Bol. S.E.A., nº **26**, 1999: 379—395.

RECIENTES APORTACIONES FILOGENÉTICAS SOBRE LOS "APTERYGOTA"

Carmen Bach de Roca [1], Miguel Gaju-Ricart [2] y Arturo Compte-Sart [3]

[1] Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Barcelona. 08192. Bellaterra (Barcelona).
[2] Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Córdoba. Avda, S. Alberto Magno, s/nº. 14004. Córdoba.
[3] Departamento de Biodiversidad. Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006-Madrid.

Resumen
Tradicionalmente, los Apterygota, en sentido amplio, se han dividido en dos grupos taxonómicos: Entognatha y Ectognatha, según tuvieran respectivamente, las piezas bucales escondidas en un repliegue cefálico o visibles externamente. Los primeros incluyen los Collembola + Protura (= Ellipura) con el Orden Diplura y los segundos comprenden los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota.

A pesar del interés que despierta la historia evolutiva de los Apterygota, no hay un acuerdo unánime sobre las diferentes hipótesis filogenéticas que se han formulado por diversos autores, en relación al conjunto de grupos que los integran.

En este artículo, se hace un estudio sobre las aportaciones filogenéticas efectuadas por autores recientes y, a la vista de sus trabajos, se concluye que los Collembola, Protura y Diplura forman grupos naturales (monofiléticos), al igual que los Microcoryphia y Dicondylia. El término Ellipura para designar la unión de Collembola + Protura, debería rechazarse, al igual que la denominación Apterygota en sentido amplio. Los Monura, como orden fósil, debería incluirse dentro de los Microcoryphia con categoría de Suborden.

Palabras clave: Apterygota, Parainsecta, Insecta, Hexapoda, Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia, Archaeognatha, Monura, Zygentoma, Thysanura, Filogenia.

Recent advances on the phylogeny of 'Apterygota'

Abstract
The Apterygota sensu lato are traditionally divided in two taxonomic groups: Entognatha and Ectognatha, the former with enclosed and the later with exposed mouthparts. Entognathy is a character shared by Ellipura (Collembola + Protura) and the order Diplura, whereas ectognathy is present in Microcoryphia, Zygentoma and Pterygota.

Despite the growing interest in the evolutionary history of the Apterygota s.l., there is at present no agreement on a phylogenetic hypothesis concerning the different lineages within this group.

In this study we review the phylogenetic relationships recently presented by different authors. We conclude that Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia and Dicondylia are natural (monophyletic) groups. The taxon Ellipura (Collembola plus Protura) is not supported, and should not be accepted. There is also no support to consider the Apterygota sensu lato as a monophyletic group. The fossil order Monura should be included as a Suborder of Microcoryphia

Key words: Apterygota, Parainsecta, Insecta, Hexapoda, Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia, Archaeognatha, Monura, Zygentoma, Thysanura, Phylogeny.

CONSIDERACIONES SOBRE LOS HEXAPODA

Se han hecho muchísimas tentativas sobre la filogenia de los Arthropoda en general y de los Hexapoda en particular. No es fácil condensar, en pocas páginas, todas las aportaciones y vicisitudes que han experimentado el conocimiento y la evolución de los Hexapoda a lo largo de su historia, pero trataremos de dar una idea de las principales teorías evolutivas que se han formulado en estos últimos años, centrándonos principalmente en el estudio de las formas primitivamente ápteras, es decir, de los denominados apterygota o "insectos sin alas". Se trata de un conjunto de grupos más o menos independientes entre sí, relativamente modestos en número de especies pero de una notable heterogeneidad, porque dentro de unas estructuras y una organización general aparentemente simples y a menudo similares, se encuentran notables diferencias que permiten suponer un origen diverso y un proceso evolutivo lento muy influido por factores ambientales (edáficos), que han remodelado los caracteres primitivos básicos, mezclando homologías y homoplasias. Aunque los fósiles son

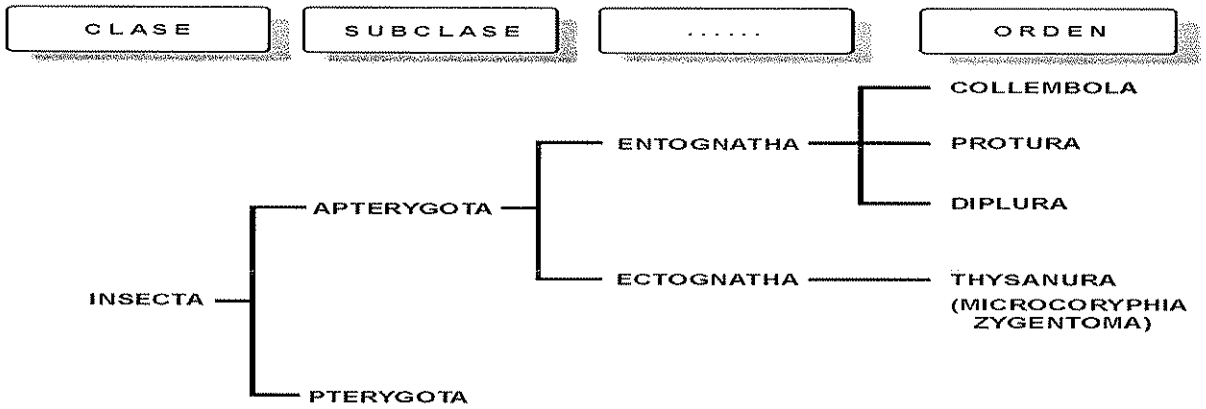


Fig. 1.- Esquema de clasificación de los Insecta. Original.

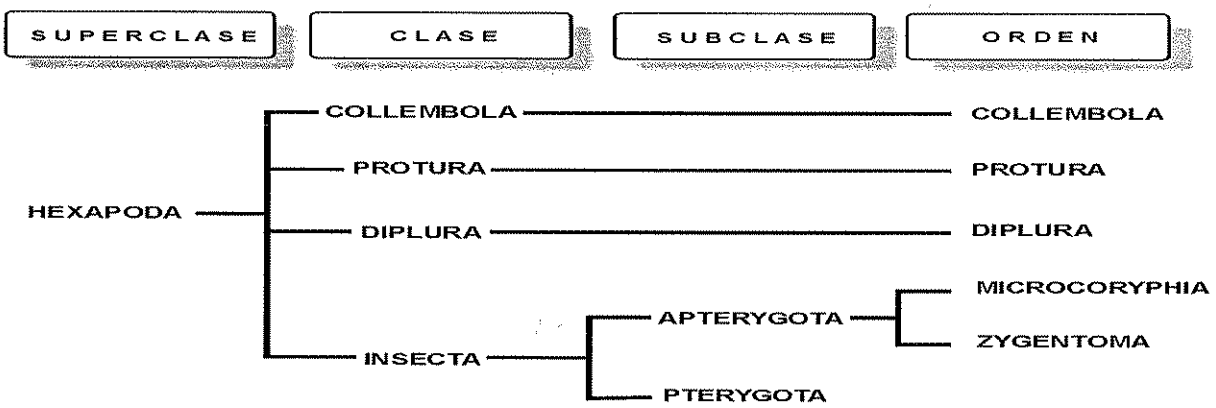


Fig. 2.- Esquema de clasificación de los Hexapoda. Original.

escasos en varios de los grandes grupos (Clases u Órdenes) hay representantes muy antiguos, del Devónico o del Carbonífero, en los que es curioso comprobar ciertas estructuras características similares a las actuales, mientras que otras son tan diferentes que hacen dudar de si se trata de entidades taxonómicas equivalentes pero distintas o bien etapas primitivas del desarrollo evolutivo de linajes que ahora, tal vez por adaptaciones al medio, parecen más primitivas (más generalizadas, en términos hennigianos).

Lo que precede ha motivado puntos de vista muy distintos, ya en los autores antiguos. Como señala Denis (1965), la mayoría de autores como por ejemplo Brauer, Lubbock, Gegenbauer o Palmen, admitieron los Apterygota como un grupo primitivo, mientras que Emery y Lankester consideraron que eran Ortópteros degenerados y Camerano y Grassi opinaron que eran Ortópteros neoténicos. Suponían que eran primeramente alados y luego perdieron las alas por evolución; Sulc (1927) señaló los lóbulos paranotales de los Lepismátidos como alas vestigiales. Es de resaltar que Tothill (1916) en Denis (1965), creyó advertir en estos hexápodos incluso más caracteres especializados (derivados) que generalizados, aunque Denis (1965), hace observar que la especialización se ha ido desarrollando a partir de condiciones muy generalizadas. Como veremos, las estructuras bucales de tipo entotrofo (entognatas) pudieron desarrollarse independientemente varias veces, a partir de una morfología normalmente ectotrofa, del mismo modo que la pérdida de órganos de visión e incluso de las antenas, debió ser a costa de unos antecesores oculados y antenados; los cóndilos de las mandíbulas se encuentran únicos o dobles aparentemente en un mismo grupo taxonómico, dando pie a lógicas dudas sobre un posible proceso evolutivo divergente de un mismo linaje, o de la probable independencia filogenética de ambos grupos.

Las diferencias entre los diversos taxones parecen evidenciar una profunda separación filogenética de varios grupos, al menos cinco, de Apterygota. Creemos interesante examinar sus características y la relación que puedan tener con los demás Hexapoda.

Desde que Hennig (1966) utilizó el método de sistemática filogenética, más comúnmente conocido por cladística, para estudiar la filogenia de los Hexapoda se han realizado muchos estudios sobre este grupo, dando como resultado la existencia de diversas teorías sobre su origen: monofilia, difilia o polifilia. Cada una de estas teorías ha sido apoyada por diversos autores. Son partidarios de la polifilia Anderson (1973, 1979), Manton (1977), Fryer (1992, 1996), etc. Una serie de autores ha dado soporte a la teoría difilética como por ejemplo Tiegs y Manton (1958), Cisne (1974), Hessler y Newman (1975), Bergström (1980, 1992), Hessler (1992), entre otros. Apoyan la teoría monofilética Paulus (1979), Boudreaux (1979), Weygolt (1979, 1986), Brusca y Brusca (1990), Wägele (1993), Kristensen (1975, 1981, 1989, 1991, 1995, 1998), Bourgoin (1996), Deutsch (1997), etc. Hoy, parece admitido por muchos autores, además de los citados, que los Hexapoda constituyen un grupo monofilético y así lo entienden los autores del presente artículo.

Hasta aquí nos hemos referido al término Hexapoda y no hemos mencionado a los Insectos. Ambos términos han sido considerados sinónimos, pero actualmente hay una tendencia muy acusada en considerar a los Hexapoda como una Superclase, que comprende una serie de grupos que comparten, entre otras características, la posesión de tres pares de patas. Algunos de ellos son ápteros en todo su linaje y esta condición primitiva ha hecho que se les denomine Apterygota, por oposición a los alados o ápteros por derivación secundaria, denominados Pterygota. Sin embargo, las características

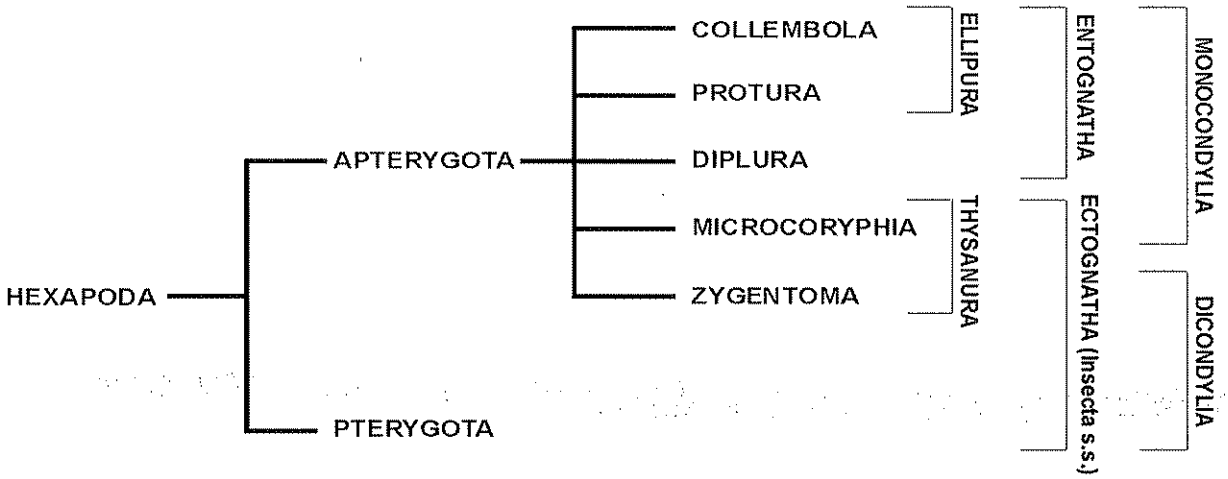


Fig. 3.- Algunas de las agrupaciones que han experimentado los cinco órdenes de Apterygota. Original.

de dos o tres órdenes (Collembola, Protura y tal vez Diplura), que tienen las piezas bucales ocultas por un repliegue cefálico (Entognatha), hace que se les considere primitivos y distintos a los demás, por lo que frecuentemente se les llama Parainsecta. Los verdaderos Insecta serían los demás órdenes con las piezas bucales expuestas (Ectognatha), constituidos por dos órdenes que tienen las mandíbulas con un cóndilo (Microcoryphia o Archaeognatha y el orden fósil Monura), y todos los demás con mandíbulas dicondílicas constituidos por dos conjuntos muy desiguales, los Zygentoma o Thysanura s.s. y los órdenes de Pterygota "típicamente" alados.

Como veremos, el nivel taxonómico, o jerárquico, de los diversos grupos mencionados varía considerablemente según sean los autores y los caracteres tomados en consideración; no obstante, a grandes rasgos, puede decirse que los Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia, Monura y Zygentoma constituyen un heterogéneo conjunto cuyas dudosas afinidades filogenéticas sólo tienen como carácter común el apterismo primitivo, es decir, son Apterygota s.l., ya que esta denominación, como comentaremos más adelante, puede reservarse para un conjunto reducido de estos hexápodos, o bien podría considerarse en desuso.

La clasificación que se encuentra en la mayoría de obras de Entomología (Mackerras, 1970; Carpenter, 1992; Naumann, 1994, etc.), hace que los términos Hexapoda e Insecta no sean sinónimos, siendo los Hexapoda lo que podríamos denominar "insectos sensu lato" que antes incluía dos grupos: Apterygota o insectos primitivamente ápteros y Pterygota o insectos con alas o secundariamente ápteros. Los primeros, a su vez, estaban divididos en Entognatha y Ectognatha. Los Entognatha comprendían los órdenes Collembola, Protura y Diplura y los Ectognatha, el Orden Thysanura que posteriormente se desdobló en dos: Microcoryphia (=Archaeognatha) con cabeza poco visible dorsalmente y mandíbulas monocondílicas y Zygentoma o Thysanura s.s. con cabeza visible dorsalmente y mandíbulas dicondílicas (Fig. 1). Ahora, se considera que los Hexapoda comprenden una serie de grupos: Clase y Orden Collembola, Clase y Orden Protura, Clase y Orden Diplura y Clase Insecta con dos Subclases: Apterygota (con los Órdenes Microcoryphia y Zygentoma) y Subclase Pterygota (Fig. 2).

