

Evolución de ecdisozoos y una hoja de ruta para resolver su filogenia

Gonzalo Giribet, Museum of Comparative Zoology, Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 26 Oxford Street, Cambridge, MA 02138, USA, ggiribet@g.harvard.edu

Los ecdisozoos constituyen uno de los grupos de animales mejor y peor estudiados. Por un lado, incluyen a dos organismos modelo como *Drosophila melanogaster* (Arthropoda) y *Caenorhabditis elegans* (Nematoda), que son quizás los organismos mejor conocidos desde un punto de vista científico. Una búsqueda en NCBI utilizando “*Drosophila melanogaster*” retorna más de 154.000 citas bibliográficas y “*Caenorhabditis elegans*” retorna casi 126.000 citas (setiembre de 2025). Estas dos especies son miembros de dos filos megadiversos y relativamente bien estudiados. Por otro lado, Ecdysozoa también incluye grupos como Loricifera y Kinorhyncha, de los cuales se conoce

relativamente poco, con 132 y 190 citas para cada filo respectivamente (NCBI, setiembre de 2025). Dichos filos han sido especialmente poco estudiados a nivel genómico, contrastando con los organismos modelo, cuyos genomas fueron los primeros en ser secuenciados en 1998 (*C. elegans*) y 2000 (*D. melanogaster*)—incluso antes que el genoma humano, publicado en 2001. Adicionalmente, para *C. elegans* se conoce con detalle cada célula de su cuerpo y ha sido el primer animal con el conectoma completamente elucidado. Ecdysozoa también incluye Onychophora y Tardigrada—grupos estrechamente emparentados con los artrópodos—además de Priapulida y Nematomorpha.

Una breve historia de Ecdysozoa

El término Ecdysozoa—un clado que hace referencia a la ecdisis (o muda de la cutícula) y que está compuesto por artrópodos, tardígrados, onicóforos, nematodos, nematomorfos, quinorrincos, priapúlidos y probablemente loricíferos (Figura 1)—fue introducido por Aguinaldo *et al.* (1997), y está basado en sus resultados del análisis del gen ribosomal nuclear 18S rRNA. Este estudio pionero fue seguido por estudios independientes, con conclusiones similares, que utilizaban el mismo gen (Giribet y Ribera 1998), iniciándose un feroz debate en la comunidad zoológica, ya que esta nueva hipótesis entraba en contradicción con una larga tradición de considerar a artrópodos y a anélidos como grupos emparentados dada su segmentación—el clado Articulata. Schmidt-Rhaesa *et al.* (1998) proporcionó una primera hipótesis conciliadora

evaluando los caracteres morfológicos a favor y en contra de Ecdysozoa y Articulata, pero este debate abrió un cisma entre “morfólogos” y “moleculares”. Los argumentos iniciales de este debate incluían que el resultado se basaba únicamente en datos de uno o unos pocos genes, pero con la llegada de datos genómicos al campo de la filogenética animal (e.g., Dunn *et al.* 2008), Ecdysozoa encontró el apoyo general del que había carecido. Algunos autores quisieron plantear este debate como una victoria de las moléculas sobre la morfología, sembrando división entre dos comunidades de científicos. Pero poco a poco se fue viendo que los caracteres que se habían utilizado para unir Articulata (desde que el grupo fue propuesto por Ernst Haeckel, aunque su definición incluía otros grupos como los rotíferos) carecían de homología, y que caracteres anatómicos complejos alternativos a la segmentación, como la muda

Ecdysozoa—un clado que hace referencia a la ecdisis (o muda de la cutícula) y que está compuesto por artrópodos, tardígrados, onicóforos, nematodos, nematomorfos, quinorrincos, priapúlidos y probablemente loricíferos, entraba en contradicción con una larga tradición de considerar a artrópodos y a anélidos como grupos emparentados dada su segmentación—el clado Articulata

