

Genòmica de quelicerats: la desconstrucció dels aràcnids i la base genòmica de la seda, els verins i altres trets de rellevància biològica

Miquel A. Arnedo^{1,2} i Julio Rozas^{2,3}

¹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona

² Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona

³ Departament de Genètica, Microbiologia i Estadística, Universitat de Barcelona

Correspondència: Miquel A. Arnedo. Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, 643. 08028 Barcelona. Adreça electrònica: marnedo@ub.edu.

DOI: 10.2436/20.1501.02.215

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 10/02/2022

Acceptat: 23/03/2022

Resum

Des de sempre, les aranyes, els escorpins i els seus parents han fascinat i horroritzat els humans per igual. Tot i que es van originar als mars del precambrià, els quelicerats són uns dels organismes més abundants i diversos dels ecosistemes terrestres, on tenen un paper cabdal en les xarxes tròfiques com uns dels depredadors dominants. L'anàlisi genòmica comparativa dels quelicerats és encara a les beceroles: hi ha pocs genomes complets i la seva distribució taxonòmica és força esbiaixada, cosa que en compromet la representativitat. Tot i així, la informació disponible ha contribuït molt a millorar el nostre coneixement sobre l'origen i l'evolució d'aquest grup d'organismes, i l'arquitectura genòmica de trets de rellevància biològica, econòmica i mèdica com ara la seda, els verins, les famílies gèniques implicades en l'olfacte o el gust (sistema quimiosensorial), o l'adaptació a diferents dietes, incloent-hi el parasitisme. L'obtenció de nous genomes d'alta qualitat representatius de l'arbre de la vida dels quelicerats promet futurs descobriments clau, tant per a comprendre la gran diversificació i les extraordinàries adaptacions d'aquests animals fascinants, com per a aplicar-ho en conservació, biomedicina, control sostenible de plagues i obtenció de nous materials biològics.

Paraules clau: duplicació del genoma (WGD), terestrialització, evolució, diversitat biològica, sistema quimiosensorial.

Introducció

Pocs organismes desperten sentiments tan contraposats entre els humans com les aranyes, les paparres o els escorpins. Des d'invocar les fòbies i pors més atàviques amb la seva sola menció, fins a fascinar-se contemplant el miracle d'enginyeria que és una teranyina, les aranyes i els seus parents —els quelicerats— formen part del nostre dia a dia i de la cultura popular. Convivim amb les aranyes, que són un dels organismes més abundants en els ambients urbans, els escorpins figuren en la mitologia de molts pobles i els àcars són el malson de pagesos i metges.

Els artròpodes són els organismes més diversos del planeta i constitueixen el principal component de la biomassa animal (Bar-On *et al.*, 2018). Un dels seus trets característics és l'existència d'una cutícula externa segregada

per l'epidermis i formada principalment de quitina, que embolcalla i protegeix l'animal. Aquest exoesquelet ha de ser mudat regularment per tal de permetre el creixement dels individus, mitjançant un procés anomenat *ècdisi*, que està regulat per una hormona esteroide, l'ecdisona. La regulació hormonal dels cicles d'ècdisi és un tret que els artròpodes comparteixen amb altres filums, com ara els nematodes, els nematomorfs, els cinorrincs, els loricífers o els priapulids, que col·lectivament formen el llinatge evolutiu conegut com a *Ecdysozoa*. Els artròpodes es diferencien dels altres ecdisozoos perquè presenten apèndixs articulats, generalment dos per cadascun dels segments en què es divideix el cos. Aquest tret el comparteixen amb dos petits filums, els tardígrads, que formen part de la meiofauna, i els onicòfors, que viuen en am-

bients tropicals terrestres. Tots tres grups constitueixen els panartròpodes (figura 1). Tanmateix, els artròpodes són els únics que han patit un procés de regionalització anatòmica i funcional dels segments del cos i els seus apèndixs, la tagmosi. El nombre i la distribució d'aquestes regions corporals, anomenades *tagmes*, són característics de cadascun dels principals llinatges evolutius d'aquest grup divers.

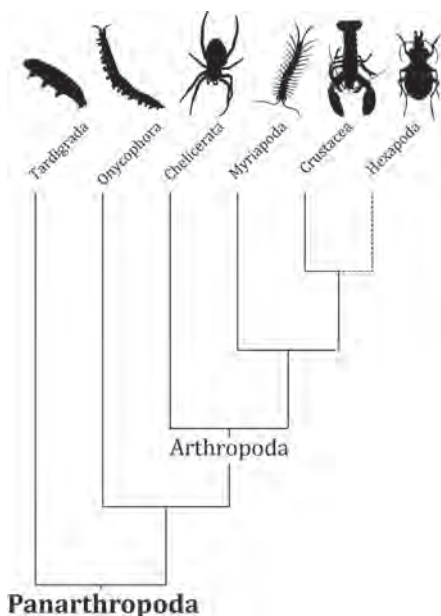
Dins els artròpodes, en els insectes (com ara les paneroles, les mosques o les papallones), els crustacis (les puces d'aigua, els escamarlans o els porquets de Sant Antoni) i els miriàpodes (els centpeus i els milpeus), el primer parell d'apèndixs del cos són antenes, generalment amb funció sensitiva. Hi ha un seguit d'artròpodes, però, que en el lloc d'aquestes antenes hi tenen unes pinces o uns ullals, generalment

Chelicerate genomics: The deconstruction of arachnids and the genomic basis of silk, venoms and other traits of biological importance

Abstract

Spiders, scorpions, and their kin have always fascinated and horrified humans alike. Although they originated in the pre-Cambrian seas, chelicerates are one of the most abundant and diverse organisms in terrestrial ecosystems, where they play a key role in food webs as one of the dominant predators. Comparative genomic analysis of chelicerates is still in its infancy: there are few complete genomes, unevenly distributed taxonomically, which compromises their representativeness. However, the available information has greatly contributed to improving our current knowledge about the origin and evolution of the group and the genomic architecture of traits of biological, economic and medical relevance such as the synthesis of silk and venoms, the gene families involved in smell and taste (chemosensory system) or the adaptation to different diets, including parasitism. The acquisition of new high-quality genomes throughout the tree of life of chelicerates, promises key future discoveries for the understanding of the great diversification and extraordinary adaptations of these fascinating animals, but also for their applications in conservation, biomedicine, sustainable pest management and the development of new biological materials.

Keywords: whole genome duplication (WGD), terestrialization, evolution, biological diversity, chemosensory system.

