

## CLASE COLLEMBOLA

# Órdenes Poduromorpha, Entomobryomorpha, Neelipleona y Symphypleona

Enrique Baquero & Rafael Jordana

Universidad de Navarra, Departamento de Biología Ambiental  
c/ Irunlarrea 1, 31008-Pamplona (Navarra, España)  
ebaquero@unav.es – rjordana@unav.es

## 1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los colémbolos tienen algunas características que nos permiten aparentemente reconocerlos como insectos salvo por la ausencia de alas y la presencia de apéndices abdominales (quedará claro más adelante que los colémbolos no son insectos, sino una Clase al nivel de los Insecta dentro de la Superclase Hexapoda, incluida a su vez en el Subphylum Pancrustacea, Phylum Arthropoda, Superphylum Ecdysozoa) (Bretfeld, 1994 y 1999; Giribet *et al.*, 2001; D'Haese, 2002; Nardi *et al.*, 2003; Deharveng, 2004; Carapelli *et al.*, 2007) (Figura 1). Son artrópodos caracterizados por presentar el cuerpo dividido en tres tagmas: cabeza con antenas y piezas bucales entognatas, tórax de tres segmentos, y abdomen con seis segmentos. El carácter más propio de los colémbolos es la presencia de un apéndice impar ventral en el primer segmento abdominal denominado tubo ventral (del Griego *kolla*, que significa pegamento, y *embolon*, que puede traducirse como estaca o punto de apoyo). Además, muchos grupos poseen otros apéndices: uno situado en el cuarto esternito abdominal llamado furca, que funciona como un resorte, sirve para saltar y está en el origen de su nombre en inglés (*springtail*), y que puede estar reducido; y un segundo situado en el tercer esternito abdominal, que tiene como función sujetar la furca en reposo y se llama tenáculo. Se conocen fósiles desde el Devónico, lo que supone uno de los registros más antiguos para los hexápodos terrestres. Además, están presentes en casi todos los ecosistemas terrestres, por lo que deben ser considerados como uno de los linajes de artrópodos con más éxito.

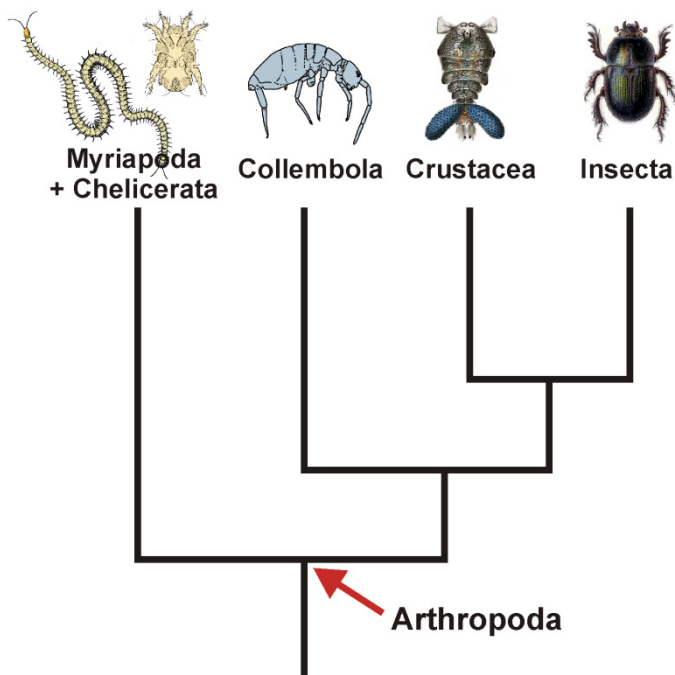
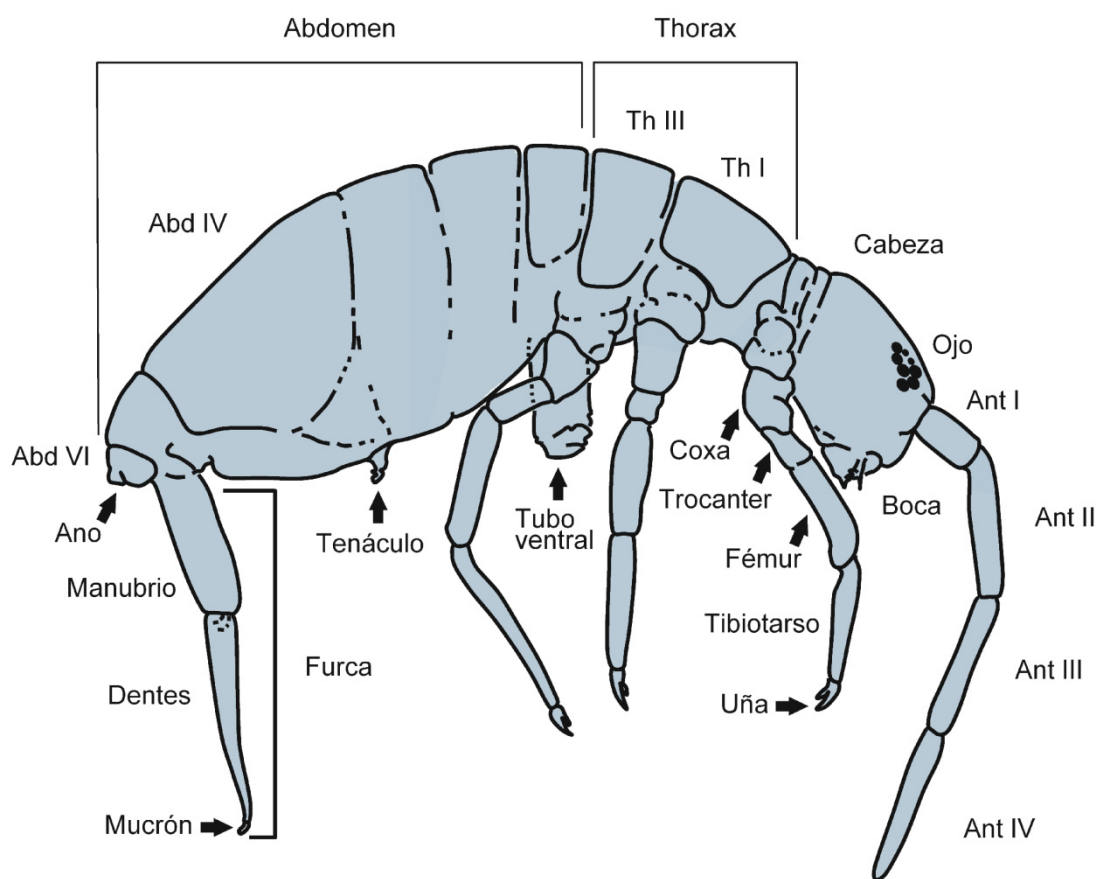


