

Clase PAUROPODA

Orden Pauropoda

M^a Teresa Domínguez Rodríguez

C/ Príncipe de Vergara, 280. 28016 Madrid (España)
tdomrod@gmail.com

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

La clase Pauropoda pertenece a la superclase Myriapoda, formando el grupo Progoneata con Symphyla y Diplopoda y el clado Diagnatha con Diplopoda. La mayoría de las especies tienen muy poco desarrolladas las piezas bucales. Son terrestres, ciegos y lucífugos. Presentan un color blanquecino o amarillento, más oscuro en algunas especies. El cuerpo consta de una cabeza, un tronco segmentado y un pigidio con una placa anal. El tronco posee de 9 a 11 pares de patas marchadoras en los adultos, con 5 o 6 artejos. La longitud del cuerpo oscila entre 0,4 y 2 mm (Fig. 1 y 4, Lámina fotográfica). Las aberturas genitales se sitúan entre el segundo par de patas en la zona ventral.

El pigidio anal consta de dos partes, una tergo-dorsal y otra externo-ventral; la placa anal, distinta específicamente, se encuentra bajo la parte dorsal del pigidio. El tronco posee terguitos con cinco pares de largas sedas táctiles o tricobotrios. Las zonas laterales reciben el nombre de pleuras. Las antenas son ramificadas y poseen un tallo segmentado.

Los paurópodos, al igual que los Symphyla, buscan biotopos húmedos, viven en grietas del suelo y entre hojarasca. Se alimentan de hongos o de sustancias semilíquidas resultantes de la descomposición de plantas o animales. Algunos son ágiles corredores de distancias cortas. Se han encontrado en todos los continentes salvo en la Antártida. No se ha aclarado la influencia que tienen en la modificación del suelo y, al parecer, no ejercen un efecto físico sobre el mismo.

La clase contiene un único orden: **Pauropoda**, y dos subórdenes Hexamerocerata y Tetramerocerata, el primero con una familia y un género y el segundo, con 11 familias y 45 géneros.

1.1. Morfología

La **cabeza** es pequeña, subtriangular (Fig. 2), con dos **antenas** birrámeas, tubulares con 4 o 6 segmentos. La cabeza permanece libre, salvo en la familia Eurypauropodidae, que está tapada por el primer **terguito**; su superficie presenta una cutícula lisa, pocas veces granulada. Está cubierta por **sedas** de formas y tamaños muy variables; éstas pueden ser cilíndricas, subcilíndricas, con forma de llama, afiladas, pubescentes, mazudas, etc. En Hexamerocerata las sedas se presentan dispersas, mientras que en Tetramerocerata hay variaciones: desde Pauropodidae, en que se sitúan en cuatro filas, a los Brachypauropodidae, donde se hallan dispersas por la superficie y en Afrauropodidae en los que hay una única seda localizada anteriormente entre las dos antenas.

La disposición de las sedas, formas, medidas, etc., son caracteres que se utilizan en sistemática.

Lateralmente se sitúan dos **órganos post-antenaes**, temporales o de Tömosvary redondeados u ovalados. Estos órganos sólo tienen funciones sensoriales, pues los paurópodos son ciegos. En algunas especies tienen forma de platillo o paraguas e incluso pueden sobresalir como extensiones en el margen; a veces poseen poros en su superficie o presentan vesículas y canales. Su extensión está delimitada en la mayoría de las especies por una línea bien definida. En Brachypauropodidae, estos órganos ocupan una posición más lateral que en el resto de paurópodos, de manera que, dorsalmente, sólo se aprecia una franja lateral estrecha de la que sobresale una formación vesicular unida al órgano y que se prolonga hacia adelante adoptando diversas formas según las diferentes especies, que ocasionalmente pueden

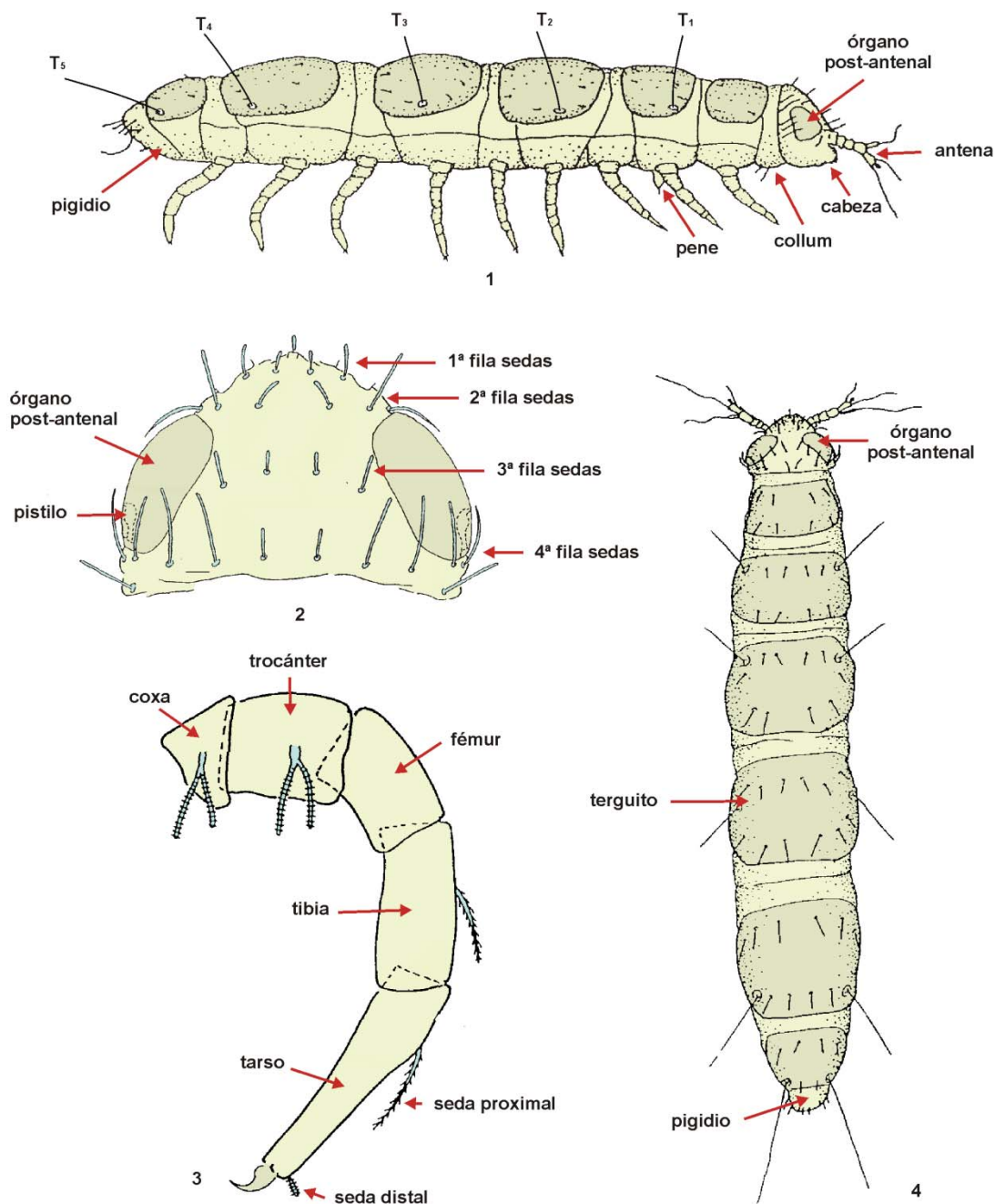


Fig. 1. Macho hipotético de un paurópodo (familia Pauropodidae), vista lateral; T₁ – T₅: tricobotrios. **Fig. 2.** Cabeza hipotética de un paurópodos sin las antenas (mayoría de géneros de Pauropodidae) (tomado de Scheller, 1988). **Fig. 3.** Pata hipotética (familia Pauropodidae). **Fig. 4.** Vista dorsal de un paurópodo (familia Pauropodidae) (tomado de Scheller, 1988).

extenderse hasta cerca de la boca (Scheller, 2011) (Fig. 7: a-f). Según Haupt (1979), estos órganos están inervados por el protocerebro y tienen una estructura de lente convexa; este autor (1971) les supuso un carácter higrorreceptor.