Vemos por tanto que los Apterygota s.l., es decir, todos los hexápodos ápteros, comprenden clados generalmente admitidos como Órdenes: Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia y Zygentoma. En la fig. 3 se señalan algunas de las agrupaciones que han experimentado estos órdenes.

Hechas estas consideraciones, trataremos cada uno de los grupos por separado para luego discutir su posible posición filogenética.

A partir de ahora, trazaremos la historia de los Apterygota basándonos tanto en los datos conocidos de las formas fósiles como de las vivientes y en éstas en los conocimientos anatómicos (externos e internos), embriológicos, de funcionalidad, etológicos, anatomía comparada, análisis de proteínas, moleculares, etc.

CARACTERÍSTICAS TAXONÓMICAS

Hexápodos Entognatos

Según Boudreaux (1979), siguiendo esencialmente a Hennig (1953), los órdenes que componen los entognatos: Collembola, Protura y Diplura constituyen un grupo hermano de los restantes Hexapoda y forman un conjunto monofilético que denomina asimismo Entognatha, con categoría de Subclase. Dentro de este grupo, se han reconocido dos grupos hermanos en los Diplura y los Ellipura (= Collembola + Protura), ya que todos los entognatos comparten una serie de autapomorfías como son la modificación de las piezas bucales y su inclusión dentro de un repliegue cefálico u oral; reducción de los palpos; reducción de los órganos visuales en los Collembola (Paulus, 1972, 1979), que faltan completamente en los Protura y Diplura; reducción casi total de los ciegos gástricos y de los tubos de Malpighi.

Entre los Entognatha, se han reconocido relaciones entre los Diplura y los Ellipura por numerosos autores (Tuxen, 1959, 1970; Lauterbach, 1972; Kristensen, 1975, 1981, 1991; Boudreaux, 1979; Hennig, 1981; Stys y Bilinski, 1990; Machida et al., 1996).

Por otro lado, Manton (1977, 1979), Koch (1997, 1998) y Kraus (1998), basándose en características de los Ellipura y Diplura creen que la entognatía es una característica adquirida por convergencia y, por tanto, no hay afinidades entre los tres taxa, pero las características anatómicas a las que alude Manton (1977, 1979), no son convincentes según Kristensen (1975, 1981, 1991).

Jamieson (1987), estudiando la evolución del esperma en los insectos concluyó que un axonema simple con un anillo de 9 dobletes rodeando un par de túbulos centrales (9+2) es un carácter plesiomórfico de los Artrópodos. Los Colémbolos presentan este esquema, los Proturos carecen del doblete central y pueden tener modelos de axonema como 12+0 o 14+0. Los Diplura, además del modelo 9+2 presentan rodeando

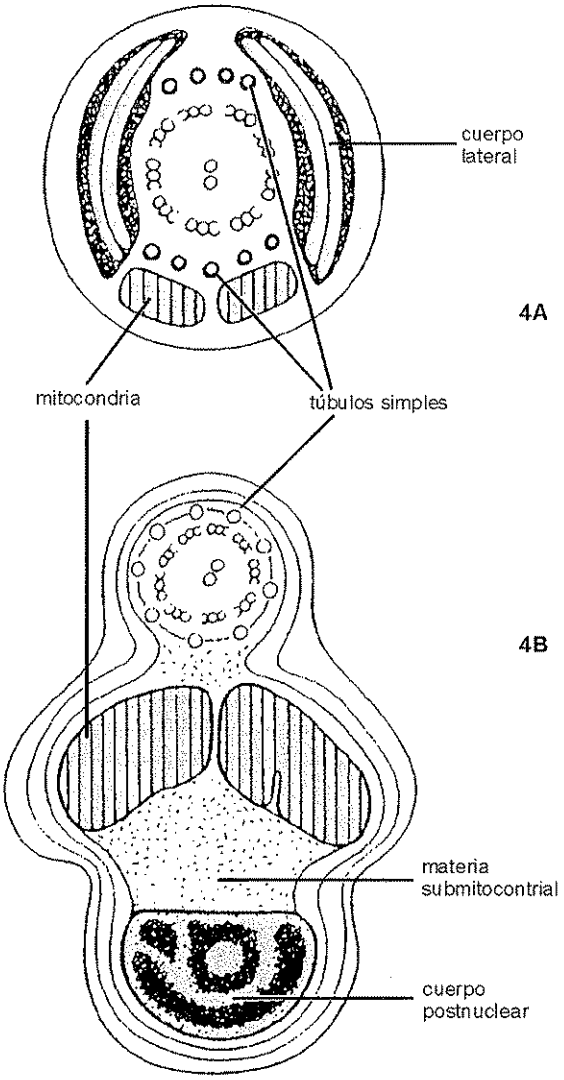


Fig. 4. - Sección transversal de un espermatozoide, tomada posterior al núcleo: A. Microcoryphia; B. Zygentoma. Modificado de Wingstrand (1973).

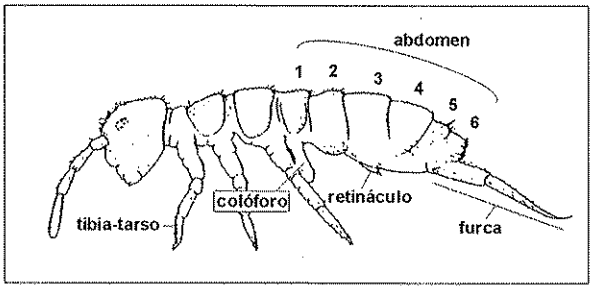


Fig. 5.- Colémbolo en visión lateral. Redibujado de Naumann (1994).

a este conjunto un anillo de 9 túbulos accesorios simples, es decir, la configuración es 9+9+2. Este mismo tipo lo encontramos en Microcoryphia, Zygentoma (Fig. 4) y muchos Pterygota. El tipo 9+9+2 puede ser considerado sinapomórfico de los Diplura + Insecta (Kristensen, 1995) y así existirían dos grupos de Entognatha, los Diplura y los Ellipura (= Parainsecta = Collembola + Protura).

Ellipura (= Parainsecta)

Los constituyentes de este grupo se denominan así por la carencia de cercos y comprende pequeñas formas cuya longitud máxima no sobrepasa los 8 mm. Los dos clados que los constituyen comparten una serie de sinapomorfías como la reducción de los palpos maxilares y labiales, la presencia de un surco medio ventral posterior a la cabeza y que se extiende por el tórax e incluso, en los Collembola, hasta el primer urito, la "linea ventralis", presencia de grandes células neurosecretoras (=ganglios epifaríngeos) (François, 1969) y pretarso constituido por una sola uña, aunque este último carácter es cuestionado por Kristensen (1981).

Los Ellipura no son sólo fenéticamente distintos entre sí, sino entre los demás hexápodos. La carencia de espiráculos abdominales ha sido considerado como una autapomorfía de los Ellipura.

La monofilia de los Ellipura es mantenida por Kristensen (1991), pero rechazada por otros autores, como por ejemplo Stys y Bilinski (1990) y Bilinski (1993).

Collembola

Son hexápodos de pequeño tamaño (0,25 a 8 mm de longitud), por ello son formas poco esclerotizadas. Presentan una serie de autapomorfías como el pequeño número de uritos (sólo 6) y apéndices especializados en el abdomen: el tubo ventral o colóforo en el primer urito, el retináculo en el tercero y la furca en el cuarto. Las patas torácicas tienen el penúltimo artejo muy alargado comprendiendo la unión de la tibia y el tarso formando un tibia-tarso. Los espiráculos, cuando están presentes, se abren en la cabeza (Fig. 5).

El pequeño número de uritos y el tipo de segmentación del huevo (holoblástica), son características únicas dentro de los Hexapoda.

Las antenas presentan musculatura en todos los antenómeros excepto en el último (carácter que comparten con los Miriápodos). Gonoporo en el último urito y desarrollo epimórfico.

Protura

Pequeños hexápodos menores de 2 mm de longitud, delicados y de cuerpo alargado (Fig. 6). Presentan una serie de autapomorfías como son la carencia de antenas, de ojos y de tentorio. En la cabeza se encuentran unos pseudocelos que se habían considerado vestigios de antenas (Tuxen, 1959), pero François (1959), demostró que dicha estructura está inervada por el protocerebro y carece de musculatura, por tanto, no puede considerarse un vestigio antenal. El primer par de patas está dirigido hacia adelante y asume las funciones propias de las antenas ya que están recubiertas por gran cantidad de sensilios. Presentan pequeños apéndices abdominales vestigiales en los tres primeros uritos. El gonoporo se abre en el último urito. Su desarrollo postembrionario es anamórfico, al igual que en la mayoría de los Miriápodos.

Diplura

Pequeños hexápodos de 2 a 5 mm de longitud sin contar los filamentos caudales, aunque algunos pueden alcanzar 5 cm; sin pigmento, presentando una serie de sinapomorfías como son la carencia de órganos visuales, presencia de antenas con musculatura en todos los antenómeros excepto el último (carácter compartido con los Miriápodos y los Colémbolos). Sin brazos anteriores tentoriales (Boudreaux, 1979) o sin

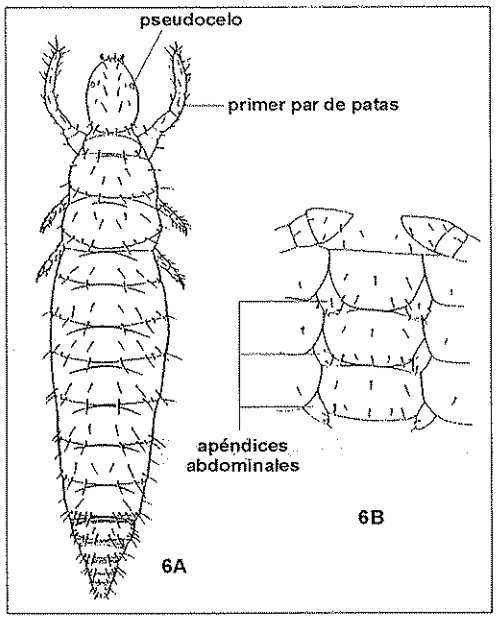


Fig. 6.- Protura: A. Visión dorsal; B. Parte anterior del abdomen en visión ventral. Redibujado de diversos autores.

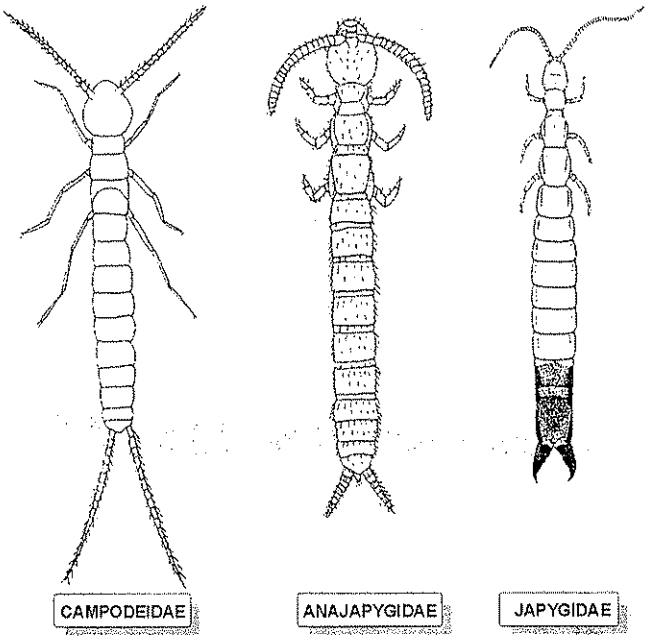


Fig. 7.- Diplura: A. Campodeidae; B. Anajapygidae; C. Japygidae. A y B, originales, C, tomado de Naumann (1994).

tentorio (François, 1971). Koch (1997, 1998) considera los apodemas cefálicos anteriores y posteriores como verdaderos apodemas tentoriales. En el embrión se observan 11 uritos, pero al eclosionar el huevo, sólo se encuentran 10. Estilos en los urosternos (bien desarrollados en los Campodeidae, pero pequeños en las Japygidae). Algunos, presentan vesículas exértiles en los 8 primeros urosternos o en los II-VIII. Los cercos son distintos según los grupos de Dipluros, lo que se considera una autapomorfía (Fig. 7).

La evolución de las tráqueas ha seguido dos direcciones. En los Campodeidae no existen espiráculos abdominales, estando presentes 3 pares de espiráculos torácicos; por el contrario en los Japygidae existen 9 pares de espiráculos abdominales y, en el tórax, 2 pares en el mesotórax y uno en el metatórax. A veces, sólo se hallan dos pares de espiráculos en el tórax, por tanto los Japygidae presentan el modelo 3+9 o 2+9 pares de espiráculos, dependiendo de los grupos.

Manton (1972, 1977) estudiando la musculatura de los apéndices comprobó la existencia de un solo músculo trocánter-femoral y un solo cóndilo o pivote femuro-tibial.

Kristensen (1971, 1975) duda de la monofilia de los Diplura y la acepta con reservas basándose en el estudio de Manton, citado anteriormente, sobre la musculatura y cóndilos de los apéndices y que es común a todos los dipluros. Están también de acuerdo con esta concepción y creen que los Diplura no son monofiléticos y tendrían que desdoblarse en dos grupos, los Campodeoidea y los Japygoidea (Dunger, 1994; Koch, 1997, 1998; Kraus, 1998). Kukalová-Peck (1991) opina que parecen tener una mayor relación con los insectos s.s. que con los demás entognatos y cree que constituyen un grupo hermano (entognato) de todos los demás insectos (ectognatos).