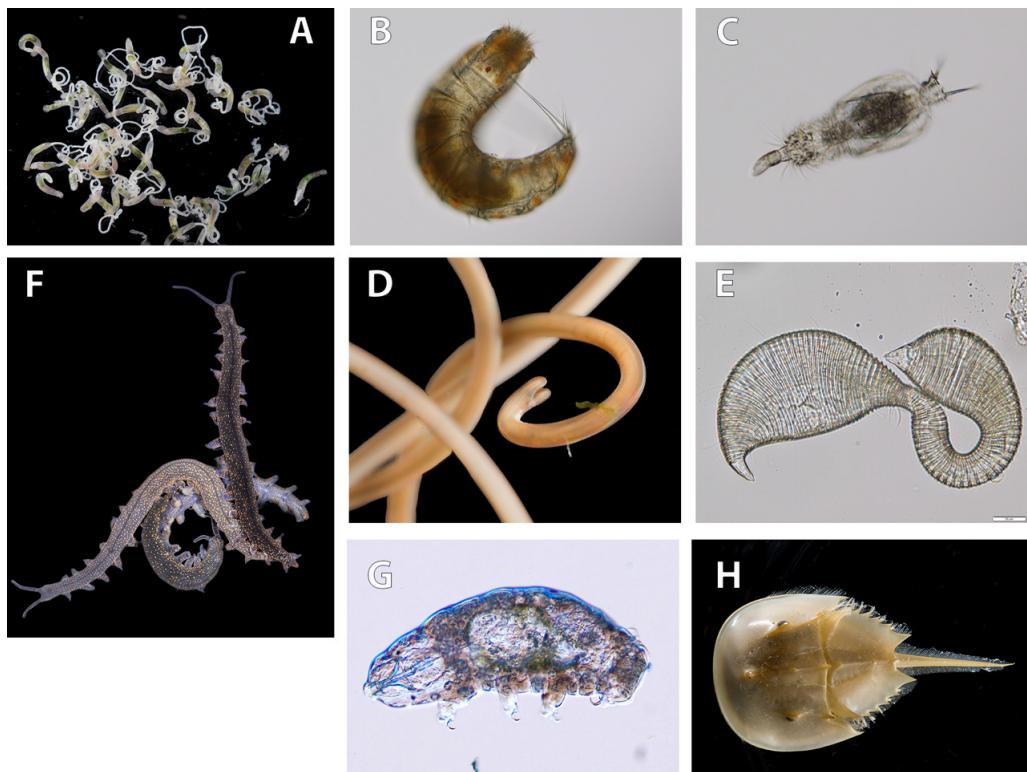


Figura 1. Representantes de los filos de Ecdysozoa: A, Priapulida: *Tubiluchus corallicola*, Bermuda; B, Kinorhyncha: *Pycnophyes* sp., Roscoff, France; C, Loricifera: *Armorloricus elegans* larva, Roscoff, France; D, Nematomorpha: *Gordionus wolterstorffii*, Australia; E, Nematoda, *Epsilononema* sp., Roscoff, France; F, Onychophora, *Peripatoides* sp., New Zealand; G, Tardigrada, Greenland; H, Arthropoda, *Limulus polyphemus*, Massachusetts, USA. Photos: A, D, F, H by G. Giribet; B, C, D by R. Neves; G by Katrine Worsaae.

mediada por hormonas ecdisteroides o la presencia de una cutícula con una ultraestructura trilaminar especial, estaban conservados en los distintos grupos de ecdisozoos, y por lo tanto, le daban apoyo también desde un punto de vista morfológico.

No es mi intención en esta sección ahondar más en la cuestión de la monofilia de Ecdysozoa, sino indicar que cuando se inició dicho debate, ya había varias indicaciones de que la morfología seguía teniendo un valor importante en la filogenia animal, y que varios estudios anatómicos

apoyaban versiones parecidas a lo que hoy entendemos como Ecdysozoa.

Uno de los libros de texto de invertebrados más utilizados en la década de los 1980s, *The Invertebrates: a new synthesis* (Barnes et al. 1988: figura 2.20), mostraba un árbol filogenético donde los artrópodos formaban el grupo hermano de un clado de “Grupos Pseudocelomados” que incluía a los tardígrados, nematodos, nematomorfos, quinorrincos y priapúlidos—isospeciosamente similar a Ecdysozoa!—pero también a rotíferos y a acantocéfalos, dos grupos de Gnathifera que hoy no se relacionan con Ecdysozoa. Es cierto, por lo tanto, que esta hipótesis parecida a Ecdysozoa era favorecida sobre Articulata, y que este grupo identificado por Barnes y colaboradores enumeraba la muda de la cutícula y la pérdida de una “larva primaria” como caracteres apoyando dicho clado—los mismos caracteres que se discutirían una década después tras la definición formal de Ecdysozoa. Esta hipótesis sin embargo, carecía de atención en la literatura post-Ecdysozoa hasta el momento—tras recibir el autor un email personal de R.S.K. Barnes después de la publicación del libro *The Invertebrate Tree of Life* (Giribet y Edgecombe 2020).