La boca presenta un par de mandíbulas endognatas que forman una sola unidad no segmentada y un par de maxilas. En la mayoría de los paurópodos tanto las mandíbulas como las maxilas no son fuertes, como sucede en los Tetramerocerata; en Hexamerocerata están más desarrolladas, ello está relacionado con el tipo de alimentación.

Las **antenas** de los paurópodos están formadas por cuatro artejos (Tetramerocerata) o por seis (Hexamerocerata) (Fig. 5). En los Tetramerocerata el artejo distal presenta dos **ramas**, una **tergal** y una **esternal**; la primera rama, se continúa por un **flagelo** (F₁) y la segunda posee dos flagelos, uno anterior (F₂) y otro posterior (F₃), uno o dos glóbulos pedunculados (g₁ y g₂) y una **seda** (q) o dos (la segunda seda sólo existe en el género *Rabadauopus*). El flagelo F₁ es el más largo, mientras que el F₂ generalmente es el más corto de los tres; en la parte basal, los flagelos presentan un ligero inflamamiento, a partir del cual, el flagelo está constituido por un tubo central, cuyo diámetro disminuye regularmente hacia

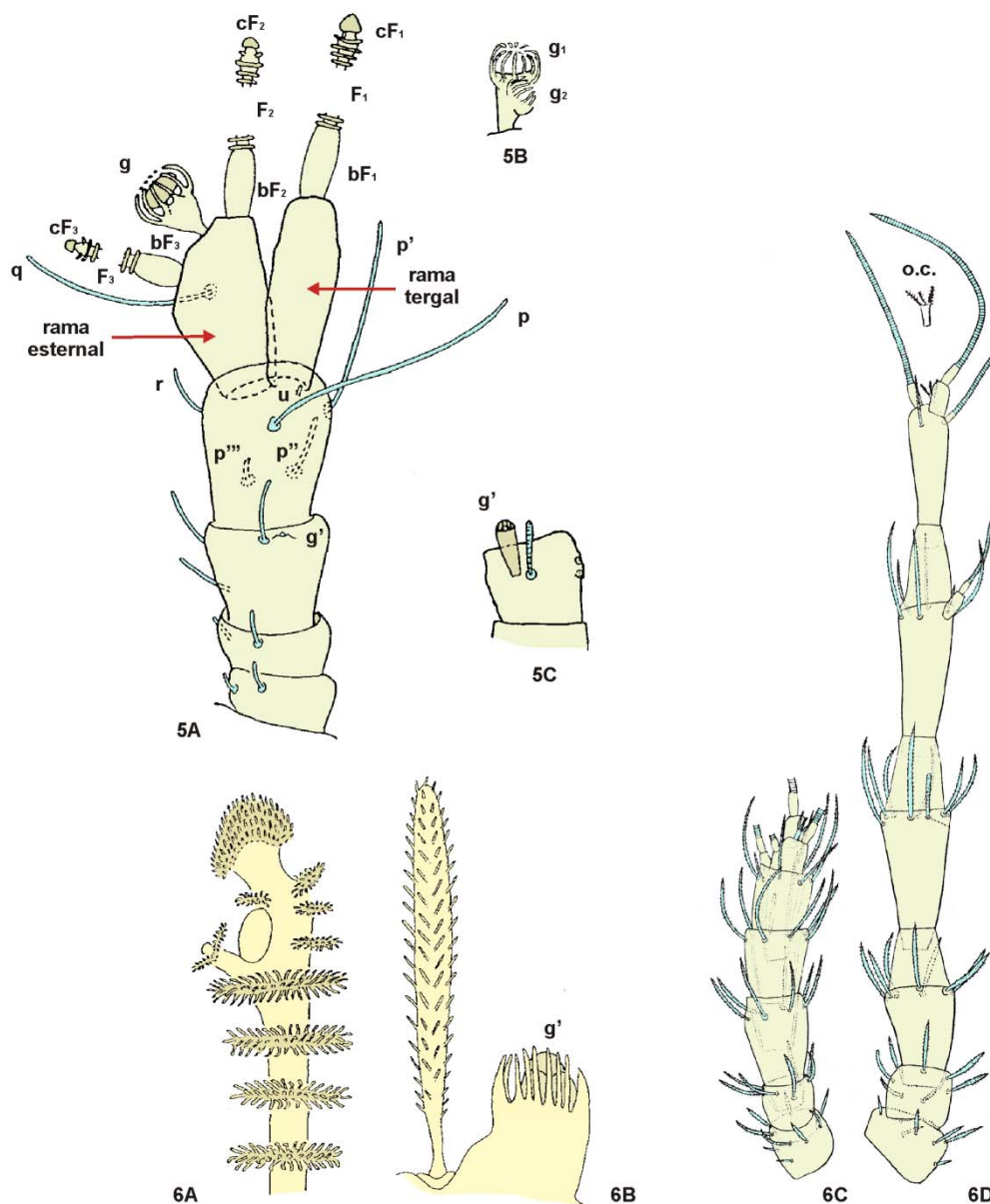


Fig. 5A. Antena hipotética de un paurópodo (familia Pauropidae, género *Allopauropus*), lado izquierdo, cara dorsal, F₁-F₃: flagelos; bF₁-bF₃: bases de F₁-F₃; cF₁-cF₃: cálices de F₁-F₃; g: glóbulo; g': glóbulo del tercer artejo; p, p', p'', p''', r, u, q: sedas. **5B.** Glóbulo antenal de *Polypaurosus falciferus* Scheller, 1973 (familia Pauropodidae); g₁: glóbulo principal; g₂: glóbulo secundario. **5C:** Glóbulo g' del tercer artejo antenal de *Rabadauropus millote* Remy, 1953. Fig. 5A tomada de Scheller, 1988; 5B: Scheller, 1973; 5C: de Remy, 1953. **Fig. 6A-B.** *Stylopauropus pedunculatus* Lubbock (Tetramerocerata, Pauropodidae). **A:** Extremo distal del flagelo F₁. **B:** Glóbulo g' del tercer artejo antenal. **6C-D.** *Millotauropus silvestri* Remy, 1953 (Hexamerocerata, Millotauropodidae). Antena izquierda. **C:** Contraída, cara esternal. **D:** Extendida, cara dorsal. o.c.: órgano de candelabro de la misma antena. Fig. 6A-B: de Massoud, 1969, esquemas realizados a partir de fotografías de microscopio de barrido; fig. 6C-D: de Remy, 1953.

el ápice, donde suele hincharse en una formación más o menos fusiforme, rematada por una especie de caperuza. Massoud (1969) ha puesto de manifiesto por medio del microscopio electrónico de barrido que la parte central presenta en toda su longitud unos elementos circulares en forma de disco y cada uno de ellos tienen en su periferia 2 ó 3 coronas superpuestas de excrecencias en forma de pequeños pelos con los extremos romos (Fig. 6).

El **glóbulo** presente en la rama esternal de la antena, posee un pedúnculo basal, subcónico o subcilíndrico que lo une a la antena, a continuación del cual se "abre" en una especie de corola formada por un número variable de brácteas que en su interior encierran una formación esférica o subsférica central a modo de candelabro y pedunculada (Fig. 5A: g). Generalmente hay un solo glóbulo, si bien en el género *Polypaurosus* se presentan dos (Fig. 5B); en este caso uno de los glóbulos está bien desarrollado mientras que el otro se sitúa sentado lateralmente sobre el tallo del principal.

