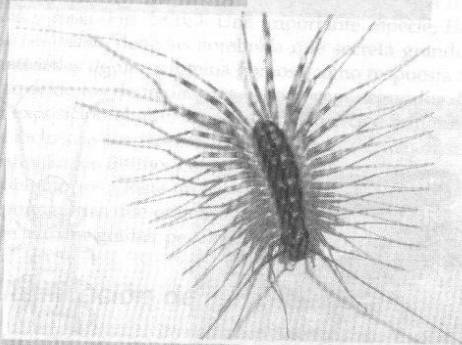


18

Filo Artrópodos: Los miriápodos (ciempiés, milpiés y afines)



Viven en lugares ocultos y aparecen por la noche. Sus movimientos pueden ser tan rápidos, que a menudo sólo nos damos cuenta de ellos cuando atraviesan el suelo o la pared. Son tan frágiles que no pueden causarnos ningún daño y sí muchos beneficios, ya que cazan moscas, cucarachas, polillas de la ropa y otros animales que constituyen plagas caseras.

Edward Essig,
(hablando del ciempiés casero común, *Scutigera*)

Los artrópodos del subfilo Miriápodos incluyen cuatro grupos o clases: Quilópodos (ciempiés), Diplópodos (milpiés), Símfilos (sínfilos), y Paurópodos (paurópodos). Aunque todos los miriápodos modernos son terrestres, es posible que sus antecesores habitaran los mares tranquilos. Los primeros fósiles del grupo datan de finales del Ordovícico y principios del Silúrico, y se piensa que algunos de ellos pudieron ser especies marinas. Las pruebas fósiles sugieren que la primera aparición de los Miriápodos (milpiés) en la tierra no tuvo lugar hasta mediados del Silúrico. En la Figura 18.1 se muestran diversos tipos de miriápodos. Hay descritas unas 11 460 especies actuales. A casi todos nos son familiares el ciempiés y el milpiés, los cuales, a pesar de su diversidad, se ajustan a un aspecto externo y a un modelo de organización. Los miriápodos se distinguen rápidamente por su cuerpo dividido en dos tagmas: céfalon y un tronco largo, homónimo y multisegmentado. Como los hexápodos, tienen cuatro pares de apéndices cefálicos: antenas, mandíbulas, primeras maxilas y segundas maxilas.

Los milpiés son animales especialmente atractivos para mucha gente, sus inofensivas cabriolas han constituido un entretenimiento seguro, y para generaciones de estudiantes de todas las edades, una lección de biología. Los milpiés son detritívoros, se mueven lentamente, y pasan el tiempo excavando en el suelo y la hojarasca. Consumen restos de plantas y convierten la materia vegetal en humus. En medios tropicales, donde a veces las lombrices de tierra son un tanto escasas, los milpiés son los principales animales formadores de suelo. Cada uno de los segmentos del tronco (denominados **diplosegmentos**) resulta de la fusión de dos, por lo que tienen dos pares de patas en cada uno (Fig. 18.2F). Se piensa que la condición diplosegmentaria evolucionó junto con el hábito excavador, ya que al hacerse más rígidas e incompresibles las arti-