Pero esta no era la única indicación sobre la posibilidad de un grupo de animales con una cutícula especial que requería del proceso de muda. Solamente unos años más tarde, en su discusión sobre la posición filogenética de Loricifera, Kristensen (1991: 352) escribe que la “anulación del flexible tubo bucal, y las tres hileras de placoides se encuentran únicamente en Tardigrada y Loricifera [citando a Kristensen, 1987]. Debido a que los tardígrados exhiben múltiples caracteres de artrópodos [cita a Kristensen, 1976, 1978, 1981], este último descubrimiento apoya una teoría sobre la relación entre algunos grupos de asquelmintos [los pseudozelomados de Barnes] y artrópodos [cita a Higgins, 1961]. Esa teoría ha adquirido apoyo recientemente a partir de nuevos datos de ultraestructura, p.ej., la microestructura de la capa cuticular quitinosa, el ciclo de la muda, los órganos sensoriales, y las apófisis musculares.” [traducción del autor]. Por lo tanto, Kristensen había publicado varios artículos sobre anatomía y ultraestructura que le llevaron a proponer de forma más o menos explícita, que los tardígrados, loricíferos y otros miembros de filums de acelomados, podían estar emparentados con los artrópodos.

Un artículo publicado por D.J. Eernisse y colaboradores en 1992 no podía ser más explícito, con un título que empezaba con: Annelida and Arthropoda are not sister taxa

Por aquellos tiempos, a finales del siglo XX, los análisis cladísticos de matrices morfológicas tenían una gran influencia en la comunidad zoológica, y un artículo publicado por D.J. Eernisse y colaboradores en 1992 no podía ser más explícito, con un título que empezaba con: *Annelida and Arthropoda are not sister taxa*. En este análisis de una nueva matriz morfológica los artrópodos formaban un clado con onicóforos, tardígrados, quinorrincos y nematodos, de nuevo una similitud enorme a Ecdysozoa. Sin embargo, en ese estudio los priapúlidos quedaban sin resolver en una tricotomía en la base de los animales protostomados (Eernisse et al. 1992: figure 4).

Ciertamente estos estudios no recibieron la atención que atrajo el artículo de Aguinaldo et al. (1997) donde se nombra

Barnes y colaboradores enumeraban la muda de la cutícula y la pérdida de una “larva primaria” como caracteres apoyando dicho clado—los mismos caracteres que se discutirían una década después tras la definición formal de Ecdysozoa

Algunos estudios basados en morfología y anatomía ya habían anticipado, aunque fuese en parte, que no era tal herejía el desmantelar el clado Articulata

el clado Ecdysozoa, pero claramente lo precedían y sirven para ilustrar que algunos estudios basados en morfología y anatomía ya habían anticipado, aunque fuese en parte, que no era tal herejía el desmantelar el clado Articulata. Varios estudios continuaron buscando nuevas indicaciones que apoyasen a Ecdysozoa, y hoy esa ruta parece provenir del mejor entendimiento de los mecanismos y cascadas génicas involucrados en el proceso de la ecdsis (Lord et al. 2023), poco estudiados hasta el momento.

Las relaciones filogenéticas entre los filos de Ecdysozoa

Como veníamos diciendo, hoy el concepto de Ecdysozoa está bien establecido, y la filogenia animal claramente reconoce a Ecdysozoa como uno de los dos grandes clados animales de protostomados, el grupo hermano de Spiralia (e.g., Laumer et al.

