terrestre comú per a tots els aràcnids. La terestrialització és fonamental en la història evolutiva dels aràcnids. El fet que la terestrialització es produeixi de manera fragmentària i independent en diversos llinatges, o només una sola vegada, és enormement significatiu, ja que influeix en la manera en què percebem l'evolució d'una sèrie de caràcters morfològics que es relacionen amb un mode de vida terrestre (com per exemple els sistemes respiratoris, sistemes sensorials i reproductius o els apèndixs locomotors). Les exigències fisiològiques de la vida a la terra requereixen una modificació important d'aquestes característiques anatòmiques, i això probablement s'il·lustra millor pels òrgans respiratoris, una gran varietat dels quals estan presents en els quelicerats actuals (fil·lotràquees o pulmons en llibre i tràquees en grups terrestres, i brànquies en formes marines). En el cas hipotètic que els xifosurs fossin un grup d'aràcnids marins, això suggeriria que la resta de grups han colonitzat la terra de manera indepen-

dent. Una segona opció seria que els xifosurs recolonitzessin el medi marí a partir d'un ancestre terrestre. D'aquestes dues opcions, es consideraria més plausible la primera, ja que el registre fòssil dels xifosurs s'estén més de 400 Ma enrere amb formes exclusivament aquàtiques, sense traces d'una possible terestrialitat (fig. 1D). A més, tot i que els xifosurs poden fer incursions momentànies a les costes per fer postes, no presenten adaptacions morfològiques netament terrestres i les seves estructures corporals presenten gran similitud, i més que probable homologia, amb la d'altres quelicerats fòssils aquàtics. Altres estudis recents emprant tant un conjunt de dades a escala genòmica compost per gens d'evolució lenta, com evidència morfològica i fòssil, van trobar que els quelicerats marins (picnogònids i xifosurs) són grups germans successius d'un llinatge monofilètic d'aràcnids terrestres. Aquests resultats suggereixen una única colonització de terra dins dels quelicerats i l'absència d'ordres aràcnids marins (Lozano-Fernandez *et al.*, 2019b; Howard *et al.*, 2020).

Cronologia de la terestrialització dels artròpodes

Evidència fòssil

Els fòssils més antics d'artròpodes són, sens dubte, marins. Inclouen els trilobits, amb representants que es remunten al Cambrià inferior, fa 521 Ma (Malof *et al.*, 2010). Els trilobits s'han interpretat de manera alternativa com a mandibulats o com a quelicerats. Altres fòssils marins del Cambrià inclouen quelicerats (picnogònids) (fig. 1C) i crustacis, amb fragments cuticulars i fòssils complets de possibles branquiòpodes com *Rehbachella kinnekullensis* (Walossek, 1993), així com grups d'artròpodes amb afinitat incerta. Les traces més antigues d'activitat al medi terrestre feta per artròpodes (icnofòssils) van des del Cambrià mitjà fins el Ordovicià superior. Exemples en són les impressions a les sorres dunars eòliques fetes per un artròpode amfibi semblant a un miriàpode (fig. 1E), probablement un grup fòssil anomenat Euthycarcinoid (MacNaughton *et al.*, 2002). S'han documentat altres traces locomotores en diferents jaciments fòssils cambrians, reforçant encara més l'opinió que les activitats aèries d'artròpodes (si no artròpodes terrestres) eren habituals a les costes durant el Cambrià. Ja he esmentat que el fòssil més antic del cos d'un miriàpode terrestre és del milpeus *P. newmani*, de fa 414 Ma (Wilson i Anderson, 2004), amb el seu dipòsit fossilífer recentment datat del Devonià inferior (Suarez *et al.*, 2017). La seva ecologia terrestre és indiscutible perquè presenta espiracles. Les evidències d'ecosistemes terrestres complexos amb plantes terrestres, fongs i una varietat d'artròpodes es coneixen a partir del Silurià superior (427 Ma) en endavant i es confirmen en el Devonià inferior,

