



## CLASE DIPLOPODA

# Introducción a la Clase Diplopoda. Órdenes Polyxenida, Polyzoniida, Platydesmida y Siphonocryptida

Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)  
Avda. Francisca Millán Serrano, 37  
50012 Zaragoza (España)  
amelic@sea-socios.com

## 1. Breve introducción a la Clase Diplopoda

Los Diplopoda son conocidos vulgarmente como milpiés y forman parte, junto a los quilópodos o ciempiés (Chilopoda), Pauropoda y Symphyla, del Subfilo Myriapoda.

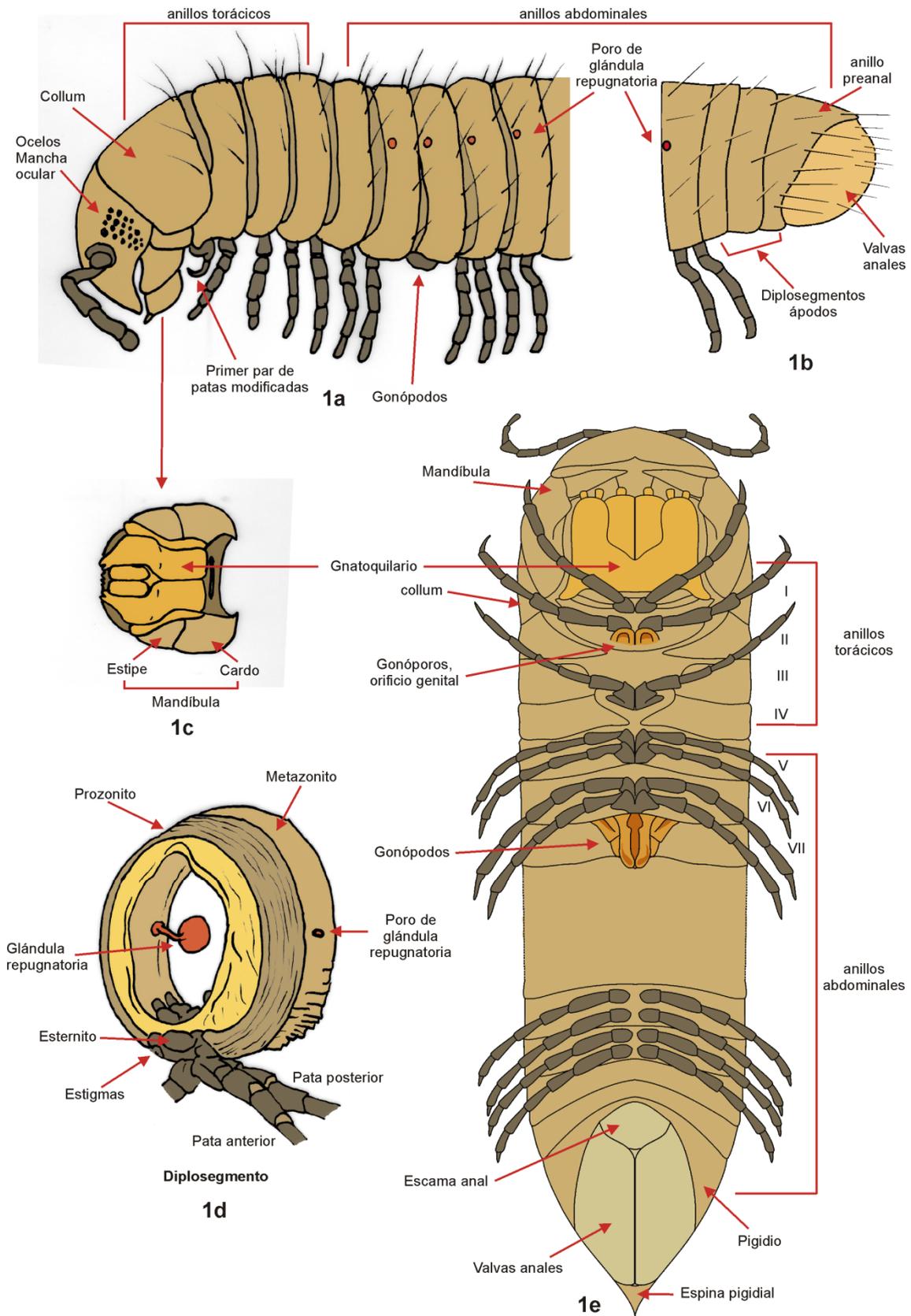
Shear (2011) establece en 7.753 el número de especies de Diplopoda conocidos. No obstante, Sierwald & Bond (2007) señalan unas 12.000 especies descritas y estiman en unos 80.000 el número de las que se encuentran pendientes de describir, especialmente de las zonas tropicales.

La fauna europea está compuesta por unas 1.500 especies (Enghoff, 2014 en *Fauna Europaea*).

### 1.1. Morfología (fig. 1)

Los diplópodos son artrópodos con el cuerpo constituido por dos partes: la cabeza y el tronco. La cabeza está protegida por una cápsula cefálica y está dotada generalmente de distintos elementos sensoriales como un par de antenas de ocho artejos, con el apical pequeño, y dotado de cuatro sensilias cónicas, **ocelos** u ojos simples, aunque pueden alcanzar un cierto tamaño y formar agrupaciones características y los **órganos de Tömösvary**, con el aspecto de un pequeño saliente o anillo lateral tras las antenas, pero que pueden adoptar la forma de un simple poro o estar ausentes y cuya función parece ser olfativa o quimio-receptora. En su parte bucal aparecen las **mandíbulas**, utilizadas para masticar y compuesta por varias piezas: el **cardo** (que lateralmente forma las 'mejillas'), la **estipe** y el lóbulo gnatal, provisto de varios dientes. Además aparece una placa inferior denominada gnatoquilarium o **gnatoquilario** y que es el resultado de la fusión de las maxilas (para visualizar esta parte se requiere en ocasiones separar la cabeza del cuerpo). Los ocelos pueden faltar (Polydesmida), presentarse en número reducido o en gran cantidad, en cuyo caso pueden agruparse de diferentes modos formando una suerte de 'manchas' oculares. Su número puede cambiar en función de la etapa de desarrollo del animal.

El tronco, que suele ser duro y calcificado (excepto en Polyxenida), es más o menos alargado y está compuesto por un número variable de segmentos o anillos, terminando en un telson o pigidio. Los anillos del tronco, y de ahí el nombre, están compuestos a su vez por la fusión de dos segmentos (**diplosegmentos**), razón por la que presentan la mayoría de ellos doble juego de patas en cada uno de los anillos visibles. El primer segmento troncal es ápodico y forma una suerte de grueso cuello (**collum**). Este puede estar ensanchado, aunque también puede ser muy reducido (por ejemplo en *Glomeris*). Los tres segmentos siguientes presentan un solo par de patas; el resto dos pares, excepto el VII y en ocasiones el VIII, que son total o parcialmente ápodicos y que portan los **gonópodos** (órganos copuladores secundarios del macho). Además uno o más anillos terminales pueden ser también ápodicos. A los cuatro primeros diplosegmentos se les conoce como '**anillos torácicos**' y al resto, '**anillos abdominales**'. Un diplópodo juvenil presentará normalmente varios anillos abdominales ápodicos.



**Fig. 1. Diplopodo del orden Julida:** a) Cabeza y primeros anillos, visión lateral; b) últimos anillos y pigidio, visión lateral; c) Región mandibular, en visión ventral; d) diplosegmento o anillo; e) Hábitus, visión ventral. Dibujos propios a partir de figuras de a: Mille PEET (2014), c: Blower (1985); d: Demange (1981).

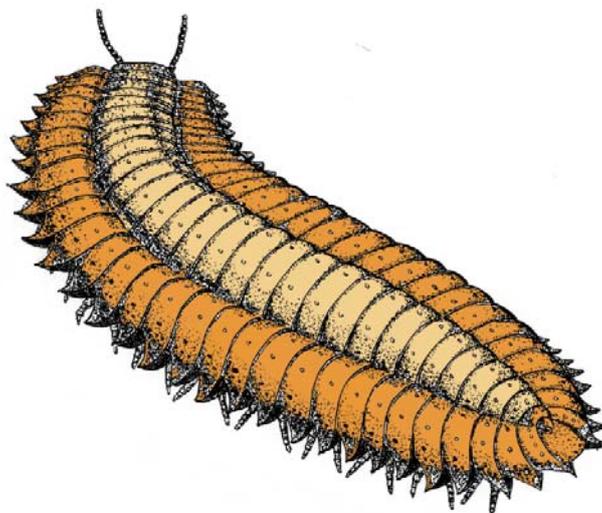


Fig. 2. *Arthropleura* sp. de Melic & Grustán (1996).

Cada **diplosegmento** está compuesto por tres escleritos: el tergo, las pleuras y el **esternito**, que pueden estar o no fusionados entre sí. Transversalmente el tergo se divide en dos partes: el **prozonito** anterior y el **metazonito** posterior. El primero puede estar esculpido por surcos anulares; el metazonito puede presentar rugosidades, crestas y abombamientos o expansiones aliformes laterales (denominadas paranota). En la parte inferior aparecen los **esternitos** bajo los que se articulan las patas.

Ventralmente aparecen los **espiráculos** a través de los que se produce la respiración.

