

ORIGEN Y DIVERSIFICACION DE LOS INSECTOS. SU REGISTRO FOSIL.

Xavier Martínez-Delclòs¹

¹ Dept. Geologia dinàmica, Geofísica i Paleontologia, Fac. Geologia, Univ. de Barcelona, 08071 BARCELONA

Resumen: En el presente trabajo se hace un breve repaso a las diferentes teorías del origen e hipótesis de diversificación de los artrópodos y de los hexápodos en particular. Se destaca el momento de aparición, diversificación y extinción de los órdenes fósiles de insectos y se comentan brevemente algunas de sus características morfológicas o de composición. Asimismo se efectúa una introducción a la terestrización de los artrópodos por cuanto condicionó, posteriormente, la diversidad de los insectos.

Introducción

Los insectos fósiles constituyen un campo de investigación paleontológica muy amplio. No solo se estudian a nivel sistemático o filogenético, sino que cada día son más utilizados en los estudios de paleoclimatología, extinción, paleobiogeografía, etc. Se ha de tener en cuenta que el registro fósil de insectos es abundante y que en los yacimientos donde aparecen, lo hacen con una diversidad muy elevada, al igual que los organismos vegetales. Hasta ahora éste ha sido uno de los conjuntos biológicos más utilizados en paleoclimatología. En los últimos años han aparecido bastantes trabajos sobre el momento de aparición, diversificación y extinción de las diferentes familias u órdenes de insectos. Éstos se han comparado con los datos de otros grupos paleobiológicos de origen continental como los cordados, utilizados con anterioridad en el estudio de extinciones masivas.

El origen de los artrópodos

Los artrópodos actuales se enmarcan en tres grupos: Chelicerata [Pantopoda + Merostomata + Arachnida], Crustacea y Tracheata [Myriapoda + Insecta], siendo el filum que cuenta con mayor número de especies. Solamente los insectos presentan más de un millón de especies conocidas. Los trilobites, artrópodos exclusivo del Paleozoico, son considerados un grupo monofilético, no ancestral sino avanzado, hermano de los quelicerados (Fortey, 1990).

Los primeros artrópodos aparecen en el registro fósil en el Cámbrico inferior, con un número considerable de formas diferentes. Éstos no solamente han colaborado en la comprensión de la evolución inicial del grupo, sino también en la de Metazoa en general (Conway Morris, 1993; Chen *et al.*, 1995). La paleontología nos aporta información sobre el registro fósil de los diversos grupos de artrópodos, sobretodo de gran cantidad de formas extintas. Arthropoda es el filum con mayor registro entre las faunas del Cámbrico inicial, proporcionándonos caracteres suficientes para realizar análisis desde el

punto de vista cuantitativo, morfológico y cladístico (Briggs & Fortey, 1989; Wills *et al.*, 1994; Fortey *et al.*, 1996).

Los trabajos de Lake (1988, 1990) y de Field *et al.* (1988) concluyen que los artrópodos fueron uno de los filums que más tempranamente se diferenciaron del resto de los celomados, constituyéndose grupo hermano de [anélidos + moluscos]. Valentine (1989) postula, mediante el estudio de fósiles del Vendozoa, que en este período sólo existieron organismos "blandos" provistos de homocèle. Hasta el Cámbrico inferior no aparecen los primeros celomados, entre ellos los artrópodos, ya muy diversificados. Este autor propone que sus ancestros no pudieron ser un grupo de anélidos, como inicialmente propuso Snodgrass (1938), sino que ambos tuvieron un ancestro común, posiblemente vermiforme con cavidad homocélica.

Para Nielsen (1995) el conjunto Panarthropoda [Onychophora + Arthropoda + Tardigrada] sería grupo hermano de Annelida. Así los [panarthropodos + anélidos] serían el grupo hermano de los moluscos. Esto contradice en parte el trabajo de Bergström (1986) que interpretaba a los artrópodos, en base a estudios moleculares, como más próximo a los moluscos que a los anélidos. Actualmente los artrópodos no son considerados como un grupo primitivo, sino que quedan incluidos, junto con el resto de protóstomos, como grupo hermano de los deuteróstomos (Nielsen, 1995).

Monofiletismo versus polifiletismo de los Arthropoda

Actualmente la historia evolutiva de los artrópodos se debate entre los partidarios de tres hipótesis: la monofilética, la difilética y la polifilética. Estas hipótesis suponen que el proceso de artropodización ocurrió una vez (hipótesis monofilética) o más veces en grupos diferentes (difilética y polifilética). Actualmente existen partidarios de cada una de ellas (Fortey, 1996). El proceso de artropodización pudo producirse a causa de una mejor adaptación a la locomoción epibentónica, mientras que el desarrollo del celoma pudo ser por esquizocelia del mesodermo.

Entre los grupos aparecidos en el registro fósil se han reconocido: a) los trilobites, b) los quelicerados, c) los crustáceos y d) los "Uniramia" [onicóforos + miriápodos + insectos]; esta última agrupación propuesta por Manton (1977) es considerada no monofilética (Kukalová-Peck, 1992); de ella se ha extraído a los onicóforos como un filum aparte (Nielsen, 1995). Si se observa la morfología bucal de estos grupos, los trilobites y los quelicerados no presentan mandíbulas mientras que los crustáceos y los "Uniramia" sí; no obstante mientras que en los crustáceos ésta derivaría de la base del apéndice, en los "Uniramia" lo haría de la parte distal o del apéndice entero primitivo. Existen varios caracteres que indican el posible origen monofilético de los Artrópodos, entre los que destacan: a) el tipo de ojo compuesto; en muchos grupos la estructura del ojo compuesto es muy similar, mientras que en otros presentaría una simplificación. Según Paulus (1979) su estructura se considera una sinapomorfía del grupo; b) la estructura de la cabeza; todos tienen apéndices cefálicos fácilmente atribuibles a un patrón primitivo con cinco apéndices y c) la cutícula, que es muy similar en todos los grupos de artrópodos (Plotnick, 1990; Nielsen, 1995).

Entre los partidarios del monofilismo de los artrópodos se encuentran citadas varias hipótesis que deben ser consideradas (Briggs & Fortey, 1989; Schram, 1991; Budd, 1993; Wheeler *et al.*, 1993) todas ellas sintetizadas en Stys & Zrazavy (1996).

A finales de los años cincuenta y hasta mediados de los años setenta, los trabajos de Manton (1958, 1964, 1973 y 1977) y Tieggs & Manton (1958) actuaron como divulgadores de la hipótesis polifilética del origen y evolución de los artrópodos. Para Manton los onicóforos estaban relacionados con los traqueados (miriápodos + insectos) para formar los Uniramia. Esta hipótesis consideraba que trilobites, crustáceos y quelicerados, habían conseguido el grado de organización artropodiana de manera independiente.

Los partidarios de la parafilia de los artrópodos basan su hipótesis en la estructura de los apéndices, ya que los hay unirrámeos y birrámeos (éstos serían más primitivos) y postulan varias hipótesis plausibles (Manton, 1977; Jamieson, 1987; Bergström, 1992), también sintetizadas por Stys & Zrazavy (1996).

Si se acepta que los Crustacea son el grupo hermano de los Tracheata y teniendo en cuenta que los Crustacea se encuentran representados en el Cámbrico inferior, se ha de pensar que los primeros Tracheata aparecieron también en esta época y fueron acuáticos. Hasta el momento no se conoce el ancestro común entre los miriápodos y los insectos (Kukalová-Peck, 1992). Los insectos pudieron derivar de algún grupo de artrópodos por un proceso de heterocronía (detención del crecimiento en un determinado estado larvario; retención de caracteres juveniles; pedogénesis).

Los artrópodos poseen varias apomorfías como son: a) el exoesqueleto articulado, b) apéndices articulados con musculatura intrínseca, c) cefalón fusionado en el segmento anterior, d) generalmente ojos compuestos, e) presentan anténulas, f) poseen antenas, g) tienen mandíbulas y dos pares, o un par, de maxilas, h) la boca está dirigida posteriormente y

cubierta parcialmente por el labro, i) en los crustáceos filtradores, la captura de las partículas se realiza gracias a sedas localizadas de los apéndices, que son atraídas a la boca a lo largo de un canal localizado en la parte media de la coxa. Este carácter se considera ancestral entre los artrópodos, j) la estructura interna muestra embudos metanefrídicos sin cilios y k) en los crustáceos el primer estadio larvario, de vida libre, es filtrador. Es una larva nauplius plantotrófica con tres pares de apéndices: anténulas unirrámeas sin gnatobase, antenas birrámeas y mandíbulas con gnatobase. El criterio de Nielsen (1995) es que todas estas apomorfías demuestran que los Arthropoda son un grupo monofilético.

Field *et al.* (1988) consideran a los artrópodos un grupo monofilético en base a caracteres estructurales tales como: a) la estructura de la cabeza, b) la morfología interna, c) la ultraestructura del esperma, d) las hemocianinas, e) los estudios moleculares y f) el registro fósil, etc. No obstante es difícil de imaginar como fue el ancestro común de los artrópodos. Los defensores de la teoría polifilética, entre los que se encuentran Bergström (1986) y Lake (1990), basándose en estudios moleculares, postulan que a) los apéndices ancestrales que han dado lugar a la gran variedad de formas actuales por evolución no hubieran sido funcionales y b) que las diferencias de caracteres entre los diversos grupos de artrópodos son consecuencia de su origen no común, al tiempo que las semejanzas han sido obtenidas por convergencia. Para Bergström (1986) el antecesor de los artrópodos desarrolló durante la artropodización, una segmentación de la musculatura longitudinal y adquirió un exoesqueleto. Para Valentine (1989) el proceso tuvo lugar al menos tres veces dando lugar a los crustáceos, quelicerados y "Uniramia".

La teoría polifilética implica la convergencia evolutiva de muchos caracteres. Parece poco probable que la artropodización pudiera tener lugar en grupos diferentes y todos desarrollaran un patrón común por convergencia evolutiva.