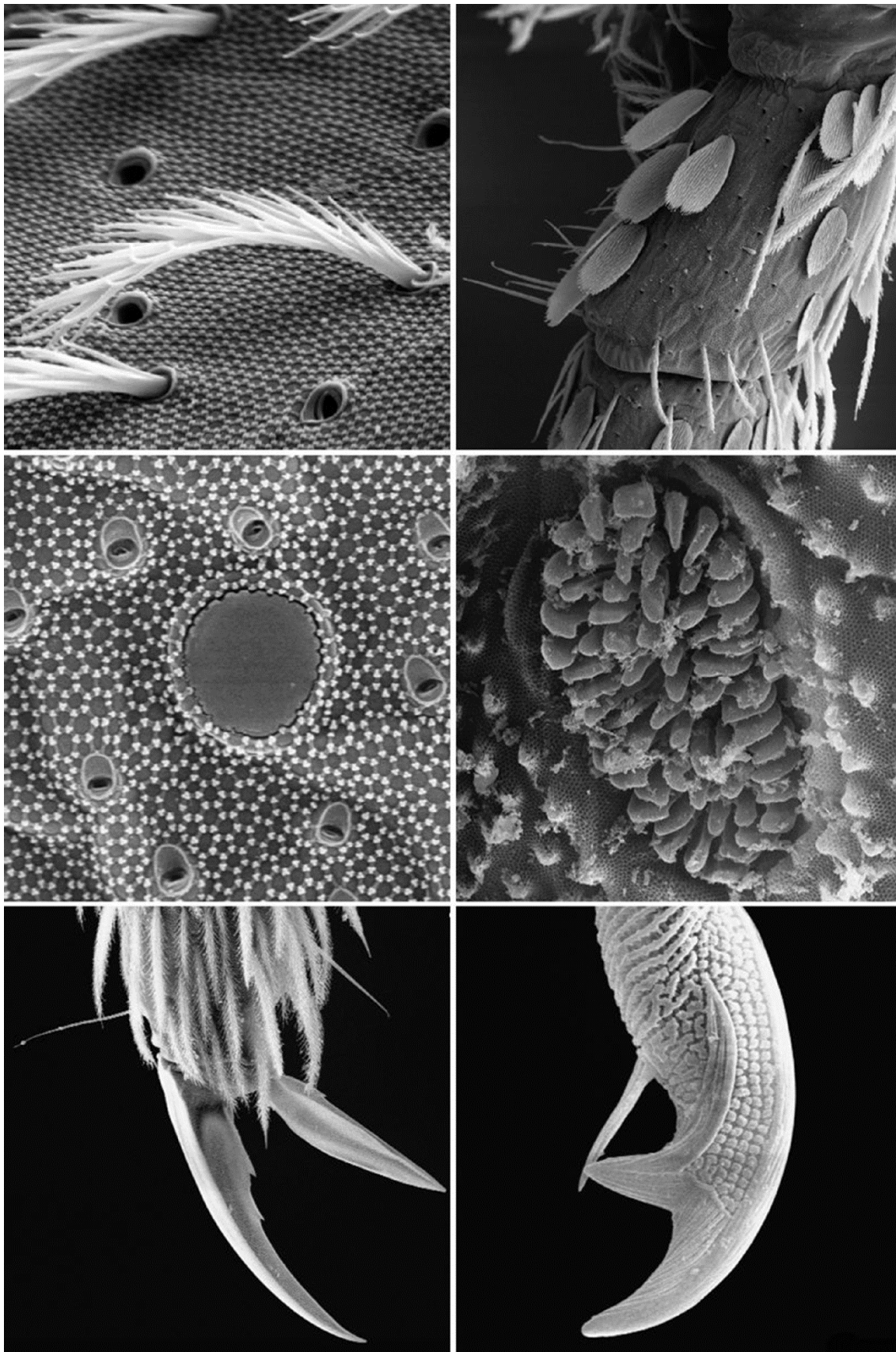
Figura 1. Relaciones aceptadas entre los Collembola y sus taxones más cercanos (modificado de Nardi *et al.*, 2003).



**Figura 2.** *Habitus* de un Collembola típico (Entomobryomorpha, Entomobryidae, *Entomobrya*) con las partes más características señaladas.

### 1.1. Morfología

Resumen de las principales características en la Figura 2. **Cabeza.** Las piezas bucales (mandíbulas y maxilas) se encuentran situadas en una cavidad rodeada por el labro (frontal dorsal), el labium (ventral) y dos pliegues laterales. Esto ha situado a los colémbolos, también por su carencia de alas, en el grupo de los Entognata (como taxón incluido en los Insecta *sensu lato*), diferenciándose de los otros dos taxones de entognatos (Protura y Diplura) por carecer de cercos abdominales terminales. Las antenas tienen por defecto cuatro segmentos, con distinto desarrollo en distintos grupos y también con grandes diferencias intragenéricas. En algunos grupos sufren subdivisión en algunos artejos (por lo que puede parecer que tienen cinco o seis), y también pueden estar sometidas a anulación, sobre todo en el cuarto artejo (a veces también en el tercero), y por lo tanto llegar a estar muy desarrollado. Todos los colémbolos descritos presentan un conjunto de sensilas de morfología similar en el extremo distal-externo del artejo 3º que se denomina “**órgano sensorial antenal**”, que tiene como característica principal la presencia de dos sensilas con distinta morfología: desde simplemente engrosadas, hasta en forma de raqueta, dispuestas en una depresión más o menos marcada y frecuentemente protegida por un pliegue de la cutícula. Los machos de algunos géneros, debido a un marcado dimorfismo sexual, presentan **modificaciones en los artejos 2º y 3º** –en las que participan el propio artejo, y sedas y sensilas muy desarrolladas en cantidad o en tamaño–. Los **ojos** están compuestos por hasta 8 corneolas que adoptan una disposición constante, en forma de “S”, y pueden ser de tamaño similar o no. No son ojos compuestos, y derivan de los de los crustáceos primitivos (Paulus, 1972). En las especies de biología cavernícola tiende a reducirse su número o a desaparecer, ocurriendo esto a lo largo de los cuatro órdenes (los Neelipleona nunca tienen ojos). Se han descrito otros órganos relacionados con la visión, como la **vesícula** presente en el género *Vesicephalus*, que consiste en una protuberancia llena de hemolinfa, con un rabdoma bajo ella, que se ha propuesto como 2 000 veces más sensible que el resto de los ojos (Jordana *et al.*, 2000). En algunos géneros repartidos a lo largo de los distintos órdenes existe un órgano quimiorreceptor par llamado “**Órgano Postantenal**” (OPA). Este órgano se puede describir como una evaginación de la cutícula a la que llegan terminaciones sensoriales (quimiorreceptores) que se abren en unos poros, y que puede tener entre unas pocas y cientos de proyecciones digitiformes, u otras muchas morfologías, todas para conseguir un gran aumento de la superficie de contacto con el exterior. Se ha postulado que es un remanente del segundo par de antenas de los crustáceos ancestrales (Lawence, 1999).