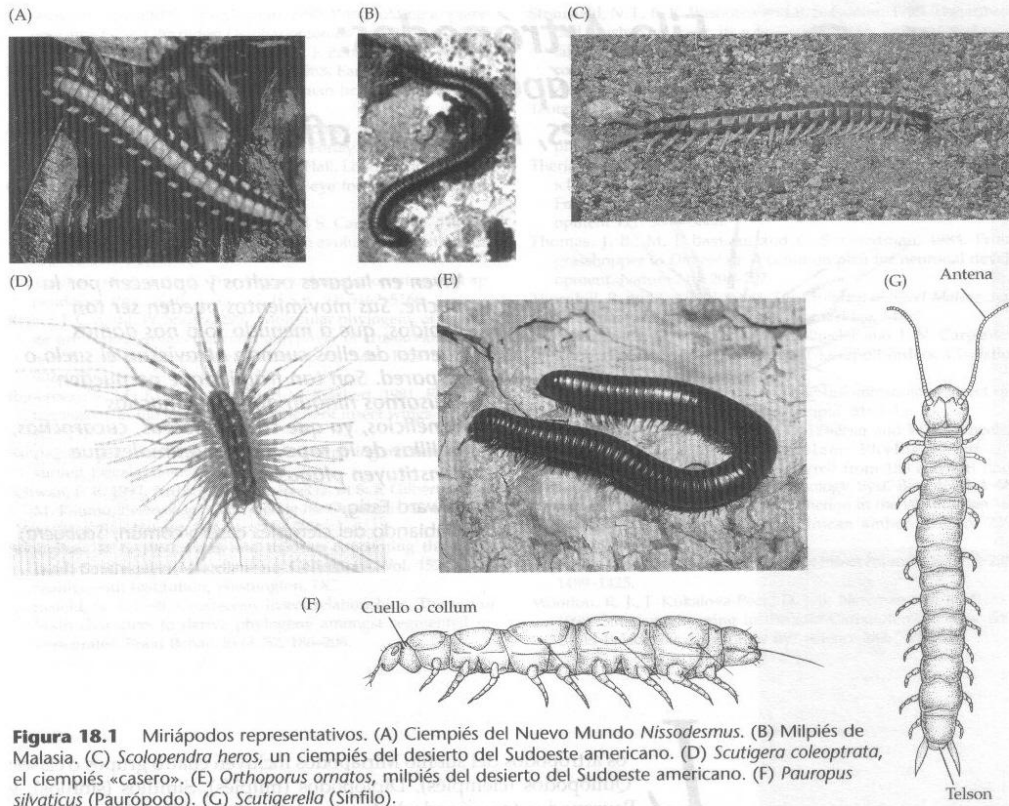


Figura 18.1 Miriápodos representativos. (A) Ciempiés del Nuevo Mundo *Nissodesmus*. (B) Milpiés de Malasia. (C) *Scolopendra heros*, un ciempiés del desierto del Sudoeste americano. (D) *Scutigera coleoptrata*, el ciempiés «casero». (E) *Orthoporus ornatus*, milpiés del desierto del Sudoeste americano. (F) *Pauropus silvaticus* (Paurópodo). (G) *Scutigera* (Sínfilo).

culaciones alternativas del cuerpo, la fuerza de empuje de las patas fue más eficaz. Cuando se sienten amenazados, muchos milpiés se arrollan en una espiral plana, y algunos, como las cochinillas (isópodos oníscidos), pueden arrollarse en una bola perfecta. Generalmente los milpiés tienen muchos segmentos troncales, aunque algunas especies africanas presentan sólo unos pocos segmentos y recuerdan a las cochinillas (especialmente cuando se arrollan formando una bola). Aunque el mito popular dice que los milpiés tienen miles de patas (*mil-pies*), ninguno las tiene, la especie que más tiene (*Illacme plenipes*, una especie de California), con 375 pares de patas, es impresionante.

Aunque los milpiés son criaturas apacibles, muchos de los diplosegmentos cuentan con **glándulas repugnatorias** laterales, que secretan líquidos tóxicos volátiles y utilizados para defenderse (Fig. 18.2F). Estos productos son extraordinariamente diversos, entre los que se incluyen quinonas, fenoles, e incluso cianuro, como el producido por algunos milpiés aplanados del orden Polydesmida. Unas pocas especies tropicales tienen toxinas tan potentes que pueden

producir ampollas en la piel humana. La especie europea *Glomeris marginata* produce quinazolinonas, una sustancia del mismo tipo que la droga sintética Quaalude, un potente sedante (que utiliza cuando es atacada por la araña lobo y hace que ésta se quede dormida). *Oxidus gracilis* es una especie casera común en Norteamérica (introducida hace tiempo desde Asia); cuando se siente molestanda, libera un producto defensivo de olor intenso. Los miembros de la subclase Penicillata lanzan cerdas duras por su extremo posterior, como hábil estrategia defensiva contra las hormigas y otros depredadores. Dado lo extenso de sus tácticas defensivas, no es sorprendente que muchos milpiés tengan coloraciones aposemáticas (de aviso), generalmente rojas, amarillas y naranjas brillantes, y que algunos vertebrados del suelo hayan desarrollado coloraciones semejantes (mimetismo batesiano). Incluso, las especies de California del género *Motyxia* (Polydésmino), utilizan la bioluminiscencia como posible advertencia para los depredadores.

En contraste con los milpiés, la mayoría de los ciempiés son depredadores de movimientos rápidos, con un

par de patas por segmento y uñas venenosas en el primer par. Cuando se los molesta nunca se arrollan en espiral; en vez de eso, generalmente utilizan sus uñas venenosas para herir y producir picaduras dolorosas. La picadura del ciempiés gigante del desierto americano, *Scolopendra heros*, que alcanza 20 centímetros de longitud, produce una necrosis local (similar a la picadura del escorpión negro *Centruroides*). *Scolopendra* también tiene coloración de advertencia a bandas negras y rojas (Fig. 18.1C). Una importante especie, *Hennia vesuviana*, debe su nombre a que secreta grandes cantidades de una proteína gomosa como respuesta al ataque de los depredadores. A los pocos segundos de su exposición al aire, la goma se endurece e inmoviliza incluso a los insectos depredadores de mayor tamaño. En los últimos cuatro pares de patas de algunos litobiomorfos, existe un elevado número de glándulas repugnatorias que orientan hacia el enemigo y por las que arrojan gotitas pegajosas de secreciones nocivas.