Monofilismo *versus* polifiletismo de los Hexapoda

Nielsen (1995) considera que Mandibulata es un grupo monofilético, aunque la propuesta de grupo hermano entre Crustacea y Tracheata ha de ser considerada con cautela, a causa de la dificultad en la identificación de las apomorfías de los Crustacea. En 1986 Weygoldt sugirió que una posible apomorfía del grupo podría ser la fusión de cuatro ojos medianos en la fase larvaria nauplius. Para Nielsen (1995) es muy probable que los primeros traqueados fueran un grupo especializado de crustáceos terrestres y que las tráqueas fueron una adaptación al hábitat terrestre (aunque no son homólogas en los diversos grupos de traqueados). Los arácnidos y los traqueados terrestres desarrollaron tráqueas con estigmas pares en los diferentes segmentos corporales, aunque muy posiblemente éstos órganos evolucionaron de manera independiente varias veces (Dohle, 1980). Durante esta adaptación, el exopodito de las patas birrámeas asociado con la respiración acuática, fue reducido.

Estudios filogenéticos recientes muestran el monofiletismo de los hexápodos (Boudreaux, 1979; Kristensen, 1991; Stys *et al.*, 1993). No obstante algunos de los grupos, tales como los Entognatha: Protura, Collembola, Campodeina y Japygina, han sido sólo estudiados por métodos morfológicos por lo que sus afinidades hexopodias necesitan un análisis cladístico (Yin, 1984; Stys & Zrazavy, 1996).

En la década de los setenta Anderson (1973) y Manton (1973, 1977) propusieron un origen polifilético para los diversos grupos de Hexapoda: Protura, Collembola, Diplura [Campodeina + Japygina], "Thysanura" [Archaeognatha + Zygentoma] y Pterigota.

Jamieson (1987) mediante el estudio de la ultraestructura espermática, interpretó la posible monofilia de algunas agrupaciones alternativas de hexápodos: a) [Campodeina + Japygina + Archaeognata + Zygentoma], pero no los Pterigota, b) [Campodeina + Archaeognata] y c) [Campodeina + Archaeognata + Zygentoma + Pterigota], pero no Japygina. Las evidencias que sostienen cada una de las opiniones, fueron basadas en simpleiomorfias u homoplasias y no corroboradas mediante estudios cladísticos. En el trabajo de Stys & Zrazavy (1996) se exponen y critican las diferentes propuestas de filogenia para demostrar la monofilia de los Hexapoda, realizadas por autores anteriores. Para Stys & Zrazavy (1996) el Subflum Hexapoda se divide en cuatro clases: Parainsecta [Protura + Collembola], Campodeina, Japygina y Entognata [Archaeognatha + Dicondylia: Zygentoma + Pterygota].

La evolución de los insectos se produjo por la aparición de apéndices marchadores y de alas. La modificación y variación hacia diferentes tipos de alimentación, así como la variación hacia diferentes tipos de patas marchadoras, produjo una gran diversificación inicial.

Entre los insectos aparecen dos grupos bien diferenciados, en base a la posición de sus mandíbulas: los entognatos (insectos más primitivos) y los ectognatos (los más evolucionados). Los análisis cladísticos de los grupos basales de los hexápodos, muestran que estos dos grupos tuvieron un ancestro común (Henning, 1981; Boudreaux, 1979; Kristensen, 1981), pues muestran sinapomorfias comunes y únicas de cada una de los clados, que definen cada taxón.

El grupo parafilético "Apterigota" está compuesto por insectos que no poseen alas (estado plesiomórfico primitivo de todos los insectos). Éstas derivaron de pliegues tegumentarios que aparecen como termorreguladores, aunque con posterioridad modificaron esta función y fueron utilizadas para el vuelo. Los pterigotos son insectos alados en los que la ausencia de alas es debida a una pérdida secundaria. Existen dos tipos de pterigotos, los paleópteros y los neópteros, que se diferencian por el tipo de articulación de las alas y por la posibilidad de colocarlas o no sobre el cuerpo. Entre los primeros, los músculos están directamente insertados en las alas, mientras que en los segundos lo están en el tórax.

Ignoramos si nos encontramos cerca o lejos de resolver esta controversia, no obstante es necesario decir que los fósiles han aportado y aportarán una información muy valiosa a los análisis cladístico y a

la filogenia de los hexápodos. Por el momento parece que casi toda la información concuerda con los patrones filogenéticos propuestos, a partir de las formas vivientes (Nielsen, 1995).

Artrópodos, hexápodos y terrestización

La terrestización fue un paso importante que tuvo lugar entre los artrópodos de los que posteriormente surgirían los insectos. Si bien se ha comentado que existe registro fósil de artrópodos en el Cámbrico inferior, no es hasta el Silúrico-Devónico que los artrópodos se introducen en los medios continentales. Sólo 9 de los 58 filums actuales o extinguidos de animales tienen representantes terrestres (Blackwelder & Garoian, 1986). De estos nueve, los dos mejor representados son los artrópodos y los cordados, pero la diversidad actual de los primeros es 20,5 veces superior a la de los segundos (Labandeira & Beall, 1990).

La introducción de los artrópodos en los medios continentales requirió cambios obligados en su fisiología: 1) osmorregulación; paso de un medio líquido a uno gaseoso con el consiguiente cambio en el balance del agua en el interior del cuerpo (Selden & Edwards, 1989; Labandeira & Beall, 1990), 2) la respiración aérea, 3) excreción del nitrógeno sobrante, en forma de urea o ácido úrico, en el caso de los artrópodos terrestres, 4) termorregulación (Plotnick, 1990), 5) modificación de los órganos de los sentidos, 6) comportamiento general y reproducción y 7) alimentación (Labandeira & Beall, 1990; Shear, 1990).

Las trayectorias que siguieron varios grupos de artrópodos marinos, ancestros de los insectos y de su diversificación posterior, hacia los medios continentales se tratan en los trabajos de Labandeira & Beall (1990), Shear (1990) y Shear & Kukalová-Peck (1990).

Los artrópodos adquirieron siete progresos estructurales y de comportamiento, al pasar a los medios terrestres: 1) un sistema respiratorio desconectado fisiológicamente del agua, 2) una exocutícula expeledora de agua, 3) alas, 4) metamorfosis, 5) relación con plantas, 6) la confección de seda y 7) las relaciones sociales. Algunas de estas adquisiciones son exclusivas de los insectos, como las alas o la sociabilidad. Las seis primeras fueron obtenidas antes del Carbonífero, seguramente durante el Silúrico-Devónico. La sociabilidad es una característica discutida, que fue adquirida por los insectos bastante más tarde, probablemente durante el Triásico (Hasiotis & Dubiel, 1995; Martínez-Delclòs & Martinell, 1995)

El registro fósil de los insectos

Los primeros restos fósiles de traqueados terrestres son las trazas dejadas en paleosuelos del Ordovícico final (Retallack & Feakes, 1987); no obstante, hasta el Devónico no aparecen sus primeros restos directos. Entre los miriápodos se han reconocido artropléuridos, centípedos, kampecáridos

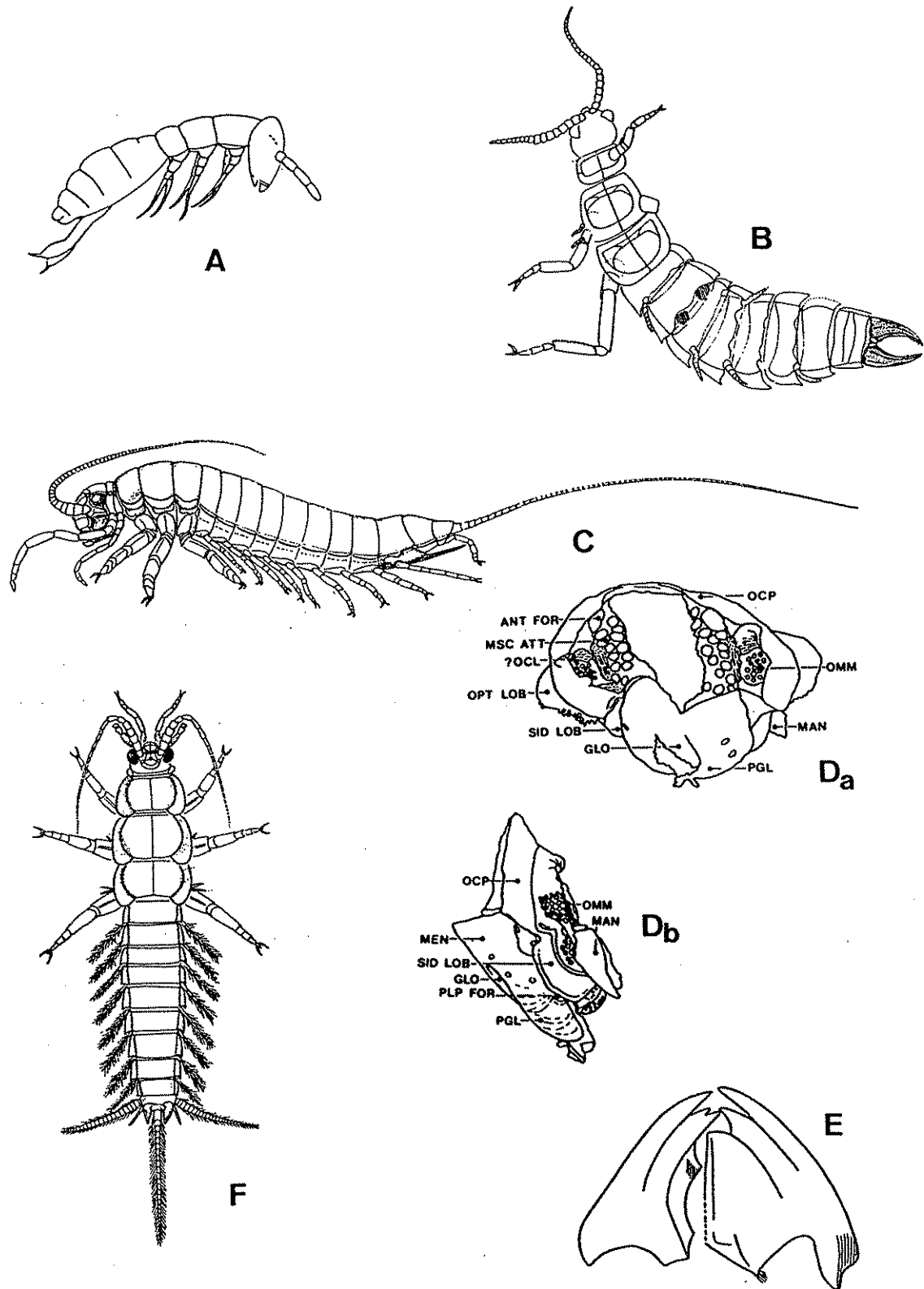


Lámina 1: A) *Rhyniella praecursor* (Collembola), Devónico inferior de Escocia (de Jarzembowski & Ross, 1996); B) *Testajapyx thomasi* (Diplura), Carbonífero superior de Illinois (de Kukalová-Peck, 1987); C) "*Dasyleptus*" (Monura), Carbonífero superior de Illinois (de Kukalová-Peck, 1987); D) *Gaspea palaeontognathae* (Archaeognatha), Devónico inferior de Canadá (de Labandeira *et al.*, 1988), Da) visión posterior de la cabeza y de la boca de *G. paleontognathae*. ANT FOR, antennal foramina; GLO, glossa of labium; MAN, right mandible; MSC ATT, muscle attachment bosses for mouthpart muscles; ?OCL, possible ocelli; OCP, occipital region; OMM, internal view of compound eye ommatidia; OPT LOB, optic lobe; PGL, paraglossa of labium; SID LOB, head side-lobe; Db) visión dorsal derecha de la cabeza y de la boca de *G. paleontognathae*. MEN, mentum of labium; OMM, external ommatidia of the eye lobe; PLP FOR, foramen of labial palp; E) *Rhyniognatha hirstii* (Dicondylia), Devónico inferior de Escocia (de Tillyard, 1928); F) *Ramsdelepidion schusteri* (Thysanura), Carbonífero superior de Illinois (de Kukalová-Peck, 1987).