**Lámina I.** **A:** seda típica de un Entomobryidae, en la que puede observarse su aspecto ciliado y varias inserciones sin sus sedas; **B:** artejo de una pata con escamas; **C:** pseudoporo; **D:** órgano post antenal u OPA; **E:** uña y empodio; **F:** *mucro* con espina mucronal accesoria.



Todas las partes del cuerpo pueden estar cubiertas de **sedas o quetas**, que pueden tener o no funciones sensoriales (mecánicas o químicas), y que por lo tanto adoptan una gran variedad de formas. Además, hay sedas especiales con función mecanorreceptora relacionadas con órganos tipo botridio que se denominan **tricobotrios**, que pueden o no estar situados en la cabeza, el tórax y el abdomen. La modificación más extrema de las sedas llega hasta la forma de **escamas**, presente en géneros de distintos órdenes. La posibilidad de discernir si una seda es “macro” o “micro” (con la dificultad que aparece cuando las sedas son “meso”) ha permitido proponer sistemas de identificación de las especies dentro de cada género gracias a la demostración empírica de la presencia constante de las “macro sedas” en algunas áreas del cuerpo (Jordana & Baquero, 2005). También son útiles para esta función las sedas modificadas en espinas, sobre todo si son grandes, muy constantes en lugares como el *manubrium*, el abdominal VI o la cabeza.

**Tórax.** Tiene tres segmentos que presentan placas dorsales (terguitos) denominadas *Prothorax*, *Mesothorax* y *Metathorax*. En el orden Poduromorpha el *Protorax* está desarrollado y tiene sedas y por lo tanto se distingue bien. En el resto de los Collembola el protórax está oculto por el *Mesothorax*. Las patas, presentes en cada uno de estos segmentos, tienen aproximadamente los artejos típicos de un insecto: epi-coxa, sub-coxa, coxa, trocánter, fémur y tibiotarso, que termina en una **uña** única, pero el unguículo (en ocasiones denominado empodio) situado bajo ella puede dar la impresión de que la uña es doble.

**Abdomen.** Tiene un máximo de seis segmentos diferenciables (o cinco más periprocto), puesto que en los órdenes Neelipleona y Symphypleona la fusión e hipertrofia de los anteriores hace que su *habitus* tenga una apariencia mucho más globular que en los otros dos, Poduromorpha y Entomobryomorpha. El sexto segmento (o periprocto), en todos los órdenes, adopta una morfología en tres cuerpos, uno dorsal, el **epiprocto**, y dos laterales, los **paraproctos**, que rodean al ano. En el quinto se sitúa la apertura anal, transversal en la hembra y longitudinal en el macho. En éste último se pueden distinguir una serie de sedas más o menos modificadas que rodean la apertura genital y que conforman una estructura en forma de escudo denominada **“placa genital”**. En las hembras esta placa está representada por dos valvas con alguna micro seda. En algunos grupos de los Symphypleona las hembras tienen un característico desarrollo de las sedas anales, que suelen utilizarse en la sistemática a nivel de especie o género. Sólo hay tres apéndices abdominales: el **tubo ventral** se sitúa en el primero, y tiene apariencia cilíndrica en reposo, pero cuando se evagina las vesículas de su parte interna, su longitud puede llegar ser muy destacable y termina en forma bifida. Se ha demostrado su función como órgano de limpieza en los Symphypleona. Recibe a través de un canal ventral (*línea ventralis*) (Hopkin, 1997) que recorre el animal desde la base del *labium* hasta él, una sustancia viscosa que se ha demostrado servir para la limpieza de la superficie del cuerpo (*grooming*), pues las terminaciones del tubo ventral en extensión pueden llegar a cualquier parte del animal en algunos grupos. Otras funciones, como el balance de electrolitos, están en discusión (Verhoef & Prast, 1989). En los Anuridae, carentes de furca, se ha demostrado que el tubo ventral los mantiene unidos a la superficie del agua, que se deforma y les impulsa cuando se sueltan de ella y recupera su forma (Bush & Hu, 2006). Los otros dos apéndices no siempre están presentes: la **furca** se sitúa en el cuarto segmento, y en su máximo desarrollo tiene tres partes: el *manubrium* (impar), al que siguen dos ramas, cada una con dos partes, el *dentis* y el *micro*, ligeramente articuladas entre sí. El *micro* es una pieza muy quitinizada y de desarrollo muy variable: desde un pequeño diente hasta un gran desarrollo. La función de la furca está relacionada con el movimiento, pues es capaz de quedar sujeta en el tercer apéndice, el **tenáculo** –situado en el tercer segmento–, y tras ser sometida a tensión muscular soltarse bruscamente impulsando al animal hacia atrás una distancia de muchas veces su longitud. Es claramente un recurso muy útil para la huida ante un peligro.

El reducido tamaño de los colémbolos, de entre unas pocas décimas de milímetro hasta unos pocos milímetros (0,12 mm a 17 mm según Bellinger *et al.*, 1996-2014), hace que tenga sentido describir lo que vemos en su interior por transparencia. En la mayoría de ocasiones el tubo digestivo está lleno de esporas de hongo (que es el alimento más habitual del grupo), lo que dificulta la observación de los diminutos caracteres que hay que observar en superficie. Los machos adultos muestran claramente el espermiducto, un tubo más o menos sinuoso y brillante que recorre la mitad del abdomen terminando en el poro genital. Otro grupo de caracteres que es observable por transparencia y que pueden ser útiles para la identificación son las piezas bucales: **maxilas y mandíbulas**.