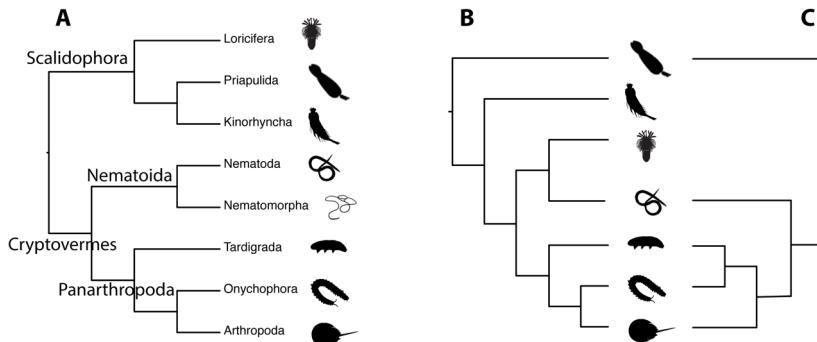


Figura 2. Hipótesis sobre las relaciones entre los filos de ecdisozoos basadas en datos filogenómicos. A, análisis de Howard et al. (2022), B, análisis de Laumer et al. (2019); C, análisis de Marlétaz et al. (2019).

2019; Marlétaz et al. 2019). Sin embargo, las relaciones internas de Ecdysozoa—relaciones entre los filos—siguen requiriendo atención (Figura 2). Diferentes autores han propuesto subclados de Ecdysozoa, algunos relativamente bien apoyados, como Panarthropoda (Arthropoda + Onychophora + Tardigrada). Otro clado que ha sido propuesto es Introverta (Kinorhyncha + Loricifera + Nematoda + Nematomorpha + Priapulida), en referencia al tubo bucal anterior invertible o retractable. En algunos estudios Introverta forma parte del clado Cycloneuralia (Gastrotricha +

Introverta), mientras que en otros trabajos Introverta y Cycloneuralia (excluyendo a Gastrotricha) son sinónimos. Nematoda y Nematomorpha han sido tradicionalmente agrupados en el clado Nematoida, y Kinorhyncha, Loricifera y Priapulida en el grupo Scalidophora. Sin embargo, la mayoría de los análisis filogenéticos utilizando datos genómicos han producido resultados contradictorios (revisados en Giribet y Edgecombe 2017). Por ejemplo, en la submatriz filogenómica diseñada para resolver las relaciones entre los grupos de ecdisozoos, Laumer et al. (2019: figure 4) encontra-

Hoy el concepto de Ecdysozoa está bien establecido, y la filogenia animal claramente reconoce a Ecdysozoa como uno de los dos grandes clados animales de protostomados, el grupo hermano de Spiralia

ron que Priapulida era el grupo hermano del resto de Ecdysozoa y que Loricifera se agrupaba con Nematoda (Nematomorpha fue excluido de este análisis dada la calidad de los transcriptomas disponibles hasta el momento) (Fig. 2B). Otros análisis filogenómicos recientes excluyeron a varios filos, con lo que es imposible comprobar hipótesis como Scalidophora o Nematomorpha (Marlétaz *et al.* 2019) (Fig. 2C). El análisis más completo hasta la fecha, utilizando 228 genes codificantes, resuelve la filogenia de Ecdysozoa con monofilia de Scalidophora, Nematoidea y Panarthropoda, los dos últimos grupos formando el clado Cryptovermes (Howard *et al.* 2022) (Fig. 2A). Dicho estudio por lo tanto produce un árbol muy similar al propuesto en diversos libros de texto actuales, aunque otros autores son más cautos resolviendo estas controversias. Además, Howard *et al.* (2022) utilizaron principalmente datos de los filos menores de ecdisozoos producidos en estudios previos (Laumer *et al.* 2015; Laumer *et al.* 2019) cuyos autores decidieron excluir de sus análisis finales debido a su baja calidad—es por eso que Laumer *et al.* (2019: figure 4) excluyó Nematomorpha de sus árboles finales.

Lo cierto es que, hasta la publicación de estos últimos estudios, los recursos genómicos de varios filos de Ecdysozoa eran limitados o inexistentes, especialmente para Kinorhyncha, Loricifera, Ne-

matomorpha, Onychophora y Priapulida. Dada la falta de genomas de alta calidad para cinco de los filos de Ecdysozoa, los resultados filogenéticos publicados hasta el momento siguen siendo tentativos.