y milípedos (Almond, 1985; Shear, 1986 y Shear & Bonamo, 1988).

Los hexápodos terrestres se diversificaron durante el Ordovícico (Kukalová-Peck, 1987; Rolfe, 1990), posiblemente antes de la aparición de las plantas vasculares en el Ordovícico superior (Smart & Hughes, 1972; Gray *et al.*, 1982). Estos aprovecharían como único alimento las cianofíceas, las algas eucariotas y los hongos. Zeh *et al.* (1989) postulan que la adquisición de la capacidad, por parte de los hexápodos y en concreto de los insectos, de poner huevos fuera de los medios fluidos, tuvo una importancia fundamental en su diversificación y distribución en nuevos hábitats.

La diversificación de los hexápodos continuó durante el Silúrico, gracias a la aparición y diversificación de las plantas vasculares y a que aumentaron los tipos de hábitos alimenticios y la materia prima necesaria (Labandeira *et al.*, 1988; Shear, 1990). El registro sedimentario acuático continental del Silúrico es muy raro y se desconoce cualquier resto de hexápodo. No obstante se supone que durante este período de tiempo se desarrollaron los más antiguos Ectognatha: Archaeognata, Monura, Thysanura y los ancestros de los Pterigota. Para Kukalová-Peck (1991) en estos momentos existió una gran presión de depredación, lo que pudo favorecer a aquellos artrópodos que habían modificado sus apéndices, derivados de patas, a estructuras para escapar, más que a los que desarrollaron estrategias de ocultación. En los Parainsecta [Collembola + Protura] y en los Entognatha [Diplura] aparece frecuentemente la adaptación a la vida críptica y a la alimentación en espacios confinados. Downes (1987) propuso que la depredación de los vertebrados, sobre todo anfibios en su inicio, fue una de las mayores influencias para la evolución de los insectos.

Los principales grupos de insectos fósiles

El Parainsecta más antiguo conocido es del Devónico inferior (Siegeniense, aprox. 395 m.a.) de Rhynie (Escocia). Se trata de un colémbolo, *Rhyniella praecursor*, que según Greenslade & Whalley (1986) tiene cierta semejanza con los representantes de las familias actuales Isotomidae y Neanuridae (lám. 1A). El estudio morfológico del mismo ha sugerido que los primeros colémbolos vivirían en medios semiacuáticos, asociados a tapices algales o entre la vegetación emergente (Kukalová-Peck, 1987).

Los primeros árboles aparecen en el registro fósil durante el Devónico superior, bastante después de la posible diversificación de los insectos. Es posible incluso que surgieran con posterioridad a la aparición de los primeros pterigotos (Shear & Kukalová-Peck, 1990); también es posible que los pterigotos se desarrollaran durante el Carbonífero inferior (Kukalová-Peck, 1991) aunque aparecen por primera vez en rocas del Namuriense (Brauckmann *et al.*, 1995).

El registro más antiguo de Insecta data del Devónico medio (Emsiense, aprox. 380 m.a.) de la península de Gaspé (Quebec). Se trata de un Archaeognata (Monocondylia) que fue dado a conocer

por Labandeira *et al.* (1988). Este arqueognato, *Gaspea palaeontognathae*, presenta unos ojos compuestos separados, grandes y globosos con 200-300 ommatidios hexagonales, mandíbulas anchas ectognatas, monocóndilas y muchas sedas sensoriales (lám. 1D). Esto supone que en el Devónico inferior ya habían aparecido representantes de los dos clados de Hexapoda: Collembola (Parainsecta) y Archaeognatha (Insecta) (Shear *et al.*, 1984; Labandeira *et al.*, 1988) y con ellos, dos tipos diferentes de aparato bucal y en definitiva de hábito alimenticio, uno perforador y el otro masticador.

A partir de este momento y hasta el Namuriense A se desconoce el registro fósil de insectos (Brauckmann *et al.*, 1995; Jarzembowski & Ross, 1996). Durante la mayor parte del Carbonífero inferior los únicos Tracheata citados son miriápodos. No obstante, en el Namuriense B aparece una gran variedad de insectos alados (Nelson & Tidwell, 1987; Brauckmann, 1991; Kukalová-Peck, 1991). En estos depósitos ya aparecen diferenciados los Paleoptera de los Neoptera.

Los primeros grupos de insectos no son familiares para los entomólogos neotólogos, tanto por su morfología como por su composición. Los paleópteros eran igual de frecuentes que los neópteros y casi la mitad tenían un hábito alimenticio succionador o semisuccionador. Podemos destacar entre los paleópteros el grupo extinguido de los paleodictiópteros (lámina 2) y entre los neópteros, varios grupos de hemipteroideos ancestrales (lámina 4C-D). No obstante el aparato bucal de estos dos grupos era diferente (Shear & Kukalová-Peck, 1990; Kukalová-Peck, 1991, Labandeira & Phillips, 1996). Para estos autores la diferente estructura del aparato succionador favoreció a los hemipteroideos frente a los paleodictiópteros, durante el cambio florístico que tuvo lugar en el Pérmico.

Durante el Carbonífero aparecen al menos once órdenes de Pterigota. Para conocer el valor de los caracteres que definen los órdenes de insectos, así como sus relaciones filogenéticas basadas en estudios cladísticos, se pueden consultar los trabajos de Kukalová-Peck (1991) y Kukalová-Peck & Brauckmann (1992); para el registro temporal de cada uno de los órdenes de insectos (Kukalová-Peck, 1991; Shear & Kukalová-Peck, 1990) y para las 1167 familias fósiles de hexápodos pueden consultarse los trabajos de Ross & Jarzembowski (1993) y Jarzembowski & Ross (1996). Labandeira propuso en 1995 la existencia de 1272 familias de insectos fósiles, diferencia que es justificada en Jarzembowski & Ross (1996), por problemas de sinonimias.

Los primeros Entognatha (Diplura) aparecen en los sedimentos del Westfaliense D de Mazon Creek (Illinois), representados por un dipluro gigante *Testajapyx thomasi* (Kukalová-Peck, 1987) (lám. 1B). Para esta autora la división entre los Entognatha y los Ectognatha seguramente tuvo lugar durante el Silúrico.

Los más antiguos Ectognatha aparecen en el Devónico inferior, con el Archaeognatha (Monocondylia), *Gaspea paleontognatha* (lám. 1Da-b). Una mandíbula dicóndila aislada, denominada