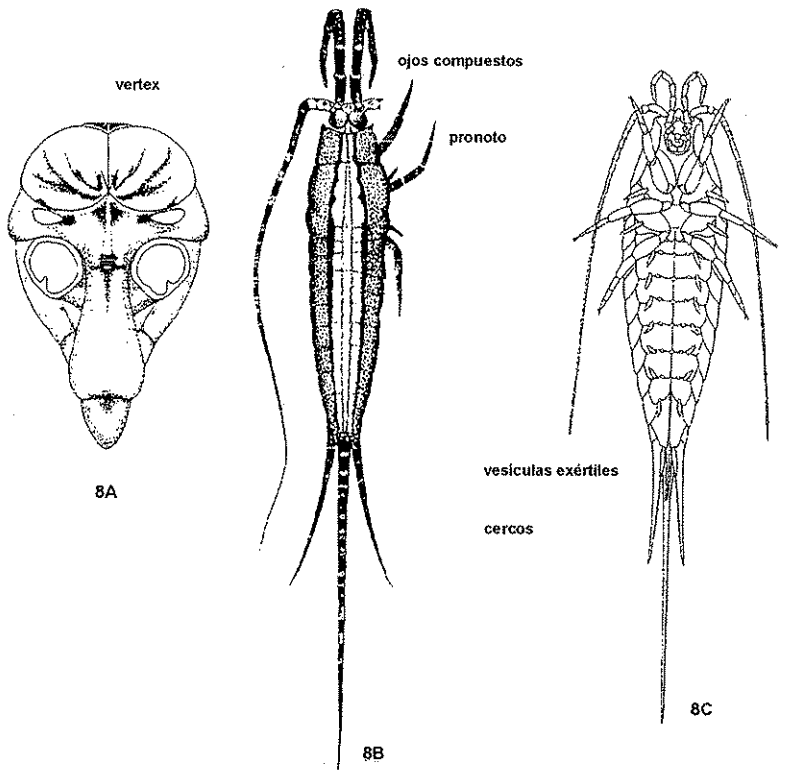
Hexapoda Ectognatha = Insectos s.s. = Insecta

La monofilia de los insectos que comprende los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota, parece bien fundada y la mayoría de autores están de acuerdo. Los dos primeros taxa se habían unido anteriormente en el taxon único "Thysanura", pero basándose en la articulación de las mandíbulas y otras razones fundadas, se consideran a los Microcoryphia como monocondílicos (Monocondylia) y a los Zygentoma = Thysanura s.s. como dicondílicos y unidos cladísticamente a los Pterygota (Dicondylia). Los tres grupos tienen una serie de sinapomorfías en común como son la estructura de la antena que sólo presenta musculatura en el primer antenómero, el escapo, y carece de musculatura en los restantes; el segundo antenómero, el pedicelo, posee una serie de órganos sensitivos, órganos cordotonales, cuyo conjunto constituye el órgano de Johnston. El endoesqueleto cefálico o tentorio está bien desarrollado principalmente los brazos posteriores que forman una barra transversa. Las patas torácicas tienen los tarsos subsegmentados y el pretarso está constituido por dos uñas que se articulan con el tarsómero distal. Las hembras presentan un ovipositor u oviscapto apendicular en los uritos octavo y noveno. El abdomen termina en un filamento caudal o paracerco multianillado que se desarrolla a partir del tergo del decimoprimer urito. Por regla general los espiráculos respiratorios siguen la fórmula 2+8 En el desarrollo embrionario aparece ya la cavidad amniótica.

Microcoryphia = Archaeognatha

Boudreaux, 1979 considera a este grupo como el grupo hermano de los Dicondylia (Zygentoma + Pterygota). Recibe el nombre de Microcoryphia debido a que, como ya hemos indicado, vistos dorsalmente, el vertex es muy pequeño y está parcialmente recubierto por el pronoto que es muy ancho. Presentan unos ojos compuestos muy grandes que se unen en la línea media cefálica. Este carácter puede considerarse una apomorfía (Larink, 1997). Según este mismo autor son también apomorfías la presencia de tráqueas sin anastomosis, la carencia de estigmas respiratorios en el primer urito, los cercos multianillados, la habilidad para saltar, el cuerpo recubierto de escamas, sensilios especiales, gonopodos específicos, su comportamiento reproductor, la cutícula del blastodermo y el presentar la cavidad amniótica abierta. Como plesiomorfía podría citarse el gran número de vesículas exértiles (Fig. 8).

Las mandíbulas son monocondílicas y presenta estilos en las patas y en los urosternos.



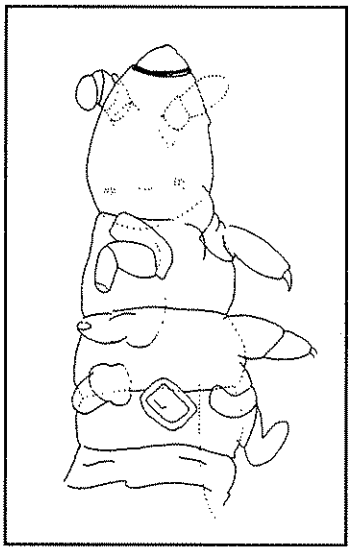


Fig. 11.- *Rhyniella praecursor*. Tomado de Boudreaux (1979).

Fig. 8.- Microcoryphia: A. Cabeza vista frontalmente; B. Visión dorsal; C. Visión ventral. A y B, originales, C, redibujado de Naumann (1994).

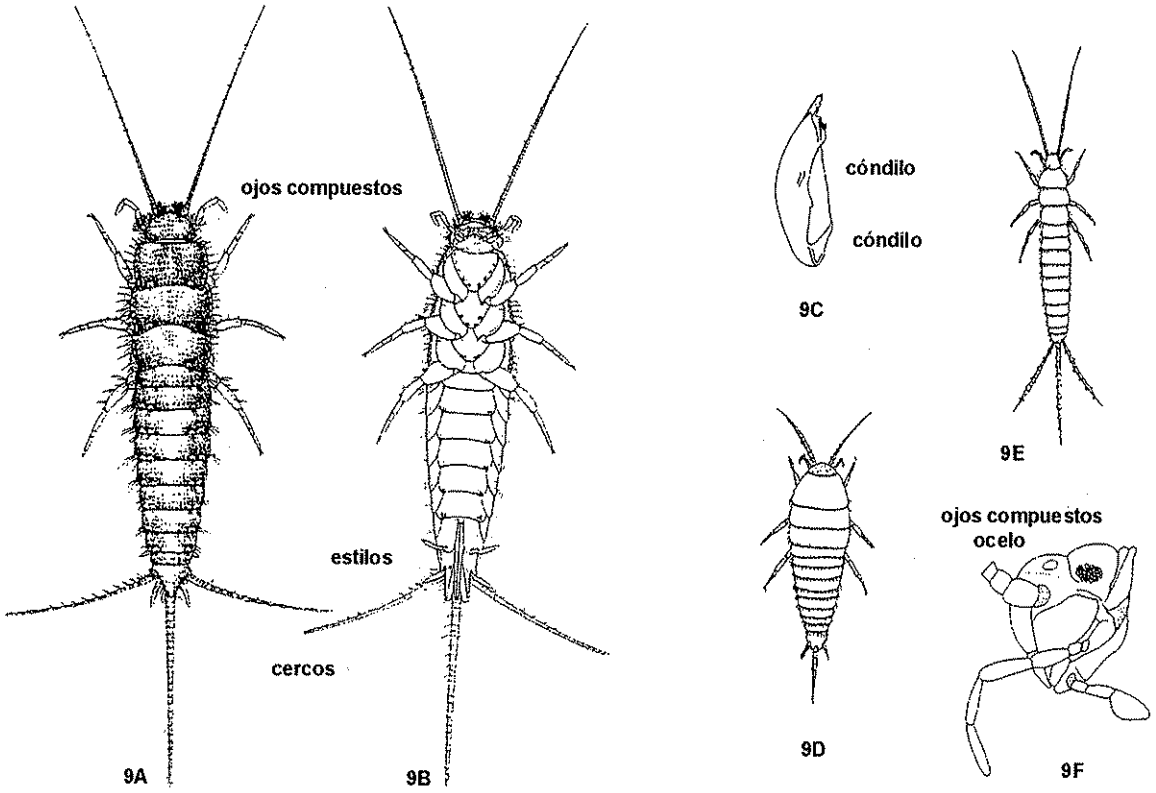


Fig. 9.- Zygentoma: A. Lepismatidae, visión dorsal; B. Id. Ventral; C. Mandíbula; D. Ateluridae; E. Nicoletiidae; F. Lepidotrichidae. Modificado de diversos autores.

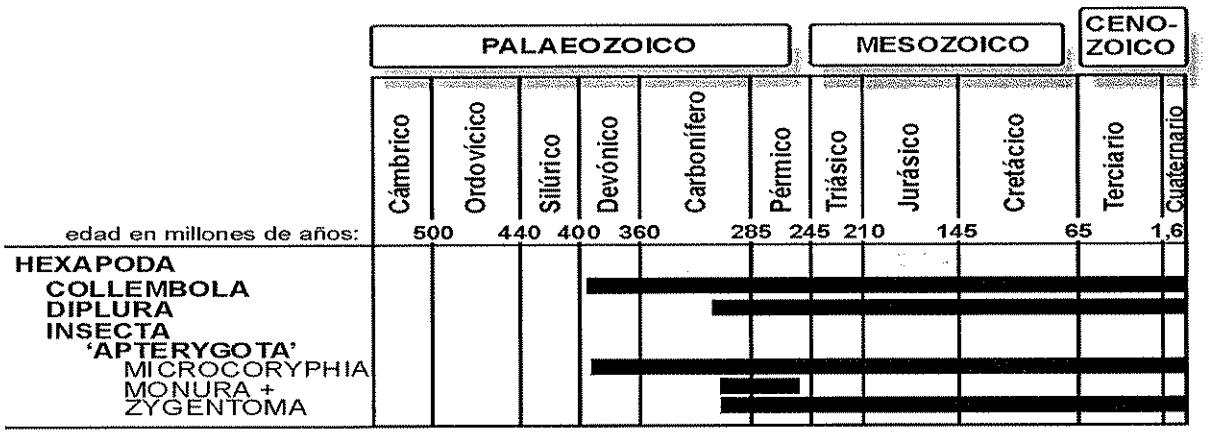


Fig. 10.- Historia geológica de los Apterygota.

Zygentoma = Thysanura s.s.

Unidos anteriormente a los Microcoryphia, se han separado de ellos por su dicondilia. La dicondilia representa un escalón importante en el nivel taxonómico, por ello se consideran muy próximos a los Pterygota constituyendo ambos los Dicondylia (sensu Hennig, 1969) y el grupo hermano de los Microcoryphia (Kukalová-Peck, 1998).

Los Zygentoma poseen una serie de caracteres plesiomórficos de sus antepasados como son las mandíbulas dicondílicas y los cercos anillados y otra serie de apomorfías como la reducción de los ojos compuestos llegando a faltar en algunas especies, la carencia de ocelos, la falta de estilos en las patas y la reducción de los estilos y vesículas coxales en el abdomen, poseyendo también algunas autapomorfías como la presencia de dos cóndilos entre el fémur y la tibia, tráqueas con anastomosis, muchos sensilios especiales y un comportamiento reproductor específico.

Los Zygentoma comprenden una serie de familias bastante diversas (Lepidotrichidae, Nicoletiidae, Lepismatidae, Ateluridae y Maindroniidae) por ello la monofilia de los Zygentoma no está totalmente clara (Fig. 9). En 1961, Wygodzinsky describió un representante de la Familia Lepidotrichidae, de la que sólo se conocían formas fósiles halladas en el ámbar del Báltico. Se trata de *Tricholepidion gertschi* y dicha especie ha retenido una serie de caracteres primitivos (plesiomórficos) en relación con las restantes familias conocidas: cuerpo no recubierto de escamas, ojos compuestos laterales, 3 ocelos, tarso con 5 tarsómeros y pretarso con dos uñas, vesículas coxales en los uritos II-VII, estilos en los uritos II-IX y carencia de proventrículo. Según Kristensen (1998) quizá *Tricholepidion* es un grupo hermano de los restantes Dicondylia y se tendría que elevar la familia al rango de orden. Por otro lado *T. gertschi* comparte con los miembros de la familia Nicoletiidae un tipo único de sensilio, probablemente un carácter apomórfico, en el filamento terminal y otras apomorfías con los restantes Zygentoma como la disposición de los ovarios y el ovipositor, los folículos testiculares y el pene. Por desgracia no se conoce el desarrollo embrionario de los Zygentoma excepto por lo que se refiere a la familia más numerosa del orden que es la Lepismatidae (Anderson, 1973; Larink, 1983).

Registro fósil

El conocimiento de las formas fósiles siempre ha ayudado significativamente al reconocimiento de las características plesiomórficas o apomórficas (caracteres primitivos o derivados, respectivamente), principalmente cuando estas características se comparan con rigor con las formas vivientes. Refiriéndonos a las formas fósiles y dentro de los órdenes que nos ocupan, los primeros fósiles conocidos pertenecen al orden Collembola (Fig. 10). Son del Paleozoico, en concreto, del Devónico de Escocia y este fósil es también el más antiguo conocido dentro de los Hexapoda. Se trata de *Rhyniella praecursor* y es muy parecido a los colémbolos actuales (Fig. 11). Carpenter (1992) lo considera de familia dudosa mientras que Ross y Jarzembowski, en Benton (1993), los incluyen entre los Isotomidae. Posteriormente se han descrito otros colémbolos tanto de la Era Primaria como de la Secundaria (Cretáceo) y Terciaria (Eoceno y Oligoceno). Todos ellos presentan las piezas bucales ocultas por un repliegue cefálico al igual que los colémbolos actuales (Greenslade, 1988), por ello, no proporcionan muchos datos suplementarios para estudios morfológicos.

De los Protura, no se conocen restos fósiles.

Hasta el trabajo de Kukalová-Peck (1987) sólo se conocían Diplura fósiles del terciario, como *Oncyctajapyx schmidti, Plioprojapyx primitivus* y *O. onychis,* todos descritos por Pierce en 1950 y 1951, del Paleoceno, de familia incierta según Carpenter (1992); *Campodea darwinii* (Campodeidae) y *Ocellia articulicornis* (Ocellidae), son del ámbar báltico, del Oligoceno. Con la descripción, por dicha autora, de *Testajapyx thomasi* del Carbonífero de Illinois (Fig. 12), se adelanta en el tiempo el conocimiento de los Diplura. Kukalová-Peck (1987) crea para dicha especie la familia Testajapygidae que presenta, según la descripción original, varias características de los Diplura actuales pero también comparte otras con los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota. En base a un estudio muy detallado de *T. thomasi* y comparando las homologías entre las formas entognatas, ectognatas y los miriápodos así como la estructura general de los artrópodos, Kukalová-Peck (1987) afirma que su conocimiento da un amplio soporte al concepto de que los Diplura pertenecen al grupo de los insectos s.s. y que forman un grupo hermano con los insectos Ectognatha ya que los dipluros ancestrales (Diplura) derivaron del mismo antepasado común que dio lugar a los ectognatha y que éstos, en el curso de la evolución, adquirieron la prognatía y las piezas bucales llegaron a incluirse dentro de unos lóbulos epicoxales que fueron creciendo y se fusionaron ventralmente con el labio, al mismo tiempo que desarrollaron cercos con articulación especial y redujeron muchas estructuras de su cuerpo como los ojos, algunas vesículas, apéndices genitales, etc.