La cutícula de los Collembola es muy peculiar en su estructura primaria, pues está formada por una estructura reticular compuesta por “bastones” y “esferas” que unen los bordes de los bastones, dando al conjunto un aspecto de una malla de pentágonos, hexágonos o heptágonos. Las “piezas” que constituyen esta malla tienen el revestimiento de cera típico de los hexápodos, que combinado con la estructura descrita dota a la cutícula de los Collembola de una marcada hidrofobicidad. A la vez esa malla deja en su interior una cutícula muy fina que permite el intercambio gaseoso, pues los Collembola en general respiran a través de la cutícula. En algunas especies la cutícula, total o parcialmente, adopta una estructura secundaria (granulación secundaria) en forma de placas o tubérculos. Sobre la cutícula se disponen sedas de formas variadas (sensoriales y glandulares), y aberturas glandulares (Jordana *et al.*, 1997). Las sedas con función sensorial suelen denominarse sensilas, y se incluyen aquí los *trichobothria*, compuestos por sedas largas de grosor constante insertas en un alveolo tipo *bothridium*. En algunos grupos las sedas pueden adoptar forma de escamas. A las sedas cuya relación diámetro máximo/longitud es mayor de 0,5 se las considera espinas, y pueden estar situadas o no sobre papilas. En algunos grupos aparecen unas estructuras formadas por un disco con valvas con una abertura diametral llamadas pseudocelos; son de naturaleza glandular y se les supone una función repugnatoria. También pueden encontrarse en algunos Collembola áreas circulares de cutícula adelgazada denominados pseudoporos, con función desconocida.

## 1.2. Historia natural

**Ecología.** Los colémbolos pueden ser encontrados en multitud de ambientes, pero dónde son más frecuentes (tanto por su diversidad como por su biomasa) es en el interior del suelo como habitantes de las anfratuosidades. En este ambiente, y en bosques de alta producción, pueden llegar a densidades muy altas, de hasta 50 000 individuos por metro cuadrado (Dunger, 1983). En el suelo se les puede encontrar en las capas superficiales y en las profundas (Jordana *et al.*, 1997). Además, se les encuentra en cuevas, en el interior de las setas y hongos, sobre el suelo (en hojarasca, bajo piedras), sobre plantas (hojas, flores, corteza, musgos, líquenes), hormigueros y termiteros. También están presentes sobre la lámina de agua en charcas de cuevas (*gours*), lagos y remansos marinos. En estas situaciones, la uña permite a los colémbolos atravesar la superficie del agua, venciendo la tensión superficial y desplazarse como si estuvieran en tierra firme. Se les encuentra incluso sobre la nieve en latitudes extremas. En algunas ocasiones se comportan como comensales, como el caso de *Axelsonia* que vive en las branquias de un cangrejo marino (Jordana, 1997).

**Gregarismo.** Algunas especies exhiben en determinados momentos comportamiento gregario, que parece está mediado por feromonas producidas por los adultos y puede estar influenciado por situaciones de estrés por riesgo de desecación (Verhoef, 1984) o por presencia de depredadores (Negri, 2004).

**Adaptaciones a la vida cavernícola.** Muchas especies son encontradas en el hábitat cavernícola, y entonces es clara la tendencia habitual demostrada en muchos grupos de artrópodos cuando adoptan este modo de vida. En el caso de los Collembola es frecuente el alargamiento de los apéndices, el alargamiento de las antenas (función táctil), la anoftalmia y la despigmentación. En algún caso se ha observado una cierta modificación en el OPA (Jordana *et al.*, 2012).

**Alimentación.** Puede considerárseles polívoros, con preferencia por los hongos (es fácil reconocer las esporas en su interior), pero también consumen material vegetal en descomposición (saprofauna), excrementos (coprofauna), animales muertos (necrofauna), microorganismos del suelo (bacterofagia) y polen (polinofagia) (Thibaud, 1970; Hopkin, 1997). Algunas especies son capaces de alimentarse de material vegetal vivo y por lo tanto son plagas potenciales. De hecho, por lo menos dos especies, *Sminthurus viridis* y *Onychiurus armatus*, son consideradas como tales (Roberts *et al.*, 2011; Joose & Koelman, 2011). Algunos son depredadores, y se ha citado a dos especies de *Sinella* alimentándose de sus propios huevos en situaciones de carencia de alimento (Thibaud, 1970).

El **desarrollo** es ametábolo (o directo), diferenciándose externamente los juveniles de los adultos únicamente en el tamaño y en la ausencia de abertura genital. En caso de aparecer condiciones ambientales adversas, o simplemente unas determinadas, algunos géneros sufren ecomorfosis, que está asociada a la regresión de las piezas bucales y del sistema digestivo, con ocasionales modificaciones de la cutícula o aparición de espinas (Christiansen en Dindal, 1990). Como el resto de artrópodos, y en general todos los Ecdysozoa, sufren el proceso de la muda para poder crecer.

**Reproducción.** Los colémbolos tienen sexos separados y transferencia indirecta del esperma, mediante la colocación por el macho de un espermatóforo en el suelo (en este caso es recogido posteriormente por la hembra), o directamente en la abertura genital de la hembra. Algunos géneros sitúan el espermatóforo en el extremo de un pedúnculo (Hopkin, 1997). Hay especies en las que se ha demostrado la partenogénesis, incluso del tipo geográfico (Casagnau, 1972) o producida por *Wolbachia* (Czarnetzki & Tebbe, 2004).

**Depredadores.** Entre sus enemigos se encuentran algunos arácnidos: arañas (sobre todo de la familia Linyphiidae), opiliones, pseudoescorpiones y ácaros eritréidos, miriápodos (quilópodos), otros entognatos (dipluros de la familia Japygidae) y algunos insectos, como coleópteros, himenópteros y dípteros (Bellinger *et al.*, 1996-2014; Thibaud, 1970).

## 1.3. Distribución

Los colémbolos tienen distribución mundial, y por lo tanto habitan en todos los ecosistemas terrestres ibéricos y macaronésicos. Además, están presentes en ambientes acuáticos (sobre la superficie de la lámina de agua y a veces debajo de ella) en ríos, lagos y aguas costeras remansadas. Se han citado algunos casos de desplazamiento de especies entre masas continentales e islas aprovechando basura a la deriva, como el caso de *Proctostephanus madeirensis*, distribuido originalmente en Portugal y Madeira, localizado en las Islas Británicas con poblaciones constituidas (Lawrence & Khaloyan, 1977).