amb el perfectament conservat i àmpliament celebrat (411 Ma) jaciment de *Rhynie chert* a Escòcia (Parry *et al.*, 2011). Aquest inclou els hexàpodes més antics del registre fòssil, inclosos col·lèmbols i insectes. El grup més antic d'artròpodes terrestres està representat per aràcnids, amb els escorpins del Silúric (aprox. 437 Ma). No obstant això, la seva terestrialitat s'ha posat en dubte degut a l'absència de caràcters definitivament terrestres, com fil·lotràquees o tràquees, i haver-se trobat en dipòsits aquàtics o semiaquàtics (fig. 1H). L'evidència actual de tipus molecular, filogenòmica i morfològica suggereix, però, que els escorpins són aràcnids emparentats amb les aranyes (Leite *et al.*, 2019; Lozano-Fernandez *et al.*, 2019). Aquesta posició filogenètica és difícilment reconciliable amb un origen marí dels escorpins, la qual cosa suggereix que alguns d'aquests escorpins ancestrals podrien haver retornat secundàriament al medi aquàtic, encara que sense adaptacions marines evidents.

Metodologies per datar les cronologies

El nombrós registre fòssil d'artròpodes és informatiu sobre la diversitat del grup, l'evolució històrica dels caràcters i proporciona pautes temporals per a les datacions moleculars. Resoldre els temps relatius de les divergències evolutives entre espècies i clades en el passat geològic proporciona una informació crucial per interpretar els fenòmens evolutius. La reconstrucció d'aquests «arbres del temps», o cronogrames, és cada vegada més sofisticada metodològicament i ha esdevingut l'eix vertebrador per a estudis comparatius de biologia evolutiva i paleontologia. Les dades moleculars ens informen tant de la comprensió del patró d'embranchament de l'arbre de la vida (la filogènia) com del moment geològic en què van succeir aquests esdeveniments d'embranchament quan aquests es calibren amb fòssils (cronograma). Les datacions es generen fent servir la tècnica del rellotge molecular (Zuckerlandl i Pauling, 1965), on es dedueix el temps transcorregut des de la divergència de diferents organismes o espècies a partir de les diferències entre les seves seqüències d'ADN. Per a dur a terme aquestes anàlisis s'utilitzen de manera habitual punts de calibració on s'assignen edats mínimes basades en l'evidència fòssil més antiga que es pot assignar inequívocament a aquell node, és a dir, l'origen d'aquell grup no pot ser més jove que el seu fòssil més antic. La datació de nodes (*node-dating* en anglès) és el mètode més emprat (Yang i Rannala, 2006), i s'ha desenvolupat molt durant els darrers anys, amb la implementació de mètodes Bayesianos que permeten assignar probabilitats a les franges d'edats i diversos paràmetres basant-se en coneixements previs sobre el grup en qüestió (dos Reis *et al.*, 2015). Mentre que les cronologies ens informen sobre l'edat real dels llinatges, els fòssils ens informen de quan

aquells organismes van esdevenir numèricament i ecològicament abundants. Per tant, les cronologies proveeixen un marc conceptual essencial per investigar l'evolució dels primers ecosistemes terrestres i les interaccions al llarg del temps entre els organismes i el seu ambient.