Kristensen (1991) cree que *Testajapyx* realmente pertenece a los Diplura y que su conocimiento demuestra que

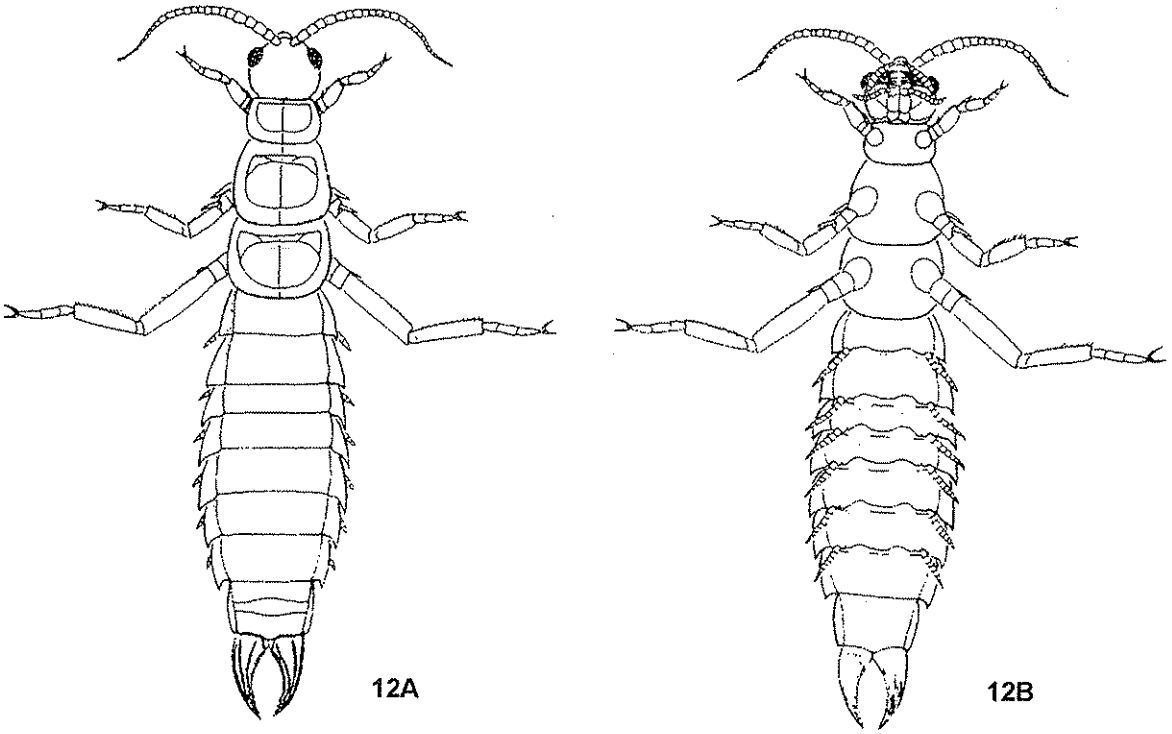


Fig. 12.- Reconstrucción de *Testajapyx thomasi*. A: Visión dorsal; B. Visión ventral. Tomado de Kukalová-Peck (1987).

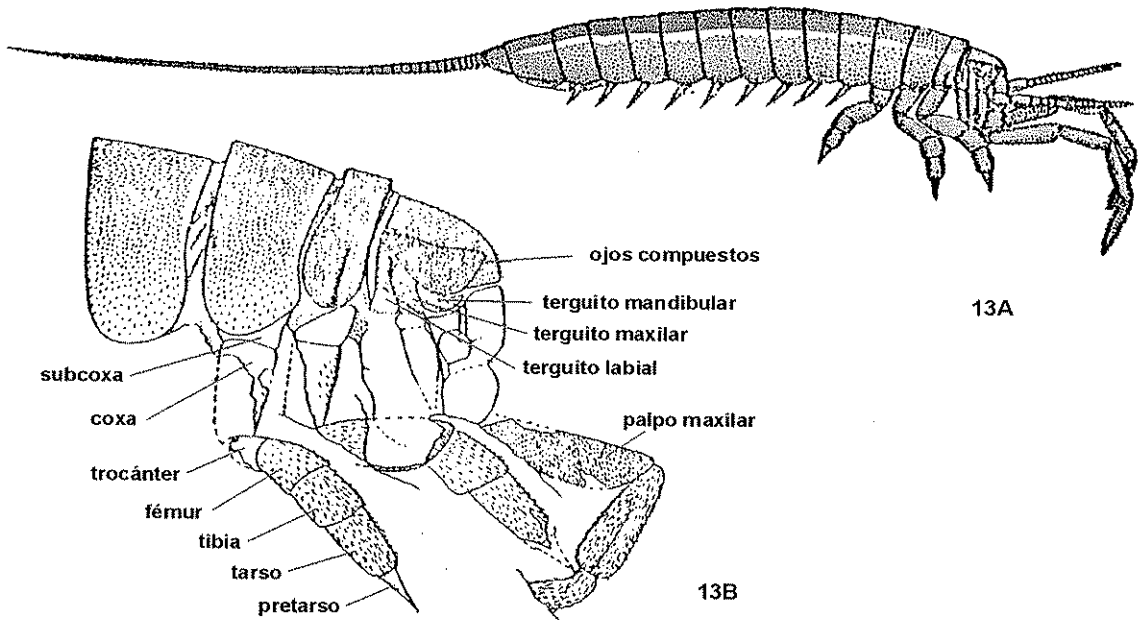


Fig. 13.- *Dasyleptus brongniarti*: A. Vista lateral; B. Detalle de la cabeza y parte anterior del tórax. Tomado de Sharov (1957, 1966).

la ausencia de ojos en los dipluros tiene que ser descartado como una autapomorfía así como la extrema reducción de los palpos maxilares y labiales.

Las teorías de Kukalová-Peck (1987) han sido controvertidas y discutidas por varios autores (Bitsch, 1994; Bitsch y Bitsch, 1998; Kristensen, 1998), puesto que *T. thomasi,* difiere de los dipluros actuales por varias características, entre ellas, la presencia de amplios ojos, la constitución de las piezas bucales ectognatas, la subsegmentación del tarso y de los estilos abdominales, la segmentación del abdomen, etc. Todos estos caracteres se contraponen a la atribución de esta especie al Orden Diplura. La presencia de cercos en forma de pinzas al final del abdomen de la forma fósil no justifica su inclusión dentro de los dipluros, por tanto, las afinidades de *Testajapyx* no están todavía establecidas definitivamente (Bitsch, 1994).

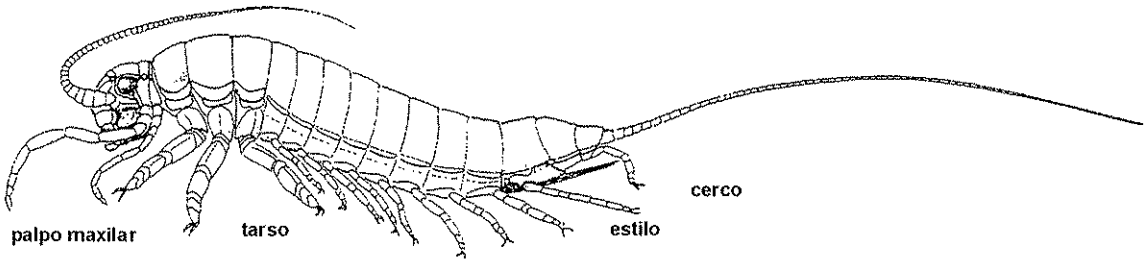


Fig. 14.- Reconstrucción de *Dasyleptus* sp. n. Tomado de Kukalová-Peck (1987).

Representantes de Microcoryphia, es decir, hexápodos, ectognatos, monocondílicos y con un filamento terminal bien desarrollado han sido citados del Devónico de Quebec (Labandeira et al., 1988) y del Devónico del Estado de Nueva York (Shear et al., 1984), pero sólo son pequeños fragmentos; sin embargo, Ross y Jarzembowski, en Benton (1993), consideran que la especie *Gaspea palaeoentagnathae*, aparte de ser *nomen nudum*, es dudoso que pertenezca a este orden y según Jeram et al. (1990), ni siquiera es un hexápodo. Brongniart (1885, 1893), describió del Carbonífero de Commentry (Francia) *Dasyleptus lucasi*. En dicha especie los ojos compuestos no se tocan en la línea media cefálica y no se aprecian ocelos, el cuerpo está recubierto de pequeñas sedas, las mandíbulas son largas y estrechas y los tarsos con un solo tarsómero. Su pertenencia a este orden fue puesta en duda durante mucho tiempo. Sin embargo, cuando Sharov (1957) encontró un ejemplar bien conservado y parecido a *D. lucasi*, en Siberia, datado del Pérmico, dio validez al previamente descrito. Sharov lo denominó *D. brongniarti*, añadiendo las siguientes características con respecto a la especie conocida: pronoto menos desarrollado que en los Microcoryphia vivientes, tarso unisegmentado y pretarso constituido por una uña; abdomen con 11 uritos, llevando los 9 primeros estilos aparentemente bisegmentados y terminados por una espina; ovipositor con 4 valvas. Para *Dasyleptus*, Sharov creó el orden Monura. Posteriormente, Sharov (1966), al estudiar más ejemplares redescribió la especie, de la que se conoce una reconstrucción bastante aceptable (Fig. 13). Recientemente, Bitsch y Nel (1999), han publicado un artículo sobre la monofilia y clasificación de los Microcoryphia (=Archaeognatha) fósiles, redescribiendo *Dasyleptus lucasi* y designando un lectotipo, basándose en el examen de la serie tipo.

Kukalová-Peck (1987) describió del Carbonífero de Illinois otro fósil al que también denominó *Dasyleptus* (Fig. 14) y que atribuyó al Orden Monura, pero que difiere de los descritos por Sharov por varios caracteres: mandíbulas dicondílicas, distinta constitución del palpo maxilar y de los tarsos, posesión de estilos abdominales anillados, cercos, etc. Según Bitsch (1994) (opinión que compartimos), los ejemplares descritos por Kukalová-Peck de Illinois presentan muchas características que le apartan de los *Dasyleptus* conocidos hasta la fecha y es posible que pertenezcan a otro taxon fósil distinto de los conocidos hasta hoy. Kukalová-Peck creó para este grupo la categoría de "Cercopodata", considerándolos el grupo hermano de los "Cercofilata" (Zygentoma + Pterygota) (Fig. 15). Los Cercopodata con estilos abdominales parecidos a las patas torácicas y con mandíbulas dicondílicas, tendrían que constituir un taxon independiente (con categoría de Orden), dentro de los Dicondylia. En su reciente trabajo Bitsch y Nel (1999) reafirman que la especie de *Dasyleptus* descrita por Kukalová-Peck (1987) es diferente a la descrita por Sharov y también se aparta de los Microcoryphia actuales pero que, sin embargo, se parece a otro insecto descrito en la misma serie geológica que *Dasyleptus*, denominado *Ramsdelepidion* y atribuido por Kukalová-Peck (1987) a un Zygentoma. Los dos insectos, descritos como géneros distintos pertenecientes a dos órdenes diferentes, son casi idénticos en la configuración cefálica (ver Fig. 14 y 16). Bitsch y Nel creen que la reconstrucción de *Dasyleptus* llevada a cabo por Kukalová-Peck se ha basado en la cabeza de otro insectos (*Ramsdelepidion*) y, por tanto, el *Dasyleptus* de Kukalová-Peck tendría que tener un nombre genérico distinto para evitar confusión. Larink (1997), duda si los Monura deben considerarse o no sinónimos de Cercopodata. Kaplin (1985) cree que deberían tener rango de familia dentro de los Microcoryphia y Bitsch (comunicación personal) cree que deberían tener una categoría taxonómica de suborden dentro de los Microcoryphia. Esta opinión está refrendada por Bitsch y Nel (1999).

Dureden, en 1978, describió *Lepidodasypus sharovi*, parecido a *Dasyleptus*, pero provisto de escamas, además de pelos, en el cuerpo y apéndices. Es del Pérmico de Kansas.

Por nuestra parte, ya Bach (1987), por las características dadas por Sharov, creyó que *Dasyleptus* era una forma juvenil de Microcoryphia y que, por tanto, el Orden Monura no tenía razón de ser. Al estudiar el desarrollo postembrionario de *Promesomachilis hispanica* (Bach y Gaju, 1987, 1988) confirmaron esta impresión, aunque no lo publicaron, ya que

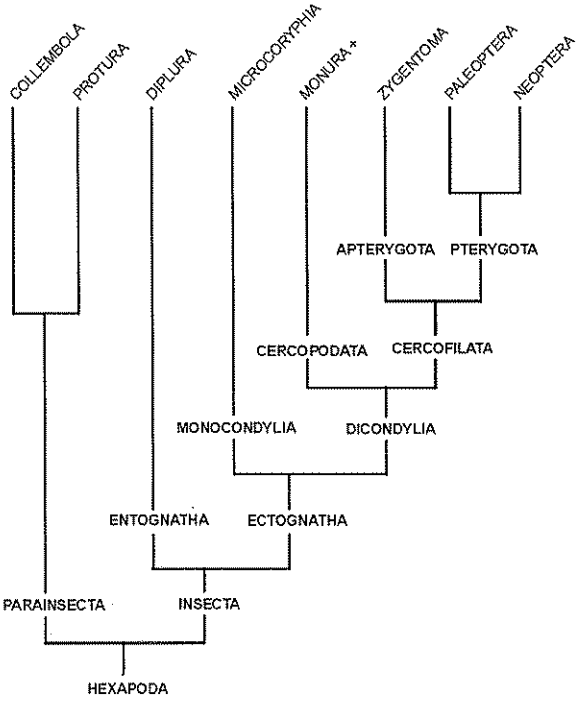


Fig. 15.- Filogenia de los Hexapoda. Tomado de Kukalová-Peck (1991)

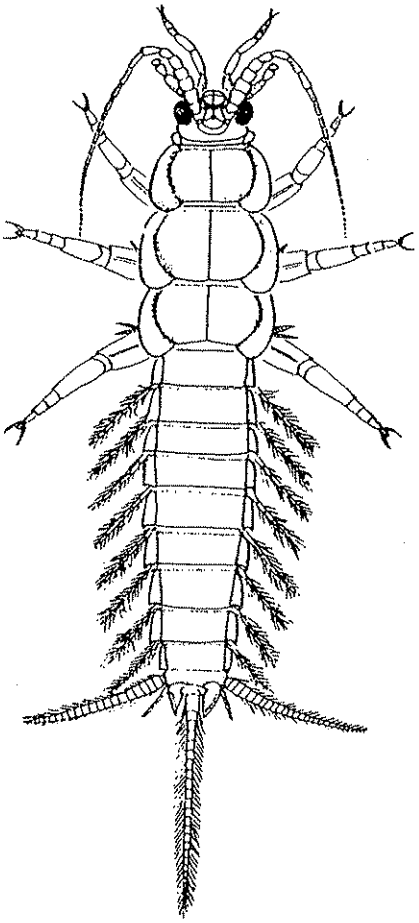


Fig. 16.- *Ramsdelepidion schusteri*. Tomado de Kukalová-Peck (1987).