## 1.4. Interés científico y aplicado

Los Collembola se han demostrado como bioindicadores del estado del medio edáfico, produciéndose cambios cuantitativos y cualitativos en las poblaciones cuando se dan modificaciones en la situación de los bosques o por disminución del aporte orgánico (Ariño *et al.*, 1992). Pueden ser relacionados con sucesiones ecológicas, correlacionados con tipos de microhábitats, incluso en relación con la Paleontología, servir de indicadores de condiciones ambientales, sobre todo relacionadas con la temperatura y humedad

(Bengtsson, 1994; Hopkin, 1997). Desde hace tiempo se utilizan algunas especies, sobre todo *Folsomia candida* para realizar tests toxicológicos. El modo en que se utiliza a los Collembola para este tipo de pruebas es colocando algunos ejemplares en placas que tienen únicamente en una de sus áreas las sustancias a testar, y esperando a que durante sus desplazamientos elijan quedarse o no en ese área, o bien detectar cambios de comportamiento.

Como se ha mencionado en el capítulo de Ecología, algunas especies se han citado como plagas en algunas ocasiones. El primer caso mencionado en la Bibliografía es el de *Bourletiella hortensis* (en *Farm insects*, de John Curtis, en 1860), citada alimentándose de plántulas de patata. *Sminthurus viridis* (Fotografía 1), originario de Europa, causa problemas graves sobre la alfalfa en Australia desde su introducción artificial. Entre las especies edáficas la más citada ocasionando problemas es *Protaphorura armata*, que puede causar daño en las raíces de plantas como tomates, zanahorias o nabos cuando no hay material vegetal en descomposición del que se pueda alimentar (Sievers & Ulber, 1990).

Se les ha relacionado con casos de infestaciones sobre la piel, o dermatitis (*delusional infestations* o *psychotic infestations* en inglés), pero los casos estudiados han podido ser rebatidos y achacados a contaminación de las muestras. Se pueden encontrar en depósitos de agua y son indicadores de la presencia de hongos.



Fotografía 1. *Sminthurus viridis* en situación de plaga sobre alfalfa (Fuente: Knackbock, 2014).

### 1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

Hay muy pocos datos de especies en peligro, con la excepción de las que puedan demostrarse endémicas de hábitats que puedan ser alterados o destruidos con facilidad, como las cuevas, ecosistema dónde el número de especies endémicas suele ser elevado.

### 1.6. Especies exóticas invasoras

No es un grupo que se haya estudiado con exhaustividad en este sentido, pero es seguro que ha habido muchos casos de llegada de movimiento de especies entre lugares muy distantes del planeta. Su pequeño tamaño, y sobre todo su presencia en substratos que se mueven con frecuencia y sin demasiado control (tierra o plantas) facilita su movimiento. Se debe tener especial cuidado en las islas, muy sensibles ecológicamente a la llegada de especies exóticas (Greenslade, 2002).

### 1.7. Principales caracteres diagnósticos para la separación de familias

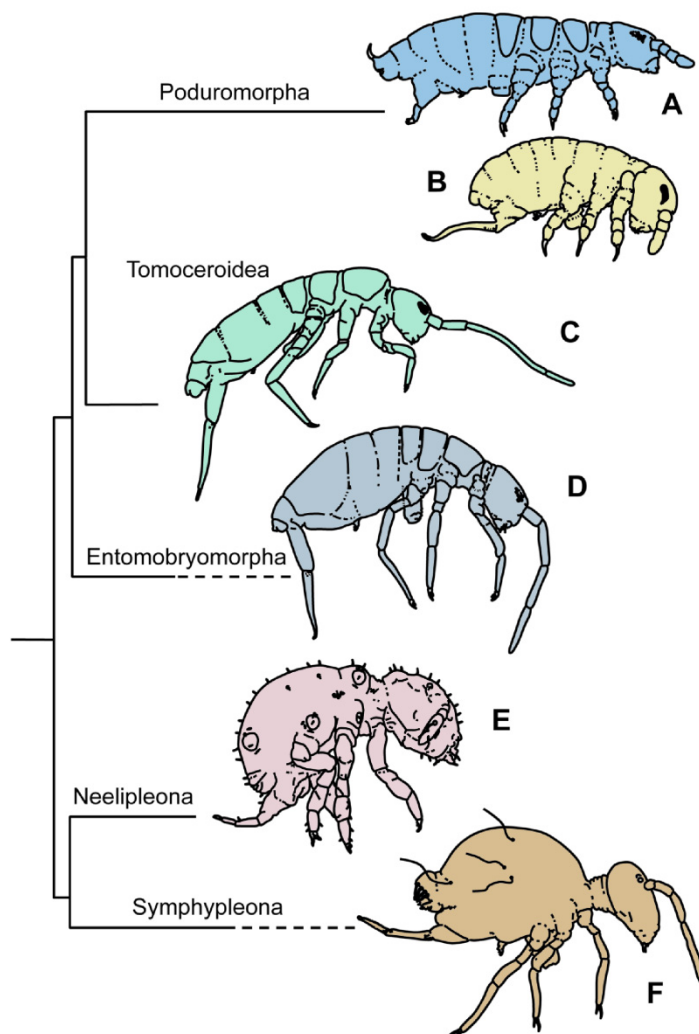
La Figura 3 presenta un esquema de los órdenes que componen el taxón Collembola. La presencia de un terguito torácico con sedas en el protórax separa los Poduromorpha del resto. El cuerpo globular separa los Neelipleona y Symphypleona de los de cuerpo alargado (Entomobryomorpha).

En la separación de familias de los Poduromorpha se utilizan caracteres como la forma y la longitud del *dens*, órgano apical del segmento antenal IV, la forma del órgano sensorial del segmento antenal III, la presencia o ausencia de pseudocelos a lo largo de los terguitos, el número de *ocelli* (ojos), la presencia o ausencia de las mandíbulas, la forma de las maxilas, la forma del *muero*, la presencia o ausencia de furca, y la forma del OPA. Las familias conocidas de Poduromorpha son las siguientes: Branchystomellidae, Gulgastruridae, Hypogastruridae, Isotogastruridae, Neanuridae, Odontellidae, Onychiuridae, Pachytullbergidae, Paleotullbergidae, Poduridae y Tullbergidae.

La separación entre Neelipleona y Symphypleona se realiza por la longitud de las antenas, más cortas que la cabeza en Neelipleona, y más largas que la cabeza en Symphypleona.