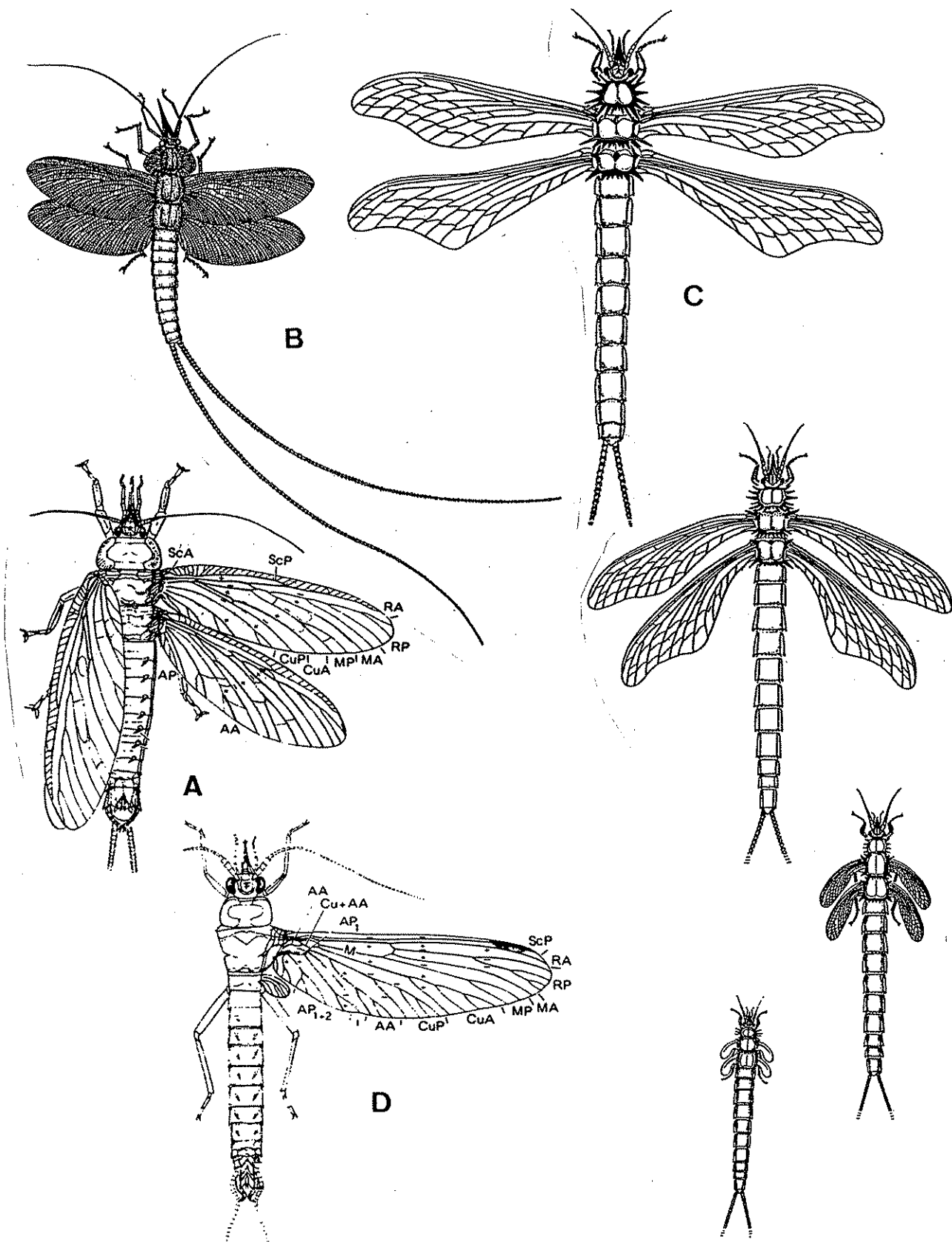


Lámina 2: A) *Uralia rodendorfi* (Diaphanopteroidea), Pérmico inferior de los Urales (CEI) (de Kukalová-Peck, 1991); B) *Homioiptera vorhallensis* (Palaeodictyoptera), Carbonífero superior de Alemania (de Brauckmann, 1991); C) *Michoptera* sp. (Megasecoptera), Carbonífero superior de USA (de Shear & Kukalová-Peck, 1990); D) *Diathema tenerum* (Permothemistida), Pérmico inferior de los Urales (CEI) (de Shear & Kukalová-Peck, 1990).

Rhyniognatha hirsti (lám. 1E), fue hallada en el Devónico inferior de Escocia (Tillyard, 1928), no obstante hasta el Carbonífero superior no se conocen los primeros Dicondylia completos.

Los Cercopodata (Monura) son semejantes a los Archaeognatha pero presentan, entre otros caracteres, mandíbulas cortantes que pivotan en dos cóndilos (Dicondylia), una pared torácica reforzada (pleuron) y un *gonangulum* bien definido, sinapomorfias compartidas con [Thysanura + Pterygota]. Como autapomorfia del grupo destaca la falta de surco pleural de refuerzo, en el pleuron torácico. Los monuros fueron insectos exclusivos del Carbonífero superior y del Pérmico que presentaban patas accesorias cercales arqueadas en lugar de cercos (Cercopodata), finalizando en un par de uñas y una cabeza segmentada (Kukalová-Peck, 1987; Shear & Kukalová-Peck, 1990; Kukalová-Peck, 1991). El género mejor estudiado es *Dasyleptus* del Pérmico inferior de Kuzbass, en la CEI (Sharov, 1957, 1966), si bien formas similares han sido halladas en el Estefaniense de Commeny (Francia), en el Westfaliense de Mazon Creek y en el Pérmico inferior de Oklahoma y Moravia (lám. 1C) (Carpenter, 1977; Kukalová-Peck, 1987, 1991).

Los Cercofilata: ["Apterygota" + Pterygota] están bien representados en el Carbonífero superior.

Los primeros "Apterygota" aparecen en el Westfaliense de Mazon Creek (Kukalová-Peck, 1987). Se trata de un Thysanura de unos 6 cm de longitud, sin apéndices, *Ramsdelepidion shusteri* (lám. 1F) que tiene cierto parecido con la especie actual *Tricholepidion gertschi*. Se diferencian esencialmente por la estructura: a) de los palpos maxilares, con dos uñas, b) de las patas torácicas, c) de las exitas, d) de las patas abdominales, e) de los lóbulos torácicos laterales y f) de todos los segmentos abdominales pregenitales (Shear & Kukalová-Peck, 1990).

Los Pterygota, grupo hermano del conjunto de los "Apterygota", deben su gran desarrollo y distribución a la presencia de alas. Los estudios morfológicos de los hexápodos paleozoicos y los estudios genéticos, embriológicos, neurofisiológicos, etc., indican que las alas se desarrollaron a partir de proto-alas articuladas, de origen podal. También demuestran que estas proto-alas derivaron a partir de lóbulos laterales torácicos, que provendrían de apéndices metaméricos externos articulados de la pata de los artrópodos (posiblemente de los primeros exitos epicoxales) y la articulación alar, del primer segmento de la pata. Los exitos eran funcionales y estaban en movimiento continuo, pre-adaptándose al movimiento de batido. Estas proto-alas debieron tener inicialmente una función respiratoria y de ventilación, pasando con posterioridad a una función locomotora, seguramente primero en condiciones acuáticas o anfibias (Kukalová-Peck, 1987; Kukalová-Peck, 1991).

Como se ha comentado, todas las agrupaciones monofiléticas de Pterigota [Paleoptera + Neoptera] actuales, ya estaban representadas durante el Carbonífero superior y mostraban bien definido su patrón alar: efemeroideos, odonatoideos,

plecopteroideos, ortopteroideos, blatopteroideos, hemipteroideos y endopterigotos. Frente a esta afirmación se ha de tener en cuenta que sólo una larva de insecto holometábolo, ha sido hallada en sedimentos de esta serie geológica. Se trata de una larva eruciforme polípoda (lám. 4F), citada por Kukalová-Peck (1991) y no estudiada hasta el momento.

Los órdenes de Pterigota que se tratarán a continuación son todos fósiles. Los que poseen representantes actuales serán tratados de manera superficial o no tratados, aunque se hará referencia a ellos por cuanto están emparentados con los primeros.

No se conoce el ancestro de los Pterygota aunque es muy posible que fuera un monuro con cercos cortos, tres pares de proto-alas anchas, articuladas al tórax con capacidad para moverse y nueve pares de patas accesorias, con dos uñas terminales en el abdomen. Las ninfas fueron probablemente, en su inicio, acuáticas o semiacuáticas y usaron las proto-alas, o las series de alas diminutas abdominales, para la respiración o la natación (Kukalová-Peck, 1987); otros autores, como Kingsolver & Koehl (1985), sugieren que la función inicial de las alas fue la de reducir el estrés térmico de los insectos.

Los paleópteros son el grupo hermano de los neópteros y difieren por un conjunto de autapomorfias (ver Kukalová-Peck, 1991). Pueden reconocerse dos grandes agrupaciones a) los paleodictiópteros, exclusivamente paleozoica y formada por cuatro órdenes: Diaphanopteroidea, Palaeodictyoptera, Megasecoptera y Permothemistida. Los tres primeros tienen un registro temporal Carbonífero superior - Pérmico, los permotemistidos son exclusivos del Pérmico y b) el conjunto [Ephemeroptera + Odonatoideos: Protodonata + Odonata].

El extinguido grupo hermano de los [Ephemeroptera + Odonatoideos], los Palaeodictyoptera (= Archeoptera), poseía individuos hipognatos con un rostro picador-succionador. Este rostro, cuya longitud podía alcanzar los 30 mm, era especializado y estaba compuesto por cinco estiletes unidos mediante surcos: dos mandíbulas, dos lacinia-galea y una hipofaringe que descansaban en un surco labial. Las ninfas eran terrestres y no mudaban; tenían tres pares de alas articuladas que probablemente les permitía tener la capacidad de volar. Entre los caracteres plesiomórficos destacan a) la presencia de patas abdominales accesorias, excepto en los Palaeodictyoptera, b) la segmentación diferenciada de la cabeza, c) la presencia de uñas dobles en los palpos heptasegmentados y en el gonostilo, d) alas protorácicas móviles y alas meso- y metatorácicas articuladas (Kukalová-Peck, 1975, 1985, 1987). Eran insectos con una envergadura alar que oscilaba entre los 9 mm y los 560 mm y cuyas alas, en los adultos, estaban permanentemente horizontales, a excepción de los diafanópteros. La mayoría de los paleodictiópteros han sido encontrados en depósitos del Hemisferio Norte.

Los Diaphanopteroidea, posible grupo hermano de los Palaeodictyoptera, tenían las alas protorácicas reducidas, gonocoxitos especializados y una venación alar reducida