Clasificación de los Miriápodos

SUBFILO MYRIAPODA

CLASE DIPLOPODA

SUBCLASE PENICILLATA

ORDEN POLYXENIDA

SUBCLASE CHILOGNATHA

ORDEN CALLIPODIDA

ORDEN CHORDEUMATIDA

ORDEN GLOMERIDA

ORDEN GLOMERIDESMIDA

ORDEN JULIDA

ORDEN PLATYDESMIDA

ORDEN POLYDESMIDA

ORDEN POLYZONIIDA

ORDEN SIPHONOPHORA

ORDEN SIPHONIULIDA

ORDEN SPHAEROTHERIIDA

ORDEN SPIROBOLIDA

ORDEN SPIROSTREPTIDA

ORDEN STEMMIULIDA

CLASE CHILOPODA

SUBCLASE NOTOSTIGMOPHORA

ORDEN SCUTIGEROMORPHA

SUBCLASE PLEUROSTIGMOPHORA

ORDEN CRATEROSTIGMOMORPHA

ORDEN GEPHILOMORPHA

ORDEN LITHOBIOMORPHA

ORDEN SCOLOPENDROMORPHA

CLASE PAUROPODA

CLASE SYMPHYLA

Sinopsis de los taxones de miriápodos

Subfilo Miriápodos (Myriapoda)

Un par de antenas; mandíbulas con enditos articulados; primeras maxilas libres o fusionadas; segundas maxilas parcialmente fusionadas (o totalmente), o sin ellas; tronco indiferenciado formado por numerosos segmentos poscefálicos; todos los apéndices de la cabeza y del tronco son unirrámeos; las especies actuales aparentemente sin ojos compuestos; exoesqueleto sin la capa cérea bien desarrollada (excepto en algunas especies del desierto); muchos con glándulas repugnatorias laterales en los segmentos del tronco; sin ciegos digestivos derivados del endodermo; túbulos de Malpigio derivados del ectodermo (proctodeales) para la excreción; con órganos de Tömösvary; cópula indirecta; desarrollo directo.

Clase Diplópodos (Diplopoda)

Segmentos del cuerpo fusionados a pares y denominados diplosegmentos; la mayoría de los diplosegmentos con dos pares de patas, espiráculos, ganglios y ostiolas cardíacas; cada diplosegmento con un terguito, dos pleuras y de uno a tres esternitos; a menudo, los segmentos más anteriores carecen de patas, aunque mantienen parte de los músculos internos; primer segmento sin patas modificado en un cuello o collum; antenas simples de 7 artejos; primeras maxilas fusionadas, forman el gnatoquilario; sin segundas maxilas; los gonoporos se abren anteriormente sobre o cerca de las coxas del segundo par de patas (tercer segmento del cuerpo); cutícula generalmente calcificada; muchos son capaces de arrollarse en una espiral apretada; espiráculos típicamente situados delante de las coxas de las patas y sin válvulas (no se pueden cerrar); los gonoporos se abren en la región anterior del cuerpo; cuerpo con 11 a 192 diplosegmentos con apéndices (el primer y último diplosegmentos siempre sin patas, y los diplosegmentos 2 a 4 sólo con un par); las patas cortas y ventrales hacen que el cuerpo esté muy cerca del suelo. Aunque los milpiés carecen de uñas o venenos, muchos tienen, en los segmentos del cuerpo, glándulas repugnatorias laterales secretoras de componentes nocivos que pueden irritar la piel y los ojos. Se han descrito cerca de 8000 especies.

La clasificación de los milpiés es inestable, con muchas familias cuya validez y relaciones son inciertas. La subclase Penicillata agrupa a los milpiés de cuerpo blando, sin exoesqueleto calcificado y cubierto por penachos de cerdas; los machos carecen de apéndices copuladores y la reproducción sucede sin contacto entre los sexos. La subclase Chilognatha agrupa a los milpiés con exoesqueleto duro, calcificado y con sedas dispersas; los machos tienen apéndices reproductores,

y la reproducción requiere el contacto entre los sexos. Los glomeridésidos son milpiés aplanados, con 22 diplosegmentos que no pueden arrollarse en bola. Los glomeridos y esferotéridos son milpiés cortos, redondeados, con 12 ó 13 segmentos que pueden arrollarse formando una bola perfecta. Los milpiés polidésidos son los más coloreados, sus pigmentaciones roja, naranja y azul constituyen un aviso de sus secreciones defensivas de cianuro.

Clase Paurópodos (Pauropoda)

Casi microscópicos (0.5-1.5 mm); sin ojos; con 9-11 pares de patas; algunos segmentos del tronco están parcialmente fusionados (pero no como auténticos diplosegmentos), además del telson libre. Sin apéndices en el primer segmento del tronco; piezas bucales escasamente desarrolladas; primeras maxilas fusionadas en gnatoquilario; sin segundas maxilas; antenas ramificadas; la mayoría sin sistemas traqueal o circulatorio; gonoporos en el tercer segmento del tronco; los tergos suelen ser anchos y se extienden sobre dos segmentos; cutícula blanda sin calcificar. Aunque se encuentran en todas las partes del mundo, son poco comunes. Habitan en suelos húmedos y hojarasca. Hay descritas dos familias con unas 500 especies.