Los **artejos** antenales poseen **sedas** (Fig. 5A) y éstas se utilizan en sistemática como carácter específico, y también los caracteres de las ramas t y s de los **flagelos**, **glóbulos**, etc.

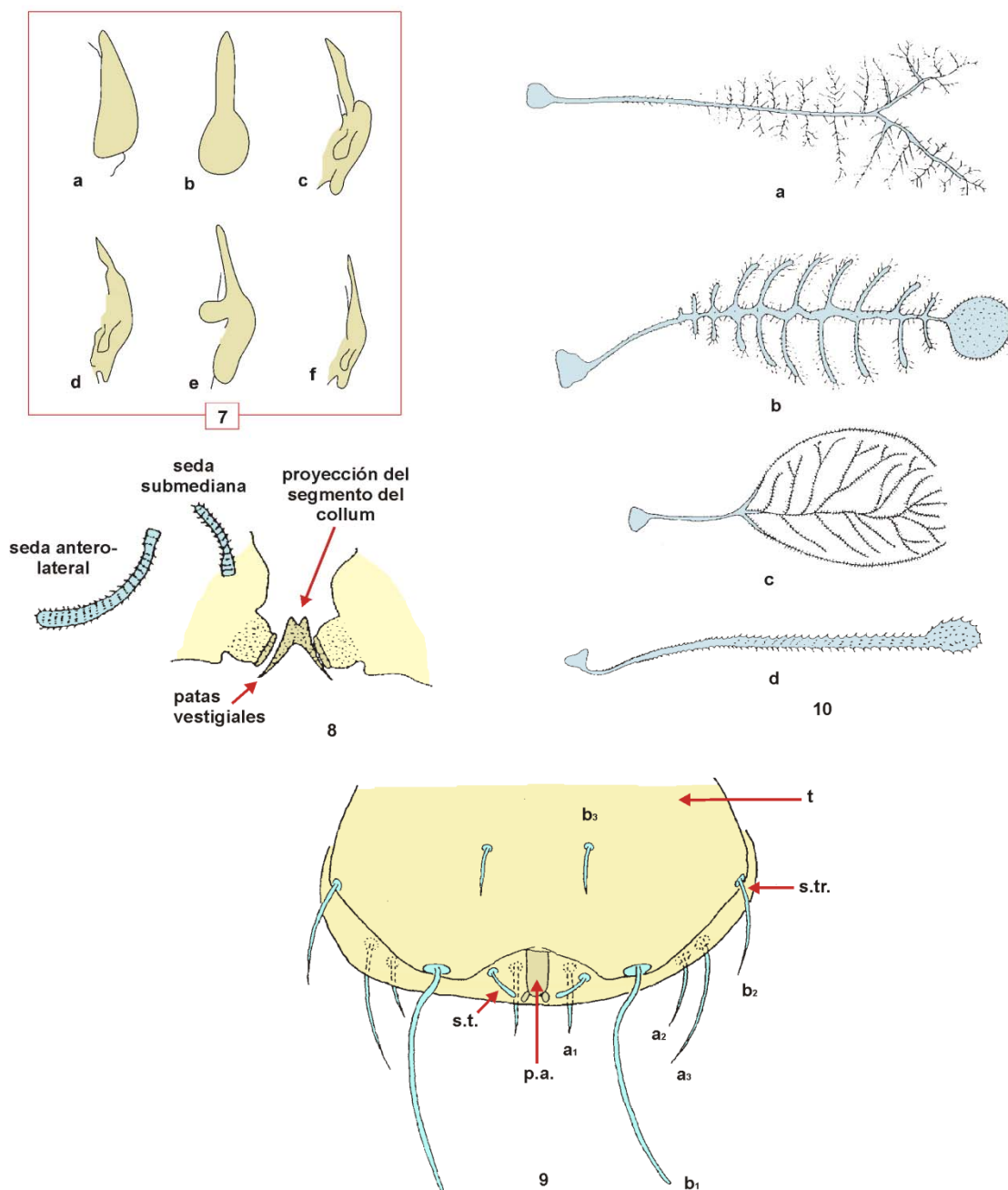


Fig. 7. Diferentes órganos post-antenas de diversas especies de Brachypauropodidae (Tetramerocerata), lado derecho: **a)** *Brachypauropus superbus* Hansen, vista esternal; **b)** *B. hamiger* Hatzel, vista lateral; **c)** *Aletopauropus lentus* MacSwain & Lanher, vista tergal; **d)** *Deltopauropus luteus* MacSwain & Lanham, vista tergal; **e)** *D. magnus* MacSwain & Lanham, vista tergal; **f)** *Zigopauropus hesperius* MacSwain & Lanham, vista tergal. **Fig. 8.** Segmento del 'collum', parte media y derecha, visión esternal de *Allopaupopus* sp. **Fig. 9.** Pigdido hipotético de un representante de la familia Pauropodidae (explicación de las sedas en el texto). De Scheller, 1988. **Fig. 10.** Algunas formas de tricobotrios. **a)** T₁ de *Cauvetauropus ceylonicus* Scheller, 1973. **b)** T₃ de *Allopaupopus* (*Decapauropus*) *multiarcuatus* Scheller, 1973. **c)** T₁ de *Allopaupopus* (*D.*) *polyramatus* Scheller, 1973. **d)** T₃ de *Allopaupopus* n sp. Fig. a, b y c según Scheller, 1973.

En la cara tergal del tercer artejo antenal se sitúa en algunas especies un pequeño glóbulo; éste se localiza en ocasiones en el fondo de una pequeña protuberancia y en otras (género *Rabadauropus*), posee un largo pedúnculo (Fig. 5C). En todos los casos presentan numerosas brácteas.

En los Hexamerocerata, paurópodos cuyo tallo antenal presenta seis artejos fuertemente telescopables, hay dos ramas en cada antena, una a partir del 5° artejo y otra a partir del 6°. De la primera rama parte un flagelo y dos de la segunda, pero no aparece ningún glóbulo (Fig. 6).

A continuación de la cabeza se sitúa una zona dorsalmente no diferenciada del resto del cuerpo, el **collum** (Fig. 8). En su zona ventral existen una par de patas vestigial, no funcional, formado por uno, dos o tres artejos, sin uñas. Cerca de la base del artejo proximal, hay dos pares de sedas. Entre esos apéndices vestigiales se localiza la proyección del segmento del **collum** como una formación subcónica más o menos estrecha, a veces hendida, pubescente en ocasiones, etc.



Lámina: fotos 1 y 2:
Eurypauropidae (Nueva
Zelanda). fotos 3-5.
Pauropoda (Inglaterra).
Autor: Andy Murray,
procedentes de Flickr
<https://www.Flickr.com>,
con licencia Creative
Commons 2.0
<http://creativecommons.org/licenses/by-say>