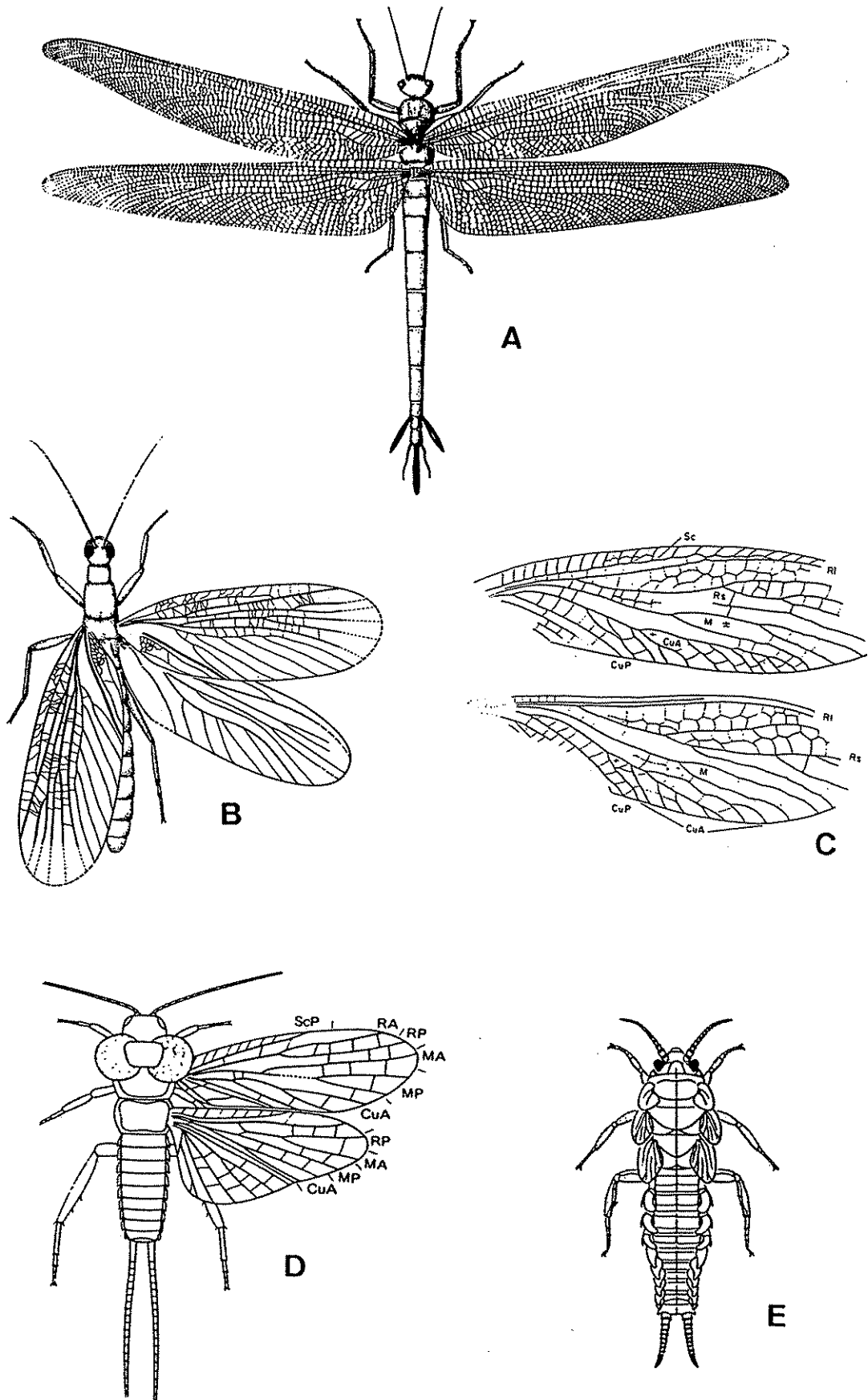


Lámina 3: A) *Namurotypus sippeli* (Protodonata), Carbonífero superior de Alemania (de Brauckmann, 1991); B) *Propteticus infernus* (plecopteroideos), Carbonífero superior de Illinois (de Carpenter, 1992); C) *Hadentomum americanum* (Protoperlaria), Carbonífero superior de Illinois (de Carpenter, 1965); D) *Lemmatophora typa* (plecopteroideos), Pérmico inferior de Kansas (de Kukulová-Peck, 1991); E) Larva acuática primitiva con tres pares de alas articuladas (plecopteroideos), Pérmico inferior de Kansas (de Kukulová-Peck, 1991).

(lám. 2A). En este grupo el rostro no sobrepasaba los 3 mm y sus miembros tenían la capacidad de flexionar las alas hacia atrás, sobre el abdomen. El mecanismo de flexión era muy simple y completamente diferente al que poseían los neópteros (Kukalová-Peck, 1983, 1985, 1991; Kukalová-Peck & Brauckmann, 1990).

Los Palaeodictyoptera fueron insectos con alas protorácicas anchas, articuladas y con venación bien desarrollada (lám. 2B). Generalmente sus individuos eran grandes, presentando la máxima envergadura alar entre los paleodictiópteros (Kukalová-Peck & Richardson, 1983). Las alas posteriores eran triangulares y más anchas que las anteriores, con venación primitiva muy ramificada, pero a veces eran cortas y estrechas.

Los Megasecoptera fueron paleodictiópteros de medida intermedia con una distribución cosmopolita, alas protorácicas reducidas y genitales similares a los Diaphanopteroidea. Poseían alas anteriores y posteriores similares, con base estrecha y poca venación (lám. 2C). Algunas familias como Eokulojidae sólo presentaban un par de alas mesotorácicas. El rostro podía llegar a medir hasta 10 mm y sus ninfas, carentes de metamorfosis, presentaban alas funcionales.

Los Permothemistida, eran relativamente pequeños, con unas alas proto- y metatorácicas reducidas. La venación del ala mesotorácica presentaba un pterostigma que llevó a denominarlos durante mucho tiempo Archodonata (lám. 2D). Poseían el rostro muy corto, de aproximadamente 1 mm.

Se ha mencionado la relación existente entre la desaparición de los paleodictiópteros, a finales del Pérmico y su tipo de estructura bucal. Para autores como Kukalová-Peck (1991) y DiMichele & Hook (1992) el descenso de su diversidad y el incremento que tuvieron los hemipteroideos (con estructura bucal diferente, aunque con la misma funcionalidad) durante este período de tiempo, fue causado por el cambio de composición vegetal a nivel planetario, lo que condujo a muchos grupos de insectos a diversificarse en base a su especialización trófica (Labandeira & Sepkoski, 1993).

Los miembros de la agrupación [Ephemeroptera + Odonatoideos] aparecen en el Carbonífero superior y están definidos en base a caracteres del aparato mandibular, tipos de ninfas y venación alar (Kukalová-Peck, 1991, 1992). Los Odonatoideos incluyen dos órdenes: Protodonata (= Meganisoptera) y Odonata. El primero tiene un rango temporal que va desde el Carbonífero superior hasta el Triásico; los segundos aparecen en el Pérmico.

Los Protodonata son el grupo de insectos que presenta los individuos más grandes conocidos. Algunas de las especies sobrepasó los 700 mm de envergadura alar, como *Meganeura monyi*, hallada en el Carbonífero superior de Commeny, aunque

también se incluyen formas de pequeño tamaño (lám. 3A). Presentaban una cabeza hipognata con mandíbulas poderosas. Algunos protodonatos primitivos poseían alas anteriores con una venación similar a la que presentaban los efemerópteros (Kukalová-Peck, 1985, 1991); en las alas el triángulo costal, el nodo, el subnodo, el árculo y el pterostigma estaban ausentes (caracteres primitivos en relación a los Odonata), lo que suponía que tuvieran poca movilidad durante el vuelo y, por lo tanto, un considerable gasto en su tasa metabólica (Jarzembowski & Ross, 1996). Las patas anteriores y medias estaban dirigidas hacia adelante y las posteriores hacia atrás. Algunas ninfas, posiblemente pudieron volar y presentaban una máscara, como los verdaderos odonatos.

Recientemente se ha interpretado el gigantismo de la paleobiota del Carbonífero superior - Pérmico inferior por causa de las diferentes condiciones atmosféricas que se dieron en este sistema, mucho más ricas en oxígeno que las actuales (Graham *et al.* 1995). Jarzembowski & Ross (1996) indican que la función respiratoria de los insectos es estimulada por el CO₂ y no por el O₂, por lo que hay que buscar otras explicaciones a su gigantismo. No obstante se ha de tener en cuenta que un cambio en el volumen de oxígeno de la atmósfera, condiciona el cambio del volumen de dióxido de carbono. Estos autores ingleses proponen que el gigantismo selectivo debe ser considerado también como una respuesta a la predación, ya sea a su ausencia o a su intensa presencia y a factores climáticos o paleoambientales y no sólo como simple respuesta a la hiperoxia.

Los Neoptera son el grupo hermano de los Paleoptera. Se diferencian en base a caracteres primitivos como a) la nerviación, b) tipo de articulación alar, c) forma triangular del esternito abdominal, d) la no fusión entre la lacinia y la galea, e) la presencia de cercos en ciertas larvas fósiles y actuales y f) presencia de enditos abdominales coxales y trocantes y enditos coxales, en las patas torácicas (Kukalová-Peck, 1991). Son varios los caracteres apomórficos de los neópteros con respecto a los paleópteros, como la articulación de las alas y la articulación mandibular anterior (Kukalová-Peck, 1983, 1985, 1991), entre otros.

Los Neoptera, fueron tradicionalmente divididos en tres superórdenes: Polyneoptera, Paraneoptera y Oligoneoptera. El primero de ellos está considerado como una agrupación no monofilética y ha sido reemplazada por varios grupos monofiléticos: a) plecopteroideos, b) ortopteroideos, c) blatoideos, d) hemipteroideos (= Paraneoptera) y e) endopterigotos (= Oligoneoptera).

Entre los plecopteroideos se incluyen tres órdenes: los fósiles Protoperlaria y Paraplecoptera (seguramente no monofiléticos) (lám. 3B-E) y los actuales Plecoptera (Rohdendorf & Rasnitsyn, 1980). Todos presentan un aparato bucal masticador.