En varios órdenes de Diplopoda se presentan diplosegmentos provistos a ambos lados de ozóforos o poros de las **glándulas repugnatorias** o fétidas (normalmente a partir del 6º metazonito).

El número de diplosegmentos es habitualmente fijo para cada especie pero muy variable entre los miembros de diferentes órdenes, desde 11-12 en Glomerida y Polyxenida a más de 60 en algunos Julida y Callipodida. Polydesmida se mueve en torno a los 20 y Chordeumatida a los 30.

El tronco y la cabeza pueden presentar sedas de distinto tipo, que en ocasiones pueden adoptar formas particulares y formar penachos llamativos laterales y posteriores (Polyxenida).

El tronco termina en un telson o **pigidio** troncocónico (epiprocto), formando una proyección caudal en su extremo posterior. Porta las valvas anales (paraprocto) y la escana anal (hipoprocto). En Glomerida es voluminoso (para permitir formar una esfera casi perfecta cuando el animal se enrolla defensivamente).

El color es generalmente oscuro y apagado (gris, marrón, negro), aunque se dan excepciones (especialmente en especies exóticas a nuestra fauna), algunas muy llamativas (por ejemplo, Enghoff *et al.*, 2007).

Las patas, de posición ventral y cortas, se componen habitualmente de siete segmentos de dimensiones variables: coxa, trocánter, prefémur, fémur, postfémur, tibia y tarso, el cual porta una uña distal. Como hemos visto el número de patas nunca coincide con el de segmentos, ni es una proporción exacta de éstos.

Los órganos sexuales o **gonóporo** se abre en el tercer metámero (y por tanto, está asociados al segundo par de patas) en ambos sexos. En los machos contienen los espermátóforos y en las hembras las vulvas, compuestas por unos sacos que son evertidos en el momento de la cópula. Cada vulva consiste en una estructura que contiene las espermatecas, receptáculos destinados a almacenar el semen del macho.

Los órganos sexuales secundarios pueden no estar presentes o no ser visibles (especialmente en las hembras). En el macho las estructuras reciben el nombre de **gonópodos**. Se encuentran habitualmente en el VII diplosegmento, aunque en Glomerida están situados cerca del ano, en los anillos terminales. Entre los Colobognatha (Polyzoniida, Platydesmida y Siphonocrypta) en encuentran en el VII y VIII anillo. En tales anillos las patas marchadoras se han modificado formando apéndices característicos destinados a transferir el esperma del gonóporo a los receptáculos de la hembra.

Otros caracteres sexuales secundarios son por ejemplo el primer par de patas en Julida que está modificado en forma de gancho para sujetar a la hembra durante la cópula, o algunas variaciones en el cardo y estipes mandibulares.

## 1.2. Historia natural

**Registro fósil.** Los milpiés más antiguos fósiles, aparentemente detritívoros, se conocen de mediados del Silúrico y Devónico, iniciando una gran diversificación desde el Carbonífero. Aquellos primeros diplópodos estaban representados por seis órdenes hoy extintos y son reconocidos como terrestres dada la presencia de un sistema traqueal (existe registro fósil de los espiráculos). En el Devónico existieron especies gigantes de diplópodos como los *Arthropleura*, el mayor invertebrado terrestre conocido, con casi dos metros de longitud y medio de anchura (fig. 2). Su aspecto era parecido al de los actuales Polydesmida y

su dieta era vegetariana (Almond, 1985a, 1985b). Curiosamente esta familia también incluyó a especies de apenas unos milímetros. A partir del Mesozoico los milpiés fósiles son clasificados dentro de órdenes y familias actualmente existentes (Sierwald & Bond, 2007).

La Península Ibérica es considerada por algunos especialistas un refugio tras las últimas glaciaciones para algunos géneros de Diplopoda (por ejemplo, el género de júlidos *Ommatoiulus*). En este sentido Kime & Enghoff (2011) señalan que la riqueza faunística de la Península Ibérica requiere de una profunda investigación.

**Filogenia.** Diplopoda es un grupo monofilético bien asentado (Enghoff, 1984) debido a la presencia de varios caracteres derivados exclusivos de los miembros del clado: la presencia de diplosegmentos, espermatozoides no flagelados y la existencia de cuatro conos sensoriales en el segmento distal de las antenas. Sus relaciones con otros artrópodos (como subfilo Myriapoda) son más complicadas. Internamente, dentro de este subfilo parece existir acuerdo en que sus parientes más próximos son los Pauropoda, con el que formaría el clado Diagnatha, del que sería grupo hermano Symphyla, con quien formaría Progneata. Chilopoda sería el grupo hermano de éste. Tanto los análisis morfológicos como los moleculares apoyan esta tesis (Giribet *et al.*, 2005; Edgecombe, 2011).

**Reproducción y desarrollo.** Los Diplopoda presentan sexos separados. El apareamiento puede ser de distinto tipo. En algunos casos (por ejemplo en Polyxenida) se trata de un simple proceso de inseminación indirecta, por el cual el macho dispone un pequeño paquete de seda con el espermatóforo. La hembra es atraída al lugar mediante feromonas e introduce por sí misma el esperma en sus receptáculos seminales o espermatecas para la posterior fecundación de los huevos. En muchos otros órdenes la fecundación es directa. El macho expulsa el esperma de su gonópodo y mediante las estructuras secundarias denominadas gonópodos lo transfiere a las vulvas de la hembra. El mecanismo es similar al de llave-cerradura de los palpos y epigino en el apareamiento entre arañas.

Además de la reproducción sexual existen evidencias de reproducción partenogenética en algunos diplópodos bajo ciertas circunstancias. Uno de estos casos es *Polyxenus lagurus*, que puede presentar dos 'formas' que difieren incluso morfológicamente, una bisexual y otra partenogenética (Meidel, 1970).

Todos los milpiés son ovíparos. La puesta es variada. Los huevos pueden depositarse en bolas de tierra, nidos de material fecal o de seda o simplemente son depositados en el sustrato, bajo cortezas o en madera en descomposición. Del huevo eclosiona al poco tiempo de la puesta una primera protolarva rodeada de una membrana pupoide de la que dos días después emerge la larva con tres pares de patas y ocho metámeros.

El desarrollo es anamórfico, esto es, el adulto va adquiriendo el número de metámeros y apéndices por medio de sucesivas mudas. La duración del proceso de desarrollo es variable (entre uno y dos años e incluso más). En *Glomeris marginata* se han contabilizado 11 años de vida adulta. Las mudas pueden continuar en algunos casos tras la madurez sexual. Existen casos documentados de periodomorfosis en algunos Julida (existencia de una muda de rejuvenecimiento excepcional en los machos que les permite reiniciar el ciclo).

**Ecología.** Los diplópodos son detritívoros y se alimentan de restos vegetales y fragmentos de materia orgánica. Algunas especies tienen otras costumbres y se alimentan de restos animales, vegetales vivos, hongos, briofitos o algas, practican la coprofagia o la necrofagia (por ejemplo de caracoles) o incluso son depredadores, pero todos estos casos son excepciones. Sus hábitos, unido a su número, los convierte en factores importantes en la descomposición del material orgánico, lo que estimula la actividad microbiana.

La mayoría de los Diplopoda son de hábitos nocturnos. Algunas especies solo son activas en periodos húmedos (invierno y primavera), pasando el resto del año bajo el suelo, aunque en regiones templadas el invierno es poco prometedor y en ocasiones se presenta una fase de hibernación.

El hábitat típico es la materia vegetal en descomposición, el suelo y bajo piedras.

A pesar de que su morfología y ecología es bastante uniforme los Diplopoda parecen presentar una gran actividad evolutiva (Golovatch & Kime, 2009), lo que les ha permitido colonizar toda una serie de entornos extremos o adversos ajenos a su hábitat original (suelos subtropicales y tropicales, o templados): desiertos, tundras, alta montaña, litorales marinos, hábitats inundables de agua dulce, cuevas, suelo profundo, corteza y copas de árboles, hormigueros, termiteros, nidos de aves, etc. Es habitual la presencia de diplópodos troglobios en cuevas y subterráneos donde han alcanzado un cierto grado de especialización, con morfologías adaptadas a la vida cavernícola (desarrollo de apéndices, pérdida de pigmentación y debilitamiento de la cutícula, anoftalmia, etc). Otro ambiente donde no son raros son las zonas desérticas gracias a la impermeabilidad de su cutícula que les permite reducir la pérdida de agua). Por último, es destacable que los milpiés suelen ser abundantes en zonas y ambientes antrópicos.

Muy pocas especies de milpiés demuestran vastas distribuciones naturales. La mayoría de los rangos de distribución son restringidos siendo frecuente la aparición de especies endémicas. Por otro lado, es rara localmente una gran diversidad de especies de Diplopoda, resultando un número inferior a 25 especies. Esta distribución en mosaico hace del grupo buen candidato para las reconstrucciones biogeográficas (Golovatch & Kime, 2009).

Los especialistas (Manton, 1977; Eisenbeis & Wichard, 1987) distinguen cinco tipos ecomorfológicos entre los Diplópoda en función de su régimen y costumbres.

**1) Excavadores.** Son especies alargadas, cilíndricas, con abundantes diplosegmentos. Son buenos excavadores y usan su dura cabeza como un carnero para profundizar en la tierra. Es el caso de los Juliada y Spirobolida.

**2) Tipo-cuña.** Son especies con expansiones o excrecencias en los diplosegmentos. El animal introduce su cabeza en una hendidura que amplía gracias a sus expansiones. El ejemplo típico es Polydesmida.