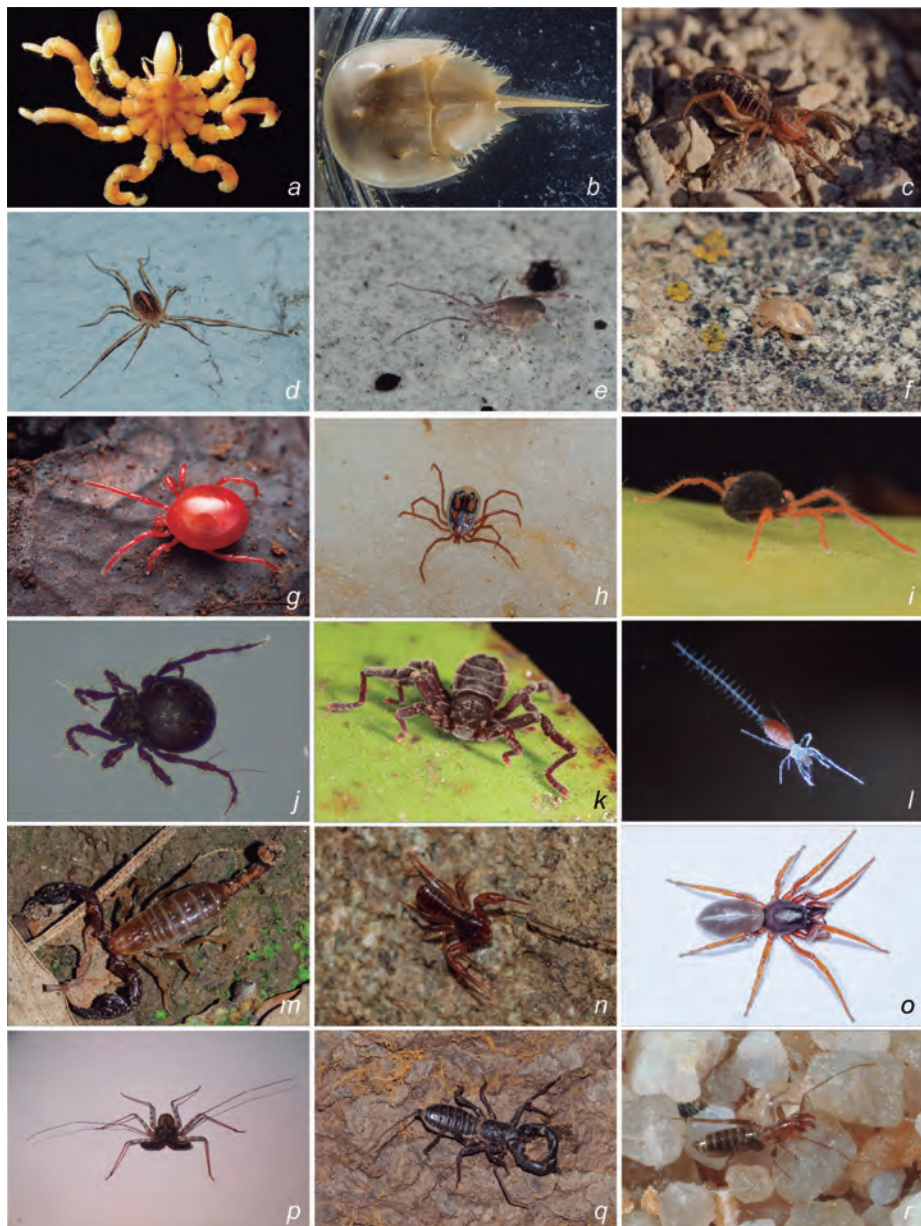


.....
 † Figura 1. Filogenia de consens actual dels filums de panartròpodes i subfilums d'artròpodes. Imatges de siluetes descarregades sota llicència de domini públic o CC d'<http://phylopic-org>: Onychophora (imatge de Mali'o Kodis, fotografia de Bruno Vellutini, publicada sota una llicència Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported (CC BY-SA 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>), Chelicerata (imatge de Birgit Lang publicada sota una llicència Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported (CC BY-SA 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>), Hexapoda (imatge de Michael Keesey [vectorització], Thorsten Assmann, Jörn Buse, Claudia Drees, Ariel-Leib-Leonid Friedman, Tal Levanony, Andrea Matern, Anika Timm i David W. Wrase [fotografia], publicada sota una llicència Creative Commons Attribution 3.0 Unported (CC BY 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>).

amb funció alimentària, anomenats *quelicers*. Aquest grup el coneixem com a *quelicerats*.

Morfologia

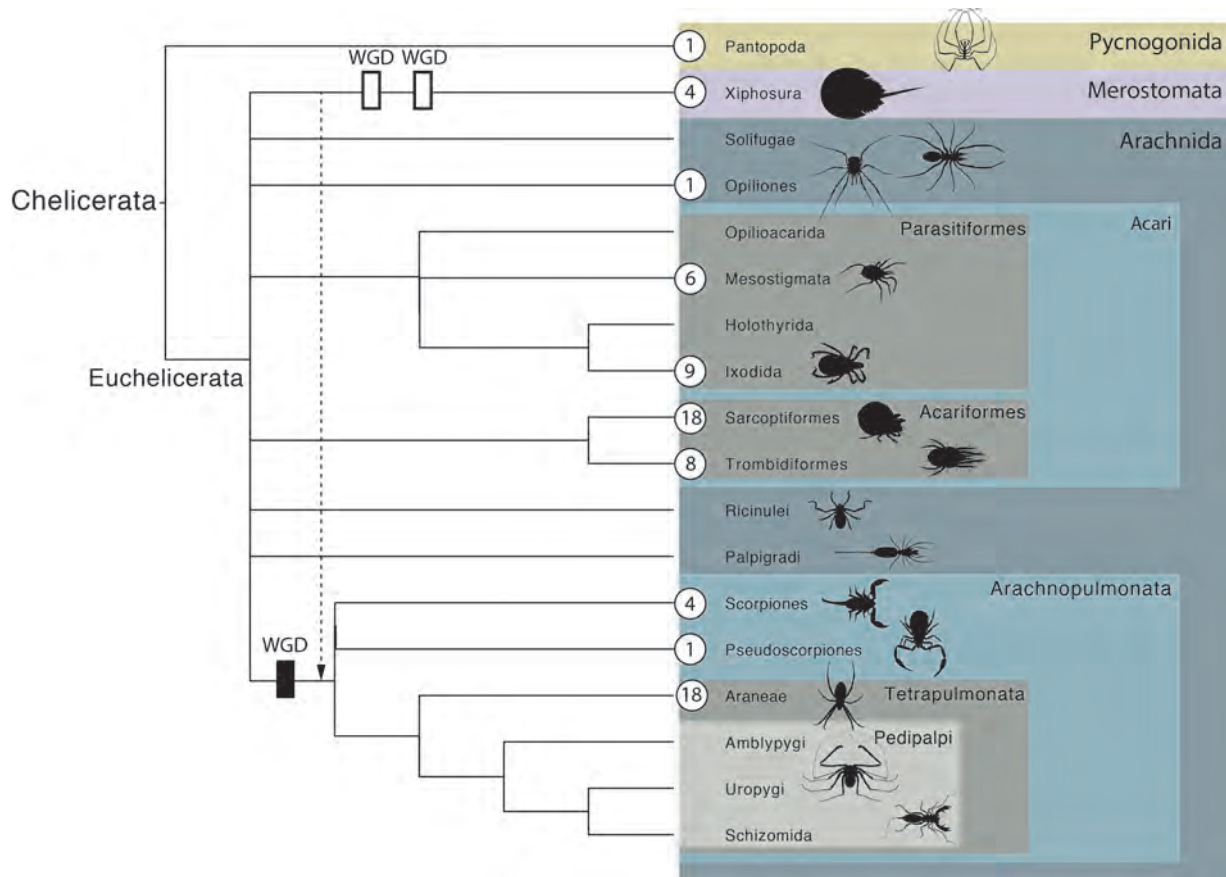
En els quelicerats, el cos està generalment dividit en dos tagmes. El prosoma, o tagma anterior, conté els ulls i els principals apèndixs que, juntament amb els quelicers, són propis del grup: un parell de pedipalps, la forma i funció dels quals varia en funció del grup de quelicerats, i quatre parells de potes o apèndixs locomotors. L'opistosoma, el tagma posterior, inclou l'orifici genital, que se situa en posició ventral anterior, i apèndixs molt modificats. Exemples d'apèndixs opistosòmics són les brànquies i els opercles de



.....
 † Figura 2. Fotografies dels ordres de quelicerats: a) Pycnogonida; b) Xiphosura, *Limulus polyphemus* juvenil; c) Solifugae, *Gluvia dorsalis*; d) Opiliones, *Odiellus cf. trogluoides*; e) Opilioacarida, *Opilioacarus baeticus*; f) Mesostigmata sp.; g) Holothryda; h) Ixodida, *Ixodes vespertilionis*; i) Trombidiformes, Penthaleidae sp.; j) Sarcoptiformes, *Damaeus onustus*; k) Ricinulei, *Cryptocellus sp.*; l) Palpigradi, *Eukoeneria strinatii*; m) Scorpiones, *Belisarius xambeui*; n) Pseudoscorpiones, *Chthoniidae sp.*; o) Araneae, *Dysdera catalonica*; p) Amblypygi, *Damon diadema*; q) Uropygi, *Mastigoproctus giganteus*; r) Schizomida, *Stenochrus portoricensis*. Fotografies: a, e: Eduardo Mateos; b, i, k: Gonzalo Giribet; c, d, f, h, m-q: Marc Domènech; g: Damien Brouste; j: Donald Hobern, reproduït sota llicència CC BY 2.0; l: Alberto Chiarle; r: Pedro Oromí.

protecció de l'orifici genital dels xifosurs (figura 2), les pectines sensorials dels escorpins, o les fileres, els òrgans per on segreguen la seda les aranyes. En alguns grups de quelicerats hi ha una subdivisió dels dos tagmes principals: en els escorpins, per exemple, l'opistosoma està subdividit en un mesosoma, més gruixut i on hi ha cinc parells de pulmons o fil·lotràquees, i uns

segments terminals més prims que formen el metasoma, la «cua» dels escorpins (figura 2), al final de la qual hi ha el fibló, connectat a una glàndula interna del verí. En el cas dels àcars, els pedipalps i els quelicers formen una estructura individualitzada, el gnatosoma, mentre que en solífugs els segments de les potes 3 i 4 no estan fusionats a la resta del prosoma (figura 2).



