



## El origen evolutivo de la segmentación y los ojos

### Resumen

Los animales bilaterales derivan de un ancestro común bautizado como Urbilateria. Su naturaleza es desconocida y existe una gran discusión teórica sobre su estructura genética y morfológica. Hay quienes proponen que era un organismo avanzado en el que podría rastrearse el origen de la gran mayoría de los órganos de los animales actuales. Otros, en cambio, sostienen que era un organismo simple y que, en consecuencia, los órganos de los animales actuales son similares simplemente debido a un fenómeno denominado homoplasia. Este consiste en suponer que especies con ancestros diferentes desarrollan cualidades similares independientemente unos de otros. Finalmente, existe una postura intermedia, que postula que Urbilateria poseía genes y redes regulatorias que luego se utilizaron en la construcción de uno o más órganos en los bilaterales. Se concluye que probablemente este ancestro presentaba ojos y cierto nivel de metamería –que es como se denomina a las estructuras animales basadas en repeticiones de segmentos a lo largo del eje longitudinal–, de donde surgieron las correspondientes estructuras en sus descendientes, por lo que dichos órganos serían homólogos en los organismos actuales.

### ¿Qué fue el Urbilateria?

Los animales bilaterales incluyen a protostomados y deuterostomados y comprenden a unos 30 filos, que si bien exhiben una gran heterogeneidad morfológica, genética y de desarrollo, se originaron del mismo ancestro, el Urbilateria (De Robertis y Sasai, 1996). Este no se conoce como fósil, y se discute intensamente sobre su apariencia, existiendo dos posiciones extremas y varias intermedias posibles. Una visión extrema supone al Urbilateria como una especie simple y poco “avanzada” (Erwin y Davidson, 2002). Así, las características complejas de los organismos bilaterales contemporáneos habrían aparecido en forma más o menos independiente en cada uno de los tres grupos principales, por lo que muchos de sus órganos serían homoplásicos (análogos). Esto significa que la aparición de dichos órganos habría ocurrido independientemente en cada uno de esos tres grupos. La otra visión extrema propone a dicho ancestro como un organismo complejo (Cornec y Gilles, 2006) y poseedor de numerosos órganos y estructuras, presentando una cefalización avanzada junto a un sistema nervioso, ojos más o menos complejos, segmentación corporal, intestino completo, sistema circulatorio, celoma y

por Sergio Pablo Urquiza<sup>1</sup> y  
Fernando José  
Carezzano<sup>1,2</sup>

sergiopablo1966@gmail.com

Sergio Urquiza: soy Profesor en la Universidad Nacional de Córdoba y en el colegio, y mi pasión principal, desde niño, siempre fue tratar de entender el origen y la evolución de los animales. Afortunadamente ahora, de grande, puedo hacerlo, y deseo compartir esta afición con otros profesores y alumnos.

Fernando Carezzano: soy profesor en ambos niveles educativos, Universidad y Secundario. Mi interés principal es la morfología y ecología de Anfibios Anuros de ambientes pampeanos y la evolución animal, y disfruto mucho de las salidas de campo donde monitoreamos las poblaciones de estos animales

1) Cátedra de Morfología Animal, Facultad de Ciencias Exactas Físicas, y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba; 2) Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Exactas Físicas, y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba

mesodermo, los que luego se encontrarían en los animales bilaterales, siendo así, homólogos en todos estos. Finalmente la hipótesis de la homología profunda (Shubin y colaboradores, 2009) postula que si bien Urbilateria no tenía características aparentes complejas, sí poseía los genes y redes regulatorias genéticas que luego originarían los órganos actuales en los organismos bilaterales contemporáneos.

En este trabajo se discute la posible homología de la segmentación del cuerpo y de los ojos complejos en los organismos actuales, como una cualidad heredada del Urbilateria, del mismo modo que se discutió con anterioridad el origen del sistema nervioso (Urquiza y Carezzano, 2012).

### Evolución de la segmentación corporal

La división del cuerpo en segmentos o bloques repetidos se encuentra, por ejemplo, en los anélidos –como las lombrices–, artrópodos –como los insectos, moluscos – como los quitones, y vertebrados (Figura 1). Anteriormente, se consideraba que esta similitud de apariencia era producto de una convergencia evolutiva –lo que implica que el desarrollo de esta característica habría ocurrido de modo independiente–, pero actualmente algunos autores (Cornec y Gilles, 2006; Couso, 2009) proponen la homología de la segmentación corporal entre todos los animales. Dado que cada uno de los tres conjuntos de organismos mencionados revista en uno de los tres grandes superfilos del Reino Animal, Lofotrocozoos, Ecdysozoos y Deuterostomados, si se demostrara que la segmentación corporal es una característica homóloga –es decir, que deriva de una segmentación primitiva presente en Urbilateria–, podría afirmarse entonces que Urbilateria era un organismo con cierta complejidad, porque la repetición de segmentos permite alcanzar un mayor tamaño corporal y desarrollar algún grado de especialización regional.