Datació de la terestrialització dels artròpodes

Les datacions més recents de la radiació dels artròpodes (o els seus subgrups) fent servir rellotges moleculars son de manera general compatibles amb les evidències paleontològiques, que proposen un origen del grup en edats compreses entre el final del període Ediacarià i l'inici del Cambrià (amb un interval de credibilitat amb 95% de probabilitat entre 551–536 Ma) (Lozano-Fernandez *et al.*, 2020). Aquests estudis també suggereixen que les edats d'origen d'aràcnids i hexàpodes estan en cert consens amb l'evidència fòssil, precedint aquestes per unes desenes de milers d'anys (fig. 4). En el cas dels quelicerats, s'ha inferit l'origen dels aràcnids, i de les seves principals diversificacions, en dates compreses entre el Cambrià i l'Ordovicià (494–475 Ma). Les taxes d'evolució molecular van ser altes durant el seu origen, coincidint amb una ràpida cladogènesi (Lozano-Fernandez *et al.*, 2020). En el cas dels hexàpodes, les franges d'edats oscil·len en diferents estudis entre els 520–450 Ma (resumit a Klopstein, 2020). En conseqüència, es troben certes diferències quan es comparen les edats inferides a les datacions moleculars amb el registre fòssil, on els aràcnids apareixen per primera vegada en el Silurià (427 Ma) i els hexàpodes en el Devonià (411 Ma). En el cas dels aràcnids, s'ha suggerit que aquestes diferències poden ser degudes al fet que el parent més proper d'aràcnids és un grup extingit. S'ha proposat com a possible grup germà els euriptèrids (altrament anomenats 'escorpins marins') (fig. 1G). Aquests organismes aquàtics sorgeixen durant l'Ordovicià (~467Ma) i van representar un component important de les faunes marines fins a desaparèixer del registre fòssil durant l'extinció massiva del Permià-Triàssic (~252 Ma). Sembla que podien fer incursions al medi terrestre, com ho suggereixen els icnofòssils atribuïts a euriptèrids, i estudis recents mostren que presentaven estructures respiratòries adaptades al medi aeri (Lamsdell *et al.*, 2020). Aquest estudi dona suport a la monofília d'aràcnids i suggereix que l'avantpassat d'aquests podia haver tingut una condició ancestral semiterrestre, similar a la dels euriptèrids. Pel que fa a l'origen dels miriàpodes, els temps de divergència són substancialment anteriors (524–505 Ma) a la seva evidència fòssil més antiga, i situen fermament membres d'aquest grup al Cambrià (Fernández *et al.*, 2018; Lozano-Fernandez *et al.*, 2020), malgrat que el seu fòssil més antic té 414 Ma (fig. 4). Un estudi recent reinterpreta el grup fòssil Euthycarinoidea com a parent més proper dels miriàpodes que es