El **tronco** es fusiforme o alargado en la mayoría de los paurópodos, pero también puede ser ancho y redondeado en la parte anterior y posterior. En Sphaeropauropodidae, el primer **terguito** puede ser muy ancho y convexo, permitiendo que el animal se contraiga formando una esfera (Scheller, 2011). El tronco presenta 12 segmentos en la zona dorsal, seguidos de un segmento anal ápodo; el número de terguitos puede ser 6, 9, 10 (en Tetramerocerata) ó 12 (en Hexamerocerata). El número de **patas** marchadoras es de 9 o 10 en el primer caso y de 11 en el segundo. Los segmentos de los paurópodos están agrupados a partir del tercero (segundo segmento pedígero), de dos en dos, bajo un mismo terguito, que es, por tanto, un diploterguito. La cutícula de los terguitos está débilmente esclerotizada (Pauropodidae), generalmente lisa, a veces con una ligera granulación, con los contornos difíciles de precisar y un número específico de sedas; en los Brachypauropodidae, los terguitos están bien delimitados, algunos de ellos divididos en pequeños escleritos, con la cutícula gruesa; los Eurypauropodidae, Brachypauropodidae, Sphaeropauropodidae, Antichtopauropodidae y Eirmopauropodidae presentan la cutícula de los terguitos fuertemente esclerotizada, áspera, mostrando una gran variación de engrosamientos y estructuras (Scheller, 2011). Los esternitos están ligeramente divididos y son pequeños, solamente los del segmento anal están débilmente esclerotizados. Entre las partes firmes del tegumento, la cutícula es blanda, al igual que las membranas entre segmentos y las pleuras y permite la expansión del tronco para ajustarse a las condiciones nutricionales y reproductoras del animal. No existen pleuritos. El tegumento blando contribuye a aumentar la agilidad de estos animales. La mayoría de especies de Pauropodidae pueden curvar el cuerpo de 90° a 180° en todas las direcciones (Scheller, 2011). Las sedas de los terguitos son poco numerosas y se localizan en dos filas regulares y transversales en la mayoría de los géneros de Pauropodidae, Eirmopauropodidae y algunos géneros de Brachypauropodidae. Las sedas dorsales en ocasiones presentan formas muy variadas: fusiformes, lanceoladas, forma de ala, de copa, etc. Scheller en diferentes especies del género *Samarangopus* ha descrito unos órganos cuticulares de función desconocida con formas peculiares, como de paraguas, embudo, hongo, etc; probablemente tengan funciones de sensilas (Scheller, 1993, 2000).

El tronco posee en el extremo distal un segmento anal o pigidial, que es ápodo. Éste prácticamente no se modifica en el curso de la anamorfosis ya que como han puesto de manifiesto numerosos autores, el nuevo segmento se "inserta" en el curso del desarrollo entre el segmento previo al anal y éste. El segmento pigidial presenta una parte dorsal (tergo) y una ventral (esterno), con una serie de pares de sedas. El margen posterior del esterno es más variable en cuanto a su forma que el correspondiente al tergo. En la parte posteromediana del esterno se sitúa la placa anal, que es característica de los paurópodos.

Debido a que el pigidio está bien desarrollado desde los primeros estadios, los pares de sedas y la placa anal, la forma y disposición de ésta, que no varía durante el ciclo vital, el pigidio tiene una gran importancia para la identificación tanto de géneros como de especies.

El margen posterior del tergo pigidial suele ser redondeado, muy pocas veces es recto; algunas especies de *Stylopaupopus* presentan una hendidura posteromediana, mientras que en otras hay unos lóbulos en posición posterolateral. En Hexamerocerata hay de cinco a ocho pares de sedas, generalmente cortas, afiliadas o astiformes. En Tetramerocerata hay cuatro pares: a_1 en posición submediana, a_2 intermedia, a_3 lateral y un par de estilos st , en posición más o menos posteroventral y cerca de la placa anal del esterno (Fig. 9). Los pares de sedas a_1 - a_3 son de forma muy parecida aunque de longitudes muy diferentes. En las larvas, se presentan además dos pares de sedas: d_1 y d_2 situadas en la mitad anterior del tergo. En *Polypaupopus* Remy, 1932, existen unas formaciones a modo de faneras pubescentes (Remy, 1932), también pares (t_1 y t_2).

El margen posterior del esterno pigidial es recto o ligeramente dentado, algunas veces con un pequeño entrante medial y/o con dos lóbulos submedianos. Siempre está presente una placa y un par de sedas posterolaterales, b_1 , generalmente más largas que la distancia entre ellas; en ocasiones hay uno o dos pares de sedas laterales b_2 y/o b_3 en algunos géneros (Scheller, 2011).

Todos los paurópodos tienen una o dos placas anales, situadas en la parte posteromediana del esterno; en Polypauropodidae, está reemplazada por dos apéndices claviformes dirigidos posteriormente, a menudo con una placa rudimentaria en el centro (Scheller, 2011). La forma de la placa anal varía tanto de una especie a otra que es el único sistema que sirve para identificar inmediatamente una especie.

La variación de la placa anal de una a otras especies es enorme. En Diplopauropodidae hay dos placas anales, una en la zona esternal y la otra sobresaliendo hacia el margen posterior del tergo (Scheller, 1998). También hay una placa anal adicional en *Decapaupopus mahausensis* (Scheller, 1994).

En cuanto a las **patas** se refiere, del huevo suele eclosionar una larva con tres pares de patas que, en el curso de la anamorfosis va a ir adquiriendo el número definitivo de apéndices que va a tener el adulto, según la especie de que se trate. El número de patas marchadoras en adultos varía desde 8 a 11. En Hexamerocerata hay 11 pares de patas sobre los segmentos II al XII. Los pares 1 y 9, tienen cinco segmentos, los pares intermedios tienen seis. En ocasiones los adultos pueden tener seis segmentos en el último par de patas indicando una muda después de alcanzar la fase adulta (Scheller, 2011). En Tetramerocerata, los adultos tienen 8, 9 ó 10 pares de patas marchadoras sobre los segmentos II-IX, II-X o II-XI, respectivamente, y vestigios de un par de patas sobre el primer segmento del tronco.

En la mayoría de los géneros de Pauropodidae (Fig. 3), el primero y el último par de patas tienen cinco artejos y en los demás pares de patas hay seis. Sin embargo, en Amphipauropodidae, la mayoría de Brachypauropodidae y Sphaeropauropodidae, todas las patas marchadoras tienen cinco artejos. Esta segmentación también se presenta algunas veces en Pauropodidae, Polypauropodidae y Eurypauropodidae. En las especies en que el adulto tiene diez pares de patas marchadoras (por ejemplo, algunos *Decapaupopus* Remy, 1931 y *Polypaupopus* Remy, 1932), los pares de patas 1 y 10 poseen cinco artejos y el resto seis (Scheller, 2011). En *Cauvetaupopus* Remy, 1952 (Pauropodidae), especie con ocho pares de patas, todas presentan cinco artejos.

Las patas de los paurópodos tienen una inserción lateral, la cual les permite tener apéndices más largos que en el caso de la inserción ventral (Nieto & Mier, 1985) y, por tanto, "la zancada será tan larga como permita la longitud de la pata". Esto hace que los paurópodos sean sorprendentemente ágiles.

Las patas tienen cinco o seis artejos: coxa, trocánter, fémur, pretarso y tarso (Fig. 3). El tarso posee un órgano apical que puede tener una uña superior quitinizada y una inferior membranosa (Hansen, 1902) y además uno (Brachypauropodidae) o dos pequeños apéndices (Pauropodidae), uno anterior y otro posterior, o bien un órgano apical, subglobular, inserto por un pedúnculo (Afropodidae); en otros casos hay una uña bien desarrollada, fuerte (Brachypauropodidae), a veces acompañada de un apéndice anterior, largo y afilado (Eurypauropodidae). La coxa y el trocánter presentan una seda en el lado ventral; esta seda puede ser simple o bifurcada. En algunas especies, como *Millotauropus acostae* Scheller, 1997 (Hexamerocera), la única seda es muy aparente, con forma de maza. La seda distal del tarso generalmente es corta, afilada, cilíndrica o a veces con forma de pequeña maza, tridente, Y griega o espatular. En la zona interna del tarso del 9º par de patas en *Eurypauropus* Ryder, 1879, hay además otra seda. Las características del 9º par de patas (o del último par, en caso de que hubiera alguno más) se utilizan en sistemática, especialmente las del tarso; también se utilizan las sedas proximal y distal de ese artejo y la relación entre la longitud de esta seda y el diámetro mayor del artejo.

En cuanto a los **órganos sensoriales** se refiere, se localizan principalmente en la cabeza, sobre las antenas y en el lado dorsal del tronco. En Hexamerocera hay pequeños órganos en la base de las antenas, conteniendo un órgano de estructura similar a la de los glóbulos descritos; en algunas especies de *Allopauropus* Silvestri, 1902, Eurypauropodidae y Sphaeropauropodidae, hay un par de pequeños órganos fungi-formes cerca de los órganos temporales.