Una hoja de ruta para resolver las relaciones filogenéticas de Ecdysozoa

En la era de la genómica—entendiéndose como una época en la que se tiene la habilidad para secuenciar miles de genomas—los recursos genómicos de ecdisozoos siguen siendo pobres. Posteriormente a la publicación de los últimos análisis sobre las relaciones filogenética de ecdisozoos utilizando datos moleculares, se empezaron a generar dichos recursos, incluyendo los primeros genomas de Nematomorpha, Onychophora, y Priapulida en 2023, mientras que sigue sin haber disponibilidad de genomas de Loricifera y Kinorhyncha, en parte debido a su pequeño tamaño y a las dificultades para obtener ejemplares frescos para estudios genómicos. Es por eso por lo que actualmente varios grupos de investigación están intentando completar los primeros genomas de los últimos filos animales que quedan por secuenciar.

La optimización del muestreo taxonómico es un factor clave en los estudios filoge-

néticos, y, por lo tanto, solamente se puede aspirar a una resolución satisfactoria de las relaciones filogenéticas de ecdisozoos cuando se satisfaga dicho criterio. Análisis como los de Laumer *et al.* (2019) o Marlétaz *et al.* (2019) carecían del muestreo necesario para resolver dichas relaciones filogenéticas, y los de Howard *et al.* (2022) están basados en un compendio de datos generados exclusivamente por otros autores de calidad muy dispar y sin un control de calidad suficiente. Es por eso por lo que la hoja de ruta para resolver la filogenia de ecdisozoos pasa por generar los datos faltantes, es decir, genomas de Loricifera, Kinorhyncha, pero también de Heterotardigrada marinos, y de muchos linajes de Nematoda de familias no representadas en las bases de datos. Una vez se haya obtenido un equilibrio entre la presencia de genomas de todos los filos de Ecdysozoa y de la diversidad de cada uno de esos filos, estaremos en disposición de generar una hipótesis estable sobre la filogenia de este clado.

El registro fósil de Ecdysozoa

La “explosión del Cámbrico” de la vida animal fue un episodio único que dio lugar a una disparidad de planes corporales, así como a una diversidad de especies entre las que se encontraban una gran diversidad de ecdisozoos. Numerosas espe-

cies de artrópodos y Lobopodia habitaron los mares del Cámbrico, así como ecdisozoos vermiformes de cutícula anulada que a menudo han sido asignados al filo Priapulida. De hecho, la base del Cámbrico—la transición del Proterozoico and Phanerozoico—se define por la aparición de icnofósiles que forman túneles tridimensionales en los sedimentos oceánicos, *Treptichnus pedum*, producidos por animales similares a los priapúlidos (Kesidis *et al.* 2019). Pero si *T. pedum* fue en realidad un priapúlido o algún otro ecdisozoo primitivo, es imposible de asegurar.

Los fósiles de ecdisozoos más antiguos datan del Fortuniano (Terreneuviense) (aproximadamente hace 535 millones de años). Estos están representados por microfósiles vermiformes fosfatados con espinas radiales en la probóscide, interpretados como miembros del grupo Scalidophora. Sin embargo, la evidencia de icnofósiles que indican afinidad con los ecdisozoos se remonta al Ediacarense tardío, con una edad máxima para ejemplos más equívocos que oscila entre 551 y 555 millones de años (Howard *et al.* 2022). Animales actuales con una cutícula anulada (no-segmentada) y espinas en la probóscide, sin duda corresponden a Priapulida, pero la anulación de la cutícula es un carácter plesiomórfico—un carácter presente también en algunos grupos externos y que por lo tanto no define al grupo in-

terno—en Ecdysozoa, y las espinas de la probóscide probablemente se encontraron presentes en otros ecdisozoos primitivos que no necesariamente pertenezcan a los grupos modernos de Scalidophora. Es por lo tanto posible que *T. pedum* fuese un ancestro común a los ecdisozoos actuales, y que su capacidad tuneladora—generalmente asociada a la presencia de una cavidad corporal y a musculatura—promoviese los cambios geoquímicos (la llamada Revolución Agronómica) que encendieran la mecha para la Explosión del Cámbrico.