↑ Figura 3. Filogènia de consens actual dels ordres de quelicerats. Les capsas de color indiquen agrupacions taxonòmiques superiors. Les xifres en els extrems de les branques terminals indiquen el nombre de genomes actualment disponibles de cadascun dels ordres. Les capsas en les branques fan referència a l'existència de fenòmens de duplicació completa del genoma (WGD), els colors blancs i negres indiquen la possibilitat que aquests fenòmens no siguin homòlegs (vegeu el text). La línia de punts indica la posició alternativa dels xifosurs segons estudis genòmics recents (Ballesteros *et al.*, 2022). Cal esmentar que, en aquest cas, els ricinulis apareixen també com a grup germà dels xifosurs. Imatges de siluetes pròpies o descarregades sota llicència de domini públic o CC d'<http://phylopic-org>: Xiphosura (imatge de Noah Schlottman publicada sota una llicència Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported (CC BY-SA 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>), Opiliones i Pseudoscorpiones (imatges de Gareth Monger publicades sota una llicència Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported (CC BY-SA 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>), Ixodida i Trombidiformes (imatges de Mathilde Cordellier publicades sota una llicència Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported (CC BY-SA 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>), Sarcoptiformes (imatge de Birgit Lang publicada sota una llicència Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported (CC BY-SA 3.0), <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

Taxonomia i diversitat

Els quelicerats inclouen vora de cent vint mil espècies, i ocupen el segon lloc darrere els insectes entre els grups d'animals més diversos. Des d'un punt de vista taxonòmic, els quelicerats inclouen tres classes (figura 3): els picnogònids, amb un únic ordre, els pantòpodes o aranyes d'aigua; els merostomats, els únics representants actuals dels quals són l'ordre dels xifosurs, els límuls o cassoles de les Moluques, i els aràcnids, dels quals hi ha fins a setze ordres (figura 2, taula 1). Cal fer una menció especial als àcars, que inclouen espècies d'interès mèdic, com les paparres (*Ixodida*), que són vectors de la malaltia de Lyme, i d'interès agropecuari, com les aranyes vermelles (*Tetranychus*), que són una de les principals plagues de cítrics, o les *Varroa*, que parasiten bresques

d'abelles, la taxonomia de les quals ha estat objecte de nombroses revisions en els últims anys (Dunlop i Alberti, 2008). Actualment, es consideren una superclasse que inclouria dos llinatges principals, els Acariformes i els Parasitiformes, la monofília dels quals ha estat qüestionada per nombrosos estudis recents de filogènia molecular.

Història evolutiva

Els quelicerats tenen una llarga història evolutiva: l'evidència més antiga correspon a una larva de picnogònid del cambrià mitjà, datat fa uns cinc-cents milions d'anys (Walozek i Dunlop, 2002). Tot i els seus orígens marins i que dues de les classes actuals, els picnogònids i els límuls, viuen en aquest ambient, la major part de la diversitat actual habita ecosistemes

terrestres, on constitueixen un dels grups de depredadors més diversos i abundants. L'aràcnid més antic conegut és un escorpió fòssil del silurià inferior de Wisconsin (Estats Units), datat fa 437,5-436,5 milions d'anys (Wendruff *et al.*, 2020), que, tot i que va ser trobat en sediments marins, probablement corresponents a una zona d'intermareal —la seva anatomia és molt semblant a la dels escorpions actuals—, tot suggereix que ja era capaç de passar llargs períodes de temps en aquests ambients.

L'establiment de les relacions filogenètiques dels ordres de quelicerats ha estat una carrera llarga i plena d'obstacles, conflictiva i, a voltes, exasperant. Des de la formulació de les primeres hipòtesis explícites sobre les seves relacions a finals del segle XIX, fins a la irrupció de les dades genòmiques en la segona dèca-

† Taula 1. Llista dels genomes de quelicerats disponibles en bases de dades públiques a desembre de 2021. *Genome ID*: codi d'accés a base de dades del Centre Nacional per a la Informació Biotecnològica (NCBI); *Contingut GC*: percentatge de guanina i citosina en el genoma. Elaboració pròpia.

Classe	Ordre	Família	Espècie	Genome ID	Grandària (Mb)	Contingut GC (%)
Pycnogonida	Pantopoda	Nymphon	<i>Nymphon striatum</i>	97840	744,79	35,4
Merostomata	Xiphosura	Limulidae	<i>Carcinoscorpius rotundicauda</i>	15673	1.697,14	33,5
Merostomata	Xiphosura	Limulidae	<i>Limulus polyphemus</i>	787	1.828,26	34,5
Merostomata	Xiphosura	Limulidae	<i>Tachypleus gigas</i>	93827	1.830,81	33,4
Merostomata	Xiphosura	Limulidae	<i>Tachypleus tridentatus</i>	22334	1.974,11	32,85
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Achipteria coleoptrata</i>	37199	88,44	29,8
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Archegozetes longisetosus</i>	103391	198,02	30,9
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Dermatophagoides farinae</i>	9138	58,78	30,4
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Dermatophagoides pteronyssinus</i>	8901	113,61	29,2
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Euroglyphus maynei</i>	54478	43,43	26,2
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Hypochthonius rufulus</i>	37200	172,4	27,9
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Medioppia subpectinata</i>	95392	213,17	30,8
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Oppiella nova</i>	95393	196,73	30,4
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Platynothrus peltifer</i>	37201	100,58	28,9
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Psoroptes ovis</i>	67302	63,21	28,2
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Sarcoptes scabiei</i>	36095	56,58	33,2
Arachnida	Acariformes	Sarcoptiformes	<i>Tyrophagus putrescentiae</i>	35692	95,13	29,1
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Aculops lycopersici</i>	96667	32,54	45,2
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Brevipalpus yothersi</i>	74771	71,16	36,6
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Dinotrumbium tinctorium</i>	73047	180,4	32,3
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Fragariocoptes setiger</i>	105974	40,89	43,2
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Leptotrombidium deliense</i>	7830	117,32	33,6
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Leptotrombidium pallidum</i>	7646	170,87	35,1
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Panonychus citri</i>	12054	83,97	31,3
Arachnida	Acariformes	Trombidiformes	<i>Tetranychus urticae</i>	2710	90,82	32,5
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Araneus ventricosus</i>	34620	3.656,62	31,9
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Argiope bruennichi</i>	33398	1.670,29	29,3
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Nephila pilipes</i>	17580	2.694,57	29,7
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Trichonephila antipodiana</i>	no disponible	2.290	29,5
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Trichonephila clavata</i>	93228	2.497,9	31
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Trichonephila clavipes</i>	80095	2.874,35	34,2
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Trichonephila inaurata</i>	105982	2.507,04	29,5
Arachnida	Araneae	Dysderidae	<i>Dysdera silvatica</i>	82280	1.365,69	34,7
Arachnida	Araneae	Eresidae	<i>Stegodyphus dumicola</i>	87353	2.551,87	33,3
Arachnida	Araneae	Eresidae	<i>Stegodyphus mimosarum</i>	12925	2.738,7	33,8
Arachnida	Araneae	Linyphiidae	<i>Oedothorax gibbosus</i>	104832	821,43	32,08
Arachnida	Araneae	Lycosidae	<i>Pardosa pseudoannulata</i>	83627	4.207,95	30,4
Arachnida	Araneae	Pisauridae	<i>Dolomedes plantarius</i>	101471	2.580,75	33,49
Arachnida	Araneae	Sicariidae	<i>Loxosceles reclusa</i>	14028	1.793,25	39,4
Arachnida	Araneae	Theraphosidae	<i>Acanthoscurria geniculata</i>	22960	5.102,16	40,2
Arachnida	Araneae	Theridiidae	<i>Anelosimus studiosus</i>	83943	2.033,43	21,2
Arachnida	Araneae	Theridiidae	<i>Latrodectus hesperus</i>	14107	781,83	27,9
Arachnida	Araneae	Theridiidae	<i>Parasteatoda tepidariorum</i>	13270	1.228,97	29,7
Arachnida	Opiliones	Palpatores	<i>Phalangium opilio</i>	24136	576,9	37,2
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Dermacentor silvarum</i>	36355	2.474,31	46,9
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Haemaphysalis longicornis</i>	69202	4.958,66	47,4
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Hyalomma asiaticum</i>	92161	1.713,63	46,6
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Ixodes persulcatus</i>	7207	1.901,64	45,9
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Ixodes ricinus</i>	16267	514,51	45
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Ixodes scapularis</i>	523	2.226,88	46,2
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Rhipicephalus annulatus</i>	93261	2.762,43	45,7
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Rhipicephalus microplus</i>	2797	2.269,15	45,45
Arachnida	Parasitiformes	Ixodida	<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	2716	2.365,54	46,8
Arachnida	Parasitiformes	Mesostigmata	<i>Dermanyssus gallinae</i>	75128	959,01	44,7
Arachnida	Parasitiformes	Mesostigmata	<i>Galendromus occidentalis</i>	3487	151,7	51,6
Arachnida	Parasitiformes	Mesostigmata	<i>Stratiolaelaps scimitus</i>	104968	426,5	45,9
Arachnida	Parasitiformes	Mesostigmata	<i>Tropilaelaps mercedesae</i>	53919	352,54	40,9
Arachnida	Parasitiformes	Mesostigmata	<i>Varroa destructor</i>	937	368,93	40,9
Arachnida	Parasitiformes	Mesostigmata	<i>Varroa jacobsoni</i>	62339	365,59	40,9
Arachnida	Pseudoscorpiones	Cheliferoides	<i>Cordylochernes scorpioides</i>	69337	2.807,11	30,1
Arachnida	Scorpiones	Buthida	<i>Androctonus mauritanicus</i>	88051	1.459,99	34,9
Arachnida	Scorpiones	Buthida	<i>Centruroides sculpturatus</i>	14105	925,48	31,4
Arachnida	Scorpiones	Buthida	<i>Mesobuthus martensii</i>	14571	925,54	29,3