Clase Quilópodos (Chilopoda)

Con numerosos segmentos del tronco sin fusionar; cada segmento con un par de patas, el primero de ellas modificado en grandes uñas venenosas (llamadas prensoras o forcípulas) que mantienen bajo la cabeza como las piezas bucales (a veces se denominan «maxilípedos»); ambos pares de maxilas pueden estar fusionadas medialmente; las antenas son simples

y con segmentación variada; cutícula dura pero sin calcificar; gonoporos en el último somito del tronco; espiráculos laterales o mediodorsales (pero en las paredes laterales de la pleura), con válvulas (se pueden cerrar) en algunas especies; cuerpo con 15 a 193 segmentos y con patas; aunque éstas son largas, se extienden lateralmente, de manera que el cuerpo queda cerca del suelo; el último par de patas están dirigidas hacia atrás y no intervienen en la locomoción. Es posible que los ciempiés sean los únicos animales con patas modificadas en uñas que inyectan veneno.

La subclase Notostigomorfos tiene espiráculos medio dorsales, hemolinfa con hemocianina, cabeza en forma de cúpula, ojos pseudofacetados (ocelos) y 15 pares de patas finas y largas. La subclase Pleurostigomorfos tiene espiráculos laterales, cabeza aplanada, patas en número variable, y sin pigmentos respiratorios. Los ciempiés más grandes son los escolopendromorfos (con 21 ó 23 pares de patas), aunque el mayor número de patas las tienen los largos y finos geofilomorfos (con 27 o más). Hay descritas unas 2800 especies de quilópodos actuales.

Clase Sífilos (Symphyla)

Pequeños (0.5-8.0 mm); sin ojos; tronco con 14 segmentos, el último fusionado al telson; cada uno de los 12 primeros segmentos del tronco con un par de patas; penúltimo segmento con hileras y un par de largos pelos sensoriales; superficie dorsal con 15-22 placas tergaes; cutícula blanda sin calcificar; antenas largas, simples y filamentosas; primeras maxilas unidas medialmente; segundas maxilas totalmente fusionadas en un labio complejo; un par de espiráculos (en la cabeza); las tráqueas abastecen los tres primeros segmentos; los gonoporos desembocan en el tercer segmento del tronco. Por

RECUADRO 18A Características del subfilo Myriapoda

1. Cuerpo con dos tagmas: cabeza y tronco multisegmentado.
2. Todos los apéndices multiarticulados y unirrámeos¹.
3. Los apéndices cefálicos son, desde anterior a posterior, antenas, mandíbulas primeras maxilas (maxilulas) y segundas maxilas; las segundas maxilas pueden estar fusionadas en una estructura laminar denominada «labio» (no homólogo al labio de los crustáceos), o pueden no existir; la primera y segunda maxilas frecuentemente llevan palpos.
4. Sin caparazón.
5. Con sistema de intercambio gaseoso aéreo compuesto de tráqueas y espiráculos (probablemente convergente con los de los Hexápodos).
6. Con uno o dos pares de túbulos de Malpigio derivados del ectodermo (proctodeales) (probablemente convergentes con los de los Hexápodos).
7. La mayoría con ocelos simples, al menos en algún estado de su ciclo vital; aparentemente no hay verdaderos ommatidios.
8. Tubo digestivo sencillo, sin ciegos.
9. Dioicos; con desarrollo directo.

¹Las antenas de los paurópodos son ramificadas, pero no se conoce tanto si esto representa un vestigio de la condición birrámea primitiva (como en crustáceos) o es derivada secundariamente.