Existen tres tipos de repeticiones anatómicas: la repetición serial, la metamería y la segmentación. La distinción se basa en la adquisición de un mayor número de elementos (tejidos y órganos) así como en un aumento en la integración de aquellos, desde la repetición serial hasta la segmentación, con un aumento concomitante de la complejidad. La segmentación (más compleja) se halla en tres filos del Reino Animal, mientras que la metamería se encuentra en diez; esta prevalencia la convierte en una característica más general y basal, cuya explicación más razonable sería que su origen esté en el Urbilateria y que luego haya desaparecido en diferentes ramas evolutivas no metaméricas. Por ejemplo, los monoplacóforos y poliplacóforos son moluscos basales con claros indicios de metamería. Si bien los moluscos en sí son el paradigma del cuerpo indiviso, hay evidencias de que se emparentarían con los anélidos y que serían no metaméricos de un modo secundario, lo que apoyaría aún más al origen común de la metamería. Igualmente, los Ecdysozoos parecen haber presentado como condición ancestral la metamería, habiendo luego sido perdida (en los nematodos, por ejemplo). También puede encontrarse cierta repetición serial en los nemertinos –una clase de gusanos alargados y tradicionalmente clasificados como no segmentados– y hasta en los divertículos digestivos de los platelmintos, que son gusanos aplanados, como las tenias y la fasciola hepática. A su vez, la segmentación también parece haber sido una condición ancestral y perdida secundariamente en los equinodermos, que pertenecen al superfilo de los deuterostomados. Finalmente entre los filos cámbricos, muchos eran metaméricos. Así la distribución filogenética de la metamería parece apoyar la hipótesis de un Urbilateria metamérico (Couso, 2009).



Figura 1: Animales segmentados. a: escuerzo (vertebrado), b: lombriz (anélido), c: alguacil (insecto) y d: quitón, (molusco). Todas las fotos fueron tomadas por Fernando Carezzano.

Los grupos no metaméricos suelen ser animales de vida sésil –sin pies u órganos de apoyo– por lo que bilateralidad, vida activa, sistema nervioso centralizado y metamería estarían ligados a un modo de vida “exploratorio”. La segmentación podría haber colaborado en la aparición de organismos más complejos acontecida durante la Explosión Cámbrica, en combinación con factores externos –como el aumento del O<sub>2</sub> atmosférico que permitiría el desarrollo de animales más grandes, activos y eficientes– y factores intrínsecos, como los cambios drásticos en las redes de regulación génica que dirigen la formación del patrón corporal. Los genes requeridos para el desarrollo de caracteres complejos, la repetición de segmentos o la regionalización anteroposterior, se encuentran incluso en animales como los cnidarios –como las medusas y las anémonas–, lo que hace suponer que en Urbilateria, podría haber existido una arquitectura genómica bastante compleja. La formación del patrón corporal mediante genes Hox y la metamerización a través de la vía regulatoria Notch parece ser ubicua en todo el reino animal, dirigiendo los patrones de segmentación en cordados e insectos. Dado que son varios los genes implicados en esta vía, parece más probable que ellos hayan sido perdidos en algunos filos no metaméricos, a que hayan sido cooptados independientemente (Couso, 2009). Finalmente la zona de crecimiento embrionario y de adición de segmentos parece ser relativamente equivalente, realizándose a través de zonas de crecimiento de ubicación posterior en anélidos, artrópodos y cordados (Cornec y Gilles, 2006).

## Evolución de los fotorreceptores y ojos complejos

El origen de los ojos ya fue analizado por Darwin, y es un ejemplo insistentemente utilizado por el creacionismo para apoyar el “diseño inteligente”. Esta discusión puede resumirse en tres posibilidades: la primera es el postulado de que los ojos se habrían originado en el Urbilateria como estructuras similares a las actuales y heredado en cada filo. En ese caso, los ojos serían homólogos, tal como señalan Ghering y Seimiya, (2010), y el mismo Darwin (Figura 2). La segunda posibilidad consiste en considerar que en cada línea evolutiva se originaron los ojos complejos independientemente. En ese caso, los ojos serían órganos homoplásicos (Salvini-Plawen y Mayr, 1977), habiéndose propuesto hasta 60 orígenes independientes a través de los diferentes filos. La tercera posibilidad consiste en suponer que en Urbilateria no haya habido ojos, aunque sí distintos elementos constitutivos como ciertas proteínas fotosensibles, las opsinas, y genes reguladores que luego fueron utilizados independientemente para construir los ojos, constituyendo un caso de homología profunda (Shubin y otros, 2009). Según la primera posibilidad, el primer protoojo habría consistido en una célula fotorreceptora y una célula pigmentaria reflectante que ayuda a concentrar la luz, como las que se encuentran en las larvas de medusas y en ciertos anélidos (Ghering, 2012). Los ojos complejos, por otro lado, se hallan en ciertas medusas adultas, poliquetos, pulpos y