da del segle XXI (vegeu Giribet, 2018, per a una síntesi històrica de les dades i hipòtesis proposades de la filogènia de quelicerats), el consens actual és que l'arbre dels quelicerats està poc resolt i el seu gran nombre de politomies forma una gran pinta (figura 3).

L'era genòmica

Des de la incorporació de les dades moleculars als estudis de la biodiversitat en la dècada de 1980, bona part de la informació disponible havia estat basada en la seqüenciació de pocs fragments seleccionats del genoma mitjançant la tècnica de seqüenciació de Sanger. L'aparició de les tècniques de seqüenciació de nova generació a inicis del segle XXI va permetre l'obtenció massiva de seqüències de DNA a una escala sense precedents i a uns costos raonables, cosa que va tenir un gran impacte en diferents aspectes de la variabilitat genètica, especialment en organismes no model. A finals de la primera dècada del segle, apareixen les tècniques de seqüenciació massiva de tercera generació (seqüenciació de lectura llarga), que, en combinació amb altres mètodes, com l'assemblatge basat en tecnologia de seqüenciació Hi-C i els avenços en computació i anàlisi, van obrir la porta a la generació de genomes d'alta qualitat i continuïtat, que cobreixen gairebé tots els cromosomes. Ara bé, de quina manera la informació a escala genòmica millora el nostre coneixement sobre la biodiversitat respecte de tècniques anteriors? Tot i que hi ha multitud de camps en què el fet de disposar de genomes de referència contribueix de manera important a entendre les bases genètiques de trets rellevants des d'un punt de vista evolutiu, ecològic o fins i tot aplicat, hi ha aspectes relacionats amb l'adaptació, especiació i conservació en els quals la seqüenciació de tot el genoma (WGS, de l'anglès *whole-genome sequencing*) en lloc de biblioteques de representació reduïda (RRL, de l'anglès *reduced representation library*) és cabdal. Aspectes com la continuïtat, el lligament i la densitat de marcadors milloren les nostres estimacions de processos rellevants des del punt de vista ecològic i evolutiu, com són les bases genètiques de l'adaptació, la història demogràfica i l'estructuració poblacional, amb implicacions en la conservació, la introgressió, la variació estructural i el desenvolupament metodològic per a l'anàlisi de dades WGS (Taylor *et al.*, 2021).

Què sabem del genoma dels quelicerats?

Actualment (29 de desembre de 2021), hi ha disponibles a les bases de dades públiques

63 genomes de diferents grups de quelicerats, amb un ampli espectre de qualitat pel que fa a la cobertura i continuïtat, que va des de genomes molt fragmentats obtinguts mitjançant piroseqüenciació —p. ex. l'escorpi *Mesobuthus martensii* (Cao *et al.*, 2013)— fins a genomes de nivell de qualitat d'assemblatge d'escala cromosòmica —p. ex. l'aranya *Dysdera silvatica* (Escuer *et al.*, 2022). Tot i que hi ha representants de les tres classes principals de quelicerats, només la meitat dels ordres (vuit de setze) tenen almenys un genoma de referència disponible. Els grups millor representats són les aranyes (18 genomes) i els àcars parasitiformes i acariformes (17 i 20, respectivament).

En el cas de les aranyes, un aspecte destacat de l'estudi de genoma és que ha revelat una gran variabilitat en la seva grandària, de fins a vuit cops. El genoma més petit reportat són els 0,75 Gb de l'aranya orbicular de quelicèrs llargs *Tetragnatha elongata*, i el més gran els 5,6 Gb de l'aranya saltadora *Habronattus* (Gregory i Shorthouse, 2003). L'estudi de genòmica comparada en la publicació recent del genoma complet d'una espècie d'aranya orbicular de quelicèrs llargs endèmica de les illes Hawaii (*Tetragnatha kauaiensis*) suggereix que bona part de la variabilitat en la grandària del genoma es deu a la presència de transposons i elements repetitius (Cerca *et al.*, 2021).

Tot i que la quantitat de genomes de quelicerats actualment disponibles representen una ínfima part de la diversitat total del grup (taula 1), han aportat informació important en aspectes clau de l'evolució i biologia d'aquest important grup d'organismes. A continuació, destaquem i comentem algunes de les principals fites.

La desconstrucció dels aràcnids i el procés de terestrialització

Un dels punts més controvertits de la història evolutiva dels quelicerats és el que té a veure amb el procés de terestrialització, més específicament, amb el fet de determinar quants cops els quelicerats van colonitzar independentment el medi terrestre a partir dels seus ancestres marins.

Un repte fonamental en la transició de la vida en els ambients aquàtics a la vida en un medi aeri és obtenir l'oxigen de l'aire i evitar la dessecació (Vieira i Rozas, 2011). Els quelicerats marins, els picnogònids i els límuls han desenvolupat diferents estratègies per a respirar dins de l'aigua: mentre que els primers no tenen estructures especialitzades i obtenen l'oxigen per difusió a través de la cutícula, transportant-lo al llarg del cos mitjançant moviments peristàltics dels intestins que activen

l'hemolimfa (Woods *et al.*, 2017), els segons disposen de sis parells de brànquies laminars (brànquies en llibre) formades pels exopodis d'apèndixs opistosòmics (el primer constitueix l'opercle genital) (Sharma, 2017) i d'un sistema circulatori tancat i força desenvolupat que inclou un cor dorsal i pigments respiratoris de tipus hemocianina (una proteïna que conté el metall de coure en lloc del ferro de l'hemoglobina per a transportar l'oxigen als teixits). Un aspecte interessant és que els límuls són capaços d'aventurar-se fora de l'aigua per a pondre els ous a platges sorrenques, tal com fan les tortugues marines. Pel que fa als ordres terrestres, trobem dos sistemes de respiració internalitzats per a controlar la pèrdua d'aigua (taula 1): els pulmons en llibre (o fillotràquees), que consisteixen en invaginacions en forma de bosses en els segments anteriors de l'opistosoma, a l'interior de les quals hi ha una sèrie de làmines on es produeix el bescanvi d'oxigen amb l'hemolimfa, i les tràquees, invaginacions tegumentàries que es ramifiquen internament, i distribueixen l'oxigen directament a l'interior del cos. En certs grups, generalment associats a ambients molt humits, com els palpiàgrids i alguns acariformes, no hi ha estructures respiratòries especialitzades i la respiració es fa mitjançant el tegument (Dunlop, 2019). Tot i que el nombre i la posició dels pulmons en llibre en escorpins (quatre parells en els segments opistosòmics 4-7) difereixen dels d'aranyes i pedipalps (caracteritzats per la presència de dos parells de pulmons en llibre en els segments 2-3, raó per la qual hom es refereix a aquest grup com *tetrapulmonata*), la seva homologia ha estat confirmada per dades ultraestructurals (Scholtz i Kamenz, 2006) i per dades genòmiques (Giribet, 2018).