**3) Barrenadores.** Son especies con una cierta elasticidad gracias a que las partes de sus diplosegmentos no están soldadas y pueden realizar una determinada presión incrementando su tamaño. Es el caso de Chordeumatida y Polyzoniida.

**4) Rodadores.** Son especies capaces de formar una esfera defensiva con su cuerpo. Es el caso de Glomerida.

**5) Especies de la corteza.** Es el caso de especies pequeñas habitantes de hendiduras de la corteza. Como ejemplo puede mencionarse a Polyxenida.

Existe poca información sobre los depredadores de Diplopoda. Entre ellos se cuentan diversos anfibios, reptiles, aves y mamíferos y algunos invertebrados como arácnidos, escorpiones y escarabajos carnívoros. Algo más se conoce sobre sus parásitos. Como mecanismos de defensa los diplópodos han desarrollado varias estrategias. Su propio cuerpo, con un duro exoesqueleto, es de por sí una defensa. Algunos de ellos, como Glomerida, aprovechan su forma y la calcificación de su cuerpo para formar bolas defensivas. Pero la más interesante es la presencia de glándulas repugnatorias que pueden ser de varios tipos (Eisner *et al.*, 1978) y que expulsan sustancias de naturaleza diversa (quinonas, fenoles, alcaloides...) con efectos que pueden ser sedantes para el depredador (para permitir la huida), desincentivadores (por su mal olor) o agresivos (causan daños al predador).

Las poblaciones de Diplopoda pueden ser localmente abundantes y experimentar notables variaciones, de tal forma que pueden formar plagas y en ocasiones llamativas migraciones. Por ejemplo, en el suelo del bosque mediterráneo en Barcelona, se calculó una densidad de 376 ejemplares de *Polyxenus lagurus* por metro cuadrado (Miquel *et al.*, 2000). Los milpiés, cuya densidad de población en suelo forestal a veces supera 1.000 individuos por metro cuadrado, se estima que consume el 10-15% de la caída anual de hojas en los bosques templados (Golovatch & Kime, 2009). Un cálculo aproximado del consumo de la población media durante el periodo representó entre el 12 % y el 37 % del desfronde anual en determinadas áreas de Salamanca (Rodríguez *et al.*, 1999).

Algunas especies se han convertido en invasoras y representan un grave problema local. Por ejemplo, la especie *Ommatoiulus moreleti*, nativa del sur de Portugal constituye una plaga habitual en lugares tan lejanos como Australia (Baker, 1985; South Australian Research & Development Institute, 2010). Noticias de otras plagas centroeuropeas en el periodo 1994-2004 pueden encontrarse en Kania & Tracz (2005) o Voigtlander (2005). Este último autor recopila datos sobre 26 invasiones masivas en 10 países europeos, en las que están involucradas ocho especies diferentes de Diplopoda.

Son diversas las especies que son desplazadas a otros lugares gracias al comercio de plantas (y la tierra que les da sustento y soporte). Varias especies han sido citadas en jardines e invernaderos, sin que representen un problema serio en nuestra área de estudio (es el caso de algún representante del orden Spirobolida).

## 2. Identificación y Taxonomía

Los Diplopoda no pueden identificarse fácilmente, en ocasiones ni siquiera a niveles taxonómicos elevados, requiriendo en general el estudio de los gonópodos (genitalia masculina). Por lo tanto las hembras, incluso adultas, son difíciles de asignar a especies concretas.

Los diplópodos comprenden dos subclases:

### • **PENICILLATA** (o *Pseplaphognatha*) (fig. 3a, 3m-n, 6)

Que se caracteriza por presentar un tegumento blando, sin calcificar. El tronco presenta de 11 a 13 anillos visibles y menos de 17 pares de patas. Son organismos de pequeño tamaño (< 5mm) y presentan sedas largas y aserradas que además forman penachos laterales; al final del cuerpo aparecen otro u otros largos penachos. Sin gonópodos. Incluye un solo orden: **Polyxenida**, que se trata en este capítulo.

### • **CHILOGNATHA** (fig. 3b-l, 3o, 4, 5, 7)

Organismos con el cuerpo calcificado, rígido, sin mechones de pelos o sedas (aunque pueda haber algunas presentes); siempre con más de 11 segmentos troncales y más de 17 pares de patas. Incluye los restantes ocho órdenes citados del área de estudio.

A su vez Chilognatha se subdivide en dos grandes clados.

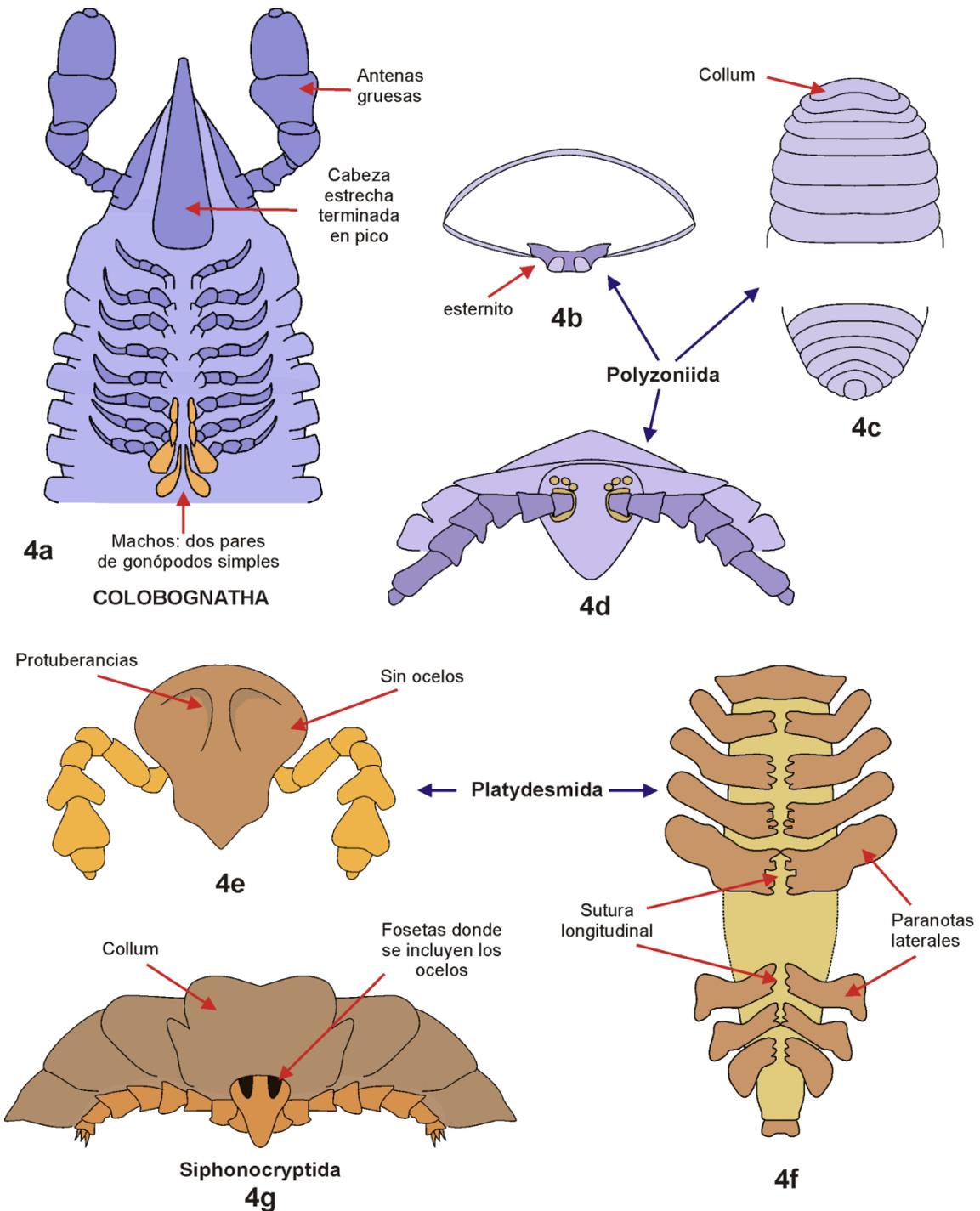
### • **COLOBOGNATHA** (fig. 4a)

Los machos presentan dos pares de gonópodos simples en los segmentos 7º y 8º. Poseen glándulas defensivas o repugnatorias a los lados del cuerpo y carecen de gnathoquilario. Presentan una cabeza estrecha, sin órganos de Tömösvary y con no más de dos pares de ocelos. Comprende cuatro órdenes de los que tres tienen representantes en el área de estudio: **Platydesmida**, **Polyzoniida** y **Siphonocryptida** (fig. 7).



**Fig. 3. Aspecto de varios tipos de Diplopoda:** 3a) Especies de cuerpo blando, con sedas que forman penachos: Subclase Penicillata, con un solo orden: Polyxenida. 3b) y 3c) Milpiés típico, de aspecto alargado y cuerpo cilíndrico muy calcificado; orden Julida. 3d) Cuerpo esférico típico de un diplópodo del orden Glomerida. 3e) Especies de cuerpo alargado y flexible, poco calcificado. Superórden Colobognatha, orden Polyzoniida. 3f) Ejemplar de milpiés Polydesmida con salientes laterales característicos. 3g) Platydesmida sp., exótico. 3h) *Ommatoiulus rutilans* (Julida), España © Ferrán Turmo. 3i) Julida, España, © M<sup>a</sup> África de Sangenis. 3j) Chordeumatida sp., España © Endika Ussia. 3k) *Polydesmus* sp., España © M<sup>a</sup> África de Sangenis. 3l) Platydesmida: *Brachycibe* sp., Norteamérica © Gonzalo Giribet. 3m-3n) Polyxenida, exóticos © Gonzalo Giribet. 3o) Glomerida: *Glomeris intermedia*, Betanzos, España © Belén Amarante.