**Figura 3.** Esquema de las relaciones entre los grupos principales de Collembola (órdenes), con los *habitus* para cada uno de ellos.

**A:** *Hypogastrura* o *Ceratophysella*;  
**B:** *Podura aquatica*;  
**C:** *Tomocerus*;  
**D:** *Entomobrya*;  
**E:** *Megalothorax*;  
**F:** *Arrhopalites*.



Para la separación en familias de los Symphypleona se utilizan caracteres como la presencia o ausencia de órgano trochanteral, el número de ocelos, la forma de los artejos antenales, el número de sedas o de espinas del *dentes*, la presencia o ausencia de sedas espatuladas o ensanchadas en los tibiotarsos, la presencia o ausencia de sedas especiales en el abdominal VI de la hembras (o de los machos en algún caso), y la presencia o ausencia de sacos cervicales. Las familias son: Arrhopalitidae, Bourletiellidae, Collophoridae, Dicyrtomidae, Katiannidae, Mackenziellidae, Sminthuridae, Sminthurididae, Spinotecidae, y Sturmiidae.

En los Entomobryomorpha se utilizan caracteres como la posición de la cabeza respecto al cuerpo (ortognata o hipognata), la fusión de los segmentos abdominales, la forma y número de artejos antenales, la forma y revestimiento de sedas del *manubrium* y del *dens*, la forma del *muco*, la presencia o ausencia de órgano trochanteral, y el tipo de sedas que revisten los segmentos del cuerpo, incluyendo la presencia de escamas. Las Familias de Entomobryomorpha son: Actaletidae, Coenaletidae, Cyphoderidae, Entomobryidae, Isotomidae, Microfalculidae, Oncopoduridae, Paronellidae, Praentomobryidae y Tomoceridae.

## 2. Sistemática interna

Tradicionalmente se han considerado dos divisiones de la Clase (algunos autores siguen considerando al taxón a nivel de Orden): Arthropleona y Symphypleona *sensu lato*, según las dos morfologías del grupo, animales cilíndricos o predominantemente globulares. Actualmente la Clase se subdivide en cuatro Órdenes. Los Poduromorpha (que junto con los Entomobryomorpha formaban los Arthropleona) se caracterizan por un *habitus* "rechoncho", reducción del primer segmento torácico, frecuentes protuberancias de la superficie del cuerpo, antenas cortas, frecuente reducción o desaparición de la furca, y posibilidad de presencia del OPA. Los Entomobryomorpha tienen un *habitus* más estilizado, antenas más largas, furca siempre presente, y aparición de escamas en algunos géneros. Los Neelipleona se han erigido como un grupo independiente de los Symphypleona *sensu lato*, y se caracterizan por tener todos los segmentos abdominales fusionados, ausencia de ojos, y antenas muy cortas. El resto de los Symphypleona tienen únicamente los segmentos I a IV fusionados en lo que se denomina "gran abdominal".



Estudios moleculares recientes (Deharveng, 2004; Xiong *et al.*, 2008) soportan la monofilia de dos de ellos: Poduromorpha y Symphypleona (también *sensu lato*, incluyendo a los Neelipleona). Los Entomobryomorpha serían en cambio polifiléticos (Xiong *et al.*, 2008) por situarse los Tomoceroidea más cercanos a los Poduromorpha.

Bellinger *et al.* (1996-2014) proponen a los Coenaletidae (= Entomobryomorpha con antenas con órgano modificado para la cópula) como grupo representativo existente de las formas de transición entre los Entomobryomorpha y los Symphypleona (Sminthuridoidea = Mackenziellidae + Sminthuridae) y consideran a los Coenaletidae como *sistergroup* de los Symphypleona.

### 3. Diversidad de los colémbolos ibéricos

La fauna mundial de colémbolos asciende a 8.000 especies descritas (Bellinger *et al.*, 1996-2014). En la Península Ibérica se han citado hasta la actualidad un total de 825 especies, incluidas en 140 géneros. Considerando los datos existentes para países del entorno –como Francia–, dónde el estudio del grupo ha sido mucho más intenso, se puede decir que es una cifra razonablemente alta, sobre todo por el reducido número de investigadores dedicados al grupo.

Un resumen de la diversidad del grupo se presenta en la Tabla I.

**Tabla I. Diversidad de familias y especies de Collembola en diversas áreas geográficas.**

FUENTE DE LOS DATOS: Mundial: Janssens & Christiansen (2011); resto: Deharveng (2014).

Diversidad	Poduromorpha		Entomobryomorpha		Neelipleona		Symphypleona		Totales	
	Fam.	Sp.	Fam.	Sp.	Fam.	Sp.	Fam.	Sp.	Fam.	Sp.
Mundo	11	3.154	8	3.749	1	33	10	1.188	30	8.124
Europa	8	973	7	812	1	8	7	195	23	1.988
Francia continental	7	270	6	278	1	6	6	85	20	639
Italia continental	7	175	6	159	1	2	6	46	20	382
España continental	8	293	7	261	1	1	6	70	22	625
Baleares	3	19	2	18	–	–	4	8	9	45
Portugal continental	6	105	6	108	1	1	5	21	18	235
Canarias	6	46	4	48	1	1	5	8	16	103
Azores	6	18	5	33	–	–	5	20	16	71
Madeira	6	24	3	26	1	2	5	16	15	68