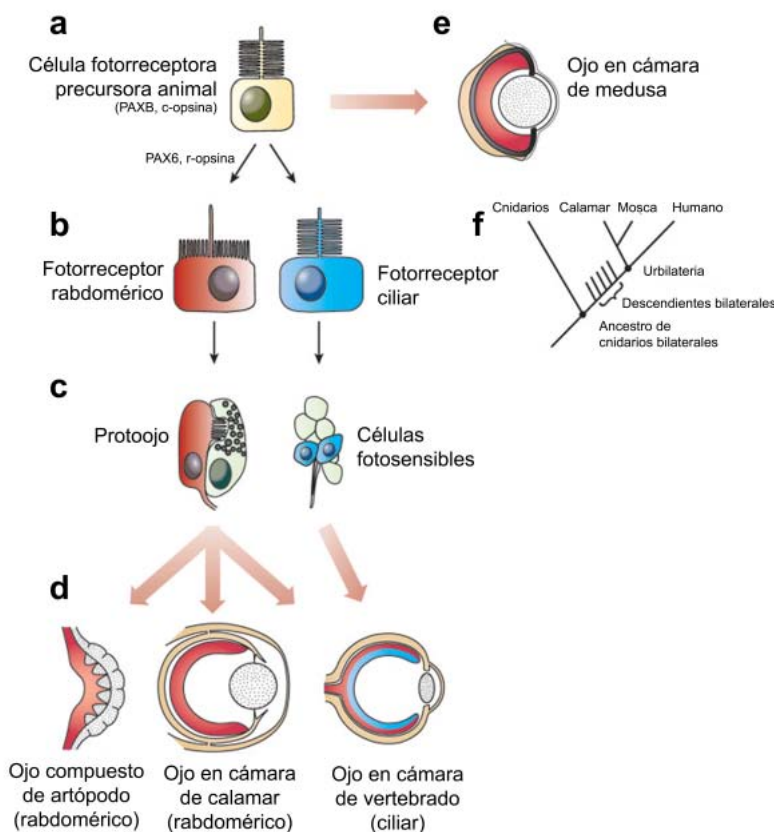


Figura 2: Evolución del ojo desde un protoojo (Tomado y modificado desde Ghering, 2012).

vertebrados, y poseen cristalino, retina y (probablemente en algunos al menos) capacidad de formación de imágenes. En estos, el fotorreceptor, que sería equivalente al protoojo, es la menor unidad fotosensible y posee opsinas que generan impulsos nerviosos al captar energía luminosa, las que serían homólogas en todos los animales (Feuda y otros, 2012).

Las rodopsinas animales son de dos tipos, según se hallen en receptores rabdoméricos –que son exclusivos de los invertebrados– o ciliares, los que son encontrados tanto en estos como en vertebrados. Empero, las medusas adultas, que serían de aparición anterior a los bilaterales, presentan ojos complejos y además poseen los dos tipos de receptores, por lo que al momento de la dicotomía protostomado/deuterostomado ya habrían existido estos dos tipos de estructuras (Ghering, 2012), si es que los ojos de las medusas no fueran el único caso de evolución independiente.

Se cree que los ojos podrían ser generados independientemente porque otorgan una fuerte ventaja adaptativa. Los ojos complejos, entendidos como los que forman imágenes, son muy variados, con al menos ocho tipos diferentes, pudiendo ser de cámara (vertebrados y pulpos) o compuestos (insectos), estructuras claramente distintas y con funcionamientos muy diferenciados. Esto siempre apoyó la hipótesis de homoplasia. Sin embargo, sustenta la hipótesis de un origen común de parte o todo el sistema fotorreceptor el que los mecanismos genéticos son compartidos ampliamente por diversos organismos (Erlik y otros, 2009). Además, en las almejas, un grupo monofilético, pueden encontrarse ojos en cámara simples, complejos y compuestos, los que difícilmente puedan

adscribirse a evolución independiente. Por otro lado, el gen Pax 6, factor de transcripción que regula en insectos y vertebrados la formación de los ojos, puede intercambiarse entre uno u otro animal para dirigir el desarrollo ocular en mutantes. Si no hubiera tenido el mismo rol en el Urbilateria, Pax 6 no podría exhibir las mismas funciones en animales tan disímiles. Así, es posible que en Urbilateria hubiera existido la maquinaria molecular y celular para formar ojos relativamente complejos, que luego habrían evolucionado independientemente.