• El resto, un conjunto de cuatro superórdenes (con órdenes presentes en nuestro suelo) que no reúnen los caracteres anteriores (fig. 5): **Juliformia** (que comprende **Julida** y **Spirobolida**), **Merocheta** (orden **Polydesmida**), **Nematophorma** (órdenes **Callipodida** y **Chordeumatida**) y **Oniscomorpha** (orden **Glomerida**).

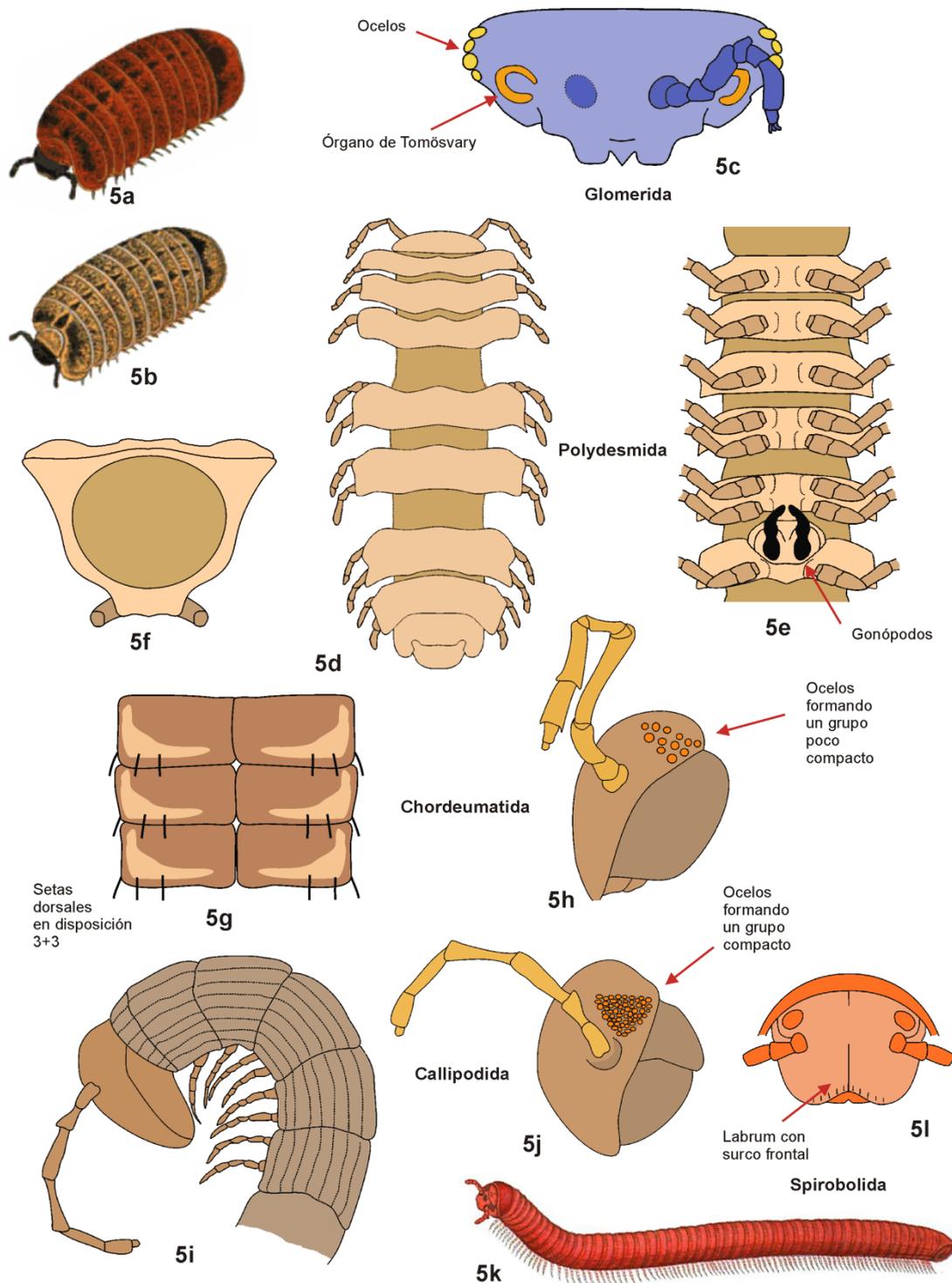


**Fig. 4. Colobognatha.** 4a) Aspecto típico de un macho, visión ventral. 4b-d): Polyzoniida: 4b) Esquema de diplosegmento en visión frontal. 4c) Cuerpo, visión dorsal. 4d) Cabeza, visión frontal. 4e-f): Platydesmida: 4e) Cabeza en visión frontal. 4f) Aspecto dorsal del cuerpo con terguitos divididos a lo largo del eje longitudinal del cuerpo. 4g) Siphonocryptida: cabeza en visión frontal. Adaptado de Miili-PEET (2014).

Basándonos en la clave de Miili-PEET (2014) para órdenes, podemos establecer las siguientes separaciones:

• **Colobognatha:**

1. Terguitos dorsalmente divididos a lo largo del eje longitudinal del cuerpo (fig. 4f), por un surco o ranura que puede aparecer como dos líneas longitudinales sin pigmento ..... 2
- Terguitos dorsalmente sin ranura longitudinal, aunque puede ser visible una sola línea media pigmentada o una pálida y fina sutura (fig. 4b-e) ..... **Polyzoniida**



**Fig. 5a-c:** Glomerida. **5a-b)** Aspecto del cuerpo. **5c)** Cabeza, visión frontal. **5d-f:** Polydesmida. **5d)** Aspecto del cuerpo, visión dorsal. **5e)** Cuerpo, visión ventral. **5f)** Diplosegmento, visión frontal. **5g-h:** Chordeumatida: **5g)** Terguitos y setas dorsales, en visión dorsal. **5h)** Cabeza, visión lateral. **5i-j:** Callipodida: **5i)** Cabeza y parte delantera del tronco, con estrías y crestas. **5j)** Cabeza, visión lateral. **5k)** Spirobolida: *Spirobolus sanguineus*, aspecto. **5l)** Cabeza de Spirobolida, visión frontal.

2. Ocelos u ojos ausentes; cabeza marcadamente más pequeña que el diámetro de los segmentos del tronco y con protuberancias sobre la base de las antenas (fig. 4f). Más de 35 diplosegmentos.....**Platydesmida**
- Cabeza pequeña y triangular, con 2 pares de ocelos en dos fosos negros arriba y entre las bases de las antenas (fig. 4g).....**Siphonocryptida**

Los tres órdenes de Colobognatha se tratan en este capítulo.

• Resto de órdenes:

1. Cuerpo con 22 segmentos o menos..... 2  
– Cuerpo con más de 22 segmentos..... 3
2. Cuerpo de los adultos con 12 diplosegmentos. *Collum* angosto y terguito del 2º diplosegmento muy ancho, cuerpo capaz de enrollarse formando una esfera. Órgano de Tömösvary grande y en forma de herradura; si presenta ocelos, están dispuestos en una hilera (fig. 5a-c, 3d, 3o) ..... **Glomerida** (capítulo 24)  
– Cuerpo de los adultos con 19 a 21 diplosegmentos. Sin ojos u ocelos (fig. 5d-f, 3f, 3k)..... **Polydesmida** (capítulo 28)
3. Terguitos dorsalmente divididos a lo largo del eje longitudinal del cuerpo, por un surco o ranura que puede aparecer como dos líneas longitudinales sin pigmento (en ocasiones es difícil de ver, especialmente en las de reducido tamaño; comprobar si se trata de Chordeumatida y si presenta cada terguito con una hilera transversal de setas con un arreglo de 3+3)..... 4  
– Terguitos dorsalmente sin ranura dorsal longitudinal; estructuras laterales (estipes) del *gnathochilarium* separadas por una línea media; primer par de patas de los machos corto, grueso y en forma de gancho; gonópodos no visibles (internos en el 7º diplosegmento) (fig. 1, 3b-c, 3h-i)..... **Julida** (capítulo 27)
4. Cuerpo de los adultos con 26 a 32 diplosegmentos, cada terguito con una hilera transversal de setas con un arreglo de 3+3; ocelos en un grupo poco compacto; cuerpo decreciendo gradualmente hacia el extremo posterior (fig. 5g-h, 3j) ..... **Chordeumatida** (capítulo 26)  
– Cuerpo de los adultos con más de 32 (40-60) diplosegmentos. Cuerpo normalmente con crestas y lomos (fig. 5i); *labrum* sin una sutura media visible; ojos con muchos ocelos y estos estrechamente empaquetados en grupos triangulares compactos con bordes marcados (fig. 5j) ..... **Callipodida** (capítulo 25)

Nota: Cuerpo liso, normalmente sin crestas ni lomos longitudinales; a lo sumo, una pálida línea media longitudinal en el dorso del cuerpo; *labrum* con una notable línea media frontal; gonópodos de los machos en el 7º diplosegmento y retraídos dentro del cuerpo..... **Spirobolida** (no presente, pero posible especie invasora) (fig. 5k, 5l).