### 4. Principales publicaciones disponibles

Al igual que pasa con otros taxones a los que pocos taxónomos a nivel mundial dirigen sus estudios, los Collembola son estudiados de modo selectivo (por familias, incluso por géneros). Esto hace que la información sobre los Collembola se encuentre sobre todo en forma de artículos dispersos. Gisin, en 1960, realizó una completa recopilación de la información disponible para el grupo hasta el momento, incluyendo claves muy modernas y útiles hasta entonces. Es muy importante la recopilación de la Bibliografía (y de la ubicación del material tipo) que hizo J.T. Salmon entre los años 1964 y 1965 (Salmon, 1964a, 1964b y 1965), en publicaciones en las que recopiló 2 603 referencias. Durante los últimos años van viendo la luz colecciones de publicaciones que permiten conocer la Biodiversidad del grupo en algunas regiones. Christiansen & Bellinger (1980a, b, c y 1981) estudiaron el grupo en un área que ocupa gran parte de Norteamérica. Respecto a Sudamérica, se debe mencionar la publicación “*Biogeographie de l’Amérique Australe*”, que reúne datos taxonómicos y también de Biogeografía (Delamare-Deboutville & Rapoport, 1962–1968). Hopkin, en 1997, publicó un libro monográfico sobre el grupo en el que se puede encontrar información muy completa, incluyendo datos sobre Ecología, reproducción y otros aspectos. Posteriormente se puso en marcha un proyecto editorial –dirigido por el Museo de Görlitz, Alemania– para la recopilación de información taxonómica en la Región Paleártica, que desde 1995 ha publicado hasta el momento los volúmenes correspondientes a los grupos taxonómicos: “Tullbergiinae”, “Symphypleona”, “Isotomidae”, “Hypogastruridae” y “Capbryinae et Entomobryini” (Zimdars & Dunger, 1995; Bretfeld, 1999; Potapov, 2001; Thibaud *et al.*, 2004; Dunger & Schlitt, 2011; Jordana, 2012). Respecto a la fauna ibérica, el volumen número 8 de la Colección “Fauna Ibérica” está dedicado a uno de los grupos de Collembola, el de los Poduromorpha (Jordana *et al.*, 1997), y están en marcha los volúmenes de los otros grupos.

#### 4.1. Otros recursos relacionados con la taxonomía e identificación de colémbolos

Es destacable la iniciativa de Frans Janssens, quién desde 1976 comenzó la recopilación de la información existente sobre los Collembola, primero en forma de listas de especies (mientras era miembro de la *Royal Entomological Society of Antwerp*, Belgium), y después claves, Bibliografía e imágenes aportadas





**Lámina II.** Macrofotografías de algunos géneros comunes de Collembola. **A:** *Pseudachorutes* sp.; **B:** *Neanura muscorum*; **C:** *Folsomia candida*; **D:** *Isotomurus palustris*; **E:** *Willowsia platani*; **F:** *Caprainea marginata* (todas las figuras de Andy Murray [con licencia Creative Commons-BY-SA-2.0]).

por la comunidad de investigadores dedicados al grupo (cuando ya estaba en el *Department of Biology, Evolutionary Ecology Group, University of Antwerp, Belgium*). Como resultado, actualmente está disponible un completo portal sobre el grupo en [www.collembola.org](http://www.collembola.org).

Otra fuente de información taxonómica y sobre Biogeografía es el Proyecto Fauna Europaea ([www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org)), apoyado por la Comisión Europea dentro del V Programa Marco, que priorizó el desarrollo de las infraestructuras de investigación con la Biodiversidad como prioridad temática, y que fue impulsado por el NMF (*Museum für Naturkunde, Berlin*).

La herramienta Delta ha permitido la realización de algunas claves del grupo, disponibles por ejemplo en <http://www.unav.es/unzyec/collembola/> (Jordana *et al.*, 2014).

## 5. Referencias

- ARIÑO, A.H., M.L. MORAZA, M.A. HERNÁNDEZ & R. JORDANA 1992. Cambios en la Edafofauna de hayedos alterados. *Actas del Congreso Internacional del Haya*, Pamplona: C60–C66.
- BELLINGER, P.F., K.A. CHRISTIANSEN & F. JANSSENS 1996-2014. Checklist of the Collembola of the World. URL: <http://www.collembola.org> [Último acceso: 12-oct 2014].
- BENGTSSON, J. 1994. Temporal predictability in forest soil communities. *Journal of Animal Ecology*, **63**: 653–665.
- BRETFELD, G. 1994. *Sturnius epiphytes* n.gen n.spec. from Columbia, a taxon of the Symphypleona (Insecta, Collembola) with an unexpected character combination: description and position in non-Linnean and Linnean classifications in the Symphypleola. *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research*, **32**: 264-281.
- BRETFELD, G. 1999. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 2. Symphypleona. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **71**(1): 1-318.
- BUSH, J. W. M. & D. L. HU, 2006. Walking On Water: Biocomotion at the Interface [Collembola included]. *Annual Review of Fluid Mechanics*, **38**: 339-369.
- CARAPPELLI, A., P. LIÓ, F. NARDI, E. VAN DER WATH & F. FRATI 2007. Phylogenetic analysis of mitochondrial protein coding genes confirms the reciprocal paraphyly of Hexapoda and Crustacea [Collembola included], from Second Congress of Italian Evolutionary Biologists (First Congress of the Italian Society for Evolutionary Biology), Florence, Italy. 4–7 September 2006, BMC Evolutionary Biology 2007, 7 (Suppl 2), S8, 16 August 2007, p.S8.
- CASSAGNAU, P. 1972. Parthénogenèse géographique et polyplôidie chez *Neanura muscorum* (Temp.), Collembola, Neanuridae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **274**: 1846-1848.
- CHRISTIANSEN, K.A. IN D.L. DINDAL 1990. *Insecta: Collembola. Soil biology guide*. John Wiley et Sons. New York. pp. 965-995.
- CHRISTIANSEN, K. & P. BELLINGER 1980a. Part 1. Poduridae and Hypogastruridae, *The Collembola of North America North of the Rio Grande*, Grinnell College, Iowa, pp. 1-386.
- CHRISTIANSEN, K. & P. BELLINGER 1980b. Part 2. Families Onychiuridae and Isotomidae, *The Collembola of North America North of the Rio Grande*, Grinnell College, Iowa, November, 1980, pp. 387-784.
- CHRISTIANSEN, K. & P. BELLINGER 1980c. Part 3. Family Entomobryidae, *The Collembola of North America North of the Rio Grande*, Grinnell College, Iowa, December, 1980, pp. 785-1042.
- CHRISTIANSEN, K. & P. BELLINGER 1981. Part 4. Families Neelidae and Sminthuridae; Glossary; Bibliography; Index, *The Collembola of North America North of the Rio Grande*, Grinnell College, Iowa, pp. 1043-1322.
- CZARNETZKI, A. B. & C. C. TEBBE 2004. Detection and phylogenetic analysis of *Wolbachia*. *Environmental Microbiology*, **6**(1): 35-44.
- DEHARVENG, L. 2004. Recent advances in Collembola systematics. *Pedobiologia*, **48**: 415-433.
- DEHARVENG, L. 2014. Collembola. *Fauna Europaea*. Accesible (2014) en: <http://www.faunaeur.org>
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. & E. RAPOPORT (Eds.) 1962–1968. *Biologie de l'Amérique Australe*, **2**: 401-460. CNRS et CNICT, Paris, Francia.
- D'HAESE, C.A. 2002. Were the first springtails semi-aquatic? A phylogenetic approach by means of 28S rDNA and optimization alignment. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **269**: 1143-1151.
- DUNGER, W. 1983. *Tiere im Boden*. A. Ziemsen Verlag, Lutherstadt Wittenberg. 280 pp.
- DUNGER, W. & B. SCHLITT 2011. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 6/1. Tullbergiidae. *Soil Organisms*, Volume **83**(1): 1-168.
- GIRIBET, G., G.D. EDGEcombe & W.C. WHEELER 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology [Collembola included]. *Nature*, **413**: 157-161.
- GISIN, H. 1960. *Collembolenfauna Europas*. Museum d'Histoire Naturelle, Genève, pp. 1-312.
- GREENSLADE, P. 2002. Assessing the risk of exotic Collembola invading subantarctic islands: prioritising quarantine management: Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia*, **46**(3-4): 338-344.
- HOPKIN, S.P. 1997. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press, Inc., New York. 330 pp.
- JANSSENS, F. & K. A. CHRISTIANSEN 2011. Class Collembola Lubbock, 1870. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* **3148**: 192-194. Accesible (2014) en: <http://www.mapress.com/zootaxa/2011/zt03148p194.pdf>
- JOOSSE, E. N. G. & T. A. C. M. KOELMAN 2011. Evidence for the presence of aggregation pheromones in *Onychiurus armatus* (Collembola), a pest insect in sugar beet. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **26**(2): 197-201.
- JORDANA, R. 1997. New habitat for a species of *Axelsoxia* Börner, 1907. *Pedobiologia*, **41**(13): 35-39.
- JORDANA, R. 2012. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 7/1. Capbryinae et Entomobryini. *Soil Organisms*, **84**(1): 1-390.
- JORDANA, R., E. BAQUERO & L.M. MONTUENGA 2000. A new type of arthropod photoreceptor. *Arthropod Structure & Development*, **29**: 289-293.
- JORDANA, R., E. BAQUERO, S. REBOLEIRA & A. SENDRA 2012. Reviews of the genera *Schaefferia* Absolon, 1900, *Deuteraphorura* Absolon, 1901, *Plutomurus* Yosii, 1956 and the *Anurida* Laboulbène, 1865 species group without eyes, with the description of four new species of cave springtails (Collembola) from Krubera-Voronyia cave, Arabika Massif, Abkhazia. *Terrestrial Arthropod Reviews*, **5**(1): 35-85.