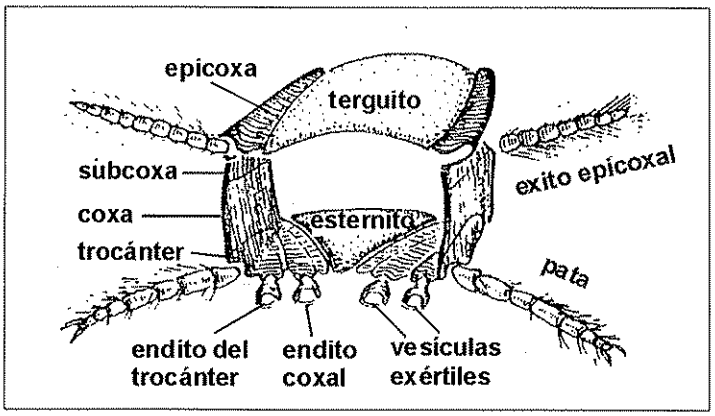


Fig. 17.- Metámero hipotético de un "Protoinsecto" o antepasado común de los insectos (Entognatha = Diplura y Ectognatha). Según Kukalová-Peck (1987).

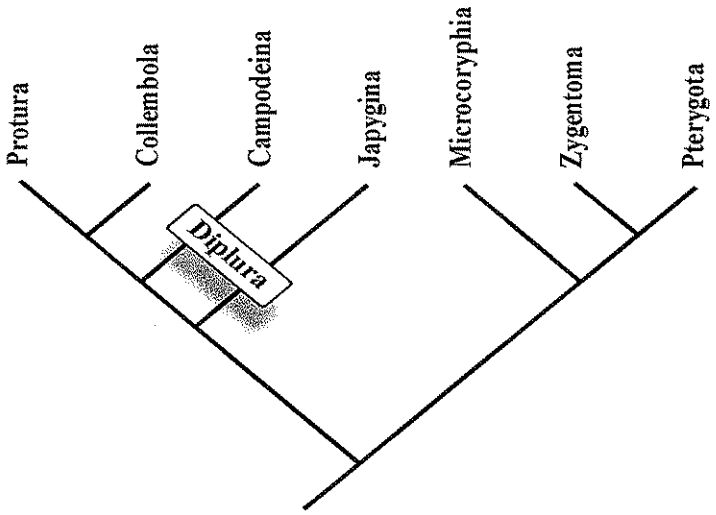


Fig. 18.- Filogenia de los Apterygota según Stys y Bilinski (1990).

los dos primeros estadios presentan el cuerpo sin escamas y los cercos están muy reducidos, caracteres que también posee *Dasyleptus*.

Se conocen además, tres especies fósiles de Microcoryphia de la era Secundaria muy parecidos a los actuales. Sharov (1948) describió del Trias, *Triassomachilis uralensis*. Para dicha especie, Sturm y Bach (1993), crearon la superfamilia Triassomachiloidea.

Menge (1854) citado en Silvestri (1912), describe del ámbar del Báltico unos fósiles de Zygentoma del género *Tricholepidion*. De este mismo género Wygoszinsky (1961) describe de California un representante actual: *T. gertschi* (Fig. 9F). Tanto en las especies fósiles como en las vivientes, si se comparan con los representantes de las familias de Zygentoma, se observa que presentan una serie de caracteres plesiomórficos: cuerpo no recubierto de escamas, tarso con 5 tarsómeros y terminado en un pretarso constituido por 2 uñas, ojos compuestos laterales, 3 ocelos, estilos y vesículas exértiles en el abdomen. Algunas de estas características son compartidas con los actuales Nicoletiidae. Según Wygodzinsky (1961), *T. gertschi* representa el insecto dicondílico más arcaico conocido. A pesar de ello, su concreta posición filogenética es todavía debatible (Kristensen, 1981, 1991; Stys et al., 1993).

Kukalová-Peck (1987) describe del Carbonífero de Illinois un Zygentoma *Ramsdelepidion schusteri* (Fig. 16), con el cuerpo deprimido y un tamaño de unos 6 cm de longitud, con ojos compuestos bien desarrollados, mandíbulas dicondílicas y tres filamentos caudales. Kluge (1998), discute la posición de *Ramsdelepidion* y cuestiona la posición de este género dentro de los Zygentoma. Parece claro que es necesaria una revisión de este taxon. Los restantes Zygentoma fósiles conocidos datan del Cenozoico y fueron hallados en ámbar tanto en la República Dominicana como en el Báltico. Sus formas son muy parecidas a las actuales y pertenecen a familias que incluyen también formas vivientes.

INTERRELACIONES FILOGENÉTICAS

Hechas las consideraciones pertinentes sobre los distintos grupos de Apterygota, vamos a examinar las tendencias actuales en cuanto a sus relaciones filogenéticas, teniendo en cuenta que el vocablo "Apterygota" incluye los hexápodos más primitivos, pero no tiene validez taxonómica. Los 5 órdenes considerados de apterygota vivientes son: Collembola, Protura, Diplura, Microcoryphia y Zygentoma, los 3 primeros con piezas bucales entognatas y los 2 últimos con piezas bucales ectognatas.

Kukalová-Peck (1987, 1991, 1992, 1998), analizando las formas fósiles y vivientes de los Apterygota, la constitución fundamental del cuerpo, de los apéndices y otras estructuras morfológicas, elabora sus conclusiones sobre la filogenia de los Hexapoda en general y de los Apterygota en particular. Según dicha autora, la monofilia de los Entognatha postulada por varios autores que los consideraban el grupo hermano de los Insecta, fue criticada por Mackerras (1970) y ella misma

considerando que, entre ellos, los Diplura (entognatos) y los Insecta (ectognatos) son grupos hermanos y comparten el mismo plan en la constitución de sus apéndices y derivados apendiculares (Fig. 17), así como la formación de los urosternos que considera que están constituidos por 3 derivados apendiculares: subcoxa, coxa y trocánter (afirmación enérgicamente rechazada por Bitsch, 1994). Según Kukalová-Peck (1987), los Collembola y los Protura tienen unos urosternos en los cuales no se ha incorporado el trocánter. Los Collembola + Protura (= Parainsecta) deben haberse originado de un stock básico artropodiano antes de la aparición de los entognatos (= Diplura) y los Ectognatha. La entognatía, pues, se habría desarrollado dos veces, una para dar lugar a los Parainsecta y otra para originar el taxon monofilético de los Diplura (=Entognatha s.s.), considerado el grupo hermano de los Insecta (= Ectognatha), adaptándose cada uno de estos taxa a un modo de vida particular. Los Ectognatha, se distinguen también de los Entognatha por el desarrollo de un filamento terminal o paracerco que puede observarse en los Monura, Microcoryphia, Zygentoma y en Pterygota primitivos, como por ejemplo, los Ephemeroptera. Los Entognatha y los grupos de Ectognatha presentan también cercos anillados, pero los de los Monura (Cercopodata), son plurisegmentados y terminados en dos uñas, igual que los apéndices torácicos y los abdominales pregenitales. La articulación de los cercos es diferente en los Entognatha (Diplura), Microcoryphia y Zygentoma-Pterygota (=Dicondylia). Los cercos han evolucionado al menos tres veces en los insectos. Sus conclusiones están expuestas en la Fig. 15.

Stys y Bilinski (1990) y Bilinski (1993) creen que los Diplura forman dos clados distintos: Campodeoidea y Japygoidea. Los primeros constituirían el grupo hermano de los Ellipura con los que comparten la posesión de ovarios de tipo meroístico, aunque en los Protura los ovarios son, secundariamente, de tipo panoístico. Los Japygoidea estarían situados en la base de los Entognatha, caracterizándose por ovarios de tipo panoístico (Fig. 18).

Kristensen (1995) en su trabajo sobre la filogenia de los Hexápodos vivientes, considera que los Diplura durante mucho tiempo han estado reunidos con los Collembola y los Protura formando un grupo monofilético = Ellipura (Tuxen, 1970; Lauterbach, 1972; Kristensen, 1975, 1981; Boudreaux, 1979; Hennig, 1981) (Fig. 19). Kristensen (1995), al estudiar el fósil descrito por Kukalová-Peck (1987, 1991), *Testajapyx* (Fig. 12), coincide con dicha autora y considera que la reducción de los palpos en las piezas bucales no puede considerarse una autapomorfía compartida por todos los Entognatha. Los cercos, apéndices del decimoprimer urito son, filogenéticamente hablando, unas estructuras enigmáticas; son filiformes y multianillados en los dipluros Campodeidos (su transformación en pinzas en otros dipluros se considera secundaria), en los Microcoryphia, Zygentoma y Pterygota primitivos. Si nos fijamos sólo en este carácter, es más "parsimonioso" considerarlo sinapomórfico de los Diplura + Insecta. Teniendo en cuenta la descripción por Kukalová-Peck (1987) de un Monura con cercos parecidos a los apéndices abdominales pregenitales (Fig. 14) y su interpretación en considerarlos el grupo hermano de los Insecta, entonces los cercos deben haberse desarrollado independientemente tres veces; considerando las apomorfías que unen a los Diplura con los otros hexápodos, Kukalová-Peck (1987), estima oportuno reconocer dos clada dentro de los Entognatha s.l.: Los Diplura y los Ellipura (=Parainsecta= Collembola+Protura) y presentar sus relaciones con los verdaderos insectos como una tricotomía todavía no resuelta (ver Fig. 15).

Kristensen (1998), postula que el conjunto de los Apterygota presentan una serie de interrelaciones todavía no

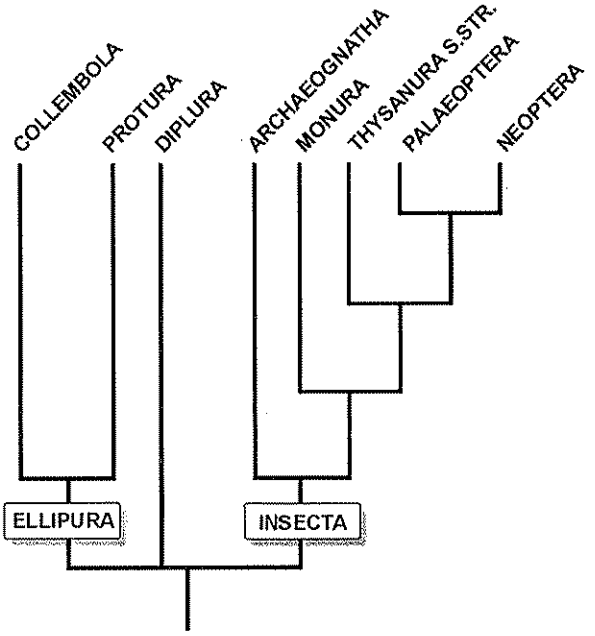


Fig. 19.- Filogenia de los Hexapoda propuesta por Kristensen (1991).

dilucidadas y que el problema es saber si la totalidad de los Diplura constituyen uno o dos clados, es decir si los "campodeidos" y los "japygidos" han evolucionado independientemente. Encuentra razones fundadas para creer en la monofilia de los Ellipura (Collembola + Protura) y en la monofilia de los Diplura, pero mientras se conocen muchos trabajos acerca de los Campodeidae, los Japygidae están menos estudiados y menos todavía las familias Anajapygidae, Projapygidae y Procampodeidae. Parece admitido que los Diplura no japygoideos se unen en un taxon Rhabdura. La monofilia de los Campodeoidea (Campodeidae + Procampodeidae) parece una hipótesis razonable (Bareth et al., 1989), pero las relaciones entre los Anajapygidae y Projapygidae son muy cuestionables. En resumen, hay dificultades en aceptar la monofilia de todos los Entognatos. Esta opinión es también compartida por Kraus (1998). Parece evidente que la configuración de la cabeza de los Diplura y Ellipura es distinta y que la adquisición de la entognatía en los dos grupos no pertenece a la misma serie de transformaciones (Kraus, 1998). Existen otra serie de argumentos que indujeron a Kukalová-Peck (1998) a incluir a los Diplura entre los Insecta. Estos argumentos se refieren a una serie de sinapomorfías de los Diplura como son la pérdida de los órganos de Tömösvary, pérdida de los ligamentos antenales del endoesqueleto, quizá las dos uñas del pretarso. Pero el principal argumento proporcionado por Kukalová-Peck (1998) para unir a los Diplura con los Insecta es que ambos grupos presentan la base del apéndice (incluido el trocánter) unido a la pared del cuerpo. Kristensen (1998) cree que la monofilia de los Entognatha s.l. como grupo tiene que desaparecer y que, en este momento, los Diplura (Campodeoidea + Japygoidea) constituyen un grupo monofilético y que esta opinión puede constituir una buena hipótesis de trabajo a la vista de los conocimientos actuales. Considera bien fundada la monofilia de los Microcoryphia y duda de la existencia de los Monura hasta que no se clarifique su estatus. El grupo de los Dicondylia (Zygentoma + Pterygota) posee suficientes evidencias para considerarse monofilético, como son la presencia de las siguientes autapomorfías: la dicondilia "per se", la sutura postoccipital completa, los brazos posteriores del tentorio unidos, los palpos maxilares más cortos que las patas, base del ovipositor con gonángulo, etc. Si bien está admitido que los Pterygota son un grupo monofilético, no es tan claro