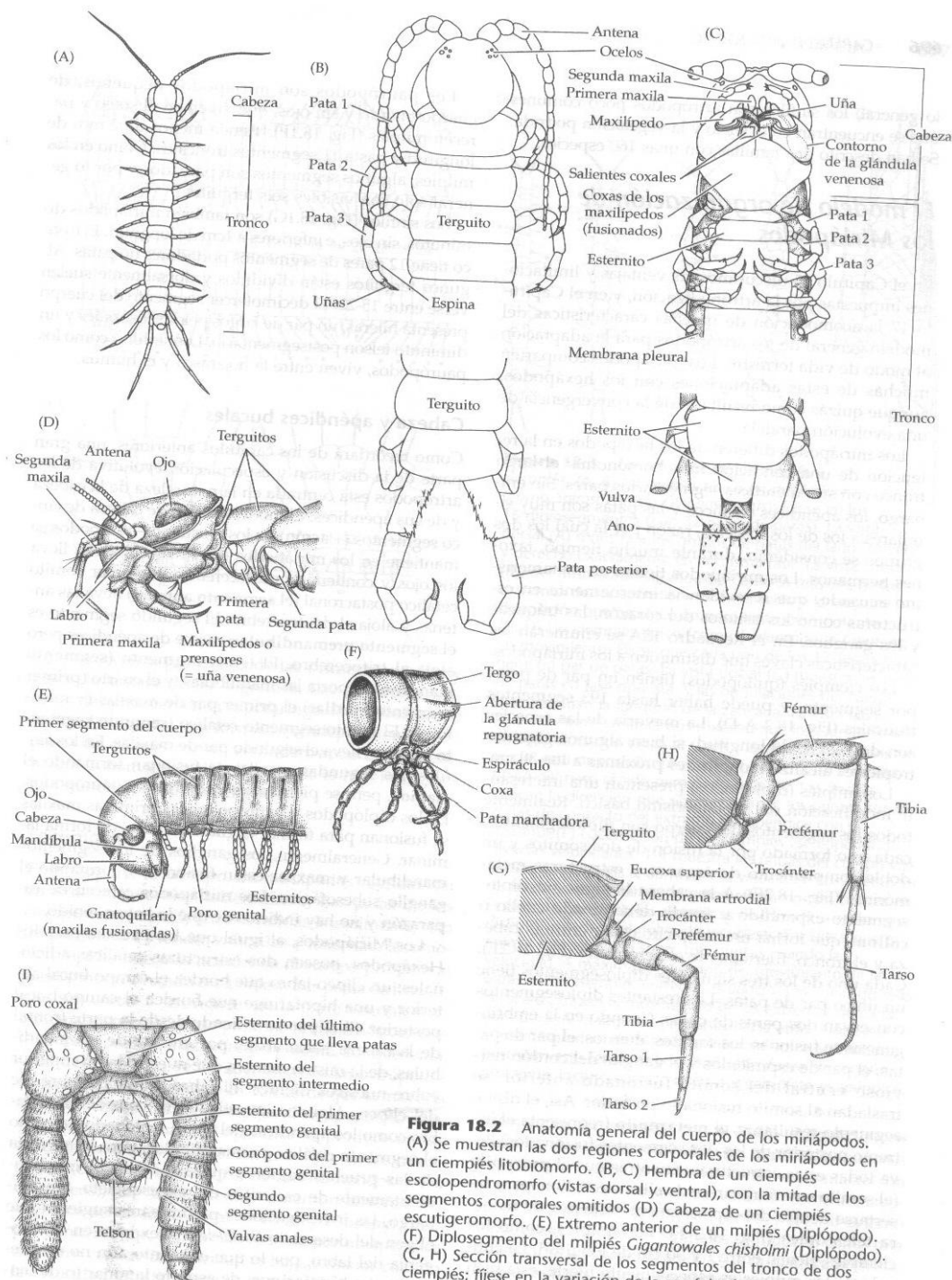


Figura 18.2 Anatomía general del cuerpo de los miriápodos. (A) Se muestran las dos regiones corporales de los miriápodos en un ciempiés litobiomorfo. (B, C) Hembra de un ciempiés escolopendromorfo (vistas dorsal y ventral), con la mitad de los segmentos corporales omitidos (D) Cabeza de un ciempiés escutigermorfo. (E) Extremo anterior de un milpiés (Diplópodo). (F) Diplosegmento del milpiés *Gigantowales chisholmi* (Diplópodo). (G, H) Sección transversal de los segmentos del tronco de dos ciempiés; fíjese en la variación de la morfología apendicular: (G) *Lithobius*. (H) *Scutigera*. (I) Vista ventral de los segmentos terminales de un macho de un ciempiés geofilomorfo (*Strigamia*).

lo general, los sínfilos son artrópodos poco comunes que se encuentran en el suelo y la vegetación podrida. Se han descrito dos familias con unas 160 especies.

El modelo de organización de los Miriápodos

En el Capítulo 15 discutimos las ventajas y limitaciones impuestas por la artropodización, y en el Capítulo 17 la acomodación de muchas características del modelo general de los artrópodos para la adaptación al modo de vida terrestre. Los miriápodos comparten muchas de estas adaptaciones con los hexápodos, aunque quizás como resultado de la convergencia de una evolución paralela.

Los miriápodos difieren de los hexápodos en la retención de una condición más homónoma: el largo tronco con sus apéndices segmentarios pares. Sin embargo, los apéndices cefálicos y las patas son muy similares a los de los insectos, razón por la cual los dos grupos se consideran, durante mucho tiempo, taxones hermanos. Los miriápodos tienen un metamerismo acusado, que se evidencia internamente en estructuras como los ostiolos del corazón, las tráqueas y los ganglios. En el Recuadro 18A se enumeran las características claves que distinguen a los miriápodos.

Los ciempiés (quilópodos) tienen un par de patas por segmento, y puede haber hasta 193 segmentos troncales (Fig. 18.2 A-D). La mayoría de las especies son de 1-2 cm de longitud, si bien algunos gigantes tropicales alcanzan longitudes próximas a los 30 cm.