SUBCLASE: PENICILLATA

## Orden Polyxenida

### 3. Introducción general

La subclase Penicillata Latreille, 1829 está compuesta por un solo orden presente en nuestra área de interés: Polyxenida Lucas, 1840 (fig. 6). Se trata de un grupo basal hermano de los restantes Diplopoda.

Los polixénidos son organismos de pequeño tamaño (entre 2 y 5 mm) que presenta un cuerpo blando sin incrustaciones calcáreas y recubierto de sedas dispuestas habitualmente en penachos o en series. El tronco está compuesto por 11 a 13 anillos visibles y menos de 17 pares de patas. Las mandíbulas carecen de dientes y los machos no presentan gonópodos.

La identificación del grupo es dificultosa, debido entre otras razones al pequeño tamaño de las especies.

El conocimiento de este grupo es limitado (Torralba & Outomuro, 2007). Los tres primeros registros de sendas especies para Portugal continental se publicaron en años recientes (Cardoso *et al.*, 2008; Kime & Enghoff, 2011).

Nguyen-Duy-Jacquemin & Geoffroy (2003) cifran en 159 el número mundial de especies válidas de este orden. Shear (2011) maneja unas cifras más modestas: 86. El orden se compone de cuatro familias de las que tres son europeas. Una revisión de la taxonomía de la subclase puede verse en: Condé & Nguren-Duy-Jacquemin (2008) y en Nguyen Duy-Jacquemin & Geoffroy (2003).

### 4. Clave de familias

1. Especies con 17 pares de patas; los dos últimos pares modificados en forma de paletas .... Synxenidae  
– Especies con 13 pares de patas ..... 2
2. Ocelos presentes (entre 6 y 8; en ocasiones menos). Extensiones laterales en palpos ..... Polyxenidae  
– Especies ciegas, sin extensiones laterales en palpos ..... Lophoproctidae

#### • Synxenidae Silvestri 1923

Una sola especie ibérica endémica de España: *Phryssonotus platycephalus* (Lucas, 1846), presente en Cataluña y Baleares.

Especie pigmentada con 17 pares de patas en un total de 12 segmentos (incluido collum y telson). Los últimos dos pares de patas modificados en forma de paletas. Ocelos presentes (8 a 11). Glándulas coxales en los machos en IX a XI. Con grandes expansiones laterales del gnatoquilario. Puede verse el detalle en Vadell (2010).

Son animales de movimientos rápidos que pueden dar pequeños saltos (gracias a sus patas posteriores).

En Cataluña ha sido capturada bajo restos de hojas y humus de *Quercus coccifera* y *Quercus ilex*. En Ibiza bajo restos de corteza suelta de *Juniperus oxycedrus* y *Juniperus phoenicea*, y en trampas de caída en un pinar de *Pinus halepensis* (Silvestri, 1923; Muller *et al.*, 2007; Vadell, 2010).

#### • Polyxenidae Lucas, 1840

Especies con 13 pares de patas. Ocelos presentes (en general entre 6 y 8, aunque pueden ser menos). Glándulas coxales en los machos en VIII a IX. Expansiones laterales de palpos más cortas que en Synxenidae.

Polyxenida se distribuye por todo el continente. Cinco especies presentes en el área geográfica de interés, dos en la región iberoibérica y cuatro en los archipiélagos macaronésicos, incluyendo dos especies canarias endémicas descritas recientemente (Nguren-Duy-Jacquemin, 1996). Presenta dos géneros: *Polyxenus* (3 especies) y *Macroxenus* (2 especies). *Polyxenus lagurus* es la especie más común y con mayor rango geográfico. Está presente en la Península Ibérica, Baleares y Azores. Normalmente se le encuentra bajo la corteza de árboles muertos, entre la hojarasca y raíces o bajo piedras y líquenes (Blower, 1985). También ha sido citada de nidos de aves. En ocasiones las poblaciones pueden alcanzar niveles muy elevados [por ejemplo, *P. lagurus* en suelos de un pinar de Barcelona: 376 ejemplares/m<sup>2</sup> (Miquel *et al.*, 2000)]. Como ya se ha mencionado en Historia Natural, *P. lagurus* puede tener dos formas, una bisexual, en la que no existe apareamiento, siendo la fecundación indirecta, y otra partenogenética. La transferencia de espermatozoides en *Polyxenus* es muy parecida a la observada en ciertos pseudoescorpiones. Los dos gonoporos están localizados en los extremos de dos papilas situadas en las bases del segundo par de patas. El macho hila una pequeña red de filamentos en zigzag, sobre la cual pone dos espermatóforos. Junto a ellos coloca unos hilos de seda impregnados de feromonas que atraen a las



**Fig. 6. Polyxenida:** **6a:** *Polyxenus lagurus*, hábitus. **6b:** seda típica. **6c:** *Macroxenus enghoffi* Nguren Duy-Jacquemin, 1996 © Publicacions Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, París. **6d:** *Polyxenus* sp., Teruel, © Jacint Cerdà. **6e:** *Polyxenus* sp. Rivas-Vaciamadrid, Madrid, © Juan Carlos Campos. **6f-h:** *Polyxenus lagurus*, Asturias, © Antonio Torralba. **6f:** aspecto dorsal. **6g:** aspecto ventral; **6h:** detalle, ventral. **6i-j:** *Lophoprotus* sp., Barcelona © Jordi Clavell, Biodiversidad virtual. **6k-l:** *Polyxenida* sp., especies exóticas © Gonzalo Giribet.

hembras, las cuales, al entrar en contacto con los hilos los siguen hasta los espermatóforos, que introduce en las vulvas. Otros machos, que también parecen ser atraídos, utilizarán este sistema para destruir los espermatóforos de otros competidores y colocar los propios, todo lo cual parece asegurar que el esperma sea siempre fresco.

• **Lophoproctidae Silvestri 1897**

Especies con 13 pares de patas. Ciegos y sin glándulas coxales en los machos, ni expansiones laterales en los palpos.

Lophoproctidae se distribuye por el Mediterráneo europeo y presenta tres especies continentales pertenecientes a dos géneros, así como una subespecie, *Lophoproctinus inferus* ssp. *maurus* Marquet & Conde, 1950, endémica de Canarias (Nguyen Duy-Jacquemin, 1996).

En la Tabla I se presenta un resumen numérico de este orden y en la Tabla II el listado de especies presentes en nuestra área geográfica.

**Tabla I. Número de especies del orden Polyxenida presentes en diferentes áreas geográficas.**

Familia	Mundo <sup>1</sup>	Europa <sup>2</sup>	Territorio IDE@	Francia <sup>2</sup>	Italia <sup>2</sup>	Grecia <sup>2</sup>
Synxenidae	8	1	1	–	1	–
Polyxenidae	47	13	5	3	3	6
Lophoproctidae	30	5	3	3	4	–
<b>Totales</b>	<b>86</b>	<b>19</b>	<b>9</b>	<b>6</b>	<b>8</b>	<b>6</b>

FUENTE DE LOS DATOS: <sup>1</sup>Shear (2011); <sup>2</sup>Kime & Enghoff (2011)

**Tabla II. Especies presentes en el área geográfica ibérica y archipiélagos macaronésicos.**

AZO: Azores; BAL: Baleares; CAN.: Canarias; ESP España peninsular; SAL: Islas Salvajes; MAD: Madeira; POR.: Portugal continental; ●: Presencia. (e): especie o subespecie endémica.

Especie	ESP	BAL	POR	CAN	AZO	MAD	SAL
<b>Familia: Synxenidae</b>							
<i>Phryssonotus platycephalus</i> (Lucas, 1846)	●	●	–	–	–	–	–
<b>Familia: Polyxenidae</b>							
<i>Macroxenus rubromarginatus</i> (Lucas, 1846)	–	–	●	–	–	–	–
<i>Macroxenus enghoffi</i> Nguyen Duy-Jacquemin, 1996	–	–	–	● (e)	–	–	–
<i>Polyxenus lagurus</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	●	–	●	–	–
<i>Polyxenus fasciculatus</i> Say, 1821	–	–	–	●	–	●	●
<i>Polyxenus oromii</i> Nguyen Duy-Jacquemin, 1996	–	–	–	● (e)	–	–	–
<b>Familia: Lophoproctidae</b>							
<i>Lophoproctinus inferus</i> (Silvestri, 1903)	–	●	–	–	–	–	–
<i>Lophoproctinus inferus</i> ssp. <i>maurus</i> Marquet & Conde, 1950	–	–	–	● (e)	–	–	–
<i>Lophoproctus jeanneli</i> (Brolemann, 1910)	●	●	–	–	–	–	–
<i>Lophoproctus pagesi</i> Conde, 1982	–	●	● <sup>1</sup>	–	–	–	–
<b>Totales</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

FUENTE DE LOS DATOS: Fauna Europaea (Enghoff, 2014). <sup>1</sup> *Lophoproctus* cf. *pagesi* Condé, 1982 es citado de una cueva en Parque Natural da Arrábida (Cardoso *et al.*, 2008).