Tradicionalment, s'havia considerat que els aràcnids, els quelicerats terrestres, formaven un grup monofilètic, és a dir, amb un ancestre comú exclusiu i que, per tant, haurien colonitzat el medi terrestre un sol cop. Estimacions recents basades en rellotge molecular amb dades transcriptòmiques i informació d'un grapat de fòssils indiquen que els quelicerats haurien colonitzat els ambients terrestres al límit entre el cambrià i l'ordovicià, fa al voltant de quatre-cents vuitanta milions d'anys (Lozano-Fernández *et al.*, 2020). Tanmateix, tal com s'ha esmentat, aquestes estimacions es basen en l'assumpció d'un origen únic dels ordres de quelicerats terrestres, quelcom que ha estat qüestionat recentment per un seguit d'estudis filogenòmics (Ballesteros *et al.*, 2022; Ballesteros i Sharma, 2019; Noah *et al.*, 2020; On-

tano *et al.*, 2021a; Sharma *et al.*, 2021; Sharma *et al.*, 2014). Aquests estudis revelen que, contràriament a la visió clàssica: 1) els escorpins no serien el grup germà de la resta d'aràcnids, sinó que són més propers a les aranyes i a ordres col·lectivament coneguts com a *Pedipalpi* (amblipigis, uropigis i esquizòmids), amb els quals formarien el grup anomenat *Arachnopulmonata* degut a la presència de pulmons en llibre, quelcom que ja havia estat apuntat per estudis anteriors basats en seqüenciació de Sanger (Giribet, 2018), i 2) els limúlids podrien estar evolutivament més relacionats amb aquest grup que no pas amb la resta d'ordres d'aràcnids (a excepció dels ricinulis) (figura 3).

Una de les principals fonts de conflicte per tal de resoldre les relacions intraordinals dels quelicerats és deguda a l'existència d'organismes amb taxes d'evolució molecular molt per sobre de la mitjana de la resta. Aquests organismes ocupen branques llargues en els arbres filogenètics i poden generar errors metodològics durant la reconstrucció filogenètica. Els principals responsables d'això semblen ser els pseudoescorpins, els àcars i els palpígrads (Ontano *et al.*, 2021b). L'anàlisi de genomes complets d'aranyes i escorpins ha contribuït a resoldre part del conflicte, ja que ha revelat que ambdós grups van patir al llarg de la seva evolució la duplicació completa del seu genoma (WGD, de l'anglès *whole genome duplication*) (Schwager *et al.*, 2017). L'escenari més probable és que la WGD es donés en l'ancestre comú d'ambdós grups, cosa que confirmaria la seva proximitat filogenètica i, per tant, l'homologia dels pulmons en llibre d'ambdós grups. Sorprenentment, la publicació recent del primer genoma complet d'un pseudoescorpi, un dels grups conflictius filogenèticament, ha evidenciat que aquest grup també va experimentar una WGD (Ontano *et al.*, 2021a) i que, per tant, probablement formi part també del llinatge evolutiu dels arachnopulmonats, tal com havien suggerit estudis anteriors (Benavides *et al.*, 2019; Howard *et al.*, 2020; Lozano-Fernández *et al.*, 2019; Sharma *et al.*, 2015) (figura 3). El més notable d'aquests resultats és que, a diferència dels altres ordres d'aquest llinatge, els pseudoescorpins respiren mitjançant tràquees en lloc de pulmons en llibre, cosa que suggereix que les tràquees haurien evolucionat independentment més d'un cop. En aquest sentit, convé indicar que s'ha proposat que el procés de miniaturització sofert per diferents grups d'aràcnids per tal d'adaptar-se a nínxols nous, especialment els acariformes i els parasitiformes (àcars), però també els pseudoescorpins, podria explicar en

part el reemplaçament dels pulmons per tràquees o fins i tot la pèrdua dels òrgans respiratoris (Dunlop, 2019).

Més difícil d'entomar resulta la posició dels limúlids com a grup germà dels quelicerats terrestres, com els arachnopulmonata o ricinulis, ja que això suposaria la recolonització secundària dels ambients marins per part d'ancestres terrestres (figura 3), o bé una colonització de la terra múltiple i independent per part de diversos grups d'aràcnids. S'ha adduït, en aquest sentit, que bona part dels trets morfològics utilitzats tradicionalment per a demostrar l'origen únic dels aràcnids poden, de fet, explicar-se com el resultat de fenòmens de convergència adaptativa associats a les fortes pressions de seleccions imposades per la vida en ambients terrestres (Ballesteros *et al.*, 2022). En aquest sentit, convé recordar que l'estreta relació que s'havia establert clàssicament entre miriàpodes i insectes va saltar pels aires amb l'aparició de les primeres dades moleculares que apuntaven, tal com s'ha confirmat posteriorment amb dades de seqüenciació massiva, una evolució dels insectes a partir d'un ancestre crustaci. D'altra banda, també és cert que altres hipòtesis primerenques basades exclusivament en dades moleculares, com ara que els quelicerats eren un grup germà dels miriàpodes, van demostrar ser producte d'artefactes metodològics. L'anàlisi genòmica no ha aportat, en aquest cas, gaire llum a la qüestió, ja que, tot i que els genomes obtinguts de les quatre espècies actuals de limúlids apunten l'existència de dos o fins i tot tres fenòmens de duplicació completa del genoma (Nong *et al.*, 2021), els patrons de relacions inferits de les còpies múltiples de gens homeòtics no confirmen que cap estigui relacionada amb la WGD dels Arachnopulmonata (Kenny *et al.*, 2016).

Haurem d'esperar la seqüenciació dels genomes d'altres ordres d'aràcnids per tal de poder determinar exactament la distribució de les WGD, la seva homologia i polaritat, així com l'existència d'altres canvis genòmics rars, per exemple la col·linealitat de gens en els cromosomes (sintènia) (Simakov *et al.*, 2022), que permetin obtenir una filogènia completament resolta i ben fonamentada, i poder així reconstruir unívocament les principals fites evolutives dels quelicerats. En aquest sentit, un estudi recent basat en la sintènia dels fragments HOX entre limúlids, aranyes i escorpins no descarta completament la possibilitat de l'existència d'un esdeveniment únic de WGD en l'avantpassat comú de tots ells (Nong *et al.*, 2021).

L'arquitectura genòmica de trets biològics de rellevància

La seda

Des de la publicació dels primers genomes complets d'aranyes l'any 2014 —l'aranya social *Stegodyphus mimosarum* i l'aranya migalomorfa *Acanthoscurria geniculata*— (Sanggaard *et al.*, 2014), aquestes, juntament amb els àcars, han esdevingut el grup de quelicerats del qual disposem de més informació genòmica. Tanmateix, la distribució filogenètica és força esbiaixada, i més de la meitat dels 18 genomes disponibles (13 de publicats) pertanyen al grup d'aranyes Araneoidea, que inclou la major part de famílies que teixeixen teranyines aèries, incloses les teranyines orbiculars. Donada la representativitat encara força limitada de genomes d'aranya disponibles, la principal contribució dels estudis publicats fins al moment és proveir d'un recurs genòmic per a aportar llum a temes com l'arquitectura genòmica de certs trets rellevants, com ara els mecanismes genòmics darrere de l'evolució de la seda, els verins o el sistema quimiosensorial (olfacte i gust).