Algunos plecopteroideos paleozoicos

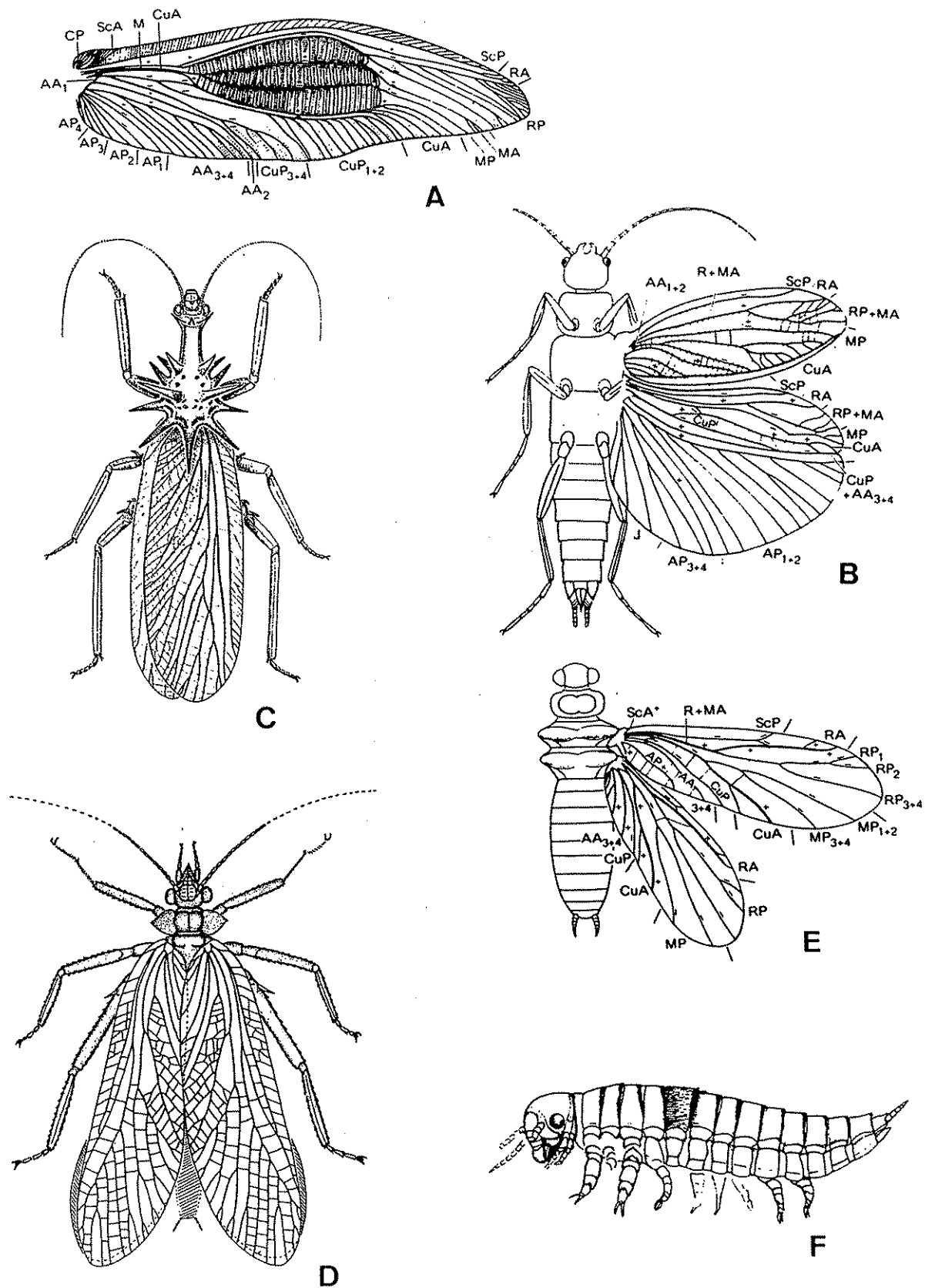


Lámina 4: A) *Clatrotitan scullyi* (Titanoptera), Triásico de Australia (de Kukulová-Peck, 1991); B) *Apachelytron transversum* (Protelytoptera), Pérmico inferior de Moravia (de Kukulová-Peck, 1991); C) *Gerarus danielsi* (hemipteroideos), Carbonífero superior de Illinois (de Kukulová-Peck, 1991); D) *Heterologopsis ruhrensis* (hemipteroideos), Carbonífero superior de Alemania, (de Brauckmann, 1991); E) *Delopterus sinuosus* (Miomoptera), Pérmico inferior de Moravia (de Kukulová-Peck, 1991); F) Larva de endopterygota más antigua conocida, Carbonífero superior de Illinois (de Kukulová-Peck, 1991).

no presentaban metamorfosis y sus ninfas, supuestamente acuáticas en los primeros estadios de crecimiento, poseían alas articuladas y usaban como agallas apéndices homólogos a alas, que probablemente eran móviles (lám. 3E) (Shear & Kukalová-Peck, 1990). Los estadios ontogenéticos más avanzados, todavía larvarios, eran terrestres y presentaban alas articuladas que les permitirían volar (Sharov, 1957). Algunos grupos de plecopteroides, como los Liomoteridea, presentaban lóbulos protorácicos (lám. 3D).

Entre los ortopteroideos se incluyen cinco órdenes: el fósil Titanoptera, exclusivo del Triásico y los Orthoptera, Phasmatodea, Embioptera y Zoraptera con representantes actuales. Algunos neópteros paleozoicos han sido incluidos en la agrupación polifilética fósil Protorthoptera. Esta agrupación artificial, en la que se han incluido no solamente ortopteroideos, está siendo fraccionada y sus especies emplazadas en órdenes con representantes actuales (Carpenter, 1992), principalmente entre los hemipteroideos.

Los titanópteros fueron ortopteroideos con una envergadura alar próxima a los 40 cm, con patas anteriores prensoras y mandíbulas largas. Los machos tenían una amplia área de resonancia en el ala anterior, entre la RP y la CuA (lám. 4A). La venación del ala posterior era similar a la del anterior, pero sin el área de resonancia y con un abanico anal bien desarrollado (Sharov, 1971). Según Kukalová-Peck (1991), la venación de los titanópteros no puede ser derivada de ningún otro ortopteroideo conocido.

La agrupación de los blatoideos está formada por seis órdenes: el fósil Protelytroptera y los Blattodea, Isoptera, Mantodea, Dermaptera y Grylloblattodea, con individuos actuales. Los blatoideos son el grupo hermano de [hemipteroideos + endopterigotos] (Kukalová-Peck, 1991); como sinapomorfía todos presentan un ala anterior con MA fusionada con la R, durante una considerable longitud. No obstante la taxonomía del grupo es difícil de definir a causa de la variabilidad de su venación. Una apomorfía de los blatoideos es la presencia, en el ala posterior, de un lóbulo anal muy desarrollado ocupado por ramificaciones de la vena AP. Algunas formas paleozoicas, parecidas a los blátidos, han sido reunidas durante años en la agrupación de conveniencia de los Protoblattodea. Hoy, como en el caso de los Protorthoptera, esta agrupación polifilética se está desmembrando y colocando sus especies en órdenes con representación actual.

Dentro de este grupo el único orden fósil es el de los Protelytroptera. Tiene su primer representante en el Pérmico y el último en el Cretácico inferior. Este grupo poseyó probablemente el ancestro de los Dermaptera. Tenían una cabeza hipognata y un ovopositor

externo. Sus tegminas tenían el área subcostal esclerotizada y un surco claval como los blátidos. Sus alas posteriores se parecían mucho a las de los blátidos paleozoicos, mientras que las anteriores muestran una remarcable convergencia morfológica con las de los coleópteros (lám. 4B).

La agrupación de los hemipteroideos viene caracterizada, entre otras, por la especialización de la cabeza y del aparato bucal para clavar y succionar (autapomorfía). Esta agrupación parece ser el grupo hermano de los endopterigotos (Hennig, 1981; Kukalová-Peck, 1991) ya que comparten importantes caracteres. El conjunto incluye los Zoraptera, Psocoptera, Thysanoptera, Hemiptera: Stenorrhyncha + Auchenorrhyncha, Heteroptera + Coleorrhyncha, todos con representantes actuales. Los hemipteroideos paleozoicos (lám. 4C-D) presentan un postclípeo altamente abovedado, cercos segmentados cortos y un ovopositor cortante estriado. Aparecen varios tipos de aparato bucal, algunas veces altamente especializado (Rohdendorf & Rasnitsyn, 1980; Kukalová-Peck & Brauckmann, 1990). Si bien es un grupo que aparece en el Namuriense, sus representantes no adquieren la capacidad de flexionar las alas sobre el dorso, hasta el Westfaliense.

Existe una gran cantidad de grupos de hemipteroideos enteramente fósiles, sobre todo en el Paleozoico: Blattinopsodea, Cacurgodea, Caloneurodea, Glosselytrodea, Herdiniidae, Paoliidae, Synomaloptilidae, etc. Son abundantes, diversos y han formado durante mucho tiempo parte del "orden" polifilético de los Protorthoptera.

Se ha comentado con anterioridad que el registro fósil más antiguo de los endopterigotos es incierto, ya que se atribuye a esta agrupación una larva eruciforme, polípoda (lám. 4F), hallada en el Carbonífero superior (Shear & Kukalová-Peck, 1990; Kukalová-Peck, 1991). Por su morfología podría pertenecer a la agrupación [Mecopterida + Hymenoptera]. Labandeira & Beall (1990) indican la presencia de galerías en Cordaitales y túneles en pínulas de helechos, que pudieron ser realizadas por pequeñas larvas de holometábolos. Es posible que durante el Carbonífero existieran ya varios grupos de endopterigotos, no obstante éstos son difíciles de separar de los primeros hemipteroideos, ya que el único carácter válido, el cóndilo ventral en la coxa, raramente se preserva. A este grupo pertenecen los Mecoptera, Diptera, Siphonaptera, Trichoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Strepsiptera, Neuroptera, Raphidioptera, Megaloptera y sus ancestros.

El estadio pupal, exclusivo de este grupo, fue necesario para convertir las alas de una condición interna a una externa. Esta condición supuso con posterioridad una pre-adaptación, cuando se combinó con la diapausa, para sobrevivir a los climas rigurosos, ya fueran fríos o áridos. Para algunos autores como Rasnitsyn (1980) y Kukalová-Peck (1991) el establecimiento del estadio pupal entre los

holometábolos, fue una muy buena adaptación a los cambios climáticos que se produjeron durante el Pérmico, período en que aparece una marcada estacionalidad a causa de la distribución de las masas continentales.

Entre los endopterigotos se reconocen dos agrupaciones monofiléticas: [Mecopterida + Hymenoptera] y [Coleopterida + Neuropterida]. La primera agrupación presenta individuos con cabeza ortognata, sin gula y larvas eruciformes polípodas; la segunda insectos con cabeza prognata, con gula y larvas campodeiformes.

Mecopterida es posiblemente el grupo hermano de Hymenoptera (Hennig, 1981). En los depósitos del Pérmico y del Triásico se encuentran una gran variedad de mecopteroides s.l., entre los que se incluyen los grupos externos de [Mecopterida + Hymenoptera]: Mecopterida, Amphiesmenoptera (Trichoptera + Lepidoptera) y Antliophora (Mecoptera, Diptera y Siphonaptera), junto con los primeros individuos de los órdenes recientes.

Miomoptera es el único orden de endopterigotos fósil. Su rango temporal va desde el Carbonífero superior hasta el Jurásico inferior. Son insectos de pequeño tamaño, 15-20 mm de envergadura alar, con alas alargadas, venación muy simplificada (lám. 4E) y piezas bucales masticadoras. Es muy posible que los Miomoptera pertenezcan al grupo externo de [Mecopterida + Hymenoptera] ya que comparte con sus representantes varias características de la venación alar (Kukalová-Peck, 1991). No obstante es difícil diferenciar entre la venación que presentan los antilóforos, dípteros y mecopteroides del Paleozoico. Algún grupo ancestral de insectos mecopteroides dió origen, durante el Pérmico, a los órdenes Trichoptera, Lepidoptera, Mecoptera, Diptera y Siphonaptera.

Los Neuroptera aparecen en el registro fósil durante el Pérmico inferior y son, probablemente, el grupo hermano de [Raphidioptera + Megaloptera]. Los tres forman la agrupación Neuropterida. Los coleópteros y su posible grupo hermano Strepsiptera, tuvieron un antecesor común con los neuropteroides (Kristensen, 1981).