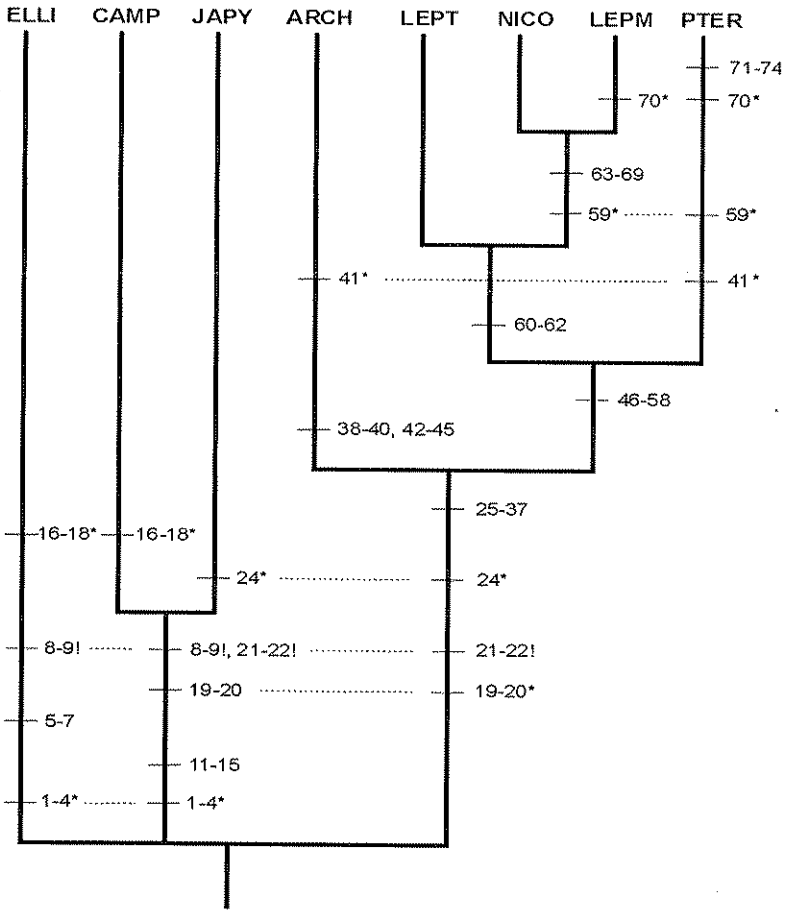


Fig. 20.- Cladograma basado en los Hexapoda actuales: ELLI: Ellipura; CAMP: Campodeoidea; JAPY: Japygoidea; ARCH: Archaeognatha = Microcoryphia; LEPT: Lepidotrichidae; NICO: Nicoletiidae; LEPM: Lepismatidae; PTER: Pterygota: 1: entognatía; 2: reducción de los ojos compuestos; 3: id. de los tubos de Malpighi; 4: quizá, pérdida del centriolo del esperma; 5: entognatía más avanzada que en los Diplura; 6: presencia de "línea ventralis"; 7: agregación de neuronas sensoriales; 8: pretarso formado por una uña; 9: pérdida de los cercos; 10: id. de los órganos visuales; 11: id. brazos tentoriales anteriores; 12: gonoporo entre VIII y IX uritos; 13: un solo músculo trocánter-fémur; 14: un solo pivote fémur-tibia; 15: unión peculiar de la gula y superlengua; 16: sin espiráculos abdominales; 17: ovarios embrionarios sin metamerización; 18: ovariolos meroísticos; 19: pérdida del órgano de Tömösvary; 20: id. del pseudotentorio; 21: id. del pretarso formado por dos uñas; 22: id. de los cercos; 23: modificación del esperma; 24: disposición "metamérica" de los ovariolos en el adulto; 25: músculos antenales sólo en el escapo; 26: pedicelo antenal con órganos de Johnston; 27: flagelo antenal multianillado; 28: vasos antenales separados de la aorta; 29: con metatentorio; 30: sin articulaciones coxales ventrales; 31: tarso subsegmentado; 32: anillo pretarsal reducido, por ello, pretarso articulado con el tarsómero distal; 33: dos pares de espiráculos torácicos; 34: ovipositor largo; 35: presencia de filamento terminal o paracerco; 36: axonema del esperma con 1-3 "cuerpos accesorios"; 37: cavidad amniótica formada durante el desarrollo embrionario; 38: ojos compuestos grandes, contiguos en la línea media; 39: hipertrofia de los palpos maxilares; 40: enditos labiales bilobados; 41: gran desarrollo de los apodemas en el meso y metatórax; 42: trocantín no desarrollado en el meso y metatórax; 43: sin delimitación entre el basisterno y el furcaesterno torácicos; 44: pérdida del espiráculo I; 45: especialización de la musculatura para el salto; 46: base mandibular ensanchada con articulación craneal secundaria; 47: sutura postoccipital completa; 48: brazos anteriores del tentorio unidos a los posteriores; 49: palpo maxilar de menor tamaño que las patas; 50: fulcro hipofaríngeo obliterado; 51: pérdida de la espina postcefálica; 52: tarso con 5 tarsómeros; 53: sin vesículas exértiles en el segundo coxito; 54: base del ovipositor con gonángulo; 55: conectivos y comisuras traqueales en el abdomen; 56: esperma con túbulos simples dispuestos regularmente; 57: paso amniótico cerrado, al menos temporalmente; 58: segmentación superficial; 59: retención de parte del endoesqueleto cefálico ligamentoso; 60: palpo labial con el último artejo ensanchado; 61: obliteración de las superlenguas; 62: conjugación del esperma; 63: pérdida de los ocelos; 64: reducción de los ojos compuestos; 65: id. de los "peines" de la lacinia; 66: menos de cinco tarsómeros; 67: reducción de los apéndices abdominales pregenitales; 68: pérdida de vesículas exértiles; 69: menos de siete ovariolos por lado; 70: pérdida de vesículas exértiles; 71: desarrollo de los músculos del vuelo; 72: id. del pterotórax; 73: fusión de los tentorios anterior y posterior; 74: pérdida de los vasos circulatorios circum y subesofágicos. Los caracteres marcados con * son homoplásicos; los señalados con ! son utilizados con interpretación alternativa. Según Kristensen (1998).

en lo que respecta a los Zygentoma. Kristensen (1998) analiza sólo tres familias de Zygentoma (Lepidotrichidae, Nicoletiidae y Lepismatidae) y constata que el único representante viviente de los Lepidotrichidae, *Tricholepidion gertschi*, presenta una serie de sinapomorfías en su constitución como el ensanchamiento muy marcado del último artejo del palpo labial, la obliteración de la superlengua y la conjugación del esperma que hace que deba considerarse esta familia como el grupo hermano de los Nicoletiidae + Lepismatidae pero, a su entender, los Zygentoma siguen formando un grupo monofilético y son el grupo hermano de los Pterygota (Fig. 20).

Larink (1997) estudiando las características apomórficas y plesiomórficas de los Monura, Microcoryphia y Zygentoma tomando datos de anatomía, desarrollos embrionario y postembrionario, etología de la reproducción y paleontología, construye el cladograma de la fig. 21, concluyendo que las características de los ectognatos, tanto plesiomórficas (piezas bucales visibles, monocondilia, ojos compuestos y ocelos, glándulas coxales excretoras, palpo maxilar de 7 artejos, presencia de estilos en las patas, un cóndilo entre el fémur y la tibia, apéndices abdominales, vesículas exértiles, ovariolos panoísticos, segmentación total y número ilimitado de mudas), como apomórficas (antenas de tipo flagelar, tentorio, pretarso con 2 uñas, 11 uritos, ovipositor, filamento terminal o paracerco, cercos con tricobotrios, glándulas endocrinas de tipo "insecto", desarrollo ametábolo, transferencia indirecta de esperma y organismos terrestres), son claras y definidas.

Koch (1997, 1998) comparando las piezas bucales del grupo Entognatha y el endoesqueleto cefálico analiza las relaciones filogenéticas de los Hexapoda y elabora el correspondiente cladograma. Dicho autor considera que aunque la entognatía generalmente se ha aceptado como un estado plesiomórfico, es diferente en los Ellipura y en los Diplura, mostrando combinaciones de caracteres plesiomorfos y apomorfos; en los primeros (Ellipura) está caracterizada por el labio diferenciado (sólo antero-ventralmente) de la cápsula cefálica, la formación de la linea ventralis, las mandíbulas y las maxilas escondidas en bolsas gnatales separadas y las mandíbulas con un ligamento que conecta su base con la pared lateral de la cápsula cefálica y presenta un solo cóndilo. Por lo que respecta a los segundos (Diplura), tanto en los campodeidos como en los japygidos presentan las siguientes diferencias: labio extendido caudalmente hacia el orificio occipital, diferenciación de un esclerito adicional (admentum) en la parte latero ventral de cada lado de la cápsula

cefálica; base de la mandíbula y de la maxila situadas en una única bolsa gnatal; cóndilo basal de la mandíbula y ligamento mandibular reducidos; maxila y superlengua conectadas y parcialmente fusionadas. A la vista de estos caracteres concluye que la entognatía de los Ellipura y los Diplura es diferente y que la entognatía debe haberse adquirido independientemente en los dos grupos. Ello justifica la monofilia de los Diplura aunque, a su entender, los Projapygoidea necesitarían un estudio más detallado. Por lo que respecta al endoesqueleto, encuentra razones para considerar que los apodemas anteriores y posteriores de los Entognatha s.s. = Diplura, son verdaderos apodemas tentoriales. Dentro de los Entognatha s.l., los apodemas anteriores existen en los Collembola y en los Diplura. En los Collembola, Diplura y Microcoryphia se encuentran similares conexiones escleróticas entre la base de los apodemas anteriores y la base del labro. Ello apoya la teoría de que los apodemas anteriores son homólogos. La relación de los Diplura como grupo hermano de los Ectognatha se basa en la suspensión posterior de los apodemas tentoriales anteriores a la pared craneal; sus conclusiones están expresadas en el cladograma de la Fig. 22.

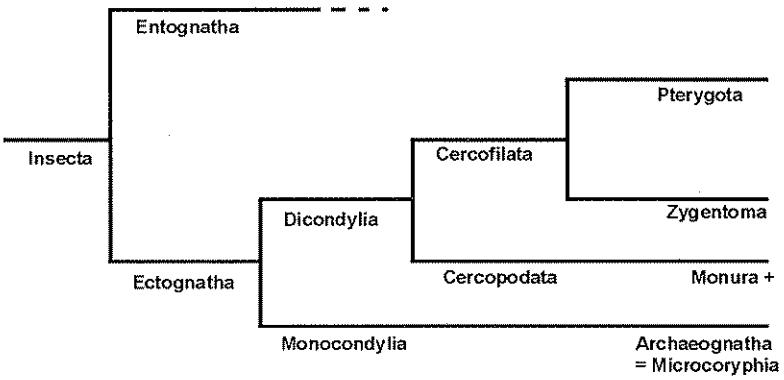


Fig. 21.- Cladograma de los taxa de Insecta. Tomado de Larink (1997).

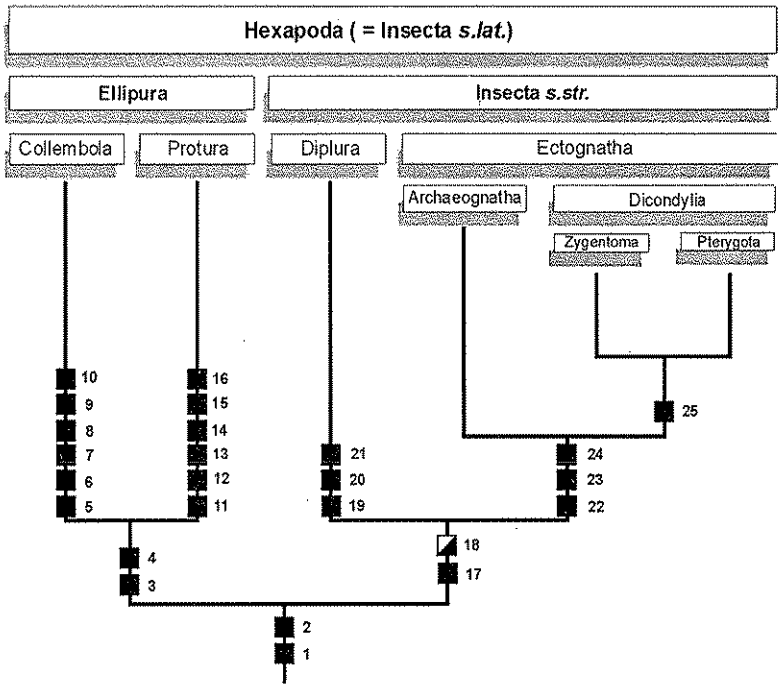


Fig. 22.- Cladograma de los Hexapoda: 1: tórax con tres metámeros; 2: once uritos; 3: línea ventralis; 4: tipo especial de entognatía distinta a la de los Diplura; 5: seis uritos; 6: apéndices abdominales especializados; 7: ojos compuestos reducidos a ocho omatidios aislados; 8: antena compuesta de cuatro antenómeros y sin vasos antenales; 9: tibia-tarso; 10: ganglios abdominales incorporados al ganglio torácico; 11: pérdida de antenas; 12: primer par de patas realizando la función de antenas; 13: ojos compuestos reducidos; 14: fulcro-tentorio; 15: escama genital escondida en la cámara genital que se abre detrás del decimoprimer urito; 16: glándulas abdominales defensivas en el borde del VIII terguito; 17: desarrollo epimórfico; 18: pérdida del órgano temporal; 19: tipo especial de entognatía; 20: papila genital con un gonoporo único abierto entre los uritos VIII y IX; 21: sólo 10 uritos visibles; 22: antenas con tres antenómeros; 23: ovipositor formado por gonapófisis sitas en los uritos VIII y IX; 24: paracerco o filamento terminal multianillado; 25: mandíbulas dicondílicas. Según Koch (1997).

Bitsch y Bitsch (1998) discutiendo las relaciones filogenéticas entre los grandes grupos de Apterygota basándose en caracteres de anatomía interna, comportamiento reproductor y ontogenia con un total de 35 caracteres, construyen los cladogramas posibles, estimando que cada carácter considerado tiene el mismo peso y tomando como grupo externo dos taxa de Myriapoda y dos de Pterygota. Los resultados obtenidos están a favor de la monofilia de los Collembola y de los Protura, por tanto, el taxon Ellipura no es sostenible, como tampoco lo es la agrupación Ellipura + Diplura (fig. 23). Los Protura aparecen netamente separados de los otros Hexapoda. Ya Dallai (1991) dudaba de su pertenencia a los Hexapoda. Los dos taxa de Diplura examinados, Campodeoidea y Japygoidea, aparecen como unidades separadas y su posición con respecto a los Collembola y a los Entognatha, no está resuelta. En el trabajo no abordan la monofilia de los Microcoryphia y de los Zygentoma puesto que sólo se ha analizado una familia de cada uno de los órdenes. La agrupación Ectognatha + Dicondylia (=Insecta s.s.) está bien sostenida y confirma el estrecho parentesco entre los Dicondylia (Zygentoma + Insecta).

Carapelli et al. (1998), construyeron un cladograma sobre las relaciones filogenéticas de los Apterygota basándose en la filogenia molecular de los genes nucleares y mitocondriales. Las muestras de DNA fueron tomadas de 8 géneros de Collembola, 1 género de Protura, 1 género de Diplura Campodeidae, 1 género de Diplura Japygidae, 3 géneros de Microcoryphia y 2 de Zygentoma. Con estos datos elaboraron 3 árboles filogenéticos que dan soporte a la monofilia de los órdenes Collembola, Diplura y Zygentoma. La carencia de resolución en los nodos más profundos del árbol filogenético no permite obtener más conclusiones; sin embargo, se sugiere una relación entre los Collembola y los Diplura (Fig. 24).