La capacitat de fabricar i manipular la seda és un dels trets distintius de les aranyes. Tot i que no són els únics animals capaços de sintetitzar seda, les aranyes han desenvolupat un grau de sofisticació sense comparació tant en la producció com en l'ús d'aquest material. La seda se sintetitza a les glàndules sericigènes, situades al final de l'opistosoma, i se segrega a través de les fileres, uns apèndixs opistosòmics molt modificats. Tot i que generalment hi ha tres parells de fileres, el seu nombre i posició a l'opistosoma pot canviar segons la família. Els grups d'aranyes que mostren més complexitat de seda són els araneoids, en els quals s'han descrit fins a set parells de glàndules sericigènes que segreguen sedes amb diferents propietats mecàniques i usos (p. ex. trampes de cacerà, immobilització de preses, fils d'ancoratge, construcció de nius, protecció dels ous, senyalitzadors de feromones, etc.). Tot i l'homologia seriada de les diferents glàndules sericigènes, les duplicacions gèniques han tingut un paper clau en la diferenciació dels diferents tipus de sedes segregades per cadascuna. Tanmateix, s'ha vist que els canvis en els patrons d'expressió gènica no estan necessàriament relacionats amb aquestes duplicacions (Clarke *et al.*, 2017). La seda està formada principalment per les espidroïnes, unes proteïnes relacionades amb la queratina de les ungles, els pèls i la pell. Aquestes proteïnes s'emmagatzemen a les

glàndules en altes concentracions, i són processades posteriorment durant el seu transport a través dels conductes fins que les connecten a les fileres, mitjançant canvis en el gradient de pH, la concentració d'ions i tensions de tall, que acaben transformant-les en làmines beta (Andersson *et al.*, 2016). La seda és un biomaterial amb una combinació única de resistència i extensibilitat, motiu pel qual hi ha força interès per a la seva síntesi a escala industrial. No és estrany, doncs, que molts estudis genòmics s'hagin dirigit especialment a identificar la diversitat de gens de la seda, la seva arquitectura i expressió (Babb *et al.*, 2017; Kono *et al.*, 2019). Els gens de la seda havien estat tradicionalment difícils de caracteritzar, donada la seva gran llargada i la presència de motius repetitius que caracteritzen les espiroïnes. L'obtenció de genomes complets ha permès catalogar bona part de les espiroïnes, caracteritzar-ne les variants i descobrir noves proteïnes en la seda (SpiCE) que confereixen a determinats tipus de seda les seves particularitats mecàniques.

Els verins

El verí és un dels aspectes que més ha contribuït a la mala reputació de les aranyes. Les glàndules productores del verí es localitzen a la zona anterior del prosoma, i l'injecten a la víctima mitjançant un canal que les connecta amb els quelicers i que s'obre a l'extrem dels ullals. Les aranyes no són els únics aràcnids verinosos, com és ben sabut; també ho són els escorpins, que injecten el verí mitjançant el fibló que es troba al final del metasoma, i, potser menys coneguts, les paparres (Cabezas-Cruz i Valdés, 2014) i els pseudoescorpins (Santibáñez-López *et al.*, 2018), aquests últims amb les glàndules del verí als pedipalps. El verí dels aràcnids és un còctel de diferents components, que inclouen toxines que activen els canals iònics, inhibidors de proteases per a protegir-les, enzims amb propietats fosfolipases i hialuronidasa, i defensines (Santibáñez-López *et al.*, 2018). L'evolució dels verins dels aràcnids ha estat tan complexa com la seva composició, i ha involucrat processos de duplicacions gèniques, reclutament i neofuncionalització, i, fins i tot, episodis de transmissió horitzontal des de bacteris (Luddecke *et al.*, 2022). Encara que molt parcial, la seqüenciació de genomes complets ha contribuït de manera important a millorar el nostre coneixement sobre el nombre, la diversitat i la composició dels gens responsables dels diferents components del verí (Garb *et al.*, 2018). És interessant destacar, en aquest sentit, que s'ha observat que en aranyes

errants, que no construeixen teles per a caçar sinó que persegueixen activament i immobilitzen les preses mitjançant el verí, hi ha un increment substancial del nombre de neurotoxines codificades, mentre que, d'altra banda, es redueix la quantitat de gens de la seda (Yu *et al.*, 2019).

El sistema quimiosensorial

El sistema quimiosensorial és probablement un dels més primitius en els éssers vius. Tots els animals tenen òrgans especialitzats que els permeten detectar estímuls de l'ambient extern i respondre-hi, i que són els responsables dels sentits de l'olfacte i el gust. Tot i que la línia que separa aquests sentits en alguns organismes és molt difusa, com a regla general l'olfacte permet el reconeixement de molècules volàtils que confereixen a l'organisme la capacitat de detectar aliments, predadors o parelles, mentre que el gust sovint intervé en la detecció de substàncies solubles, que, a més d'induir comportaments associats amb l'alimentació, pot provocar respostes relacionades amb l'aparellament i la reproducció. La quimiorreceptió és, per tant, una capacitat biològica crítica per a la supervivència i la reproducció dels organismes (Sánchez-Gracia *et al.*, 2009; Vieira i Rozas, 2011). En els artròpodes, el primer pas en la recepció del senyal químic de l'exterior s'efectua a les sensílies, unes estructures cuticulars poroses presents a diverses parts del cos (en *Drosophila*, per exemple, es troben a les antenes, el bulb maxil·lar, la probòscide i les potes). En el cas de l'olfacte, les molècules que actuen com a odorants entren a través dels porus, travessen la limfa de la sensília (directament o ajudades per proteïnes solubles) i activen els receptors transmembrana, unes proteïnes molt especialitzades situades a les dendrites de les neurones olfactivas. El procés desencadena una sèrie de senyals elèctrics que es processen i s'interpreten en el cervell (Pelosi, 1996).

Tant les proteïnes solubles com els receptors de membrana són codificats per famílies multigèniques enormes, que poden variar entre unes desenes i uns milers de còpies per genoma (Vizueta *et al.*, 2020a; Vizueta *et al.*, 2018). En artròpodes, les famílies multigèniques que codifiquen les principals proteïnes solubles són les de les proteïnes d'unió a odorants (OBP, *odorant binding protein*), les proteïnes quimiosensorials (CSP, *chemosensory protein*) i NPC2 (Niemann-Pick C2). Per la part dels receptors de membrana, tenim les famílies dels receptors olfactius (OR, *odorant receptors*; presents únicament a insectes), receptors gustatius (GR,

gustatory receptors) i receptors ionotrópics (IR, *ionotropic receptors*). En els quelicerats amb genoma seqüenciat, la família més nombrosa és la dels GR, que en l'escorpí *Centruroides exilicauda* inclou 832 membres. El gran nombre de gens ha impossibilitat, fins ara, la identificació correcta i l'estudi rigorós d'aquestes famílies amb les metodologies de seqüenciació de fragments curts (*short-reads*). Tanmateix, la ràpida generalització de les tècniques de seqüenciació genòmica de tercera generació (de fragments llargs; *long-reads*), combinada amb el desenvolupament de metodologies bioinformàtiques que permeten obtenir un assemblatge genòmic a escala cromosòmica, està possibilitant fer estudis en genòmica comparada de famílies multigèniques i variants estructurals, inabordable fins ara.

La diversificació tròfica

A diferència de la resta de quelicerats que són depredadors, els àcars mostren una gran diversitat de preferències tròfiques, que inclouen, a més, espècies herbívores i formes ectoparasítiques, tant hematòfagues (p. ex. les paparres) com especialistes a alimentar-se de greixos (p. ex. *Varroa*, que ataca abelles). Un estudi de genòmica comparada ha identificat els principals canvis genòmics associats als diferents tipus de dieta en àcars (Liu *et al.*, 2021). Mitjançant la comparació de quinze genomes complets d'àcars, s'ha observat que determinats gens associats a aspectes de l'obtenció, de la preparació i del metabolisme de nutrients estan sota diferents pressions de selecció depenent del tipus d'alimentació. Un aspecte important d'aquest estudi és la possibilitat d'identificar possibles dianes gèniques per al desenvolupament de nous pesticides per al control d'espècies nocives, principalment plagues agrícoles i dels rucs d'abelles. En aquest sentit, s'està investigant activament en les bases genètiques dels canals KIR (de l'anglès *killer-cell immunoglobulin-like receptor*), els quals tenen un paper important en el funcionament de les glàndules salivals i els sistemes excretors d'aquests organismes. Estudis recents han identificat els diferents complements d'aquests canals transmembranals, cosa que permetrà estudiar-los *in vitro* per al desenvolupament de bloquejadors (Saelao *et al.*, 2021).