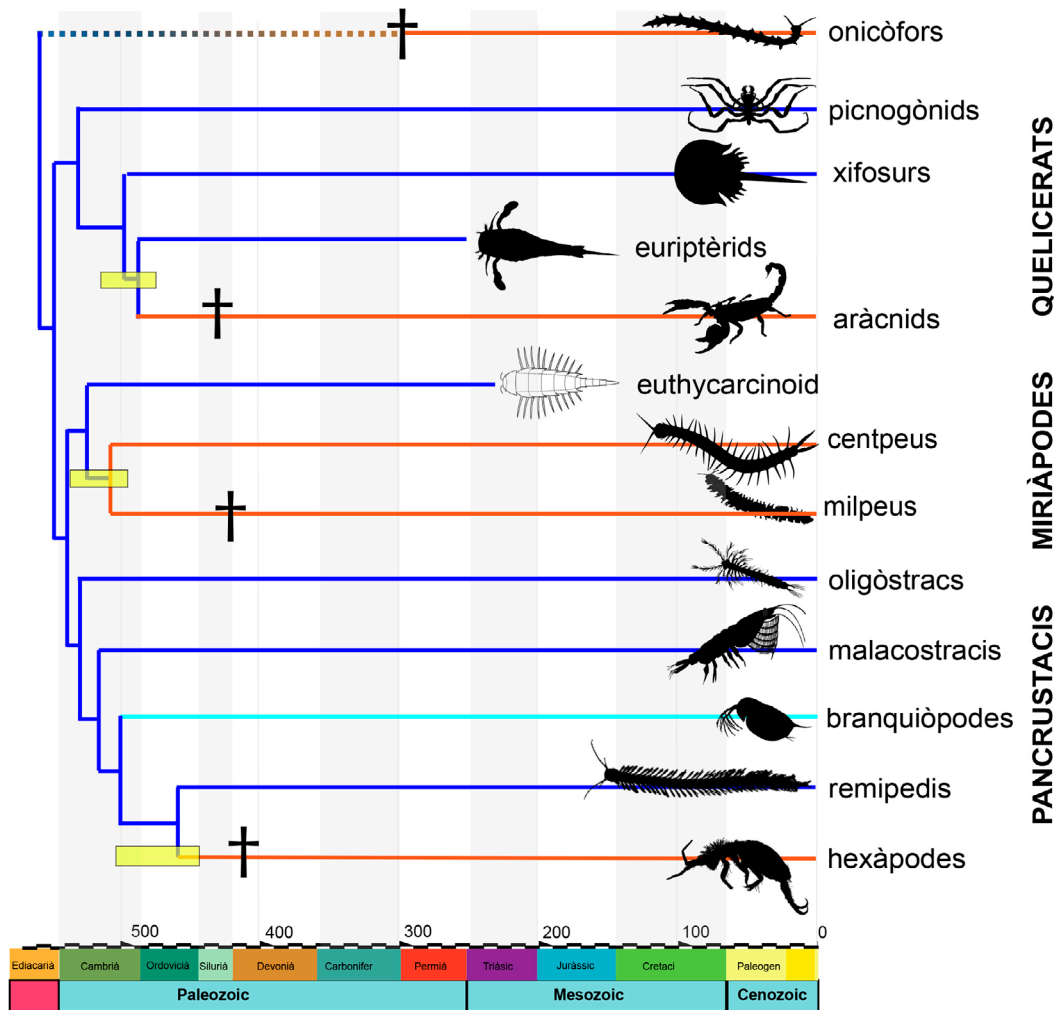


Figura 4. Cronograma esquemàtic amb temps de divergència entre els clades més representatius d'artròpodes. Els nodes de l'arbre representen les estimes mitjanes de divergència temporal extrets d'estudis recents citats en el text. A l'eix de les x, el temps va des de més recent (dreta) fins al passat (esquerra), i s'expressa en milions d'anys. El rectangles grocs marquen els intervals temporals de credibilitat per als diferents fenòmens de terrestrialització. La creu senyala el fòssil més antic d'aquell grup. Els grups terrestres es representen en colors taronges mentre que els clades marins en blau i turquesa per branquiòpodes (aigua dolça). Algunes de les siluetes provenen de Phylopic (<http://www.phylopic.org/>).

basa en la similitud de les estructures bucals i ulls (Edgecombe *et al.*, 2020). Aquest grup enigmàtic d'artròpodes ambíbis sorgeix al Cambrià i s'estén fins al Triàsic. Aquesta troballa en certa manera reconcilia les estimes moleculars cambrianes per l'origen dels miriàpodes amb l'aparició més tardana de fòssils atribuïbles a aquest grup durant el Devonià inferior.

Reconciliació de l'evidència fòssil i molecular

Les discrepàncies entre els resultats dels rellotges moleculars i les evidències fòssils més antigues poden estar relacionades amb la naturalesa del registre de les roques, especialment amb la raresa de sediments terrestres des del Cambrià fins al Silurià. S'ha suggerit que a Euramèrica, regió de la qual es deriven gran part de les dades

sobre els primers artròpodes terrestres i megafòssils vegetals, hi ha absència de sediments terrestres abans del Silurià superior i que aquests no es generalitzen fins a inicis del Devonià (Kenrick *et al.*, 2012). Aquest biaix temporal del registre de les roques afecta possiblement el registre fòssil d'organismes terrestres i podria explicar part de la discordança entre les dates moleculars i fòssils. La discrepància també podria ser deguda a la metodologia del rellotge molecular amb datació de nodes. S'ha desenvolupat un nou mètode per estimar temps de divergència en un marc d'evidència total (*Total-Evidence* en anglès), on els fòssils s'integren directament a l'anàlisi combinant les dades moleculars de les espècies vivents amb les dades morfològiques de grups fòssils i vivents (Ronquist *et al.*, 2012). En el procés de reconstruir les relacions de parentesc i datar-les,

s'incorporen els fòssils sense haver de determinar la seva posició filogenètica a priori, i per tant, es pot integrar directament aquesta incertesa filogenètica. Limitacions computacionals limiten en el present l'aplicació d'aquesta metodologia per determinar divergències profundes. No obstant això, el camp avança ràpidament i s'augura que ben aviat aquestes metodologies ajudaran a establir l'afinitat dels fòssils, i assignar més acuradament l'edat dels llinatges i dels diferents processos de terestrialització (Howard *et al.*, 2019).