1.2. Sobre anatomía interna

El **sistema nervioso** se compone de cerebro y cadena ventral. El cerebro posee tres pares de ganglios bien diferenciados: protocerebro, deutocerebro y tritocerebro. El tritocerebro se une al ganglio frontal de la cadena simpática (Nieto & Mier, 1985). La cadena ventral se muestra como un cordón compacto, de origen par; existe un ganglio subesofágico, formado por la unión de dos pares de ganglios: el mandibular y el maxilar; hay un único ganglio en el *collum*. A cada par de patas le corresponde un par de ganglios. No hay fusiones entre dos o varios pares de ganglios sucesivos, salvo al final del cordón (Ravoux, 1962).

De cada ganglio del tronco, surgen cinco pares de nervios. Cuatro de ellos inervan los músculos dorsoventrales de las patas, el quinto se localiza en la pared dorsal del cuerpo y está unido en segmentos alternativos por un nervio sensorial grueso, desde cada tricobotrio (Scheller, 2011).

El sistema caudal, que procede del ganglio terminal, consiste en una banda de fibras que van hacia atrás a lo largo del fondo del segmento terminal, sobre la superficie del recto (Scheller, 2011).

Los glóbulos antenales son las sensilas más conspicuas en Tetramerocera. Sobresalen desde la cutícula del lado ventral de las ramas ventrales de las antenas, entre los flagelos F₁ y F₂ (Fig. 5). Generalmente estos glóbulos son de pequeño tamaño pero en ocasiones son muy aparentes, tan anchos como la rama antenal sobre la que se sitúan; consisten en un tallo más o menos cilíndrico (particularmente en Eurypauropodidae) y con una o dos cápsulas quitinosas, la última rodeada por un número de brácteas que oscila entre cuatro y veinte; están arqueadas sobre la cápsula envolviéndola estrechándose en el extremo distal, subparalelas, y excepcionalmente con ramas. La cápsula es generalmente esférica, algo aplastada en ocasiones, raramente ovoidal. Los glóbulos están inervados por ocho células sensoriales (*Acopauropus ornatus* [Latzel, 1884]) y pueden contener receptores gustativos o tener función higrorreceptora (Tichy, 1987).

En Hexamerocera no hay glóbulo, pero sí una estructura equivalente en forma de candelabro sobre el segmento antenal distal. Dentro de Tetramerocera, en algunas familias como Pauropodidae, Brachypauropodidae y Eurypauropodidae, está presente en el lado ventral del tercer segmento antenal un glóbulo rudimentario y también un órgano distal sobre los flagelos, el *calix*, de función desconocida.

Los paurópodos poseen unos pelos sensoriales muy largos, tricobotrios, que se insertan lateralmente en los terguitos. En estado adulto hay cinco pares que se insertan en Hexamerocera en los terguitos II, V, VII, IX y XI, y sobre los terguitos II-VI en Tetramerocera. Los tricobotrios son los órganos mecanorreceptores de los paurópodos; estos tienen una inervación múltiple, que les permite tener una sensibilidad direccional y detectar suaves movimientos del aire de, al menos, ocho direcciones distintas (Haupt, 1978). Constan de un bulbo basal que les sirve como sistema amortiguador (Fig. 10). La mayoría de los tricobotrios son sencillos y muy similares entre sí, más o menos pubescentes, pero el tercer par (T₃) a menudo toma formas muy variadas (Fig. 10), por ejemplo, terminan en maza, o tienen ramas pubescentes, en ocasiones presentan zonas hinchadas a lo largo de sus ejes, etc. En Pauropodidae, Polypauropodidae y Amphypauropodidae, hay una variación mayor que en otras familias.

Sistema esquelético y locomoción. La estructura del cuerpo está relacionada con la habilidad para alargar y acortar éste por contracción en un alto grado pero también para curvar el cuerpo, especialmente en el plano horizontal y utilizar un patrón típico para moverse de forma rápida. Esta alta agilidad para moverse se debe no sólo al desarrollo de la musculatura, sino también al débil tegumento que poseen.

En cuanto al mecanismo de locomoción se refiere, pueden deslizarse por espacios estrechos e irregulares; los paurópodos adultos pueden también correr rápidamente en carreras cortas con su rígido cuerpo; solamente las formas jóvenes utilizan un patrón lento de marcha. Cuando se desplazan en marcha lenta el cuerpo permanece blando y puede doblarse en forma de U en todas direcciones, al menos en la mayoría de las especies débilmente esclerotizadas.

El tubo **digestivo** más o menos recto, comienza en la boca. En la mayoría de las especies, las piezas bucales están poco desarrolladas; sólo en los Hexamerocerata el desarrollo es mayor, con unas fuertes y afiliadas mandíbulas que recuerdan a las de los diplópodos (Remy, 1953). En la cavidad bucal desembocan un par de glándulas salivares. La boca está delimitada anteriormente por el clipeolabro/epifaringe y posteriormente por las maxilas. Posteriormente continúa el intestino mediante por un tubo recto que recorre casi toda la longitud del cuerpo; el intestino no es musculoso y termina en el décimo segmento en un corto recto, cuya abertura se sitúa inmediatamente antes de la placa anal.

En la mayoría de los paurópodos el *intercambio gaseoso* se establece únicamente a través del fino tegumento; en los Hexamerocerata exclusivamente existen tráqueas cuyas aberturas se sitúan en la base de las patas.

En cuanto a la excreción, poseen tubos de Malpigio gruesos, situados a ambos lados del intestino medio y que desembocan en la unión de éste con el recto. Las heces parecen ser gotitas en forma líquida, pero se desconoce la velocidad de la producción fecal (Scheller, 1990). La presencia de cristales en el epitelio del intestino medio y su secreción en el lumen, indica que aquél puede ser el principal órgano excretor (Zanger, 1986).

No se conoce la presencia de órganos osmorreguladores especiales (Scheller, 2011). En los paurópodos faltan totalmente los órganos fotoceptores. En ningún caso la cutícula porosa de los órganos temporales es indicativa de una función olfatoria en su sentido más amplio (Haupt, 1979 y otros).

En la mayoría de los paurópodos faltan las *tráqueas*. Éstas sólo se encuentran en Hexamerocerata. En este grupo hay dos finos tubos en cada lado, sin engrosamientos espirales, extendiéndose anteriormente desde un estigma hasta la base de la coxa del primer par de patas. Las tráqueas alcanzan la parte posterior de la cabeza y uno de los tubos submedianos se curva sobre el otro (Remy, 1953).

En cuanto a la reproducción de los paurópodos, hay separación de sexos y son progoneados. Los **orificios genitales** se abren en ambos sexos entre las coxas del segundo par de patas. Los testículos, cuatro y consecutivos, son dorsales respecto al intestino (Verhoeff, 1934) (lo que constituye la única excepción entre los progoneados); el ovario, único, es ventral respecto al intestino, como en el resto de los progoneados (Nieto & Mier, 1985). La abertura genital de la hembra, la vulva, es poco aparente mientras que el macho presenta un par de penes formados por una parte basal ancha y otra distal más o menos subcónica en cuyo extremo distal presenta una seda tiesa, larga y fuerte; la forma de los penes es específica.

No se conoce dimorfismo sexual pero en algunas especies de *Decapauropus* se han encontrado pequeñas diferencias en la forma de la placa anal y en las sedas del pigidio (Scheller, 2011).

1.3. Historia natural

En algunas especies de Pauropodidae es rara la presencia de machos, sugiriéndose la presencia de partenogénesis. Parece que esta modalidad de reproducción es adecuada cuando en determinadas zonas hay dificultades en la reproducción o colonización con individuos bisexuales. Se ha observado esta modalidad de reproducción en el norte de Europa y en el norte de África (Scheller & Adis, 2000).