Conclusiones

Ecdysozoa constituye uno de los clados animales más interesantes que comprende a grupos tan diversos como artrópodos y nematodos, así como a muchos otros filos “menores”. Su aparición en la base del Cámbrico pudo tener consecuencias drásticas en la evolución animal, ya que probablemente fueron los primeros organismos en excavar sedimentos, liberando nutrientes atrapados en los sedimentos marinos y cambiando la química de

nuestros océanos en la Revolución Agronómica. Sin embargo, a pesar de su importancia ecológica y evolutiva, nuestro conocimiento sobre las relaciones filogenéticas internas de Ecdysozoa sigue siendo limitado. Es por eso por lo que la hoja de ruta para resolver la filogenia de ecdisozoos requiere de una nueva generación de datos genómicos de grupos como Kinorhyncha y Loricifera. Una vez quede resuelta, podremos inferir si los ecdisozoos ancestrales eran vermiformes y con la cutícula anulada, como los priapúlidos actuales, u otro tipo de animales con planos estructurales parecidos a otros miembros actuales de este superfilo.

Agradecimientos

A Ana Riesgo, del MNCN, por convenirme de escribir este artículo, y a mis numerosos colegas con los que continuamente discutimos cuestiones sobre evolución de ecdisozoos, Arianna Lord, Shoyo Sato, Katrine Worsaae y Greg Edgecombe. Katrine Worsaae por la foto del tardígrado y R. Neves y N. Møbjerg por las imágenes de Roscoff.

Ecdysozoa constituye uno de los clados animales más interesantes, su aparición en la base del Cámbrico pudo tener consecuencias drásticas en la evolución animal

References:

- Aguinaldo, A.M.A., Turbeville, J.M., Lindford, L.S., Rivera, M.C., Garey, J.R., Raff, R.A., Lake, J.A. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387: 489–493.
- Barnes, R.S.K., Calow, P., Olive, P.J.W. 1988. *The Invertebrates: A new synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dunn, C.W., Hejnol, A., Matus, D.Q., Pang, K., Browne, W.E., Smith, S.A., . . . Giribet, G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452: 745–749.
- Eernisse, D.J., Albert, J.S., Anderson, F.E. 1992. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Systematic Biology*, 41: 305–330.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D. 2017. Current understanding of Ecdysozoa and its internal phylogenetic relationships. *Integrative and Comparative Biology*, 57: 455–466.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D. 2020. *The Invertebrate Tree of Life*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Giribet, G., Ribera, C. 1998. The position of arthropods in the animal kingdom: a search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9: 481–488.
- Howard, R.J., Giacomelli, M., Lozano-Fernandez, J., Edgecombe, G.D., Fleming, J.F., Kristensen, R.M., . . . Pisani, D. 2022. The Ediacaran origin of Ecdysozoa: Integrating fossil and phylogenomic data. *Journal of the Geological Society*, 179: jgs2021–107.
- Kesidis, G., Slater, B.J., Jensen, S., Budd, G.E. 2019. Caught in the act: priapulid burrowers in early Cambrian substrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20182505.
- Kristensen, R.M. 1991. Loricifera. En F.W. Harrison y E.E. Ruppert (eds.), *Microscopic Anatomy of invertebrates*, Volume 4: Aschelminthes pp. 351–375. Wiley-Liss, New York.
- Laumer, C.E., Bekkouche, N., Kerbl, A., Goetz, F., Neves, R.C., Sørensen, M.V., . . . Worsaae, K. 2015. Spiralian phylogeny informs the evolution of microscopic lineages. *Current Biology*, 25: 2000–2006.
- Laumer, C.E., Fernández, R., Lemer, S., Combosch, D.J., Kocot, K., Andrade, S.C.S., . . . Giribet, G. 2019. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286: 20190831.
- Lord, A., Cunha, T.J., de Medeiros, B.A.S., Sato, S., Khost, D.E., Sackton, T.B., Giribet, G. 2023. Expanding on our knowledge of ecdysozoan genomes: A contiguous assembly of the meiofaunal priapulan *Tubiluchus corallicola*. *Genome Biology and Evolution*, 15: evad103.
- Marlétaz, F., Peijnenburg, K.T.C.A., Goto, T., Satoh, N., Rokhsar, D.S. 2019. A new spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among gnathiferans. *Current Biology*, 29: 312–318.
- Schmidt-Rhaesa, A., Bartolomaeus, T., Lemburg, C., Ehlers, U., Garey, J.R. 1998. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system. *Journal of Morphology*, 238: 263–285.