Conclusions

Els hàbitats efímers terrestres han existit com a mínim des d'aproximadament fa 1.000 milions d'anys. No obstant això, la terestrialització animal i conseqüent generació d'hàbitats més complexos ha estat un procés molt més recent. Els artròpodes tenen un origen marí, i d'ençà el Cambrià han dominat tant ecosistemes marins com terrestres. Les dades moleculars i morfològiques suggereixen que els aràcnids formen un grup natural amb un origen comú, hipòtesi compatible amb un únic esdeveniment de terestrialització, que se suma als dos altres ancestrals de miriàpodes i hexàpodes. El parents més propers dels hexàpodes són probablement els remipedis, que suggereix una colonització de la terra mitjançant una ruta directa marina. El registre fòssil proporciona dades úniques per entendre l'adquisició temporal de caràcters, conèixer morfologies ancestrals i inferir els orígens de les majors radiacions de vida. No obstant això, les filogenies i rellotges moleculars complementen aquest registre per determinar l'origen dels grups. Les datacions moleculars més recents suggereixen que les plantes terrestres eren ja presents al Cambrià mitjà (Morris *et al.*, 2018). De la mateixa manera, també suggereixen una colonització concomitant de la terra per part d'artròpodes. Si realment miriàpodes i aràcnids van colonitzar el medi terrestre tan aviat, seria possible que els milpeus, un grup de miriàpodes detritívors, s'alimentés d'estores bacterianes del litoral. Els aràcnids són un grup predominantment depredador, suggerint que s'han d'haver originat en un ecosistema divers. En aquest escenari, els aràcnids podien tenir els miriàpodes com a preses potencials. Aquestes ecologies representen hàbitats altament desfavorables a la fossilització, com són els ambients d'alta energia caracteritzats per l'erosió en lloc de deposició (Parry *et al.*, 2018). No és sorprenent, doncs, que la visió paleontològica pugui ser en aquests casos limitada, i la inferència del tipus molecular pugui esdevenir més important com a eina per a la recerca.

Agraïments

Vull agrair a Jordi Corbera per haver-me convidat a formar part del cicle de conferències sobre artròpodes en homenatge a l'entomòleg Joaquim

Marià Salvaña i Comas, organitzades conjuntament per la Delegació de la Serralada Litoral Central de la ICHN i la Direcció de Cultura de l'Ajuntament de Mataró. Vull dedicar un agraïment especial a Xavier Bellés, que es va oferir a revisar una versió prèvia de l'article i la va millorar substancialment. Finalment, vull agrair a tots els autors d'imatges depositades en format lliure que han servit per generar algunes de les figures.