Un grupo que vivió durante el Pérmico y posiblemente también durante el Triásico fue el de los Protocoleoptera, al que pertenecieron los ancestros de los coleópteros. Tenían antenas de 13 artejos, élitros más largos que el abdomen, parecidos a los actuales cupédidos y un largo y prominente ovopositor (Lawrence & Newton, 1982). Coexistieron, al menos durante el Pérmico superior, con coleópteros verdaderos aunque son difíciles de diferenciar, sobre todo si solamente se conservan élitros.

Diversidad de los insectos durante el Fanerozoico

Existe un profundo cambio paleontológico entre el Carbonífero superior y el Pérmico, que según Shear & Kukalová-Peck (1990) tiene lugar de manera muy rápida. Es muy posible que gran parte de la fauna pérmica existiera ya durante el Carbonífero, pero en hábitats donde difícilmente pudieron fosilizar, como en las montañas o en los hábitats secos que durante el Pérmico invadieron las zonas bajas y húmedas (Mapes & Rothwell, 1988). El conjunto paleontológico del Pérmico es bastante diferente al del Carbonífero, pues los individuos son más parecidos morfológicamente a los grupos actuales. De hecho en el Pérmico se encuentran los grupos ancestrales de gran número de órdenes postpaleozoicos con representantes actuales (Labandeira & Beall, 1990). A su vez tuvo lugar la radiación adaptativa de los insectos endopterigotos, que son prácticamente inexistentes en los yacimientos del Carbonífero, llegando a ser el número de órdenes de insectos, similar al que tenemos actualmente.

A partir de los trabajos realizados a nivel de familia por Ross & Jarzembowski (1993) y por Jarzembowski & Ross (1996) se observan cuatro períodos importantes en relación al origen y diversificación de los insectos: a) el Pérmico, b) el Jurásico inferior, c) el Cretácico inferior y d) el Eoceno-Oligoceno y tres períodos de reducción en la paleodiversidad: a) el Triásico inferior, b) el Jurásico medio y c) el Cretácico superior-Paleoceno. De éstos el Triásico inferior y el Cretácico-Paleoceno pueden explicarse como el reflejo de las grandes extinciones: la Permo-Triásica y la del Cretácico-Terciario. Las reducciones del Jurásico medio y la del Cretácico superior pueden interpretarse como *gaps* producidos por la falta de yacimientos de esta época.

La tendencia general de evolución de los insectos, a nivel familia, fue un origen acumulativo continuado con una constante, aunque lenta extinción. A nivel ordinal, en cambio, se observa una gran radiación adaptativa de los insectos durante el Pérmico (aparición de una gran cantidad de órdenes). Ésta se ha mantenido más o menos constante a lo largo de todo el Fanerozoico, gracias a la lenta aparición de nuevos órdenes y a la escasa extinción de los existentes. Hay grupos con representantes actuales que han tenido, a lo largo del Fanerozoico, grandes altibajos. Por ejemplo, los Paraneoptera muestran una importante diezmación en el Cretácico superior - Paleoceno, especialmente los Hemiptera, si comparamos la diversidad de formas que existían en el Cretácico inferior. En contraposición entre los Oligoneoptera existen tres órdenes: Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera, que desde su inicio en el Triásico adquieren una gran diversificación, principalmente durante el Cenozoico.

Durante el Cretácico inferior aparecen en el registro fósil los insectos sociales, en concreto los Isoptera, que posiblemente existieran desde el Triásico (Martínez-Delclòs & Martinell, 1995); así como un gran número de insectos parásitos y florísticos. Este período corresponde a un momento importante en la historia de la evolución de los insectos, pues aparecen

las angiospermas. Para muchos autores éstas afectaron considerablemente a la diversidad de los insectos (Gullan & Cranston, 1994; Jarzembowski & Ross, 1996), postulándola como la causa de su diversidad actual. En cambio para otros, la aparición de las angiospermas no influyó considerablemente en los insectos, ya que todas las estructuras tróficas de éstos estaban establecidas muchos millones de años antes (Labandeira & Sepkoski, 1993) y fueron precisamente los insectos, los que forzaron la evolución de las angiospermas durante el Jurásico-Cretácico. Aparecen también los Siphonaptera (Jell & Duncan, 1986), seguramente como adaptación a la vida junto a los mamíferos, los Phthiraptera, Zoraptera y Strepsiptera (Jarzembowski & Ross, 1996).

El trabajo de Jarzembowski & Ross (1996) demuestra que la diversificación de las angiospermas, provocó un efecto diezador en bastantes familias de insectos durante el Cretácico inferior, mayor del que se produjo en el tránsito Cretácico-Terciario (K-T). Jarzembowski (1989) y Ross & Jarzembowski (1993) indican que el número de familias que desaparecieron en el tránsito Cretácico inferior-Cretácico superior (Albiense-Cenomaniense), fue superior al doble de las que desaparecieron en el tránsito Cretácico-Terciario.

A partir de Cretácico superior, tiene lugar una gran estabilidad familiar en la mayor parte de los órdenes de insectos. En este período de tiempo, más del 80% de las familias que existían continúan haciéndolo actualmente.

El estudio de los insectos fosilizados en ámbar del Cretácico y Paleoceno, recientemente descubiertos, llevará a un mayor conocimiento de la evolución de una gran parte de las familias de insectos recientes.

Bibliografía

- ALMOND, J.E., 1985.- The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 309B: 227-238.
- ANDERSON, D.T., 1973.- *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. 1-495 pp, Pergamon Press, Oxford.
- BERGSTRÖM, J., 1986.- Metazoan evolution. A new model. *Zool. Scr.*, 15: 189-200.
- BERGSTRÖM, J., 1992.- The oldest Arthropoda and the origin of the Crustacea. *Act. Zool.*, 73: 287-291.
- BOUDREAUX, H.B., 1979.- *Arthropod Phylogeny, with Special Reference to Insects*. 1-320 pp, John Wiley & Sons, New York.
- BLACKWELDER, R.E. & GAROIAN, G.S., 1986.- CRC Handbook of Animal Diversity. CRC Press, 1-555 p., Boca Raton, Florida.
- BRAUCKMANN, C., 1991.- Arachniden und Isekten aus dem Namurium von Hagen-Vorballe (Ober-Karbon; West-Deutschland). *Verf. Fuhrrott-Museum*, 1-275 p., Wuppertal.
- BRAUCKMANN, C., BRAUCKMANN, B. & GRÖNING, E., 1995.- The stratigraphical position of the oldest known Pterygota (Insecta. Carboniferous, Namurian). *Ann. Soc. géol. Bel.*, 117: 47-56.
- BRIGGS, D.E. & FORTEY, R.A., 1989.- The early radiation and relationships of the major Arthropod groups. *Science*, 246: 241-243.
- BUDD, G., 1993.- A Cambrian gilled lobopod from Greenland. *Nature*, 364: 709-711.
- CARPENTER, F.M., 1977.- Geological History and Evolution of the Insects. *Proc. 15th Int. Congr. Entomol. Washington D.C.*, 63-70, Washington.
- CARPENTER, F.M., 1992.- Superclass Hexapoda. In: R.C. Moore & R.L. Kaesler (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Arthropoda* 4 (3/4): 1-655, Lawrence.
- CONWAY MORRIS, S., 1993.- The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature*, 361: 219-225.
- CHEN, J.-Y., EDGEcombe, G.D., RAMSKÖLD, L. & ZHOU, G., 1995.- Head Segmentation in Early Cambrian *Fuxianhuia*: Implications for Arthropod Evolution. *Science*, 268: 1339-1343.
- DIMICHELE, W.A. & HOOK, R.W., 1992.- Paleozoic terrestrial ecosystems. In: A.K. Behrensmeier et al. (eds.), *Terrestrial ecosystems through time*. Univ. Chicago Press, 206-326, Chicago.
- DOHLE, W., 1980.- Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg*, 23: 45-104.
- DOWNES, W.L., 1987.- The impact of vertebrate predators on early arthropod evolution. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 89: 389-406.
- ERWIN, D.H., 1994.- The Permo-Triassic extinction. *Nature*, 367: 231-236.
- FIELD, K.G., OLSEN, G.J., LANE, D.J., GIOVANNONI, S.J., GHISELIN, M.T., RAFF, E.C., PACE, N.R. & RAFF, R.A., 1988.- Molecular Phylogeny of the Animal Kingdom. *Science*, 239: 748-753.
- FORTEY, R.A., 1990.- Trilobite Evolution and Systematics. In: D.G. Mikulík (ed.), *Arthropod Paleobiology, Short Courses in Paleontology*, 3: 44-65.
- FORTEY, R.A. (Ed.), 1996.- International Symposium on the Relationships of Major Arthropod Groups. Abstracts, 5-24, London.
- FORTEY, R.A., BRIGGS, D.E. & WILLS, M.A., 1996.- The Cambrian evolutionary "explosion": decoupling cladogenesis from morphological disparity. *Biol. J. Linn. Soc.*, 57: 13-33.
- GULLAN, P.J. & CRANSTON, P.S. 1994.- *The insects. An outline of Entomology*. Chapman & Hall, London.
- GRAHAM, J.B., DUDLEY, J.B., DUDLEY, R., AGUILAR, N.M. & GANS, C., 1995.- Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature*, 375: 117-120.
- GRAY, J., MASSA, D. & BOUCOT, A.J., 1982.- Caradocian land plant microfossils from Libya. *Geology*, 10: 197-201.
- GREENSLADE, P. & WHALLEY, P.E., 1986.- The systematic position of *Rhyniella praecursor* Hirst and Maulik (Collembola), the earliest known hexapod. *2nd Intern. Sym. Apterygota*, 319-323, Siena.
- HASIOTIS, S.T. & DUBIEL, R.F., 1995.- Termite (Insecta: Isoptera) nest ichnofossils from the Upper Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park, Arizona. *Ichnos*, 4: 119-130.
- HENNIG, W., 1981.- *Insect phylogeny*. John Wiley & Sons, 1-487 pp, New York.
- JAMIESON, B.G., 1987.- *The Ultrastructure and Phylogeny of Insect Spermatozoa*. Cambridge Univ. Press, 1-320 pp, Cambridge.
- JARZEMBOWSKI, E.A., 1989.- Cretaceous insect extinction. *Mes. Res.*, 2: 25-28.
- JARZEMBOWSKI, E.A. & ROSS, A.J., 1996.- Insect origination and extinction in the Phanerozoic. In: M.B. Hart (ed.), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*, Geol. Soc. Sp. Publ., 102: 65-78.
- JELL P.A. & DUNCAN, P., 1986.- Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra fossil bed (Korumburra group), South Gippsand, Victoria. *Mem. Ass. Aust. Pal.*, 3: 111-205.
- KINGSOLVER, J.G. & M.A., KOEHL, 1985.- Aerodynamics, thermoregulation, and the evolution of insect wings: differential scaling and evolutionary change. *Evolution*, 39: 488-504.
- KRISTENSEN, N.P., 1981.- Phylogeny of insect orders. *Annu. Rev. Entomol.*, 26: 135-157.
- KRISTENSEN, N.P., 1991.- Phylogeny of extant hexapods. In: I.D. Naumann (ed.), *The Insects of Australia*, 2nd Ed., CSIRO, 5: 125-140, Melbourne Univ. Press, Carlton.
- KRISTENSEN, N.P., 1996.- The ground plan and basal diversification of hexapods. *Int. Sym. Relationships of Major Arthropod Groups*, Abstracts, p.12, Londres.
- KUKALOVA-PECK, J., 1983.- Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Can. J. Zool.*, 61: 1618-1669.