La recerca en genòmica de quelicerats en els territoris de parla catalana

Els equips liderats pels doctors Julio Rozas i Àlex Sánchez, de la secció de Genètica, i el

doctor Miquel A. Arnedo, de la secció de Zoologia, tots membres de l'Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio) de la Universitat de Barcelona (UB), col·laboren activament en la seqüenciació, l'anàlisi i la interpretació de genomes d'alta qualitat de diferents grups d'aràcnids. En aquest sentit, s'ha publicat recentment el genoma d'una espècie d'aranya dimoni vermella, endèmica de les Illes Canàries, *Dysdera silvatica*, l'únic representant disponible fins ara d'un dels principals llinatges d'aranyes, les sinespermiata, el qual ha ofert informació important sobre els processos associats a la diversificació insular i a l'evolució de l'especialització tròfica (Escuer *et al.*, 2022; Sánchez-Herrero *et al.*, 2019). L'anàlisi exhaustiva del seu genoma ha permès quantificar i estudiar amb un detall sense precedents els gens codificats per les grans famílies multi-gèniques del sistema quimiosensorial en un quelicerat. En particular, en total s'han identificat 570 receptors de membrana codificats al genoma d'aquesta espècie, amb una infrarepresentació notòria al cromosoma X. A més, hem determinat que molts d'aquests gens dels receptors (un 54 %) es troben agrupats en clústers cromosòmics (fins a 83), i molts tenen un origen molt recent. Per a aquesta tasca es va desenvolupar una nova eina bioinformàtica: BITACORA (Vizueta *et al.*, 2020b). Aquests resultats tenen repercussions i implicacions importants tant per al coneixement de la bio-

logia quimiosensorial dels diferents grups d'artròpodes, com en la nostra comprensió de la biodiversitat a escala molecular.

Un segon genoma d'alta qualitat d'aquest mateix gènere, el de l'espècie *Dysdera catalonica* (figura 2o), la distribució de la qual se circumscriu al terç nord-oriental de Catalunya, està sent analitzat actualment. Curiosament, la mida del genoma de l'espècie continental (~3,2 Gb) és el doble que el de l'espècie insular (1,7 Gb), i les dades preliminars obtingudes pel grup suggereixen que són les espècies insulars les que han reduït la mida del genoma, i han proporcionat així un model únic per a estudiar com les pèrdues d'informació genòmica poden estar associades a la colonització dels ambients insulars i quines d'aquestes pèrdues són més preponderants. D'altra banda, cal esmentar que en el context dels ajuts de la iniciativa catalana per a l'Earth BioGenome Project (EBP), la CBP (de l'anglès Catalan Initiative for the Earth BioGenome Project), i amb finançament de la Societat Catalana de Biologia (SCB) i de la Institució Catalana d'Història Natural (ICHN) de l'Institut d'Estudis Catalans (IEC), aquest grup està actualment en la fase d'anotació del genoma de l'escorpi cec (*Belisarius xambeui*) (figura 2m), una espècie endèmica del Pirineu i Prepirineu oriental, de distribució relictica i força localitzada, amb preferència per llocs ombrívols i humits, i de relacions evolutives incertes. El genoma d'aquesta

espècie de morfologia aberrant, d'aproximadament 4 Gb, aportarà llum sobre l'adaptació als ambients troglòfils i l'evolució dels verins en els escorpins, ja que serà la primera espècie amb genoma disponible dels l'urida, un dels dos llinatges principals (parvordres) d'escorpins (Santibáñez-López *et al.*, 2020).

D'altra banda, Jesús Lozano-Fernández, professor lector de la secció de Genètica de la UB i membre de l'IRBio, porta una línia de recerca on estudia les relacions filogenètiques de quelicerats fent servir dades a escala genòmica. Lidera estudis on integra fonts d'evidència alternatives per establir la filogènia d'aquest grup i on tracta d'inferir una escala de temps per a datar els processos de colonització de la Terra.

Agraïments

Volem agrair a Jaume Pellicer l'oportunitat que ens va oferir de participar en aquest número de la revista. Els comentaris de Jesús Lozano-Fernández van contribuir a millorar la qualitat final del manuscrit. Un agraïment especial a Marc Domènech, Gonzalo Giribet, Pere Oromí i Eduardo Mateos per compartir les seves fotografies per tal de confeccionar la figura 2. Aquest treball ha estat parcialment finançat pel Ministeri de Ciència i Innovació (PID2019-105794GB, PID2019-103947GB) i l'Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i Recerca (2017SGR83, 2017SGR1287).

Bibliografia

- ANDERSSON, M. [et al.] (2016). «Silk spinning in silkworms and spiders». *Int. J. Mol. Sci.* [en línia], 17 (8). <https://doi.org/10.3390/ijms17081290>.
- BABB, P. L. [et al.] (2017). «The *Nephila clavipes* genome highlights the diversity of spider silk genes and their complex expression». *Nat. Genet.* [en línia], 49 (6): 895-903. <https://doi.org/10.1038/ng.3852>.
- BALLESTEROS, J. A. [et al.] (2022). «Comprehensive species sampling and sophisticated algorithmic approaches refute the monophyly of Arachnida». *Mol. Biol. Evol.* [en línia], 39 (2). <https://doi.org/10.1093/molbev/msac021>.
- BALLESTEROS, J. A.; SHARMA, P. P. (2019). «A critical appraisal of the placement of Xiphosura (Chelicerata) with account of known sources of phylogenetic error». *Syst. Biol.* [en línia], 68 (6): 1-62. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz011>.
- BAR-ON, Y. M. [et al.] (2018). «The biomass distribution on Earth». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* [en línia], 115 (25): 6506-6511. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>.
- BENAVIDES, L. R. [et al.] (2019). «Phylogenomic interrogation resolves the backbone of the Pseudoscorpiones tree of life». *Mol. Phylogenet. Evol.* [en línia], 139: 106509. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.05.023>.
- CABEZAS-CRUZ, A.; VALDÉS, J. J. (2014). «Are ticks venomous animals?». *Front. Zool.* [en línia], 11 (1): 47. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-47>.
- CAO, Z. [et al.] (2013). «The genome of *Mesobuthus martensii* reveals a unique adaptation model of arthropods». *Nat. Commun.* [en línia], 4: 2602. <https://doi.org/10.1038/ncomms3602>.
- CERCA, J. [et al.] (2021). «The *Tetragnatha kauaiensis* genome sheds light on the origins of genomic novelty in spiders». *Genome Biol. Evol.* [en línia], 13 (12). <https://doi.org/10.1093/gbe/evab262>.
- CLARKE, T. H. [et al.] (2017). «Evolutionary shifts in gene expression decoupled from gene duplication across functionally distinct spider silk glands». *Sci. Rep.* [en línia], 7 (1): 8393. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07388-1>.
- DUNLOP, J. A. (2019). «Miniaturisation in Chelicerata». *Arthropod. Struct. Dev.* [en línia], 48: 20-34. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2018.10.002>.
- DUNLOP, J. A.; ALBERTI, G. (2008). «The affinities of mites and ticks: A review». *J. Zool. Syst. Evol. Res.* [en línia], 46 (1): 1-18. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2007.00429.x>.
- ESCUER, P. [et al.] (2022). «The chromosome-scale assembly of the Canary Islands endemic spider *Dysdera silvatica* (Arachnida, Araneae) sheds light on the origin and genome structure of chemoreceptor gene families in chelicerates». *Mol. Ecol. Resour.* [en línia], 22 (1): 375-390. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13471>.
- GARB, J. E. [et al.] (2018). «Recent progress and prospects for advancing arachnid genomics». *Curr. Opin. Insect. Sci.* [en línia], 25: 51-57. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.11.005>.
- GIRIBET, G. (2018). «Current views on chelicerate phylogeny—A tribute to Peter Weygoldt». *Zool. Anz.* [en línia], 273: 7-13. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2018.01.004>.
- GREGORY, T. R.; SHORTHOUSE, T. R. (2003). «Genome sizes of spiders». *J. Hered.* [en línia], 94: 285-290. <https://doi.org/papers://B79588E5-2CC1-4C57-804E-28592FC88A1E/Paper/p5767>.
- HOWARD, R. J. [et al.] (2020). «Arachnid monophyly: Morphological, palaeontological and molecular support for a single terrestrialization within Chelicerata». *Arthropod. Struct. Dev.* [en línia], 59: 100997. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100997>.
- KENNY, N. J. [et al.] (2016). «Ancestral whole-genome duplication in the marine chelicerate horseshoe crabs». *Heredity* [en línia], 116 (2): 190-199. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.89>.
- KONO, N. [et al.] (2019). «Orb-weaving spider *Araneus ventricosus* genome elucidates the spidroin gene catalogue». *Sci. Rep.* [en línia], 9 (1): 8380. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44775-2>.
- LIU, Q. [et al.] (2021). «Comparative analysis of mite genomes reveals positive selection for diet adaptation». *Commun. Biol.* [en línia], 4 (1): 668. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02173-3>.
- LOZANO-FERNÁNDEZ, J. [et al.] (2019). «Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida». *Nat. Commun.* [en línia], 10 (1): 2295. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10244-7>.
- (2020). «A Cambrian–Ordovician terrestrialization of arachnids». *Front. Genet.* [en línia], 11: 896. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00182>.