Bibliografia

- Brusca, R.C., Brusca, G.J. 2003. *Invertebrates*. Segona edició. Sunderland: Sinauer Associates.
- Clarke, J.T., Warnock, R., Donoghue, P.C.J. 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. *New Phytologist* 192: 266–301.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03794.x>
- dos Reis, M., Thawornwattana, Y., Angelis, K., Telford, M.J., Donoghue, P.C. i Yang, Z. 2015. Uncertainty in the timing of origin of animals and the limits of precision in molecular timescales. *Current Biology*, 25(22): 2939–2950.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.066>
- Dunlop, J.A., Scholtz, G., Selden, P.A. 2013. Water-to-Land Transitions. In *Arthropod Biology and Evolution*, 417–439. Berlin, Germany: Springer Berlin Heidelberg.
- Edgecombe, G.D. 2010. Arthropod phylogeny: an overview from the perspectives of morphology, molecular data and the fossil record. *Arthropod Structure & Development*, 39(2-3): 74–87.
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.10.002>
- Edgecombe, G.D., Strullu-Derrien, C., Góral, T., Hetherington, A.J., Thompson, C. i Koch, M. 2020. Aquatic stem group myriapods close a gap between molecular divergence dates and the terrestrial fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(16): 8966–8972.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1920733117>
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125: 1–15.
<https://doi.org/10.1086/284325>
- Fernández, R., Edgecombe, G.D. i Giribet, G. 2018. Phylogenomics illuminates the backbone of the Myriapoda Tree of Life and reconciles morphological and molecular phylogenies. *Scientific Reports*, 8(1):1–7.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-18562-w>
- Grimaldi, D.A. i Engel, M.S. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Howard, R.J., Edgecombe, G.D., Legg, D., Pisani, D., i Lozano-Fernandez, J. 2018. Exploring the evolution and terestrialization of scorpions (Arachnida: Scorpiones) with rocks and clocks. *Organisms Diversity and Evolution* 19(1): 71–86
<https://doi.org/10.1007/s13127-019-00390-7>
- Howard, R.J., Puttick, M.N., Edgecombe, G.D. i Lozano-Fernandez, J. 2020. Arachnid monophyly: morphological, palaeontological and molecular support for a single terestrialization within Chelicerata. *Arthropod Structure and Development*, 59: 100997
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100997>
- Kenrick, P., Wellman, C.H., Schneider, H. i Edgecombe, G.D. 2012. A timeline for terestrialization: consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1588): 519–536.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0271>
- Klopfstein, S. 2020. The age of insects and the revival of the minimum age tree. *Austral Entomology*. En premsa
<https://doi.org/10.1111/aen.12478>