Bitsch y Nel (1999), basándose en el estudio de los Microcoryphia fósiles y otros taxa relacionados, construyen un árbol filogenético de los Ectognatha criticando y analizando los datos existentes. Proponen separar a los Microcoryphia (=Archaeognatha) del resto de Ectognatha y considerar dentro de aquellos tres subórdenes: Cercopodata y Monura, ambos fósiles y Machiloidea con una familia fósil

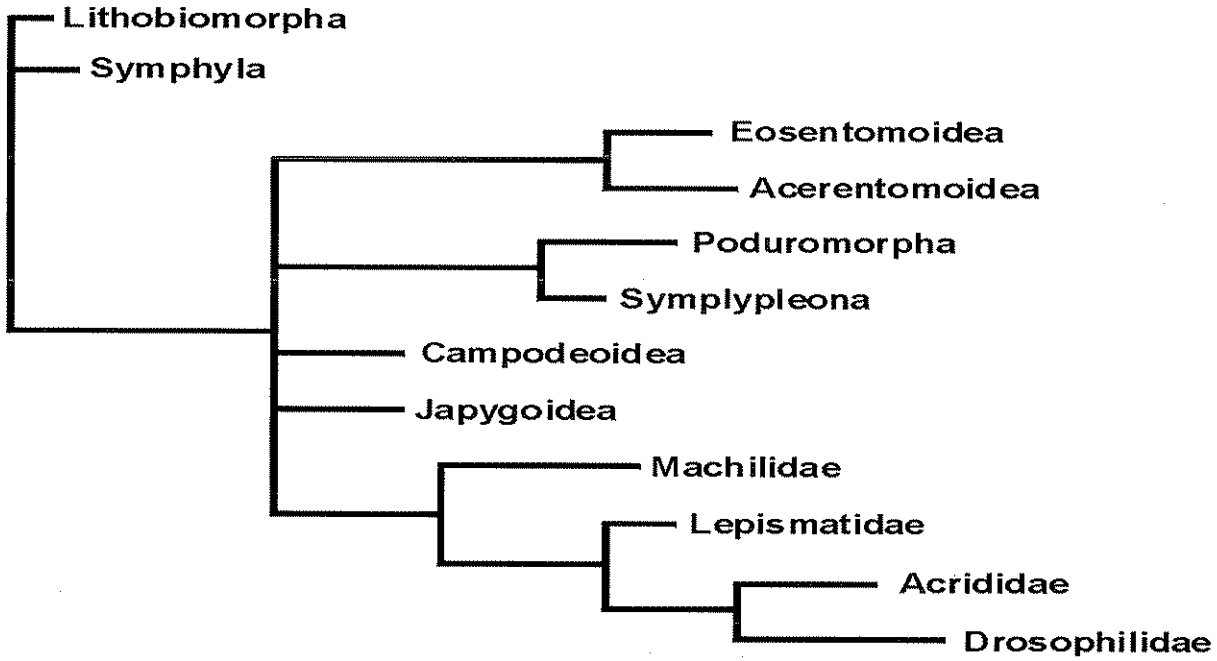


Fig. 23.- Cladograma de los Apterygota según Bitsch y Bitsch (1998).

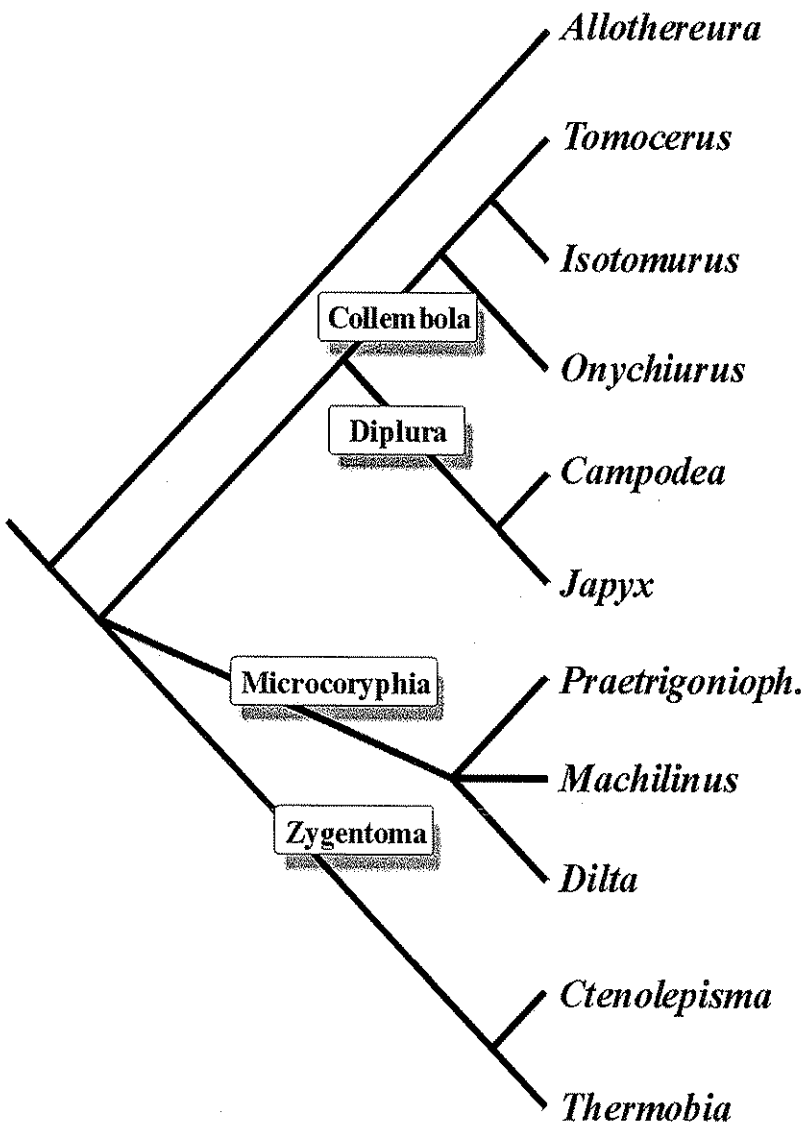


Fig. 24.- Cladograma de los Apterygota, basado en el gen 12S. Tomado de Carapelli et al. (1998).

(Triassomachiloidea) y dos vivientes (Fig. 25). Por las razones ya expuestas, creemos que los Cercopodata constituidos por los *Dasyleptus* descritos por Kukalová-Peck (1987), con mandíbulas dicondílicas, tendrían que incluirse dentro de los Dicondylia. Sería deseable un estudio detallado de los *Dasyleptus* (Cercopodata) de Kukalová-Peck.

DISCUSIÓN

A la vista de los recientes avances de la filogenia de los cinco órdenes vivientes y el orden fósil de Hexapoda primitivamente ápteros y de las distintas opiniones de los autores que han trabajado en su esclarecimiento, podemos establecer lo siguiente:

Todos los autores están de acuerdo en admitir la monofilia de los Hexapoda, cosa que también aceptamos.

El conjunto Ellipura (= Parainsecta = Collembola + Protura) que es aceptado por varios autores (Hennig, 1953,-1981; François, 1969; Kristensen,1975, 1981, 1991, 1995, 1998; Boudreaux, 1979; Kukalová-Peck, 1987, 1991; Stys y Bilinsky, 1990; Stys et al., 1993; Stys y Zrzavy, 1994; Koch, 1997, 1998; Kraus, 1998), no lo es por otros (Dallai, 1976, 1980; Carapelli et al., 1998; Bitsch y Bitsch, 1998). Estamos de acuerdo con los últimos autores creyendo que los Collembola es un grupo muy amplio que presenta varias características primitivas y otras especializadas. Según Bitsch y Bitsch (1998) la monofilia de este clado es soportada por tres sinapomorfías morfológicas: la condensación de todos los ganglios abdominales al ganglio

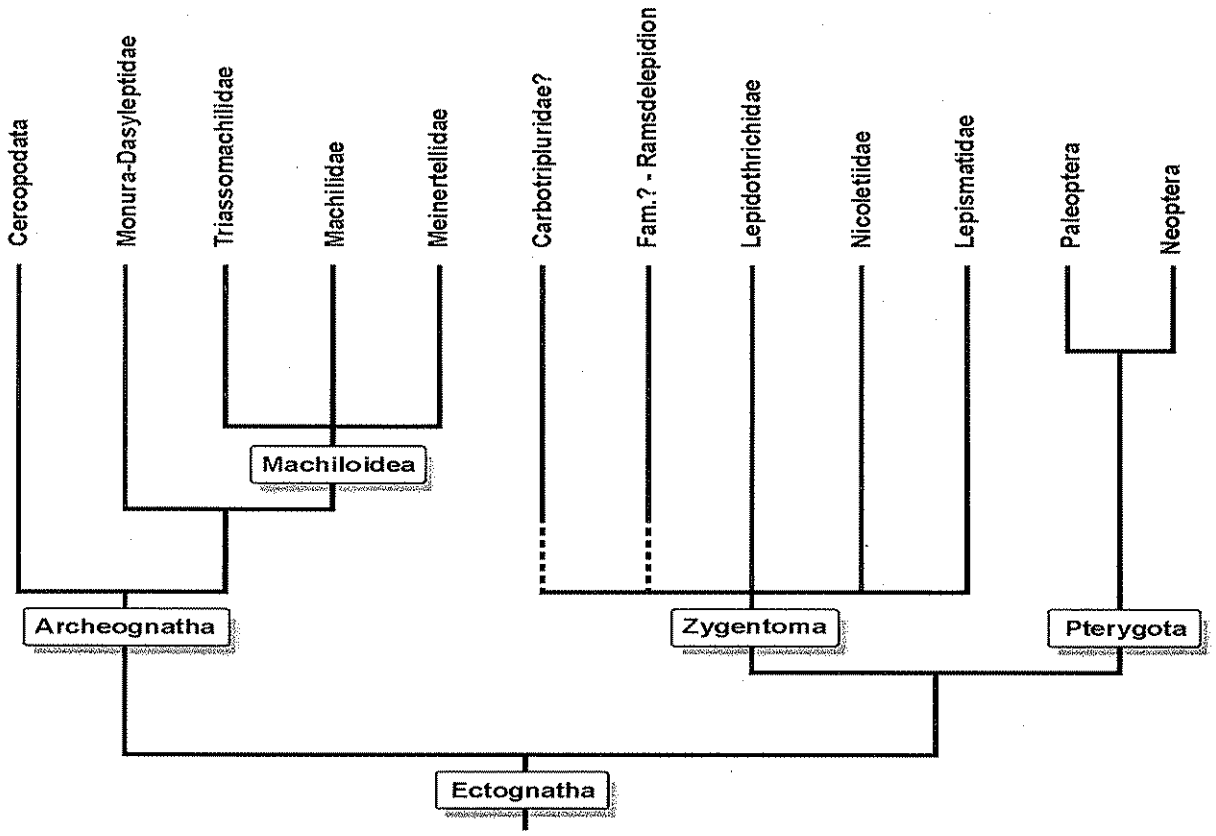


Fig. 25.- Cladograma de los Ectognatha según Bitsch y Nel (1999).

metatorácico, la región pilórica muy diferenciada y la ausencia de vasos antenales. Carapelli et al, (1998), apoyan esta teoría por la distribución de los intrones en el gen EF-1α y el gen 12S del ARN mitocondrial (ver Fig. 24)

Los Protura, presentan controversias en cuanto a sus afinidades, ya que se les ha relacionado con los Myriapoda formando lo que Berlese (1909) denominó Myrientomata. Dallai (1991) opina que tendrían que situarse fuera de los Hexapoda ya que, aparte de los tres pares de patas, presentan pocas afinidades con ellos. Bitsch y Bitsch (1998) estudiando la morfología de dos de los subórdenes de Protura (Eosontomoidea y Acerontomoidea) concluyeron que la monofilia del grupo está bien soportada por las siguientes sinapomorfías: estructura del protocerebro, reducción del deutocerebro, fusión parcial de los ganglios abdominales, carencia de membrana peritrófica, estructura particular de la región pilórica y, en los que tienen espermatozoides flagelados, el patrón aberrante del axonema (ver Fig. 23).

La monofilia de los Diplura ha sido cuestionada por varios autores (ver Kristensen, 1995, que hace una perfecta recopilación). Por ejemplo Stys y Bilinsky (1990) y Stys et al. (1993) los consideran un conjunto en el que los Campodeoideos estarían más próximos a los Ellipura, por el tipo de ovariolos y distribución de las células germinales y los Japygoidea que estarían más próximos a los Insecta por sus ovariolos panoísticos (ver Fig. 18). Carapelli et al. (1998) en sus estudios sobre filogenia molecular consideran relacionados los Collembola y los Diplura (Fig. 24). Koch (1997, 1998), Kukalová Peck (1998) y Kraus (1998) estiman que los Diplura forman un único taxon que es el adelfotaxon de los Ectognatha. Opinamos que, aunque es observable una diferenciación entre los dos grupos de Diplura (Campodeoidea y Japygoidea), mientras no se tengan más estudios, se podrían considerar un solo taxon, tal y como postula Kristensen (1991).

Pocas controversias hay referentes a la monofilia de los grupos de Ectognatha (ver Bitsch y Bitsch, 1998 para recopilación). Dentro de ellos, los monocondílicos = Microcoryphia parece que forman un grupo monofilético. En cuánto a los Dicondylata, los Zygentoma, estamos de acuerdo en lo expuesto por Kristensen (1998) y ya expresado más arriba.

CONCLUSIONES

Examinados los últimos trabajos, concluimos lo siguiente a la vista de los conocimientos actuales:

- Los Collembola y Protura forman grupos monofiléticos.
- Los Diplura forman también un grupo monofilético.
- Los Microcoryphia y los Dicondylia, a su vez, son también grupos monofiléticos.
- El taxon Ellipura, como unión de Collembola + Protura, debería rechazarse.
- Los Entognatha, como conjunto de Collembola + Protura + Diplura, debería rechazarse. Puede admitirse el taxon Entognatha en el sentido estricto referido a los Diplura y que utilizan Kukalová-Peck (1998) y Koch (1997, 1998).
- La denominación Apterygota, como un conjunto, aunque la hemos empleado en todo el trabajo, creemos que debería rechazarse ya que induce a confusiones.

- El orden fósil Monura debería pasar a constituir un suborden dentro de los Microcoryphia.
- Debería rechazarse, hasta que no existieran estudios más detallados, el taxon Cercopodata como un Suborden dentro de los Microcoryphia.

Creemos que, con los estudios realizados hasta la fecha, la filogenia de los cinco órdenes tratados no está todavía clara y que el conocimiento de más características morfológicas, embriológicas y moleculares nos aportará nuevos datos para tener un punto de vista más exacto sobre las relaciones filogenéticas de los hexápodos primitivamente ápteros.

BIBLIOGRAFÍA

ANDERSON, D.T., 1973. *Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods*. Oxford, Pergamon Press, 495 pp.