## SUBCLASE CHILOGNATHA

## SUPERORDEN: COLOGNATHA

Diplópodos con la cabeza y cuerpo aplastados dorso-ventralmente, con la cápsula cefálica angulosa, picuda, terminada en punta, a veces plegada bajo el primer segmento. Terguitos con expansiones laterales. Pleuritos plegados ventralmente, visibles, pero unidos a los terguitos. Esternitos completamente independientes. Cada par de patas espaciadas, separadas por una proyección del esternito.

Son milpiés lentos que viven bajo materia vegetal en descomposición, en ambientes húmedos. Tienen una reducida capacidad para enrollarse.

Está compuesto por tres órdenes: Polyzoniida, Platydesmida y Siphonocryptida, que pueden separarse según la clave expuesta anteriormente.

## Orden Polyzoniida

### 5. Introducción y diagnosis

Frente de la cabeza reducido y triangular en forma de pico (fig. 4a). Presentan 2 a 3 ocelos en cada lado de la cabeza, que tiene el aspecto de la figura 4d. Animales mucho más anchos que gruesos o altos (fig. 4c), con la parte dorsal convexa y la ventral plana o casi (fig. 4b). El cuerpo sin ranura dorsal longitudinal, aunque puede ser visible una sola línea media pigmentada o una pálida y fina sutura. Los machos adultos con ocho pares de patas caminadoras antes de los gonópodos, que son simples en su estructura pero dobles (presenta dos pares).

Pequeño orden de Diplopoda con tres familias, de las que dos son indígenas de Europa (fig. 7a-d). La tercera familia también ha sido citada esporádicamente como especie exótica invasora en invernaderos. En Europa se han registrado 12 especies (Tabla III), de las que solo tres están presentes en la Península Ibérica (Tabla IV), no conociéndose de los archipiélagos macaronésicos. Las tres especies ibéricas pertenecen a la familia Hirudisomatidae. Las tres especies parecen ser endémicas: *Hirudisoma getschmanni* (Karsch, 1880) de la Cornisa Cantábrica española, *Hirudisoma pyrenaeum* (Ribaut, 1908) de los Pirineos españoles y franceses e *Hirudisoma vachoni* Mauries, 1964 de todo Portugal. *H. latum* (Ribaut, 1908) es endémica de los Pirineos centrales y occidentales, pero de momento solo ha sido citada de la vertiente francesa. Por el contrario, la especie *Polyzonium germanicum* Brandt, 1837, de la que se ha descrito una subespecie atlántica ocupa prácticamente toda Europa excepto la Península Ibérica. *Hirudisoma* se diferencia de *Polyzonium* en que el anillo terminal o telson no es visible dorsalmente y los penes son cortos.

Tabla III. Número de especies del orden Polyzoniida presentes en diferentes áreas geográficas.

Grupo	Mundo <sup>1</sup>	Europa <sup>2</sup>	Territorio IDE@	Francia <sup>2</sup>	Italia <sup>2</sup>	Grecia <sup>2</sup>
Orden Polyzoniida	74	12	3	4	5	1
Familia Hirudisomatidae	20	9	3	3	3	1

FUENTE DE LOS DATOS: <sup>1</sup> Shear (2011); <sup>2</sup> Kime & Englhoff (2011)

Tabla IV. Especies presentes en el área geográfica ibérica y archipiélagos macaronésicos.

AZO: Azores; BAL: Baleares; CAN.: Canarias; ESP España peninsular; SAL: Islas Salvajes; MAD: Madeira; POR.: Portugal continental; X: Presencia. (e): especie o subespecie endémica.

Especie	ESP	BAL	POR	CAN	AZO	MAD	SAL
<b>Familia Hirudisomatidae</b>							
<i>Hirudisoma getschmanni</i> (Karsch, 1880)	●	–	–	–	–	–	–
<i>Hirudisoma pyrenaeum</i> (Ribaut, 1908)	●	–	–	–	–	–	–
<i>Hirudisoma vachoni</i> Mauries, 1964	–	–	●	–	–	–	–
<b>Totales</b>	<b>2</b>	<b>–</b>	<b>1</b>	<b>–</b>	<b>–</b>	<b>–</b>	<b>–</b>

FUENTE DE DATOS: Fauna Europaea.

Existen dos revisiones importantes y recientes de este orden: Kurnik & Thaler (1989) y Shelley (1997).



**Fig. 7. Diplópodos Colobognatha:** **7a)** Polyzoniida sp., Chile © Gonzalo Giribet. **7b)** Polyzoniida sp., U.S.A., © Francis, www.Flickr.com, Licencia Creative Commons 2.0. **7c)** Polyzoniida sp., Australia © Gonzalo Giribet. **7d)** Polyzoniida: *Octoglena sierra*, U.S.A. © Marshall Hedin. **7e)** Platydesmida: *Brachygybe lecontii*, © Marshall Hedin. **7f)** Platydesmida: *Gosodesmus* sp., © Marshall Hedin. **7g-h)** Syphonocryptida: *Hirudicryptus canariensis* (Loksa, 1967), Canarias © Pedro Oromí.

## Orden Platydesmida

### 6. Introducción y diagnosis

Cabeza más pequeña que el diámetro de los segmentos del cuerpo. Sin ocelos. Presenta unas protuberancias sobre la base de las antenas (fig. 4e). Cuerpo formado por más de 35 segmentos, con terguitos divididos dorsalmente a lo largo del eje longitudinal por un surco o ranura, con paranotas laterales bien visibles (fig. 4f). Machos adultos con ocho pares de patas caminadoras entre la cabeza y los gonópodos. Aspecto como en fig. 7e-f.

Se trata de un pequeño orden de Diplopoda holárticos generalistas, con una sola familia presente en Europa (Andrognathidae), y media docena de especies (ver Tabla V). Sólo una especie, *Fioria demangei* Mauriès 1964, se encuentra citada del Algarve de Portugal, de donde fue descrita, constituyendo, de momento, un endemismo ibérico. No obstante, Kime & Englhoff (2011) señalan que al menos dos especies ibéricas más están pendientes de descripción.

Tabla V. Número de especies del orden Platydesmida presentes en diferentes áreas geográficas.

Grupo	Mundo <sup>1</sup>	Europa <sup>2</sup>	Territorio IDE@	Francia <sup>2</sup>	Italia <sup>2</sup>	Grecia <sup>2</sup>
Orden Platydesmida	63	6	1	1	3	3
Familia Andrognathidae	32	6	1	1	3	3

FUENTE DE LOS DATOS: <sup>1</sup> Shear (2011); <sup>2</sup> Kime & Englhoff (2011).

## Orden Siphonocryptida

### 7. Introducción y diagnosis

Cabeza pequeña y triangular, con dos pares de ocelos en dos fosos negros situados en la parte superior entre las antenas (fig. 4g). Cuerpo de los adultos con más de 32 diplosegmentos, con los terguitos divididos dorsalmente a lo largo del eje longitudinal por un surco o línea. Machos adultos con ocho pares de patas caminadoras antes de los gonópodos, con las patas posteriores del 7º diplosegmento y las anteriores del 8º modificadas.

*Hirudicryptus canariensis* (Loksa, 1967) (fig.7g-h) es la única especie del orden presente en Europa. Es un endemismo macaronésico, solo conocido de Canarias y Madeira. Probablemente se trata de una especie de distribución relictiva. Las otras cinco especies del orden (Tabla VI) han sido descritas en los últimos años de regiones tan lejanas como Taiwan, Nepal, Molucas y Sumatra. Una revisión de la familia Siphonocryptidae puede consultarse en Englhoff & Golovatch (1995).

Tabla VI. Número de especies del orden Siphonocryptida presentes en diferentes áreas geográficas.

Grupo	Mundo <sup>1</sup>	Europa <sup>2</sup>	Territorio IDE@	Francia <sup>2</sup>	Italia <sup>2</sup>	Grecia <sup>2</sup>
Siphonocryptida	6	1	1	–	–	–
Siphonocryptidae	6	1	1	–	–	–

FUENTE DE LOS DATOS: <sup>1</sup> Shear (2011); <sup>2</sup> Kime & Englhoff (2011).

## 8. Recomendaciones generales sobre la Clase Diplopoda

Textos clásicos todavía vigentes son por ejemplo Attems (1926), Verhoeff (1932) y Manton (1977).

Sobre morfología puede consultarse Demange (1981), Hopkin & Read (1992), De la Fuente (1994), Vicente (2004) y Brusca & Brusca (2005), entre otros. A estas obras pueden sumarse el volumen de la fauna de Francia, ya antiguo pero accesible *on line* (Brölemann, 1935), y el relativo a la fauna del Reino Unido (Blower, 1985). Sobre la fauna catalana puede consultarse Vicente (1986).

El sitio web MILLI PEET del The Field Museum de Chicago ofrece una introducción, claves de órdenes y diversos documentos sobre milpiés de todo el mundo.

Es inminente (con previsión para junio de 2015) la publicación del segundo volumen de *The Myriapoda. Treatise on Zoology. Anatomy, Taxonomy, Biology*, editado por Alessandro Minelli (el vol.1 se publicó en 2011 y está dedicado a Chilopoda, Pauropa y Symphyla). Probablemente será un compendio esencial sobre el grupo.

Algunos resúmenes o compendios de los conocimientos sobre Diplopoda (taxonomía, filogenia, ecología) pueden verse en Sierwald & Bond (2007), Bueno-Villegas *et al.* (2004) especialmente para Centroamérica, Lawewnce (1984) para Sudáfrica y para la clasificación y listado de familias en Shelley (2003).