En cuanto a la reproducción se refiere, Laviale (1964) hizo la primera observación sobre la transmisión indirecta de esperma en *Stylopauropus pedunculatus* (Lubbock, 1867) de la familia Pauropodidae; en esta especie observó la presencia de un espermátforo fijado en un hilado constituido por unas pocas fibras. En Eurypauropodidae, Schuster & Hasenhütl (1983) han seguido el proceso reproductor en dos especies de esta familia. En ellas, en primer lugar, aparecen unos hilos entrelazados que en unos casos son lisos y en otros nudosos. Estos hilos los fijan al sustrato y entre ellos sitúan un número elevado de espermátforos (hasta 66); cada espermátforo esférico contenía cuantos de espermatozoides sin movilidad propia. Los autores mencionados no han podido observar ni la puesta de espermátforos, ni la recepción de éstos por parte de las hembras, pero pudieron comprobar la necesidad de ésta para la emisión de gotas de esperma. La hembra toma solamente el espermátforo abandonando el hilado.

En cuanto a la puesta, los huevos son depositados aisladamente o en grupos en el suelo o en el sustrato en que vive el animal. Estos huevos son generalmente esféricos, blanquecinos y de un diámetro entre 0,05 y 0,15 mm (Scheller, 1988).

Sobre el desarrollo postembrionario, los paurópodos presentan anamorfosis. La duración del período postembrionario es desconocida, pero puede ser de tres o cuatro (Scheller, 2011). En la familia Pauropodidae, al cabo de dos semanas de la puesta se rompe la membrana externa del huevo y el embrión pasa a la fase pupoide; esta fase es estática y dura pocos días. La cubierta pupal es sedosa; se suceden después cuatro períodos larvarios. A lo largo de estos períodos larvarios se van añadiendo segmentos y tricobotrios (ya que en el primer período larvario la larva sólo presenta siete segmentos en el tronco y dos pares de tricobotrios).

Los paurópodos, al igual que los sínfilos (el otro grupo de miriápodos de pequeño tamaño), viven en el suelo y se han encontrado ocupando los mismos sustratos que otros organismos edáficos (Collembola, Diplura, Acari, Protura, etc.), aunque su presencia es muy desigual y las poblaciones son escasas.

La mayoría de las especies son muy sensibles al aire seco y prefieren los ambientes húmedos. Sin embargo, la resistencia a las temperaturas tanto altas como bajas es notable.

Algunas especies pueden resistir las bajas temperaturas de los inviernos en Siberia, Alaska (Scheller, 1986, 1990) o Nepal (Scheller, 1991). En el hemisferio sur se han recogido en zonas tan cálidas como el Sahara argelino (Remy, 1952). A pesar de ello, el número de especies disminuye en gran medida en las zonas donde las temperaturas son tan críticas, por ejemplo, 15 especies en Noruega, Suecia y Finlandia frente a las 90 aproximadamente que se han localizado en Europa Central (Scheller, 2011).

Las especies que presentan una cutícula más gruesa resisten mejor y también las que tienen la capacidad de recoger el cuerpo formando una esfera; así, se han colectado dos especies de *Decapauropus* en el desierto de Negev en Israel. Unas especies dependen más que otras de la temperatura, pero lo que parece estar claro es que, en general, es más determinante la humedad del suelo que la temperatura en la distribución vertical de estos miriápodos.

Para desplazarse los paurópodos no excavan, sino que utilizan los intersticios del terreno; su pequeño tamaño les permite penetrar en las capas más profundas y han llegado a ser colectados de 1,5 a 3,1 m (Price, 1975). Habitan una gran variedad de estratos desde detritus del subsuelo a una gran diversidad de comunidades vegetales y tipos de suelo, incluyendo suelos cultivados (Lagerlöf & Scheller, 1989; Bedano *et al.*, 2006). Sin embargo, es muy rara su presencia en suelos pesados (Meyer & Scheller, 1992) y en turberas. Los paurópodos viven también en troncos caídos o bajo cortezas y tapetes de musgo e incluso han sido encontrados en hábitats raros como frondas de helechos, o viviendo en árboles y caminando por las paredes de sótanos. Las adaptaciones para la vida en cavernas son raras (Scheller *et al.*, 1997).

Sin embargo, un amplio grupo de especies cuya cutícula está fuertemente esclerotizada, como en Eurypauropodidae y Sphaeropodidae, prefieren el suelo degradado.

Lo más normal es que en la mayoría de los espacios donde se localizan, su presencia sea muy irregular y las poblaciones escasas (Meyer & Scheller, 1992), pero localmente pueden localizarse varios cientos de especímenes/dm², por ejemplo, en restos húmedos de bosques y hábitats agrícolas (Hagvar & Scheller, 1998).

Ocasionalmente la mayoría de los paurópodos son más abundantes cerca de la superficie, entre los 10 y 20 cm de profundidad, siempre en zonas donde exista una humedad favorable, temperatura y condiciones de oscuridad, suficientes tasas de aireación, acumulación de desechos orgánicos, raíces vivas, etc., pero parece que hay signos que muestran que en ciertos suelos al menos el 10% de la población vive en una profundidad de 1,1 m. Los paurópodos huyen de la luz para desaparecer en los intersticios del suelo lo más rápidamente posible.

Las variaciones verticales suceden inducidas por los cambios estacionales en la temperatura del suelo y humedad.

Los hábitos de alimentación de la mayoría de las especies son desconocidos, pero la principal fuente de alimento parecen ser los fluidos de las hifas de los hongos y los pelos de las raíces (Hüther, 1959). En los Hexamerocera las piezas bucales son fuertes y les permiten consumir material sólido. Su intestino puede contener hifas de hongos, esporas, tejidos de plantas, pequeñas partículas minerales y ocasionalmente sedas de artrópodos (Remy, 1953).

Las partes de la boca en Tetramerocera son más débiles y succionadoras. No se han observado partículas sólidas en el lumen intestinal. Las mandíbulas las utilizan para penetrar las paredes celulares y succionar los líquidos, ayudadas por los movimientos peristálticos en la parte anterior del intestino.

La mayoría de las especies de paurópodos no constituyen una seria plaga para los cultivos, sin embargo, una especie ampliamente distribuida en los trópicos, *Decapauropus proximus* Remy, 1948, ha sido localizada produciendo daños en Saintpaulia en invernaderos, succionando los pelos de las raíces.

2. Sistemática y diversidad

2.1. Sistemática interna, distribución y número de especies

Los datos numéricos sobre la diversidad conocida de Pauropoda para el mundo, Europa y países próximos se detalla en la Tabla I.

Tabla I. Diversidad de Pauropoda por áreas geográficas

Familia	Mundial ¹	Europa ²	Francia ²	Italia ²	IDE@
Brachypauropodidae	28	6	3	1	2
Eurypauropodidae	62	18	6	3	4
Pauropodidae	679	101	68	30	45
TOTAL ORDEN	833	125	77	34	51

FUENTE DE LOS DATOS: ¹ Scheller (2011); ² Fauna Europaea (2014).

3. Diversidad de especies ibéricas

En la actualidad son conocidas 51 especies del área ibero-macaronésica (IDE@), todas ellas pertenecientes al suborden Tetramerocera, repartidas en tres familias y distribuidas del siguiente modo: 40 especies ibéricas (no existen citas para las islas Baleares e incluyen cuatro especies de Andorra) y 22 especies macaronésicas. Varias especies de Pauropoda endémicas de nuestros suelos se encuentran pendientes de descripción formal. El listado detallado de especies y su distribución figura en la Tabla II.

Tabla II. Pauropa del área ibero-macaronésica. AN: Andorra; AZ: Azores; CA: Islas Canarias; ES: España peninsular (+ Baleares); MS: Madeira e Islas Salvajes; PO: Portugal peninsular. FUENTE: Fauna Europea.

