

de Barcelona

David López Bosch
Tutor: Jacint Ventura Queija



Introducció

Durant gran part del segle XX els insectívors han estat classificats com a un taxó monofilètic dins de l'ordre **Insectívora** o **Lipotyphla**. L'arbre evolutiu dels placentaris (**Eutheria**) basat en caràcters morfològics, col·locava a Lipotyphla a la base de l'arbre, tot i que les relacions interordinals no estaven clares del tot. Aquesta concepció del monofilisme de Lipotyphla no es va posar en dubte fins l'aparició de la **filogenia molecular**, la qual va sacsejar la visió tradicional que es tenia tant dels insectívors com de tot el conjunt de mamífers placentaris.

Discussió

Filogenia tradicional de Insectívora

En la seva primera definició Peters (1864)¹ els dividí en dos subordres basant-se en la presència de cecum (Menotyphla) o la **absència de cecum (Lipotyphla)**.



Fig.1 Filogenia de insectívora proposada per Peters (1864)¹. Les línies de punts indiquen grups no existents dintre dels insectívors actualment.

La **filogenia basada en caràcters morfològics** va col·locar als insectívors a la base de l'arbre evolutiu de Eutheria, del qual sortien els altres ordres de placentaris. Tot i així, la morfologia no va ser capaç de resoldre les relacions més basals entre els diferents ordres.

Butler (1988)² va citar 12 possibles **sinapomorfies morfològiques** defensants el monofilisme de Lipotyphla:

1. Absència de cecum
2. Reducció de la simfisi pública
3. Expansió del maxil·lar dins l'òrbita
4. Proèscia mòbil
5. Reducció del jugal
6. Placentació hemocorial
7. Absència de procés postglenoide
8. Membrana timpànica horitzontal
9. Ossificació del terra de la cavitat timpànica
10. Fenestra piriforme
11. Bulla basiflexional
12. Arteria carotida creuant la cambra timpànica

MacPhee & Novacek³ van revisar els caràcters proposats per Butler² i van dir que només els 3 primers caràcters eren sinapomorfies. Ells proposaren dividir l'ordre en tres subordres:



Fig.2 Filogenia de Lipotyphla proposada per MacPhee & Novacek (1991)³.

Filogenia molecular de Insectívora

Diversos autors van començar a realitzar estudis filogenètics basant-se en **caràcters moleculars**. Aquests anàlisis han permès fer hipòtesis més acurades pel que fa a les relacions entre taxons. El primer va ser Springer (1997)⁴ seguit de Stanhope (1998)⁵, els quals van fer servir conjunts de dades tant de gens mitocondrials com nuclears. Els gens utilitzats per van ser:

- o Gens nuclears: **exó 28 del gen vWF, i el gen del receptor α -2B adrenèrgic AZAB**
- o Gens mitocondrials: **rRNA 12S, rRNA 16S i gens de tRNA-Valina**

També van aparèixer noves metodologies sobre com realitzar les anàlisis filogenètiques, com ara la realització de **matrius de dades o super-arbres** combinant arbres filogenètics existents enlloc de les dades subjacents utilitzades.

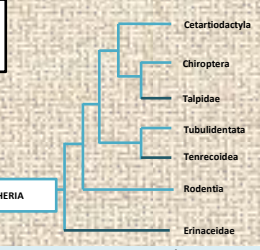
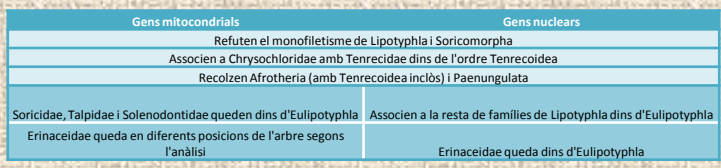


Fig.3 Filogenia adaptada de Mouchaty et al. (2014)⁶ basada en genomes mitocondrials.

Els gens nuclears i els mitocondrials donen resultats diferents. Ambdós coincideixen en el polifiletisme de Lipotyphla, però el grau de polifiletisme varia entre els uns i els altres. Els gens nuclears proposen la separació en **Eulipotyphla i Tenrecoidea**, mentre que els mitocondrials proposen un polifiletisme més extens segons l'anàlisi, indicant una posició basal per a **Erinaceidae** a més de **Eulipotyphla i Tenrecoidea**.

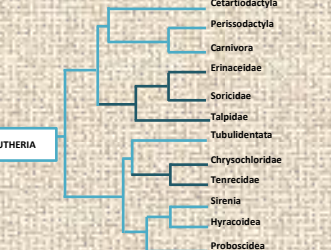


Fig.4 Filogenia adaptada de Murphy et al. (2001)⁷ basada en gens nuclears

Efectes sobre l'arbre evolutiu de Eutheria

Es demostra l'existència de **Afrotheria**, un taxó de mamífers endèmics d'Àfrica que inclou els ordres següents:

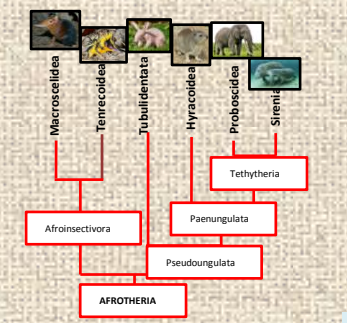


Fig.5 Filogenia de Afrotheria proposada per Seiffert (2007)⁸.

Tot i no compartir cap sinapomorfia morfològica, aquest taxó ha estat recolzat en totes les anàlisis filogenètiques posteriors, encara que les relacions intragrups no estan del tot clares.