Los milpiés (diplópodos) presentan una interesante modificación del metamerismo básico. Realmente todos los segmentos del cuerpo son diplosegmentos, cada uno formado por la fusión de dos somitos y un doble complemento de órganos y estructuras metaméricas (Fig. 18.2F). A la cabeza le sigue un diplosegmento expandido y ápodo denominado cuello o **collum**, que forma un conspicuo collar entre la cabeza y el tronco, fuertemente esclerotizado (Fig. 18.2E). Cada uno de los tres siguientes diplosegmentos tiene un único par de patas. Los restantes diplosegmentos conservan dos pares de patas. Cuando en la embriogénesis se fusionan los somitos alternos, el par de patas, el par de espiráculos y el ganglio del cordón nervioso ventral del somito fusionado anterior, se trasladan al somito fusionado posterior. Así, el diplosegmento resultante, el **metazonito** (representa el extremo posterior de los dos segmentos fusionados) lleva todas estas estructuras, mientras que el **prozonito** (el somito anterior) carece de ellas y está libre para insertarse dentro del diplosegmento anterior de manera telescópica (Fig. 18.2 F). Los milpiés, como los ciempiés, tienen entre 1 y 30 cm de longitud. La cutícula de los milpiés es especialmente fuerte, está bien esclerotizada y generalmente calcificada.

Los paurópodos son miriápodos pequeños, de cuerpo blando y sin ojos, que viven en el suelo y parecen milpiés (Fig. 18.1F). Tienen menos de 2 mm de longitud y hasta 11 segmentos troncales. Como en los milpiés, algunos segmentos son pareados y por lo general sólo son visibles seis terguitos.

Los sínfilos (Fig. 18.1G) son también miriápodos diminutos, sin ojos, e inferiores a 1cm de longitud. El tronco tiene 12 pares de segmentos portadores de patas. Algunos terguitos están divididos y dorsalmente suelen verse entre 15-22. El decimotercer segmento del cuerpo presenta hileras, un par de largos pelos sensoriales y un diminuto telson postsegmentario. Los sínfilos, como los paurópodos, viven entre la hojarasca y el humus.

Cabeza y apéndices bucales

Como recordará de los capítulos anteriores, una gran parte de la discusión y especulación evolutiva de los artrópodos está centrada en la naturaleza de la cabeza y de sus apéndices. El modelo básico de cabeza de cinco segmentos (+ acrón) de los crustáceos-hexápodos se mantiene en los miriápodos (Fig. 18.2). El acrón lleva los ojos y contiene el protocerebro. El primer somito cefálico postacrónal (el **segmento antenal**) lleva las antenas y aloja el deutocerebro. El segundo segmento es el **segmento premandibular**; carece de apéndices pero aloja al tritocerebro. El tercer segmento (**segmento mandibular**) porta las mandíbulas, y el cuarto (**primer segmento maxilar**) el primer par de maxilas (= maxí-lulas). El quinto segmento cefálico (**segundo segmento maxilar**) lleva el segundo par de maxilas. En los sínfilos, las segundas maxilas se fusionan formando el «labio», pero se pierden en los milpiés y paurópodos. En los diplópodos y paurópodos las primeras maxilas se fusionan para formar el **gnatoquilario**, de forma laminar. Generalmente, los ganglios de los segmentos mandibular y maxilar están fusionados, formando el ganglio subesofágico. Los miriápodos carecen de caparazón y no hay indicios de que lo hayan tenido.

Los Miriápodos, al igual que los Crustáceos y los Hexápodos, poseen dos estructuras cefálicas adicionales: un clipeo-labro que bordea el campo bucal anterior y una hipofaringe que bordea el campo bucal posterior. El **clipeo** se extiende desde la parte frontal de la cabeza hacia abajo, por encima de las mandíbulas, de la misma manera que nuestro labio superior cubre nuestros dientes. El **labro**, laminar, sobresale del clipeo. Algunos investigadores consideran al labro como los apéndices del acrón fusionados, o como el segmento cefálico premandibular; pero la mayoría de las pruebas sugieren que ha derivado independientemente de escleritos del exoesqueleto. Sin embargo, las investigaciones preliminares sugieren que el gen del desarrollo *Distal-less* se expresa en la ontogenia del labro, por lo que el asunto aún no está resuelto. La **hipofaringe**, de aspecto laminar (o de len-