- LUDDECKE, T. [et al.] (2022). «The biology and evolution of spider venoms». *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* [en línia], 97 (1): 163-178. <https://doi.org/10.1111/brv.12793>.
- NOAH, K. E. [et al.] (2020). «Major revisions in arthropod phylogeny through improved supermatrix, with support for two possible waves of land invasion by Chelicerates». *Evol. Bioinform.* [en línia], 16: 117693432090373. <https://doi.org/10.1177/1176934320903735>.
- NONG, W. [et al.] (2021). «Horseshoe crab genomes reveal the evolution of genes and microRNAs after three rounds of whole genome duplication». *Commun. Biol.* [en línia], 4 (1): 83. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01637-2>.
- ONTANO, A. Z. [et al.] (2021a). «Taxonomic sampling and rare genomic changes overcome long-branch attraction in the phylogenetic placement of Pseudoscorpions». *Mol. Biol. Evol.* [en línia], 38 (6): 2446-2467. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab038>.
- (2021b). «How many long branch orders occur in Chelicerata? Opposing effects of Palpigradi and Opilioacariformes on phylogenetic stability». *Mol. Phylogenet. Evol.* [en línia], 168: 107378. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107378>.
- PELOSI, P. (1996). «Perireceptor events in olfaction». *J. Neurobiol.* [en línia], 30 (1): 3-19. <https://doi.org/10.1002/(sici)1097-4695(199605)30:1<3::Aid-neu2>3.0.Co;2-a>.
- SAELAO, P. [et al.] (2021). «Phylogenomics of tick inward rectifier potassium channels and their potential as targets to innovate control technologies». *Front. Cell. Infect. Microbiol.* [en línia], 11: 647020. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.647020>.
- SÁNCHEZ-GRACIA, A. [et al.] (2009). «Molecular evolution of the major chemosensory gene families in insects». *Heredity* [en línia], 103 (3): 208-216. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.55>.
- SÁNCHEZ-HERRERO, J. F. [et al.] (2019). «The draft genome sequence of the spider *Dysdera silvatica* (Araneae, Dysderidae): A valuable resource for functional and evolutionary genomic studies in chelicerates». *Gigascience* [en línia], 8(8): 1-9. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giz099>.
- SANGGAARD, K. W. [et al.] (2014). «Spider genomes provide insight into composition and evolution of venom and silk». *Nat. Commun.* [en línia], 5: 3765. <https://doi.org/10.1038/ncomms4765>.
- SANTIBÁÑEZ-LÓPEZ, C. [et al.] (2018). «Transcriptomic analysis of pseudoscorpion venom reveals a unique cocktail dominated by enzymes and protease inhibitors». *Toxins* [en línia], 10 (5): 207. <https://doi.org/10.3390/toxins10050207>.
- (2020). «Phylogenomics of scorpions reveal a co-diversification of scorpion mammalian predators and mammal-specific sodium channel toxins». *BioRxiv* [en línia]. <https://doi.org/10.1101/2020.11.06.372045>.
- SCHOLTZ, G.; KAMENZ, C. (2006). «The book lungs of Scorpiones and Tetrapulmonata (Chelicerata, Arachnida): Evidence for homology and a single terrestrialisation event of a common arachnid ancestor». *Zoology*, 109 (1): 2-13.
- SCHWAGER, E. E. [et al.] (2017). «The house spider genome reveals an ancient whole-genome duplication during arachnid evolution». *BMC Biol.* [en línia], 15 (1): 62. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0399-x>.
- SHARMA, P. P. (2017). «Chelicerates and the conquest of land: A view of arachnid origins through an evo-devo spyglass». *Integr. Comp. Biol.* [en línia], 57 (3): 510-522. <https://doi.org/10.1093/icb/ix078>.
- SHARMA, P. P. [et al.] (2014). «Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signals». *Mol. Biol. Evol.* [en línia], 31 (11): 2963-2984. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu235>.
- (2015). «Phylogenomic resolution of scorpions reveals multilevel discordance with morphological phylogenetic signal». *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* [en línia], 282 (1804): 20142953. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2953>.
- (2021). «What is an “arachnid”? Consensus, concision, and confirmation bias in the phylogenetics of Chelicerata». *Diversity* [en línia], 13 (11). <https://doi.org/10.3390/d13110568>.
- SHINGATE, P. [et al.] (2020). «Chromosome-level genome assembly of the coastal horseshoe crab (*Tachypleus gigas*)». *Mol. Ecol. Resour.* [en línia], 20 (6): 1748-1760. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13233>.
- SIMAKOV, O. [et al.] (2022). «Deeply conserved synteny and the evolution of metazoan chromosomes». *Sci. Adv.* [en línia], 8 (5): eabi5884. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abi5884>.
- TAYLOR, R. S. [et al.] (2021). «Seeing the whole picture: What molecular ecology is gaining from whole genomes». *Mol. Ecol.* [en línia], 30 (23): 5917-5922. <https://doi.org/10.1111/mec.16282>.
- VIEIRA, F. G.; ROZAS, J. (2011). «Comparative genomics of the odorant-binding and chemosensory protein gene families across the Arthropoda: Origin and evolutionary history of the chemosensory system». *Genome Biol. Evol.* [en línia], 3: 476-490. <https://doi.org/10.1093/gbe/evr033>.
- VIZUETA, J. [et al.] (2018). «Comparative genomics reveals thousands of novel chemosensory genes and massive changes in chemoreceptor repertoires across Chelicerates». *Genome Biol. Evol.* [en línia], 10 (5): 1221-1236. <https://doi.org/10.1093/gbe/evy081>.
- (2020a). «Evolutionary history of major chemosensory gene families across Panarthropoda». *Mol. Biol. Evol.* [en línia], 37 (12): 3601-3615. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa197>.
- (2020b). «bitacora: A comprehensive tool for the identification and annotation of gene families in genome assemblies». *Mol. Ecol. Resour.* [en línia], 20 (5): 1445-1452. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13202>.
- WALOSZEK, D.; DUNLOP, J. A. (2002). «A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids». *Palaeontology*, 45 (3): 421-446.
- WENDRUFF, A. J. [et al.] (2020). «A Silurian ancestral scorpion with fossilised internal anatomy illustrating a pathway to arachnid terrestrialisation». *Sci. Rep.* [en línia], 10 (1): 14-16. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56010-z>.
- WOODS, H. A. [et al.] (2017). «Respiratory gut peristalsis by sea spiders». *Curr. Biol.* [en línia], 27 (13): R638-R639. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.062>.
- YU, N. [et al.] (2019). «Genome sequencing and neurotoxin diversity of a wandering spider *Pardosa pseudoannulata* (pond wolf spider)». *BioRxiv* [en línia]. <https://doi.org/10.1101/747147>.