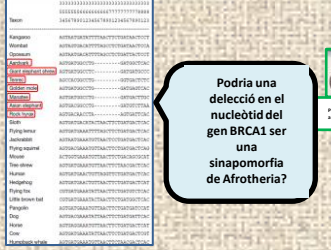
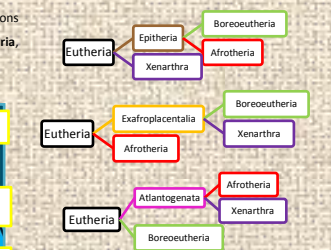


Fig.6 Esquema del gen BRCA1 en diferents placentaris (Afrotheria en vermell) per Madson et al. (2001)⁹.

Finalment els placentaris van quedar dividits en quatre taxons supraordinals: **Afrotheria, Xenarthra, Euarchontoglires i Laurasiatheria**, aquests dos últims agrupats dins de **Boreoeutheria**.



Cada hipòtesi està defensada per diferents anàlisis, sent **Epitheria** la única defensada per la morfologia, **Exafroplacentalia** la més recolzada per anàlisis moleculars, i **Atlantogenata** la que més concorda amb les proves paleontològiques.

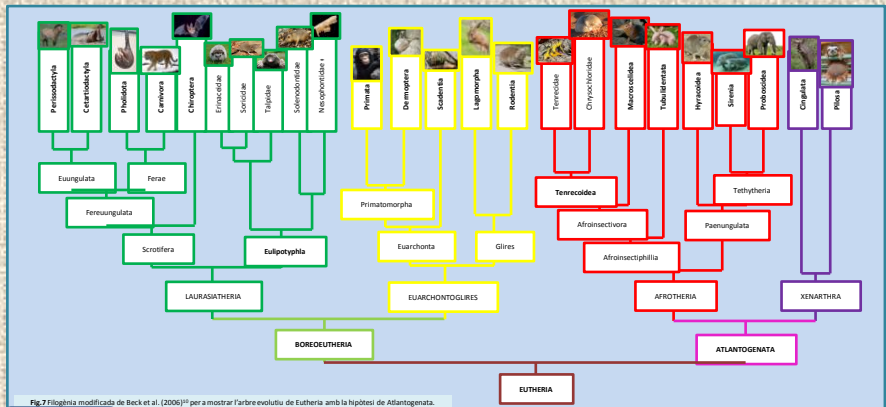


Fig.7 Filogenia modificada de Beck et al. (2006)¹⁰ per mostrar l'arbre evolutiu de Eutheria amb la hipòtesi de Atlantogenata.

Conclusions

- Difilettisme de Lipotyphla, en **Eulipotyphla i Tenrecoidea** generalment acceptat.
- **Sinapomorfies** citades per Butler (1988) resultat de fenòmens de **convergència evolutiva**.
- Divergència entre resultats de **gens nuclears i gens mitocondrials** → Gens mitocondrials defensen el **trifiletisme** amb Erinaceidae a la base de la resta de placentaris.
- Eutheria dividit en **Xenarthra, Afrotheria i Boreoeutheria** (que inclou **Laurasiatheria i Euarchontoglires**).
- Filogenia tradicional de Eutheria resultat de la **convergència evolutiva** entre **Laurasiatheria i Afrotheria**.
- Tres hipòtesis sobre l'origen de Eutheria: **Exafroplacentalia, Epitheria i Atlantogenata**, cadascuna defensada per diferents anàlisis.
- Importància de la **biogeografia i la tècnica de plaques** en les divergències inicials de Eutheria.

Bibliografia

1. Peters, W. (1864). Über die Säugetier-Classe Selenodonten. In Abhandlungen der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin (Vol. 1863), 22pp.
2. Butler, P. M. (1988). Phylogeny of the insectivores. In The Phylogenetic Classification of the Reptoids, Vol. 2 (Edmond, R. M., & Bennett, 113-142).
3. MacPhee, R. D. E., & Novacek, M. J. (1993). Definition and relationships of Lipotyphla. In Mammal Phylogeny (Vol. 2, Placentals) (Eds.: S. M. Goodman & M. C. McKenna), 13-31.
4. Springer, M. S., Clevett, G. C., Madson, C. D., Jiang, W. W., Heides, C. S., Clewley, D. C., East, D., & Springer, M. S. (1997). Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. Nature 388, 61-64.
5. Stanhope, M. J., Waddell, V. G., Madson, C. D., Jiang, W. W., Heides, C. S., Clewley, D. C., East, D., & Springer, M. S. (1998). Molecular evidence for multiple origins of insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 95, 9967-9972.
6. Mouchaty, S. K., Gallberg, A., Jänike, A., & Arnason, U. (2014). The Phylogenetic Position of the Talpidae Within Eutheria Based on Analysis of Complete Mitochondrial Sequences. Molecular Biology and Evolution 32, 69-87.
7. Murphy, W. J., Eizirik, E., Johnson, W. E., Zhang, Y. P., Ryder, O. A., & O'Brien, S. (2001). Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. Nature 409, 614-618.
8. Seiffert, E. (2007). A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. BMC Evolutionary Biology 7, 224.
9. Madson, C., Clevett, M., Doadary, C., Jiang, D., Leiby, R. W., Adkins, R., Arnason, U. M., Stanhope, M. J., Jiang, W. W., & Springer, M. S. (2001). Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. Nature 409, 610-614.
10. Beck, R. M. D., Bremer, E., O. R. P., Cristofari, M., Liu, F., R. B. Purves, A. (2006). A higher-level MRP supertree of placental mammals. BMC evolutionary Biology 6, 93.