Familia	Especie	ES	PO	AN	CA	AZ	MS
Brachypauropodidae	<i>Brachypauropus hamiger</i> Latzel, 1884	•	–	–	–	–	–
	<i>Brachypauropus superbus</i> Hansen, 1902	•	–	–	–	–	–
Eurypauropodidae	<i>Acopauropus consobrinus</i> (Remy, 1937)	•	–	–	–	–	–
	<i>Acopauropus hispanicus</i> (Scheller, 1974)	•	–	–	–	–	–
	<i>Trachypauropus cordatus</i> (Scheller, 1974)	•	–	–	–	–	–
	<i>Trachypauropus lusitanicus</i> Scheller, 2014	–	•	–	–	–	–
Pauropodidae	<i>Allopauropus alicundus</i> Scheller, 1962	–	–	–	–	–	•
	<i>Allopauropus angadus</i> Remy, 1952	–	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus aristatus</i> Remy, 1936	•	–	–	–	–	•
	<i>Allopauropus assalinoae</i> Scheller, 1998	–	•	–	–	–	–
	<i>Allopauropus brevisetus</i> Silvestr, 1902	–	•	–	–	–	–
	<i>Allopauropus brincki</i> Scheller, 1962	–	–	–	–	–	•
	<i>Allopauropus broelemanni</i> Remy, 1935	•	–	–	–	–	–
	<i>Allopauropus corsicus</i> Remy, 1940	•	–	–	–	–	–
	<i>Allopauropus cuenoti</i> (Remy, 1931)	•	–	–	•	–	•
	<i>Allopauropus dahli</i> Scheller, 1962	–	–	–	–	–	•
	<i>Allopauropus danicus</i> (Hansen, 1902)	•	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus distinctus</i> Bagnall, 1936	–	–	•	–	–	–
	<i>Allopauropus exiguus</i> Remy, 1952	–	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus fagei</i> Remy, 1941	•	–	–	–	–	–
	<i>Allopauropus furcula</i> Silvestri, 1902	•	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus gadesensis</i> Remy, 1954	•	–	–	–	–	–
	<i>Allopauropus gracilis</i> (Hansen, 1902)	•	–	–	•	–	•
	<i>Allopauropus helophorus</i> Remy, 1936	–	•	–	–	–	–
	<i>Allopauropus helveticus</i> (Hansen, 1902)	•	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus laurinus</i> Scheller, 1962	–	–	–	–	–	•
	<i>Allopauropus milloti</i> Remy, 1945	–	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus millotiatus</i> Leclerc, 1953	–	–	–	–	–	•
	<i>Allopauropus multiplex</i> Remy, 1936	–	–	•	–	–	–
	<i>Allopauropus productus</i> Silvestri, 1902	•	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus puritae</i> Domínguez & Scheller, 1987	•	–	–	–	–	–
	<i>Allopauropus pyrenaeus</i> Scheller, 1972	–	–	•	–	–	–
	<i>Allopauropus ramosus</i> Scheller, 1962	–	–	–	–	•	–
	<i>Allopauropus ribauti</i> Remy, 1937	•	–	–	–	–	–
	<i>Allopauropus rophaloporus</i> Remy, 1947	–	–	–	•	–	–
	<i>Allopauropus rostratus</i> Krestewa, 1940	•	–	–	–	–	–
<i>Allopauropus subminutus</i> Remy, 1936	–	–	–	–	–	•	
<i>Allopauropus therapnaeus</i> Leclerc, 1953	–	•	–	–	–	–	
<i>Allopauropus verrucosus</i> Scheller, 1968	•	–	–	–	–	–	
<i>Allopauropus vulgaris</i> (Hansen, 1902)	•	–	–	•	–	•	
<i>Allopauropus zaianus</i> Remy, 1950	•	–	–	–	–	–	
<i>Pauropus furcifer</i> Silvestri, 1902	•	–	–	–	–	–	
<i>Pauropus huxleyi</i> Lubbock, 1867	–	•	–	–	–	–	
<i>Pauropus numidus</i> Remy, 1947	•	–	–	•	–	–	
<i>Polypauropus duboscqi</i> Remy, 1932	•	–	–	•	–	–	
<i>Scleropauropus heterochaetus</i> Remy, 1947	–	•	–	–	–	–	
<i>Scleropauropus portitor</i> Remy, 1935	•	–	–	–	–	–	
<i>Stylopauropus cruciatus</i> Scheller, 1973	–	–	•	–	–	–	
<i>Stylopauropus brito</i> Remy, 1949	•	–	–	–	–	–	
<i>Stylopauropus guillermoi</i> Domínguez & Scheller, 1987	•	–	–	–	–	–	
<i>Stylopauropus pedunculatus</i> (Lubbock, 1867)	•	–	–	•	–	–	
	TOTALES	29	7	4	14	1	10

Las tres familias presentes en nuestra área de interés pueden separarse en base a la siguiente clave (Mas, 2004):

1. Cabeza escondida bajo el primer terguito Familia **Eurypauropodidae**
– Cabeza no escondida..... 2
2. Tronco con seis piezas tergales..... Familia **Pauropodidae**
– Tronco con 9 o 10 piezas tergales Familia **Brachypauropodidae**

4. Estado actual de conocimiento del grupo

En general, el número de trabajos publicados sobre esta Clase y Orden puede considerarse de muy limitado. El reducido tamaño de los organismos y su vida discreta, unido al escaso número de especialistas en la materia han limitado las aportaciones de los últimos años. En el trabajo recopilatorio más reciente sobre la Clase firmado por el principal especialista mundial (Scheller, 2011), sólo se citan 17 trabajos publicados en los últimos 20 años y de ellos 14 tienen autoría solitaria o compartida del propio Scheller. Este mismo autor, prácticamente el único actualmente en activo, ha descrito en 2014 una n. sp. de *Trachypauropus* Tomosvary, 1882, de Portugal.

5. Principales fuentes de información disponibles

Las indicadas en el capítulo. Especial atención merecen algunas obras: Scheller (2011) repetidamente citada en este capítulo constituye una interesante síntesis del conocimiento actualizado de estos miriápodos. Por desgracia el libro del que forma parte este trabajo es desproporcionada (e injustificadamente) oneroso. Scheller (1985) se ocupa de la familia Brachypauropodidae. Las últimas descripciones de Pauropodos europeos aparecen en Scheller (1996: Francia, Italia) y Scheller (2014: Portugal). Scheller & Wunderlich (2001) describen el primer fósil de Pauropoda. Y en Scheller (2008, accesible *on line*) se resumen los avatares de las clasificación de Pauropoda hasta la fecha, presentando una amplia bibliografía. Por otra parte, y ya en nuestro idioma, está disponible el capítulo de Mas (2004) en el volumen de *Curso Práctico de Entomología* en el que se resumen los caracteres diagnóstico de la clase. A través de Internet puede accederse a los dos volúmenes de la obra: *Symphyla y Pauropoda de los suelos de España* (Domínguez Rodríguez, 1992), extensa tesis doctoral sobre estos grupos de miriápoda y en la que se diagnostican e ilustran la mayor parte de las especies ibéricas. Los interesados en Pauropoda deben buscar al menos algunos trabajos sobre fauna ibérica: Remy (1954) sobre paurópodos de España, y Scheller (1998) sobre Portugal y (1979) sobre especies de las Canarias.