- Lamsdell, J.C., McCoy, V.E., Perron-Feller, O.A. i Hopkins, M.J. 2020. Air Breathing in an Exceptionally Preserved 340-Million-Year-Old Sea Scorpion. *Current Biology*, 30: 1–6
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.034>
- Leite, D.J., Baudouin-Gonzalez, L., Iwasaki-Yokozawa, S., Lozano-Fernandez, J., Turetzek, N., Akiyama-Oda, Y., Prpic, N.M., Pisani, D., Oda, H., Sharma, P. i McGregor, A.P. 2018. Homeobox gene duplication and divergence in arachnids. *Molecular Biology and Evolution*, 35(9): 2240–53
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy125>
- Little, C. 1983. *The colonisation of land: origins and adaptations of terrestrial animals*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lozano-Fernandez, J., Carton, R., Tanner, A.R., Puttick, M.N., Blaxter, M., Vinther, J., Olesen, J., Giribet, G., Edgecombe, G.D. i Pisani, D. 2016. A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371(1699): 20150133.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0133>
- Lozano-Fernandez, J., dos Reis, M., Donoghue, P.C.J., Pisani, D. 2017. RelTime rates collapse to a strict clock when estimating the timeline of animal diversification. *Genome Biology and Evolution*, 9(5): 1320–1328
<https://doi.org/10.1093/gbe/evx079>
- Lozano-Fernandez, J., Giacomelli, M., Fleming, J.F., Chen, A., Vinther, J., Thomsen, P.F., Glenner, H., Palero, F., Legg, D.A., Iliffe, T.M., Pisani, D. i Olesen, J. 2019a. Pancrustacean evolution inferred from taxon-rich genomic-scale data sets and using an expanded remipede sampling. *Genome Biology and Evolution*, 11(8): 2055–2070.
<https://doi.org/10.1093/gbe/evz097>
- Lozano-Fernandez, J., Tanner, A.R., Giacomelli, M., Carton, R., Vinther, J., Edgecombe, G.D. i Pisani, D. 2019b. Increasing species sampling in genomic-scale datasets provides molecular support for the monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications*, 10: 2295.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-10244-7>
- Lozano-Fernandez, J., Tanner, A.R., Puttick, M.N., Vinther, J., Edgecombe, G.D. i Pisani, D. 2020. A Cambrian-Ordovician terrestrialization of arachnids. *Frontiers in Genetics*, 11:182
<https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00182>
- MacNaughton, R.B., Cole, J.M., Dalrymple, R.W., Braddy, S.J., Briggs, D.E. i Lukie, T.D. 2002. First steps on land: Arthropod trackways in Cambrian-Ordovician eolian sandstone, southeastern Ontario, Canada. *Geology*, 30(5): 391–394.
[https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0391:FSOLAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0391:FSOLAT>2.0.CO;2)
- Maloof, A.C., Porter, S.M., Moore, J.L., Dudás, F.Ö., Bowring, S.A., Higgins, J.A., Fike, D.A. i Eddy, M.P. 2010. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change. *GSA Bulletin*, 122(11–12): 1731–1774.
<https://doi.org/10.1130/B30346.1>
- Morris, J.L., Puttick, M.N., Clark, J.W., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., Wellman, C.H., Yang, Z., Schneider, H. i Donoghue, P.C. 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10): E2274–E2283.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Parry, L.A., Smithwick, F., Nordén, K.K., Saitta, E.T., Lozano-Fernandez, J., Tanner, A.R., Caron, J.B., Edgecombe, G.D., Briggs, D.E. i Vinther, J. 2018. Soft-bodied fossils are not simply rotten carcasses—towards a holistic understanding of exceptional fossil preservation. *BioEssays*, 40(1): 1700167.
<https://doi.org/10.1002/bies.201700167>
- Parry, S.F., Noble, S.R., Crowley, Q.G. i Wellman, C.H. 2011. A high-precision U–Pb age constraint on the Rhynie Chert Konservat-Lagerstätte: time scale and other implications. *Journal of the Geological Society*, 168(4): 863–872.
<https://doi.org/10.1144/0016-76492010-043>
- Prave, A.R. 2002. Life on land in the Proterozoic: evidence from the Torridonian rocks of northwest Scotland. *Geology*, 30: 811–814.
[https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0811:LOLITP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0811:LOLITP>2.0.CO;2)
- Regier, J.C., Shultz, J.W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzler, R., Martin, J.W. i Cunningham, C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, 463(7284): 1079–1083.
<https://doi.org/10.1038/nature08742>
- Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D.L. i Rasnitsyn, A.P. 2012. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology*, 61(6): 973–999.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys058>
- Sahney, S. i Benton, M.J. 2008. Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1636): 759–765.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1370>
- Schwentner, M., Combosch, D.J., Nelson, J.P. i Giribet, G. 2017. A phylogenomic solution to the origin of insects by resolving crustacean-hexapod relationships. *Current Biology*, 27(12): 1818–1824.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.040>
- Selden, P.A. i Jeram, A.J. 1989. Palaeophysiology of terrestrialisation in the Chelicerata. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 80: 303–310.
- Suarez, S.E., Brookfield, M.E., Catlos, E.J. i Stöckli, D.F. 2017. A U–Pb zircon age constraint on the oldest-recorded air-breathing land animal. *PLoS One*, 12(6): e0179262.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179262>
- Walossek, D. 1993. The Upper Cambrian Rehbachella kinnekullensis and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata*, 32: 1–202.
- Wellman, C.H. i Gray, J. 2000. The microfossil record of early land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 355(1398): 717–731.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0612>
- Wilson, H.M. i Anderson, L.I. 2004. Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland. *Journal of Paleontology*, 78(1):169–184.
[https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2004\)078%3C0169:MATOPM%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2004)078%3C0169:MATOPM%3E2.0.CO;2)
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology*, 1(3): 328–333.
<https://doi.org/10.2307/1547965>
- Yang, Z. i Rannala, B. 2006. Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. *Molecular Biology and Evolution*, 23(1): 212–226.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msj024>
- Zhang, Z.Q. 2013. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703: 1–82
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.1>
- Zuckerandl, E. i Pauling, L. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. In *Evolving genes and proteins*, 97–166. Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-1-4832-2734-4.50017-6>