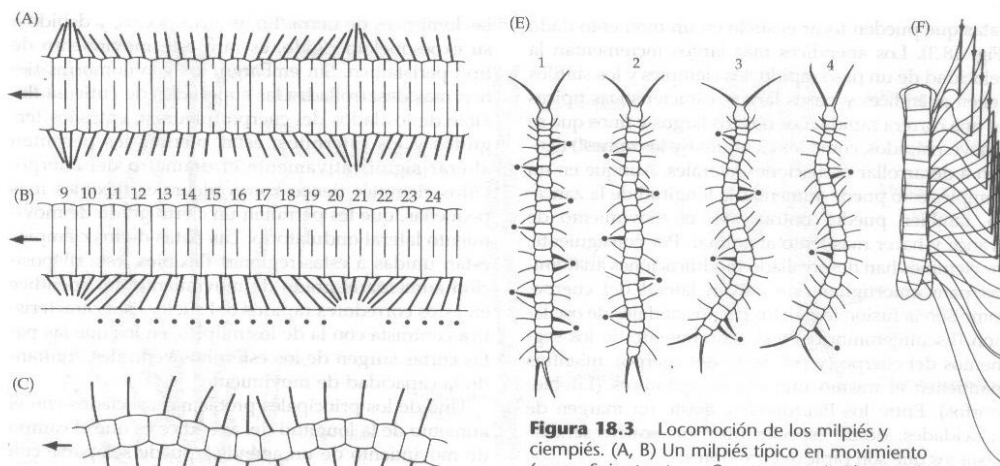


Figura 18.3 Locomoción de los milpiés y ciempiés. (A, B) Un milpiés típico en movimiento (como *Spirostreptus* o *Gymnostreptus*). Fíjese en los 16 diplosegmentos (con 32 pares de patas). La vista dorsal (A) muestra a los grupos de patas del lado izquierdo y derecho exactamente en la misma fase. La vista lateral (B), del mismo animal, muestra cómo la mayoría de los extremos de los apéndices tocan el suelo a la vez, una disposición que produce un paso lento pero potente. (C, D) Un ciempiés típico (como *Scolopendra* o *Cryptops*) en movimiento. Fíjese que cada uno de los 12 segmentos tiene un par de patas. La vista dorsal (C) muestra los pares de patas en fase opuesta, y las ondulaciones del cuerpo que acentúan la longitud de la zancada. La vista lateral (D), del mismo animal, nos muestra que los extremos de los apéndices que tocan el suelo a la vez son menos de un tercio; esta disposición produce un golpe corto y rápido, típico del paso rápido pero poco potente. Las flechas indican la dirección que sigue el animal; los puntos son las zonas de contacto del extremo del apéndice con el sustrato. (E) Locomoción de un ciempiés escolopéndrido a diversas velocidades. 1-4 muestra las ondas del cuerpo y la acción de las patas al aumentar la velocidad. Los apéndices de trazo grueso están en el golpe eficaz, con las puntas en el sustrato (puntos); los apéndices de trazo fino están en distintos estados del golpe de recuperación. Fíjese que el animal está apoyado sobre tres puntos cuando la velocidad es máxima. (F) Campo del movimiento de las patas de un ciempiés corredor, *Scutigera*. Las líneas gruesas verticales, trazan el movimiento de los extremos de cada pata durante el impulso propulsor hacia atrás. Nótese el aumento gradual de la longitud del apéndice en sentido posterior; esto les permite que se sobrepasen sin ningún problema, incluso cuando giran por completo el apéndice.

gua) se localiza por detrás de las primeras maxilas y cerca de la base de las segundas. Las glándulas salivales desembocan en la hipofaringe. Es probable que la hipofaringe sea una formación independiente de la pared del cuerpo y no un verdadero apéndice. Sin embargo, la homología del cípeo y de la hipofaringe es una materia objeto de debate.

Locomoción

Como soporte del cuerpo, los miriápodos cuentan con un exoesqueleto bien esclerotizado. Las patas de los ciempiés son largas, pero extendidas lateralmente; esto les permite dar grandes zancadas y tener una locomoción rápida, mientras mantienen el cuerpo próximo al suelo proporcionando estabilidad. Las patas de los milpiés son cortas y se originan de la parte ventral; también mantienen el cuerpo próximo al suelo a la vez que le proporcionan una locomoción potente, aunque lenta.

El diseño básico de los apéndices de los artrópodos se describió en el Capítulo 15. Recuerde que la mayoría de los arácnidos tienen coxas fijas al cuerpo, inmóviles, y que el movimiento del apéndice se produce en las articulaciones más distales. Sin embargo, en los miriápodos (como en la mayoría de los hexápodos y los crustáceos), los movimientos anteroposteriores del apéndice tienen lugar entre las coxas y el propio cuerpo. Como se sabe, la potencia ejercida por un apéndice es mayor cuando la velocidad es baja, y menor cuando la velocidad es alta. Cuando la velocidad es baja, las

patas están en contacto con el suelo durante largos períodos de tiempo, por eso en los miriápodos son *más* las patas que están, en todo momento, en contacto con el suelo. Así, en las formas excavadoras, como la mayoría de los milpiés, las patas son cortas, y el paso es lento y poderoso cuando los animales se mueven como una excavadora a través del suelo o de la madera podrida. En los ciempiés, que se desplazan muy rápido y durante períodos cortos de tiempo, son menos de la mitad las

patas que pueden tocar el suelo en un momento dado (Fig. 18.3). Los apéndices más largos incrementan la velocidad de un paso rápido; los ciempiés y los sínfilos tienen apéndices y pasos largos, características típicas de una carrera rápida. Los objetos largos y finos que se mueven rápidos, como los ciempiés (¡y los trenes!) tienden a desarrollar oscilaciones laterales. Aunque en un ciempiés esto puede aumentar la longitud de la zancada, también puede contrarrestar el movimiento de avance y hacer más lento al animal. Por consiguiente, los ciempiés han desarrollado modificaciones anatómicas para amortiguar este vaivén lateral del cuerpo, como son la fusión tergal, los puntos nodales de oscilación (Escutigermorfos) y el acortamiento de los segmentos del cuerpo (y por tanto del cuerpo), mientras mantienen el mismo número de apéndices (Litobiomorfos). Entre los Paurópodos, existe un margen de velocidades, desde especies que son «carros lentos» hasta las que son rápidos corredores.