6. Referencias

- BEDANO, J.C., M.P. CANTU & M. E. DOUCET 2006. Soil springtails (Hexapoda: Collembola), symphylans and pauropods (Arthropoda: Myriapoda) under different management systems in agroecosystems of the subhumid Pampa (Argentina). *European Journal of Soil Biology*, **42**: 107-119.
- FAUNA EUROPAEA 2014. *Fauna Europaea*. Pauropoda. H. Enghoff (coord.). Accesible (2014) en: <http://www.faunaeur.org/>
- HAGVAR, S. & U. SCHELLER 1998. Species composition, developmental stages and abundance of Pauropoda in coniferous forest soils of southeast Norway. *Pedobiologia*, **42**: 278-282.
- HANSEN, H. J. 1902. On the genera and species of the order Pauropoda. *Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn*, **53**: 323-424.
- HAUPT, J. 1978. Ultrastruktur der Trichobotrien von *Allopaupopus* (*Decapauropus*) (Pauropoda). *Abhandlungen und Verhandlungen der Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, N.f. **21/22**: 271-277.
- HAUPT, J. 1979. Phylogenetics aspects of recent studies on Myriapods sense organs. En: Camatine, M. (ed.): *Myriapod biology*. Academic press, London, New York, **36**: 391-406.
- HÜTHER, W. 1959. Zur Ernährung der pauropoden. *Die Naturwissenschaften*, **46**: 563-564.
- LAGERLÖF, J. & U.SCHELLER 1989. Abundance and activity of Pauropoda and Symphyla (Myriapoda) in four cropping systems. *Pedobiologia*, **33**: 315-321.
- LAVIALE, M. L. 1964. Présence de spermatophores chez *Stylopaupopus pedunculatus* (Lubb.) (Pauropode, Myriapode). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sciences*, Paris, **259**: 652-654.
- MAS, A. 2004. Paurópodos y sínfilos. Pp. 465-467. En: *Curso práctico de Entomología*, J. A. Barrientos (ed.), CIBIO, Asociación española de Entomología y Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona. 947 pp.
- MASSOUD, Z. 1969. Étude de l'ultrastructure des Pauropodes. I. Flagelles et globules des antennes. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, **7**: 87-94.
- MEYER, E. & U. SCHELLER 1992. Abundance and species composition of pauropoda in forest soils of Western Austria (Vorarlberg, Tirol). *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, Supp. **10**: 431-439.
- NIETO, J.M. & M.P. MIER 1985. *Tratado de Entomología*. Editorial Omega, 599 pp.

- PRICE, D.W. 1975. Vertical distribution of small arthropods in a California pine forest soil. *Annals of the Entomological Society of America*, **68**: 174-180.
- RAVOUX, P. 1962. *Etude sur la segmentation des Symphyles bassés sur la morphologie définitive et la postembryogenèse, suivies de considération sur la segmentation de autres myriapodes*. Thesis. Facultad Ciencias, Dijon.
- REMY, P. 1952. Contribution à la faune endogée du Sahara. Pauropodes. *Bull. Soc. Zool. France*, **77**(1): 51-61.
- REMY, P. 1953. Description de nouveaux types de Pauropodes: 'Millotauropus' et 'Rabaudauropus'. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar (A)*, **8**: 25-41.
- REMY, P. 1954. Pauropodes d'Espagne. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, **26**(6): 663-666.
- RODRÍGUEZ DOMÍNGUEZ, M^a T. 1992. *Symphyla y Pauropoda de los Suelos de España*. 2 vols. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 834 páginas. Accesible (2014) en: <http://biblioteca.ucm.es/tesis/19911996/X/3/X3001001.pdf>
- SCHELLER, U. 1973. Pauropoda and Symphyla from the Pyrenées. *Rev. Ecol. Biol. Soil*, **10**(1): 131-149.
- SCHELLER, U. 1979. Pauropodidae from the Canary Islands. *Ent. Scand.*, **10**: 177-186.
- SCHELLER, U. 1985. On the classification of the family Brachypauropodidae (Myriapoda; Pauropoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, **55** (1): 202-208. Accesible (2014) en: <http://www.repository.naturalis.nl/document/547725>
- SCHELLER, U. 1986. Beringian Pauropoda (Myriapoda). *Entomologica Scandinavica*, Supp., **1**: 5-97. Accesible (2014) en: <http://dx.doi.org/10.1163/187631286X00297>
- SCHELLER, U. 1988. The Pauropoda (Myriapoda) of the Savannah River Plant Aiken South Carolina. *Savannah Riv. Pl. a natn. Envir. Res. Park Progr. (SRO- NERP)*, **17**: 1-99. Accesible (2014) en: <http://srel.uga.edu/NERP/docs/SRO-NERP-17.pdf>
- SCHELLER, U. 1990. Northern pauropod faunas. PP. 431-441 in A. Minelli (ed.) *Proceedings of the 7^o international Congress of Myriapodology*. Brill, Leiden.
- SCHELLER, U. 1991. The Pauropoda and Symphyla of the Geneva Museum. X. A new species of Pauropoda from Austria. (Myriapoda, Pauropoda, Brachypauropodidae). *Rev. Suisse Zool.*, **91**(1): 77-82. Accesible (2014) en: <http://biostor.org/cache/pdf/be/41/b4/be41b43c157c93e55d03ea2ff98ae4c3.pdf>
- SCHELLER, U. 1993. Pauropoda (Myriapoda) from New Caledonia. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **157**: 27-71.
- SCHELLER, U. 1996. Supplementary notes on Pauropoda (Myriapoda) from SW Europe with description of two new species from France. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., **18**: Section A, nos 1-2 : 139-164. Accesible (2014) en: <http://bionames.org/bionames-archive/issn/0181-0626/18/139.pdf>
- SCHELLER, U. 1998. Pauropoda (Myriapoda) from Portugal. *Stobaeana*, Lund **11**: 1-7.
- SCHELLER, U. 2000. Eurypauropodidae from the Nepal Hymalaya. *Senckenbergiana biológica*, **80**: 101-126.
- SCHELLER, U. 2008. A reclassification of the Pauropoda (Myriapoda). *Internation Journal of Myriapodology*, **1**: 1-38. Accesible (2014) en: <http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/10.1163/187525408x316730?crawler=true>
- SCHELLER, U. 2011. Pauropoda. Pp: 465-508. En: A. Minelli (ed.), *The Myriapoda. Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology*. Vol. 1. Brill. Leiden.
- SCHELLER, U. & J. ADIS 2000. Possible parthenogenesis in *Allopauropus* (Myriapoda: Pauropoda). *Fragmenta faunística*, Warszawa, **43**, Supp.: 171-177.
- SCHELLER, U., B. P. M. CURCIC & S. E. MAKAROV 1997. *Pauropus furcifer* Silvestri (Pauropodidae, Pauropoda): towards and adaptation for life in caves. *Revue suisse de Zoologie*, **104**: 517-522.
- SCHUSTER, R. & K. HASENHÜTL 1983. Die Spermotophore der Eurypauropodiden (myriapoda, Pauropoda). *Zoologischer Anzeiger*, **211**: 187-196.
- SCHELLER, U. & J. WUNDERLICH 2001. First description of a fossil pauropod, *Eopauropus balticus* n. gen. n. sp. (Pauropoda: Pauropodidae), in Baltic amber. *Mitteilungen des geologischpaläontologisches Institut und Museum, Universität Hamburg*, **85**: 221-227.
- SCHELLER, U. 2014. New records of Pauropoda (Myriapoda) with descriptions of new taxa. *Zootaxa*, **3866**(3): 301-332.
- TICHY, H. 1987. Antenal sensory organs in the millipede Eurypauropus ornatus: fine structure of the flagella and globulus. *Journal of Morphology*, **193**: 159-171.
- VERHOEFF, K.W. 1934. Gliederfüßler: Arthropoda. II. Abteilung: Myriapoda. 3. Buch: Symphyla und Pauropoda. In H.G. Bron (ed.). *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, **5**(2): 1-200.
- ZANGER, K. 1986. Topographie, Histologie und Ultrastruktur des Darmtrakts von *Pauropus huxleyi* (Pauropoda: Tetramerocera). *Zoologische Beiträge*, **29**: 453-467.