ANDERSON, D.T., 1979. Embryos, fate maps, and phylogeny of Arthropods. En: A.P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Company, New York: 59-105.

BACH DE ROCA, C., 1987. Els microcorifis: peixets de coure i afins. En: BLAS, M. (ed.): *Història Natural dels Paisos Catalans*, **10**(5): 97-102.

BACH DE ROCA, C. & GAJU-RICART, M., 1987. A study of the post-embryonic development of *Promesomachilis hispanica* Silvestri, 1923 (Apterygota, Microcoryphia). *Proc. of the 9th Intern. Coll. on soil Zool.* : 611-618.

BACH DE ROCA, C. & GAJU-RICART, M., 1988. Descripción de los dos primeros estadios de *Promesomachilis hispanica* Silvestri, 1923 (Insecta: Apterygota, Microcoryphia). *Actas III Congreso Ibérico de Entomología*: 121-132.

BARETH, C., CONDÉ, B. & PAGÉS, J., 1989. Les procampodeides, des diploures peu connus. En: DALLAI, R. (ed.) *IIIrd Seminar on Apterygota. University of Siena*: 137-144.

BENTON, M.J. (ed.), 1993. *The Fossil Record*. **2**. Chapman and Hall. London. 845 pp.

BERGSTRÖM, J., 1980. Morphology and systematics of early arthropods. *Naturw. Ver. Hamburg*, **23**: 7-42.

BERGSTRÖM, J., 1992. The oldest arthropods and the origin of the Crustacea. *Acta Zool.*, **73**: 287-291.

BERLESE, A., 1909. *Monografia dei Myrientomata*. Redia, **6**: 182 pp.

BILINSKI, S., 1993. Structure of ovaries and oogenesis in entognathans (Apterygota). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **22**(2-4): 825-836.

BITSCH, J., 1994. The morphological groundplan of Hexapoda: critical review of recent concepts. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (N.S.), **30**: 103-129.

BITSCH, C. & BITSCH, J., 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among Apterygota insect clades (Hexapoda). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (N.S.), **34**(4): 339-363.

BITSCH, C. & NEL, A., 1999. Morphology and Classification of the extinct Archaeognatha and related Taxa. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)*, **35**(1): 17-29.

BOUDREAUX, H.B., 1979 (1987:2ª ed.). *Arthropod phylogeny, with special reference to insects*. John Wiley & Sons, New York, 320 pp.

BOURGOIN, T., 1996. Phylogénie des Hexapodes. La recherche des synapomorphies ne fait pas toujours le cladisme. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **121**: 5-20.

BRONGNIART, C., 1885. Les Insectes Fossiles des Terrains Primaires. *Bull. Soc. Scu. Nat. Rouen*, **1885**: 50-68.

BRONGNIART, C., 1893. *Recherches pour servir a l'Histoire des Insectes Fossiles des Temps Primaires*. St. Etienne, 493 pp.

BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J., 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Massachussets, 922 pp.

CARAPELLI, A., FRATI, F., NARDI, F., DALLAI, R. & SIMON, C., 1998. Molecular phylogeny of the Insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Abstracts Vth Seminar on Apterygota, Córdoba*: 35.

CARPENTER, F.M., 1992. Superorden Hexapoda. En: MOORE, R.C., *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda, 4*. Geol. Soc. Am. Univ. of Kansas: 279-655.

CISNE, J.L., 1974. Trilobites and the Origin of Arthropoda. *Science*, **186**(4158): 13-18.

DALLAI, R., 1976. Fine structure of the pyloric region and Malpighian papillae of Protura (Insecta Apterygota). *Journal of Morphology*, **150**: 727-762.

DALLAI, R., 1980. Considerations on Apterygota Phylogeny. *Boll. Zool.*, **47** (suppl.): 35-48.

DALLAI, R., 1991. Are Protura really insects?. En: SIMONETTA, A.M. & MORRIS, S.C. (eds.). *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge University Press. Londres: 263-269.

DENIS, R., 1965. Sous-classe des Aptérygotes. En: GRASSÉ, P.P. (ed.). *Traité de Zoologie IX*. Masson et Cie., Paris: 111-275.

DEUTSCH, J.S., 1997. The origin of Hexapoda: a developmental genetic scenario, En: GRANDCOLAS, P. (ed.). *The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios*. Mém, Mus. Nat. Hist. Nat., **173**: 329-340.

DUNGER, W., 1994. Erkenntnisse zur Evolution der Bodenarthropoden und ihre Bedeutung für die Bodenzoologie heute. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **87**: 205-214.

FRANÇOIS, J., 1959. Squelette et musculature céphaliques d'*Acerontomon propinquum* (Condé) (Ins. Protoures). *Trav. Lab. Zool. St. aq. Grimaldi. Fc. Sc. Dijon*, **29**: 1-57.

FRANÇOIS, J., 1969. Anatomie et morphologie céphalique des Protoures (Insecta Apterygota). *Mem. Mus, Nat. Hist.Nat.*, sér. A, **59**: 1-144.

FRANÇOIS, J., 1971. L'endosquelette céphalique des Insectes Aptérygotes: étude anatomique, histochimique et ultrastructurale. I. Collemboles et Diploures. *Archs. Anat. microsc. Morph. exp.*, **60**: 389-406.

FRYER, G., 1992. The origin of Crustacea. *Acta Zool.*, **73**: 273-286.

FRYER, G., 1996. Reflections on arthropod evolution. *Biol. J. Linn. Soc.*, **58**: 1-55.

GREENSLADE, P., 1988. Reply to R.A. Crowson's "Comments on Insecta of the Rhynie Chert". *Entomol. Gen.*, **13**: 115-117.

HENNIG, H., 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beiträge zur Entomologie*, **3** (Sonderheft): 1- 85.

HENNIG, H., 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana, 263 pp.

HENNIG, H., 1969. *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer, Franckfurt am Main, 436 pp.

HENNIG, H., 1981. *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons, New York, 514 pp.

HESSLER, R.R., 1992. Reflections on the phylogenetic position of the Cephalocarida. *Acta Zool.*, **73**: 315-316.

HESSLER, R.R. & NEWMAN, W.A., 1975. A trilobitomorph origin for the Crustacea. *Fossils and Strata*, **41**: 437-459.

JAMIESON, B.G.M., 1987. *The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa*. Cambridge University Press, London, 320 pp.

JERAM, A. J.; SELDEN, P. A. & EDWARDS, D., 1990. Land animals in the Silurian: Arachnids and Myriapods from Shropshire, England. *Science*, **250**: 658-661.

KAPLIN, V.G., 1985. On the classification and Phylogeny of the Fam. Machilidae (Thysanura, Microcoryphia). *Revue d'Entomologie de l'URSS*, **64**(2): 336-350.

KOCH, M., 1997. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia*, **41**: 62-68.

KOCH, M. 1998. The cephalic endoskeleton of prymarily wingless Hexapods: Ancestral state and Evolutionary changes. *Abstracts Vth International Seminar on Apterygota, Córdoba*: 41.

KRAUS, O., 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. En: FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 295-303.

KRISTENSEN, N.P., 1971. The systematic position of the Zeugloptera in the light of recent anatomical investigations. *Proc. 13th Congr. Ent. Moscow. I*: 261.

KRISTENSEN, N.P., 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für Zool. Syst. Evolutionsforsch.* **13**: 1-44.

KRISTENSEN, N.P., 1981. Phylogeny of Insect Orders. *Annual Review Entom.*, **26**: 135-157.

KRISTENSEN, N.P., 1989. Insect phylogeny based on morphological evidence. En: FERNHOLM, B., BREMER, K. & JÖRNWALL, H. (eds.). *The Hierarchy of Life. Molecules and Morphology in Phylogenetic Analysis*. Elsevier, Amsterdam: 295-306.

KRISTENSEN, N.P., 1991. Phylogeny of extant hexapods. En: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia*, 2nd ed. Melbourne Univ. Press: 125-140 & NAUMANN, I.D. (ed.). *Systematica and Applied Entomology* (1994). Melbourne Univ. Press: 117-132.

KRISTENSEN, N.P., 1995. Forty years' insect phylogenetic systematics. Hennig's "Kristische Bemerkungen...", and subsequent developments. *Zool. Beiträge*. N.F., **36**: 83-124.

KRISTENSEN, N.P., 1998. The ground plan and basal diversification of the hexapods. En: FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall. London: 281-293.

KUKALOVÁ-PECK, J., 1987. New Carboniferous Diplura, Monura and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic isde lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool,* **65**: 2327-2345.

KUKALOVÁ-PECK, J., 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. En: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia*, 2nd ed. Melbourne Univ. Press: 141-179 & NAUMANN, I.D. (ed.) *Systematic and Applied Entomology*. (1994). Melbourne Univ. Press: 133-171.

KUKALOVÁ-PECK, J., 1992. The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopterodea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.*,**70**: 236-355.

KUKALOVÁ-PECK, J., 1998. Arthropod phylogeny and "basal" morphological structures. En: FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H. (eds.) *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London: 249-268.

LABANDEIRA, C.C., BEALL, B.S. & HUEBER, F.M., 1988. Early insect diversification: evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec. *Science*, **242**: 913-916.

LARINK, O., 1983. Embryonic and Postembryonic development of Machilidae and Lepismatidae (Insecta: Archaeognatha and Zygentoma). *Entomologia Gener. Stuttgart*, **8**: 119-133.

LARINK, O., 1997. Apomorphic and plesiomorphic characteristics in Archaeognatha, Monura and Zygentoma. *Pedobiologia*, **41**: 3-8.

LAUTERBACH, K.E., 1972. Die morphologischen Grundlagen für die Enstehung der Entognathie bei den apterygoten Insekten in phylogetischer Sicht. *Zool. Beitr.*, **18**: 25-69.

MACHIDA, R., KOBAYASHI, Y. & ANDO, H., 1996. Mapping modes of embryogenesis on the hexapodan cladogram. *Procedings of the XXth Int. Congress Entom.*, Firenze: 3.

MACKERRAS, I.M., 1970. Composition and distribution of the fauna. En: CSIRO (ed.) *The Insects of Australia* 2nd ed. Melbourne Un. Press: 187-203.

MANTON, S.M., 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. *Zool. J. Linn. Soc.*, **51**: 203-400.

MANTON, S.M., 1977. *The Arthropoda. Habits, Functional Morphology and Evolution*. Clarendon Press, Oxford, 527 pp.

MANTON, S.M., 1979. Functional morphology and evolution of the Hexapod classes. En: GUPTA, A.P. (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co., New York: 387-464.

MENGE, F. A., 1854. Aptera. En: KOCH, C. L. & BERENDT, G. C. *Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Aptera der Vordlwelt*, I (2): 111-118 (fundnoss). Lám. XIV, XV, XVII.

NAUMANN, I.D. (ed.), 1994. *Systematic and Applied Entomology*. Melbourne Un. Press, 484 pp.

PAULUS, H.F., 1972. Zum Feinbau der Komplexaugen einiger Collembolan. Eine vergleichen-anatomische Untersuchung (Insecta, Apterygota). *Zool. Jahr. Anat.*, **89**: 1-116.

PAULUS, H.F., 1979. Eye structure and the monophily of the Arthropoda. En: GUPTA, A.P. (ed.) *Arthropod phylogeny*. Van Nostrand Reinhold Co. New York: 299-383.

ROSS, A. J. & JARZEMBOSKI, E. A., 1993. Arthropoda (Hexapoda; Insecta). En: BENTON, M. J. (ed): *The Fossil Record*, 2. Chapman & Hall. London: 363-426.

SHAROV, A.G., 1948. Triassic Thysanura from the Pre-Urals region. *Dokladv. Ak. Nauk. SSSR.*, **61**: 517-519.

SHAROV, A.G., 1957. Peculiar Paleozoic Wingless Insects of the New Order Monura (Insecta, Apterygota). *Dockl. Akad. Nauk USSR*, **115**: 796-798.

SHAROV, A.G., 1966. *Basic Arthropodan stock with Special Reference to Insects*. Pergamon Press. Oxford, 271 pp.

SHEAR, W.A., BONAMO, P.M., GRIERSON, J.D., ROLFE, W.D.I., SMITH, E.L. & NORTON, R.A., 1984. Early land animals in North America: Evidence from devonian age arthropods from Gilboa. New York. *Science*, **224**: 492-494.

SILVESTRI, F., 1912. Die Thysanuren des baltischen Bernsteins. *Schrift, physic.-Ökonom. Ges. Königsberg*, **53**: 42-66.

STURM, H. & BACH DE ROCA, C., 1993. On the Systematics of the Archaeognatha (insecta). *Entomol. Gener., Stuttgart*, **18**(1-2): 55-90.

STYS, P. & BILINSKI, S., 1990. Ovariole types and the phylogeny of hexapods. *Bio. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, **65**: 401-429.

STYS, P., ZRZAVY, J. & WEYDA, F., 1993. Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism. *Bio. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, **68**: 365-379.

STYS, P. & ZRZAVY, J., 1994. Phylogeny and classification of extant Arthropoda: review of hypotheses and nomenclature. *European J. Entom.*, **91**: 257-275.

SULC, K., 1927. Das Tracheensystem vom *Lepisma* (Thysanura) and Phylogenie der Pterygogenea. *Acta Soc. Sc. Natur. Moravicae*, **4**: 228-344.

TIEGS, O.W. & MANTON, S.M., 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rv.*, **33**: 255-237.

TOTHILL, 1916. En: DENIS, R., 1965. Sous-classe des Aptèrygotes. En: GRASSÉ, P. P. (ed.): *Traité de Zoologie IX*. Masson et Cie, Paris: 111-275.

TUXEN, S.L., 1959. The phylogenetic significance of entognathy in entognathous Apterygotes. *Smithson. Misc. Coll.*, **137**: 379-416.

TUXEN, S.L., 1970. The Systematic position of Entognathous Apterygotes. *An. Esc. Nac. C. Biol.*, **17**: 65-79.

WÄGELE, J.W., 1993. Rejection of the "Uniramia" hypothesis and implications of the Mandibulata concept. *Zool. Jahr. Syst.*, **120**: 253-288.

WEYGOLT, P., 1979. Significance of later embryonic stages and head development in arthropod phylogeny. En: GUPTA A.P. (ed.). *Arthropod phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 107-135.

WEYGOLT, P., 1986. Arthropod interrelationships -the phylogenetic-systematic approach. *Zeits. Zool. Syst. Evol.*, **24**: 19-35.

WINGSTRAND, K.G., 1973. The spermatozoa of the thysanuran insect *Petrobius brevystilis* Carp. And *Lepisma saccharina* L. *Acta Zool. Stokh.*, **54**: 31-52.

WYGODZINSKY, P.W., 1961. On a survivig representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **54**: 621-627.