- KUKALOVA-PECK, J., 1985.- Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemeroïda). *Can. J. Zool.*, 63: 933-955.
- KUKALOVA-PECK, J., 1987.- New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.*, 65: 2327-2345.
- KUKALOVA-PECK, J., 1991.- Fossil history and the evolution of hexapod structures. In: I.D. Naumann (ed.), *The Insects of Australia*, 2nd Ed., CSIRO, 6: 141-179; Melbourne University Press, Carlton.
- KUKALOVA-PECK, J., 1992.- The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopterodea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroïdeia). *Can. J. Zool.*, 70: 236-255.
- KUKALOVA-PECK, J. & BRAUCKMANN, C., 1990.- Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopterodea from the early Late Carboniferous of West Germany. *Can. J. Zool.*, 68: 1104-1111.
- KUKALOVA-PECK, J. & BRAUCKMANN, C., 1992.- Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta). *Can. J. Zool.*, 70: 2452-2473.
- KUKALOVA-PECK, J. & RICHARDSON, E.S., 1983.- New Homiopteridae (Insecta: Paleodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois. *Can. J. Zool.*, 61: 1670-1687.
- LABANDEIRA, C.C., 1995.- A compendium of fossil insect families. *Milwaukee Pub. Mus. Contr. Biol. & Geol.*, 88: 1-71.
- LABANDEIRA, C.C. & BEALL, B.S., 1990.- Arthropod Terrestriality. In: D.G. Mikulík (ed.), *Arthropod Paleobiology*, Short Courses in Paleontology, 3: 214-256.
- LABANDEIRA, C.C. & PHILLIPS, T.L., 1996.- Insect Fluid-Feeding on Upper Pennsylvanian Tree Ferns (Paleodictyoptera, Marattiales) and the Early History of the Piercing-and-Sucking Functional Feeding Group. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 89: 157-183.
- LABANDEIRA, C.C. & SEPKOSKI, J.J., 1993.- Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261: 310-315.
- LABANDEIRA, C.C., BRET, S.B. & HUEBER, F.M., 1988.- Early Insect Diversification: Evidence from a Lower Devonian Bristletail from Québec. *Science*, 242: 913-916.
- LAWEWNCE, J.F. & NEWTON, A.F., 1982.- Evolution and classification of beetles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 26-90.
- MANTON, S.M., 1958.- Habits of life and evolution of body design in Arthropoda. *J. Linn. Soc. Lond.*, Zoology, 44: 58-72.
- MANTON, S.M., 1964.- Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, 247: 1-183.
- MANTON, S.M., 1973.- Arthropod phylogeny - a modern synthesis. *J. Zool. Lon.*, 171: 111-130.
- MANTON, S.M., 1977.- *The Arthropoda: habits, functional morphology and evolution*. Clarendon Press, 1-527 pp, Oxford.
- MAPES, G. & ROTHWELL, G.W., 1988.- Diversity among Hamilton conifers. In: G. Mapes & R. Mapes (eds.); *Regional geology and paleontology of Upper Paleozoic Hamilton quarry area in southeastern Kansas*, Kansas Geol. Surv. Guidebook Ser., 6: 225-244, Lawrence.
- MARTINEZ-DEL CLOS, X. & MARTINELL, J., 1995.- The oldest known record of Social Insects. *J. Paleont.*, 69: 594-599.
- NELSON, C.R. & TIDWELL, W.D., 1987.- *Brodioptera stricklandi* n. sp. (Megaseoptera: Brodiopteridae), a new fossil insect from the Upper Manning Canyon Shale Formation, Utah (lowermost Namurian B). *Psyche*, 94: 309-316.
- NIELSEN, C., 1995.- *Animal Evolution. Interrelationships of the Living Phyla*. Oxford University Press, 1-467 pp, Oxford.
- PAULUS, H.F., 1979.- Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: A.P. Gupta (ed.); *Arthropod Phylogeny*, Van Nostrand Reinhold Co., 299-383, New York.
- PLOTNICK, R.E., 1990.- Paleobiology of the Arthropod Cuticle. In: D.G. Mikulík (ed.), *Arthropod Paleobiology*, Short Courses in Paleontology, 3: 177-196.
- RASNITSYN, A.P., 1980.- *Origen y evolución de los Hymenoptera*. Tr. Paleont. Inst. Acad. Nauk URSS, 174: 1-190, Moscú (en ruso).
- RETALLACK, G. & FEAKES, C., 1987.- Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land. *Science*, 235: 61-63.
- ROHDENDORF, B.B. & RASNITSYN, A.P., 1980.- *Desarrollo histórico de la Clase Insecta*. Tr. Paleont. Inst. Acad. Nauk URSS, 178: 1-267, Moscú (en ruso).
- ROLFE, W.D., 1990.- Seeking the arthropods of Eden. *Nature*, 48: 112-113.
- ROSS, A.J. & JARZEMBOWSKI, E.A., 1993.- Arthropoda (Hexapoda; Insecta). In: M.J. Benton (ed.), *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, 363-426, London.
- SCHRAM, F.R., 1991.- Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematic taxa. In: A.M. Simoneta & S. Conway Morris (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, Cambridge Univ. Press, 35-46, Cambridge.
- SELDEN, P.A. & EDWARDS, D., 1989.- Colonisation of the land. In: K.C. Allen & D.E. Briggs (eds.), *Evolution and the Fossil Record*, Belhaven Press, 122-152, London.
- SMART, J. & HUGHES, N.F., 1972.- The insect and the plant: progressive paleoecological integration. *Symp. Entomol. Soc. London*, 6: 143-155.
- SHAROV, A.G., 1957.- Peculiar Palaeozoic wingless insects on the new order Monura (Insecta, Apterygota). *Dokl. Akad. Nauka, SSSR*, 115: 796-798 (en ruso).
- SHAROV, A.G., 1966.- *Basic Arthropodan Stock*. Pergamon, 1-271 pp, London/New York.
- SHAROV, A.G., 1971.- *Phylogeny of orthopteroïd insects*. Israel Program for Scientific Translation, 1-251, Jerusalem.
- SHEAR, W.A., 1986.- A fossil fauna of early terrestrial arthropods from the Givetian (Upper Middle Devonian) of Gilboa, New York, USA. *Acta 10 Congr. Int. Aracnol.*, 1: 387-392.
- SHEAR, W.A., 1990.- Silurian-Devonian Terrestrial Arthropods. In: D.G. Mikulík (ed.), *Arthropod Paleobiology*, Short Courses in Paleontology, 3: 197-213.
- SHEAR, W.A. & BONAMO, P.M., 1988.- Devonobiomorpha, a new order of Chilopoda from the Middle Devonian of New York State, and the phylogeny of centiped orders. *Am. Mus. Novit.*, 2927: 1-30.
- SHEAR, W.A. & KUKALOVA-PECK, J., 1990.- The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Can. J. Zool.*, 68: 1807-1834.
- SMART, J. & HUGHES, N.F., 1973.- The insect and the plant: progressive paleoecological integration. In: H.F. Van Emden (ed.), *Insect / Plant Relationships*, John Wiley & Sons, 143-155, New York.
- SNODGRASS, R.E., 1938.- The evolution of Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smith. misc. Coll.*, 97: 1-59.
- STYS, P., ZRZAVY, J. & WEYDA, F., 1993.- Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism. *Biol. Rev. Cambrid. Phil. Soc.*, 68: 365-379.
- STYS, P. & ZRZAVY, J., 1994.- Phylogeny and classification of extant Arthropoda: Review of hypotheses and nomenclature. *Eur. J. Entomol.*, 91: 257-275.
- TIEGS, O.W. & MANTON, S.M., 1958.- The Evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, 33: 255-337.
- TILLYARD, R.J., 1928.- Some remarks on the Devonian Fossil Insects from the Rhyinic chert beds, Old Red Sandstone. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 65-71.
- VALENTINE, J.W., 1989.- Bilaterians of the Precambrian-Cambrian transition and the annelid-arthropod relationship. *Proc. Nat. Acad. Sci. Amer.*, 86: 2272-2275.
- WÄGELE, J.W., 1993.- Rejection of the "Uniramia" hypothesis and implication of the Mandibulata concept. *Zool. Jb. Syst.*, 120: 253-288.
- WEYGOLDT, P., 1986.- Arthropod interrelationships - the phylogenetic-systematic approach. *Z. zool. Syst. Evolut.*, 24: 19-35.
- WHEELER, W.C., CARTWRIGHT, P. & HAYASHI, C.Y., 1993.- Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, 9: 1-39.
- WILLS, M.A., BRIGGS, D.E. & FORTEY, R.A., 1994.- Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*, 20: 93-130.
- YIN, W.Y., 1984.- A new idea of phylogeny of Protura innervation and endocrine cells of insect midgut. *Arch. Insec. Biochem. Physiol.*, 22: 113-132.
- ZEH, D.W., ZEH, J.A. & SMITH, R.L., 1989.- Ovipositors, amnions and eggshell architecture in the diversification of terrestrial arthropods. *Quart. Rev. Biol.*, 64: 147-168.