Sobre biología de Diplopoda el libro de Hopkin & Read (1992) es un amplio y detallado compendio.

Trabajos sobre ecología del orden pueden consultarse, por ejemplo, en Crawford (1979, 1992), y sobre historia natural en Schömann (1956), Meidell (1970) y Karamaouna (1990), así como David & Couret (1983, 1984) y Murakami (1962, 1963).

Sobre distribución Golovatch & Kime (2009) recopilan la información básica sobre los patrones de distribución de Diplopoda. El vol. I del *Atlas of Euroean Millipedes (Class Diplopoda)* (Kime & Enghoff, 2011) recoge toda la información disponible sobre la subclase Peniciliata (Polyxenida), Colobognatha (Platydesmida, Siphonocryptida y Polyzoniida) y Glomerida, Callipodida y Polydesmida. Los siguientes volúmenes II y III, pendientes de publicar, estarán dedicados a Julida y Chordeumatida. En Internet puede consultarse *Fauna Europaea* (Enghoff, 2014). Entre los diversos trabajos locales puede mencionarse el relativo a las especies de Canarias: Arndt *et al.* (2008), Izquierdo *et al.* (2004, actualizado a 2009), Azores (Borges *et al.*, 2005) y Madeira (Borges *et al.*, 2008), así como Rebolledo & Enghoff (2014) para la fauna cavernícola de Portugal.

Respecto a fósiles, además de las citadas en el apartado previo, véase Kraus & Brauckmann (2003) y Melic & Grustán (1996).

Sobre Polyxenida, además de las referencias citadas en el apartado correspondiente existe una pequeña biblioteca on line en *Bibliographie Polyxenida* (<http://www.sylvestris.org/polyxenida/biblio.htm>).

## 9. Referencias

- ALMOND, J. E. 1985a. The Silurian-Denobian fossil record of the Myriapoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **309**: 227-237.
- ALMOND, J. E. 1985b. Les Arthropleurides du Stephanien de Montceau-Les-Mines, France. *Bulletin Société d'Historie Naturelle d'Autun*, **115**: 59-60.
- ARNDT, E., H. ENGHOFF & J. SPELDA 2008. Millipedes (Diplopoda) of the Canarian Islands: Checklist and key. *Vieraea*, **36**: 1-28.
- ATTEMS, C. G. 1926. Myriapoda. In *Handbuch der Zoologie* 4(1), ed. W. Kuckenthal, T. Krumbach, pp. 1-238. Berlin: Walter de Gruyter
- BAKER, G. H. 1985. Predators of *Ommatoiulus morelei* (Lucas) (Diplopoda: Iulidae) in Portugal and Australia. *Journal of the Australian Entomological Society*, **24**: 247-252.
- BLOWER, G. 1985. *British Millipedes (Diplopoda)*. Linn. Soc. Londres, Synopsis British Fauna (n. s.) 35, 242 pp.
- BORGES, P. A. V., R. CUNHA, R. GABRIEL, A.F. MARTINS, L. SILVA & V. VIEIRA (eds.) 2005. A list of the terrestrial fauna (Mollusca and Arthropoda) and flora (Bryophyta, Pterodophyta and Spermatophyta) from the Azores. Direcção Regional do Ambiente and Universidade dos Açores, Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada, 318 pp. Accesible (2014) en: [http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes\\_Check\\_List\\_Azores.pdf](http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes_Check_List_Azores.pdf)
- BORGES, P. A. V., C. ABREU, A. M. F. AGUIAR, P. CARVALHO, R. JARDIM, I. MELO, P. OLIVEIRA, C. SÉRGIO, A. R. M. SERRANO & P. VIERIA (eds.) 2008. A list of the terrestrial fungi, flora and fauna of Madeira and Selvagens archipiélagos. Direcção Regional do Ambiente da Madeira and Universidades dos Açores, Funchal and Angra do Heroísmo. 438 pp. Accesible (2014) en: [http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes\\_Listagem%20dMadeira%20e%20Selvagens.pdf](http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/publicacoes_Listagem%20dMadeira%20e%20Selvagens.pdf)
- BRÖLEMANN, H. W. 1935. *Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I)*. Faune de France, 30. Lechavalier, París, 368 pp. Accesible (2014) en: <http://www.fanedefrance.org/bibliotheque/docs/H.W.BROLEMAN%28FdeFr29%29Myriapode.diplopodes1.pdf>
- BRUSCA, R. C. & G. J. BRUSCA. 2005. 18. Filo Artrópodos: los miriápodos (ciempiés, milpiés y afines). En: *Invertebrados*. McGraw-Hill- Interamericana. (2ª ed.). Pp. 691-706.
- BUENO-VILLEGAS, J. P. SIERWALD & J. E. BOND 2004. 22 Diplopoda. En: J. E. Llorente Bousquets, J.J. Morrone, O. Yáñez Ordóñez & I. Vargas Fernández: *Biodiversidad, taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Volumen IV. UNAM, México D.F.: 569-599.

Clase: <b>Diplopoda</b>	Órdenes <b>Polyxenida, Polyzoniida, Platydesmida y Siphonocryptida</b>	<b>Manual</b>
-------------------------	--	---------------

- CARDOSO, P., M. NGUYEN DUY-JACQUEMIN & F. RASTEIRO 2008. New and first records of Polyxenida (Diplopoda: Penicillata) from Portugal. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **42**: 360. Accesible (2014) en: [http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/PDF/BOLN42/360\\_BSEA42NBPolyxenida.pdf](http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/PDF/BOLN42/360_BSEA42NBPolyxenida.pdf)
- CONDÉ, B. & M. NGUYEN DUY-JACQUEMIN 2008. Classification actuelle des diplopodes Pénicillates (Myriapodes) avec nouvelles définitions des taxa. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 2008, **133**(4): 291-302.
- CRAWFORD, C. S. 1979. Desert millipedes: a rationale for their distribution. – In: Camatini, M. (ed.): *Myriapod Biology*. – Academic Press, London: 171-181.
- CRAWFORD, C. S. 1992. Millipedes as model detritivores. – *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, Suppl. **10**: 277-288.
- DAVID, J. F. & T. COURET 1983. Le développement post-embryonnaire en conditions naturelles de *Polyzonium germanicum* (Brandt) (Diplopoda, Polyzoniidae) les cinq premières stades. *Bulletin du Muséum National de Histoire Naturelle*, ser. IV, **5A**: 585-590.
- DAVID, J. F. & T. COURET 1984. Le fin du développement post-embryonnaire en conditions naturelles de *Polyzonium germanicum* (Brandt) (Diplopoda, Polyzoniidae). *Bulletin du Muséum National de Histoire Naturelle*, ser. IV, **6A**: 1067-1076.
- DE LA FUENTE, J. M. 1994. 19. Miriápodos. En *Zoología de artrópodos*. Interamericana McGraw-Hill. Diplopoda: pp. 300-313.
- DEMANGE, J. M. 1981. *Les mille-pattes Myriapodes*. Ed. Boubée, París. 284 pp.
- EDGEcombe, G. D. 2011. Chapter 1: Phylogenetic relationships of Myriapoda. In: *The Myriapoda. Treatise on Zoology – Anatomy, taxonomy, Biology*. (A. Minelli ed.), Brill. Leiden, Boston. Pp. 1-20.
- EISENBEIS, G. & W. WICHARD 1987. *Atlas on the biology of soil arthropods*. Springer-Verlag, Berlin.
- EISNER, T., D. ALSOP, K. HICKS & J. MEINWALD 1978. Defensive secretions of millipedes. In *Arthropods venoms*. Handbook of Pharmacology, nº 48. Ed. S. Bettini. Pp. 41-72. Springer Verlag, Berlín.
- ENGHOFF, H. 1984. Phylogeny of millipedes – a cladistic analysis. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **22**: 8-26.
- ENGHOFF, H. 2014. Diplopoda. *Fauna Europaea*. Accesible (2014) en: <http://www.fauaeur.org>
- ENGHOFF, H. & S. I. GOLOVATCH 1995. A revision of the Siphonocryptidae (Diplopoda, Polyzoniida). *Zoologica Scripta*, **24**: 29-41.
- ENGHOFF, H., C. SUTCHARIT & S. PANHA 2007. The shocking pink dragon millipede, *Desmoxytes purpuresea*, a colourful new species from Thailand (Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Zootaxa*, **1563**: 31-36. Accesible (2014) en: [http://zoologi.snm.ku.dk/zm\\_billeder\\_container/enghoff.pdf](http://zoologi.snm.ku.dk/zm_billeder_container/enghoff.pdf)
- GIRIBET, G., S. RICHTER, G. D. EDGEcombe & W. C. WHEELER 2005. The position of crustaceans within Arthropoda – evidence from nine molecular loci and morphology. In: S. Koenemann & R. Jenner (eds.), *Crustacea and artrópodos relationships*. *Crustacean Issues*, **16**: 307-352.
- GOLOVATCH, S. I. & R. D. KIME 2009. Millipede (Diplopoda) distributions: A review. *Soil organisms*, **81**(3): 565–597. Accesible (2014) en: [http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/soil\\_organisms/volume\\_81\\_3/24\\_golovatch.pdf](http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/soil_organisms/volume_81_3/24_golovatch.pdf)
- HOPKIN, S. P. & H. J. READ 1992. *The Biology of Millipedes*. Oxford University Press. Oxford. 233 pp.
- IZQUIERDO, I., J. L. MARTÍN, N. ZURITA & M. ARECHAVALETA (eds.). 2004. Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres). Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. 500 pp. Actualizada a 2009. Accesible (2014) en: <http://www.gobierno.decanarias.org/medioambiente/piac/descargas/Biodiversidad/documentos-interes/listados-especies/Publicaciones-Lista-terrestres-2009.pdf>
- KANIA, G. & H. TRACZ 2005. Mass occurrence and migration of *Ommatoiulus sabulosus* (Linnaeus, 1758) (Diplopoda: Julida: Julidae) in Poland. *Peckiana*, **4**: 57-66. Accesible (2014) en: [http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/peckiana/volume\\_2005/05\\_kania.pdf](http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/peckiana/volume_2005/05_kania.pdf)
- KARAMAOUNA, M. 1990. Aspects of ecology of *Polyxenus lagurus* in Mediterranean conifer formations of Greece (Diplopoda: Penicillata). In: *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodology* (Ed. A. Minelli): 225-264. E.J. Brill, Leiden.
- KIME, R. D. & H. ENGHOFF 2011. *Atlas of European millipedes (Class Diplopoda). Volume I. Orders Polyxenida, Glomerida, Platydesmida, Siphonocryptida, Polyzoniida, Callipodida, Polydesmida*. Fauna Europea evertibrata, Pensoft, Sofia-Moscú, 282 pp.
- KRAUS, O. & C. BRAUCKMANN 2003. Fossil giants and surviving dwarfs. Arthropleurida and Pselaphognatha (Atelocerata, Diplopoda): characters, phylogenetic relationships and construction. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg*, Neue Folge **40**: 5-50.
- KURNIK, I. & K. THALER 1989. Über Verbreitung und Taxonomie von Colobognatha der Alpen (Diplopoda, Polyzoniida). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft*, **62**: 183-198.
- LAWENCE, R.F. 1984. *The Centipedes and Millipedes of Southern Africa*. A.A. Balkema, Rotterdam / Boston, 148 pp.
- MANTON, S. M. 1977. *The Arthropoda. Habits, Functional Morphology and Evolution*. Clarendon Press, Oxford: 527 pp.
- MEIDELL, B. A. 1970. On the distribution, sex ratio, and development of *Polyxenus lagurus* (L.) in Norway. *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, **17**: 147-152.
- MELIC, A. & D. GRUSTÁN 1996. El registro fósil de un grupo heterogéno: Myriapoda. *Boln S.E.A.*, **16**: 113-124. Accesible (2014) en: [http://www.sea-entomologia.org/PDF/BOLETIN\\_16/B16-012-113.pdf](http://www.sea-entomologia.org/PDF/BOLETIN_16/B16-012-113.pdf)
- MILLE PEET 2014. *Mille Peet*. The Field Museum. Chicago. Accesible (2014) en: <http://www.fieldmuseum.org/science/microsites/milli-peet-class-diplopoda/milli-peet-millipedes-made-easy/milli-peet>