## Conclusiones

Si bien se ha trazado un cuadro simplificado, se espera refleje parte del problema del origen del cuerpo animal y sus órganos. Se vislumbra así un panorama donde el ancestro bilateral habría sido bastante avanzado, con segmentos corporales, ojos más o menos complejos y una arquitectura genética similar en algunos de los genes reguladores a la actual, a la que se habrían ido incorporando nuevos genes e interacciones génicas para generar estructuras nuevas o modificar las preexistentes. Podrían haberse originado en él bloques de construcción del cuerpo de los animales actuales como genes, células, tejidos u órganos, que luego seguirían una línea independiente en cada grupo. Así, no necesariamente Urbilateria debería ser o muy simple o muy complejo, pudiendo haber poseído, sin embargo algunos de los sistemas morfológicos que actualmente se hallan en los animales y/o parte de las redes genéticas de desarrollo que configuran el cuerpo de estos.

## Glosario

**Bilateria:** o bilaterales, animales con simetría bilateral. Es un grupo monofilético, y solo excluye a las esponjas, mesozoos, y cnidarios.

**Deuterostomados:** animales en los que la boca se forma de manera secundaria, no del blastoporo embrionario.

**Ecdysozoos:** protostomados que sufren la ecdisis, muda del tegumento, e incluyen principalmente a artrópodos y nematodos.

**Explosión Cámbrica:** fenómeno por el cual se observa un notable aumento de los filos animales al principio del Cámbrico. No hay acuerdo total sobre sus causas, ni incluso sobre su ocurrencia real.

**Homología:** características similares heredadas del último ancestro común.

**Homología Profunda:** características más o menos similares en distintos organismos, debida a la presencia de genes heredados de antepasados muy lejanos.

**Homoplasia:** características similares en diferentes organismos, pero que no derivan de un carácter similar en el último antepasado común a estos.

**Lofotrocozoos:** protostomados que poseen un lofóforo, estructura alimenticia. Entre otros agrupa a anélidos y moluscos

**Monofilético:** grupo de organismos que derivan de un antepasado común inmediato. Opuesto a polifilético.

**Protostomados:** abarca a la mayoría de los animales "invertebrados". Se clasifican en ecdysozoos, (esencialmente artrópodos y nematodos) y en lofotrocozoos (moluscos y anélidos, principalmente).

## Bibliografía recomendada

Cornec, J. P. y Gilles, A. 2006. Urbilateria, un être évolué. *Medicine Sciences*. Vol. 22, N° 5, pp. 493-501.

Couso, J. P. 2009. Segmentation, metamerism and the Cambrian explosion. *Int. J. Dev. Biol.* N° 53, pp.1305-1316.

De Robertis, E. y Sasai, Y. 1996. A common plan for dorsoventral patterning if Bilateria. *Nature*. Vol. 380, pp. 37-40.

Erclik, T; Hartenstein, V.; McInnes, R. R.; y Lipshitz, H. D. 2009. Eye evolution at high resolution: the neuron as a unit of homology. *Developmental biology*. Vol. 332, N° 1, pp. 70-79.

Erwin, D. H. y Davidson, E. H. 2002. The last common bilaterian ancestor. *Development*. Vol. 13, N° 129, pp. 3021-3032.

Feuda, R.; Hamilton, S. C.; McInerney, J. O. y Pisani, D. 2012. Metazoan opsin evolution reveals a simple route to animal vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 109, N° 46, pp. 18868-18872.

Gehring, W. J. 2012. *The evolution of vision*. Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology.

Salvini-Plawen L. y Mayr E. 1977. *On the Evolution of Photoreceptors and Eyes*. New York: Plenum Press.

Shubin, N.; Tabin, C. y Carroll, S. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*. Vol. 457, N° 7231, pp. 818-823.

Urquiza, S. P.; Carezzano, F. J. y Ludueña, F. A. 2012. Relaciones evolutivas del sistema nervioso. *Boletín Biológica*, Vol. 6, N° 25, pp. 12-16.



## TEORÍA

Si usted es investigador y desea difundir su trabajo en esta sección, contáctese con Alejandro Ferrari ([alejandro.ferrari@gmail.com](mailto:alejandro.ferrari@gmail.com))