- JORDANA, R., J. ARBEA, C. SIMÓN & M.J. LUCIÁÑEZ 1997. *Collembola, Poduromorpha*. En: *Fauna Ibérica*, vol. 8. Ramos, M.A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 807 pp.
- JORDANA, R. & E. BAQUERO 2005. A proposal of characters for taxonomic identification of Entomobrya species (Collembola, Entomobryomorpha), with description of a new species. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **76**(2): 117-134.
- JORDANA, R., E. BAQUERO & A.H. ARIÑO [continuously updated]: *Collembola DELTA Database*. University of Navarra. URL: <http://www.unav.es/unzyec/collembola/> [Último acceso el 12-oct 2014].
- LAWRENCE, P.N. 1999. From Whence and Whither the Collembola? *Evolution versus Taxonomy*, Part 1. *Crustaceana*, **72**: 1110-1122.
- LAWRENCE, P.N. & O.K. KHALOYAN 1977. The Taxonomy and ecology of *Proctostephanus madeirensis* Da Gama, 1959 (Collembola) colonizing waste tips in Britain. *Entomologist's Gazette*, **28**: 127-132.
- NARDI, F., G. SPINSANTI, J.L. BOORE, A. CARAPELLI, R. DALLAI & F. FRATI 2003. Hexapod Origins: Monophyletic or Paraphyletic? [Collembola included], *Science*, **299**: 1887-1889.
- NEGRI, I. 2004. Spatial distribution of Collembola in presence and absence of a predator. *Pedobiologia*, **48**(5-6): 585-588.
- PAULUS, H.F. 1972. Zum Feinbau der Komplexaugen einiger Collembolen Eine vergleichend-anatomische Untersuchung (Insecta, Apterygota). *Zoologische Jahrbücher Anat.*, **89**: 1-116.
- POTAPOV, M. 2001. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 3. Isotomidae. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **73**(2): 1-603.
- ROBERTS, J.M.K., P.A. UMINA, A.A. HOFFMANN & A.R. WEEKS 2011. Population dynamics and diapause response of the springtail pest *Sminthurus viridis* (Collembola: Sminthuridae) in Southeastern Australia. *Journal of Economic Entomology*, **104**(2): 465-473.
- SALMON, J.T. 1964a. *An Index to the Collembola, Volume 1*, Royal Society of New Zealand, Bulletin No.7, Wellington, pp. 1-144.
- SALMON, J.T. 1964b. *An Index to the Collembola, Volume 2*, Royal Society of New Zealand, Bulletin No.7, Wellington, pp. 145-644.
- SALMON, J.T. 1965. *An Index to the Collembola, Volume 3*, Royal Society of New Zealand, Bulletin No.7, Wellington, pp. 645-651.
- SIEVERS, H. & B. ULBER 1990. The effects of organic manure applications on Collembola and other small arthropods as seedling pests in sugar beet. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, **97**: 588-599.
- THIBAUD, J.-M. 1970. Biologie et écologie des Collembolles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série A, Zoologie*, **LXI**(3): 83-201.
- THIBAUD, J.-M., H.-J. SCHULZ & M.M. DA GAMA ASSALINO 2004. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 4. Hypogastruridae. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **75**(2): 1-287.
- VERHOEF, H.A. 1984. Releaser and primer pheromones in Collembola. *Journal of Insect Physiology*, **30**(8): 665-670.
- VERHOEF, H.A. & J.E. PRAST 1989. Effects of dehydration on osmotic and ionic regulation in *Orchesella cincta* (L.) and *Tomocerus minor* (Lubbock)(Collembola) and the role of the coelomoduct kidneys. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **93A**: 691-694.
- XIONG, Y., Y. GAO, W.-Y. YIN & Y.-X. LUAN 2008. Molecular phylogeny of Collembola inferred from ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**: 728-735.
- ZIMDARS, B. & W. DUNGER 1995. Synopses on Palaearctic Collembola, Part I. Tullbergiinae Bagnall, 1935. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **68**(4): 1-71.