Clase: <b>Diplopoda</b>	<b>Órdenes Polyxenida, Polyzoniida, Platydesmida y Siphonocryptida</b>	<b>Manual</b>
-------------------------	--	---------------

- MIQUEL, C., A. SERRA & E. MATEOS 2000. A soil population of *Polyxenus lagurus* in a Mediterranean forest (Diplopoda, Penicillata: Polyxenida). En: Wytwer, J. & S. Golovatch (eds.), *Progress in Studies on Myriapoda and Onychophora*. Warszawa, XIV + 396 pp., *Fragmenta Faunistica*, **43** (Suplem.): 371-382.
- MÜLER, C., A. SOMBKE & J. ROSENBERG 2007. The fine structure of the eyes of some bristly millipedes (Penicillata, Diplopoda): Additional support for the homology of mandibulate ommatidia. *Arthropod Structure & Development*, **36**: 463-476.
- MURAKAMI, Y. 1962. Post embryonic development of the common Myriapoda of Japan. XI. Life history of *Bazillozonium nodulosum* (Colobognatha, Platydesmidae). *Zoological Magazine (Tokyo)*, **71**: 250-255.
- MURAKAMI, Y. 1963. Post embryonic development of the common Myriapoda of Japan. XIII. Life history of *Bazillozonium nodulosum* Verhoeff (Colobognatha, Platydesmidae). *Zoological Magazine (Tokyo)*, **72**: 40-47.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. 1996. Systématique et biogéographie des diplopedes pénicillates des Îles Canaries e du Cap Vert. En: Geoffroy, J.J., J.P. Mauriès & M. Nguyen Duy-Jacquemin (eds.), *Acta Myriapodologica. Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, **169**: 113-126.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. & J. J. GEOFFROY 2003. A revised comprehensive checklist, relational database, and taxonomic system of reference for the bristly millipedes of the world (Diplopoda, Polyxenida). *Afr. Invertebr.*, **44**: 89-101.
- REBOLEIRA, A. S. P. S. & H. ENGHOFF 2014. Millipedes (Diplopoda) from caves of Portugal. *Journal of Cave and Karst Studies*, v. **76**, no. 1, p. 20-25. DOI: 10.4311/2013LSC0113
- RODRIGUEZ, M. E., C. VICENTE & J. F. GALLARDO LANCHO 1999. Actividad de *Ommatoiulus cervinus* (Diplopoda) en la descomposición de hojarasca de *Quercus pyrenaica* en la Sierra de Gata (provincia de Salamanca, España). *Orsis*, **14**: 51-67.
- SCHÖMANN, K. 1956. Zur Biologie von *Polyxenus lagurus* (L. 1758). *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, **84**: 195-256.
- SHEAR, W. 2011. Class Diplopoda de Blainville in Gervais, 1844. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, **3148**: 159-164. Accesible (2014) en: <http://www.mapress.com/zootaxa/2011/zt03148p164.pdf>
- SHELLEY, R. M. 1997. The milliped family Polyzoniidae in North America, with a classification of the global fauna (Diplopoda Polyzoniida). *Arthropoda Selecta*, **6**(3-4): 3-34.
- SHELLEY, R.M. 2003. A revised, annotated, family-level classification of the Diplopoda. *Arthropoda Selecta*, **11**(3): 187-207. Accesible (2014) en: [http://zmmu.msu.ru/files/images/spec/journals/11\\_3%20187\\_207%20Shelley.pdf](http://zmmu.msu.ru/files/images/spec/journals/11_3%20187_207%20Shelley.pdf)
- SIERWALD, P. & J. E. BOND 2007. Current Status of the Myriapod Class Diplopoda (Millipedes): Taxonomic Diversity and Phylogeny. *Annual Review of Entomology*, **52**: 401-420.
- SILVESTRI, F. 1923. Notizia della presenza del genere *Synxenus* (Myriapoda Diplopoda) in Catalogna e descrizione di quattro specie. *Treballs del Museu de Ciències Naturals de Barcelona*, **4**(5): 5-15. Accesible (2014) en: <http://www.raco.cat/index.php/ButlletilCHN/article/view/231911>
- SOUTH AUSTRALIAN RESEARCH & DEVELOPMENT INSTITUTE 2010. *Portuguese millipedes*. Government of South Australia. 6 pp. Accesible (2014) en: [http://www.sardi.sa.gov.au/data/assets/pdf\\_file/0005/44888/millipedes.pdf](http://www.sardi.sa.gov.au/data/assets/pdf_file/0005/44888/millipedes.pdf)
- TORRALBA BURRIAL, A. & D. OUTOMURO 2007. Primera cita de *Polyxenus lagurus* (Linnaeus, 1758) (Diplopoda: Polyxenida) en Asturias (norte de España). *Boln. S.E.A.*, **40**: 384. Accesible (2014) en: [http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/PDF/BOLN40/384\\_BSEA40NBPolyxenusAsturias.pdf](http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/PDF/BOLN40/384_BSEA40NBPolyxenusAsturias.pdf)
- VADELL, M. 2010. Sobre la presencia de *Phryssonotus platycephalus* (Lucas, 1846) en el Archipiélago de Cabrera (Diplopoda: Polyxenida: Synxenidae). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, **53**: 85-92. Accesible (2014) en: <http://www.raco.cat/index.php/BolletiSHNBalears/article/view/260550>
- VERHOEFF, K.W. 1932. Klasse Diplopoda II. In *HG Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs* 5. 2. II. Leipzig, Ger.: Akad. Verlag., pp. 1073-2084.
- VICENTE, M. C. 2004. Diplópodos. En: *Curso Práctico de Entomología*. J.A. Barrientos (ed.). Asociación española de Entomología, CIBIO y Universitat Autònoma de Barcelona, Alicante y Bellaterra. Pp: 451-456.
- VICENTE, M. C. 1986. Els Diplopedes: Mil peus i afins. En: *Historia natural dels Països catalans. Artròpods I*. Enciclopedia Catalana, 9: 372-382.
- VOIGTLANDER, K. 2005. Mass occurrence and swarming behaviour of millipedes (Diplopoda: Julidae) in Eastern Germany. *Peckiana*, **4**: 181-187. Accesible (2014) en: [http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/peckiana/volume\\_2005/13\\_voigtlander.pdf](http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/peckiana/volume_2005/13_voigtlander.pdf)