Los modos de locomoción evolucionaron típicamente de acuerdo con los hábitat de los animales, particularmente con los comportamientos alimentarios. La mayoría de los ciempiés son depredadores que viven en la superficie del suelo y que se deben mover rápidamente para capturar sus presas. *Scutigera* es un ciempiés pequeño y capacitado como un corredor de categoría mundial, que cuando persigue a sus presas favoritas, las moscas, alcanza velocidades de hasta 42 cm/s. Por otro lado, la mayoría de los milpiés son detritívoros que buscan el alimento excavando en el suelo, la hojarasca o los troncos podridos. Por ello, los milpiés tienden a tener las patas más cortas y el paso más poderoso y más lento.

La potencia también se puede incrementar con un aumento del número de patas y, por tanto, del número de segmentos corporales. En este sentido, los límites físicos se alcanzan cuando el cuerpo logra una proporción longitud-anchura que causaría el arqueamiento del tronco. En parte, esta restricción es superada por los milpiés y los paurópodos de dos formas principales: aumentando el diámetro del cuerpo (volviéndose más gruesos) y uniendo los segmentos a pares. En algunas especies, la pared del cuerpo se ve fortalecida por ciertos segmentos del tronco que están fusionados formando un anillo macizo. También, cuando los milpiés y los paurópodos excavan, doblan la cabeza ventralmente y el collum es empujado hacia delante, funcionando a veces como una cuña que resquebraja el suelo abierto o el humus, y otras como la pala de una excavadora (Fig. 18.2E). Algunos milpiés han invertido el hábitat, abandonando la excavación y buscando por todas partes hendiduras y grietas.

Hay un grupo de ciempiés que carece de las modificaciones para la alta velocidad que presentan la mayoría de los quilópodos. Los geofilomorfos excavan ayudándose de dilataciones del cuerpo, y utilizando la musculatura del tronco de manera similar a

las lombrices de tierra. En los artrópodos, y debido a su exoesqueleto rígido, es raro este movimiento de tipo peristáltico. Sin embargo, los geofilomorfos tienen más desarrolladas las superficies de cutícula flexible de los lados del cuerpo (pleuras), entre los terguitos y los esternitos; estas pleuras les permiten alterar significativamente el diámetro del cuerpo. Otros ciempiés tienen zonas pleurales flexibles más pequeñas, que les permiten un cierto grado de movimiento lateral ondulatorio. Las patas de los ciempiés están unidas a estas regiones flexibles; esta disposición aumenta el grado de movimiento del apéndice en estos corredores rápidos del suelo. Esta característica contrasta con la de los milpiés, en los que las patas cortas surgen de los esternitos ventrales, limitando la capacidad de movimiento.

Uno de los principales problemas asociados con el aumento de la longitud del apéndice es que el campo de movimiento de un apéndice puede solaparse con el de los adyacentes. La interferencia potencial de la pata se evita si las patas tienen distintas longitudes, de manera que los extremos de las patas adyacentes se mueven a diferentes distancias del cuerpo (Fig. 18.3F). En los ciempiés de carrera rápida, las patas de cada segmento consecutivo son ligeramente más largas que las del inmediato anterior. Las patas de la mayoría de los miriápodos se mueven formando ondas metacrónicas posteroanteriores (Fig. 18.3A, B). A diferencia de la mayoría de los artrópodos, los milpiés mueven sincrónicamente los dos pares de patas de cada diplosegmento (en estas criaturas alargadas la estabilidad no es un problema).

Alimentación y digestión

La mayoría de los ciempiés son depredadores agresivos y activos; capturan pequeños invertebrados, particularmente lombrices de tierra, caracoles y otros artrópodos. Sus primeros apéndices troncales forman grandes uñas denominadas **forcípulas** o **prensores**. Estos apéndices de caza son ventrales con respecto al campo bucal (Fig. 18.2D), y los utilizan para sujetar a la presa e inyectar veneno. El veneno se produce en unas **glándulas del veneno** que se localizan en los artejos basales de las forcípulas. El veneno es tan efectivo que los grandes ciempiés, como la *Scolopendra tropical*, puede matar pequeños vertebrados (como ranas, lagartijas, culebras, ratones y pájaros pequeños) ¡Hay algunos ciempiés que incluso se levantan sobre sus patas posteriores para capturar insectos voladores! Las forcípulas y las segundas maxilas sujetan la presa, mientras las mandíbulas y las primeras maxilas cortan y mastican. La picadura de los ciempiés, incluso las de los más peligrosos, generalmente no es letal para las personas, pero el veneno puede causar una reacción similar a la que acompaña a la picadura grave de los escorpiones y las avispas.

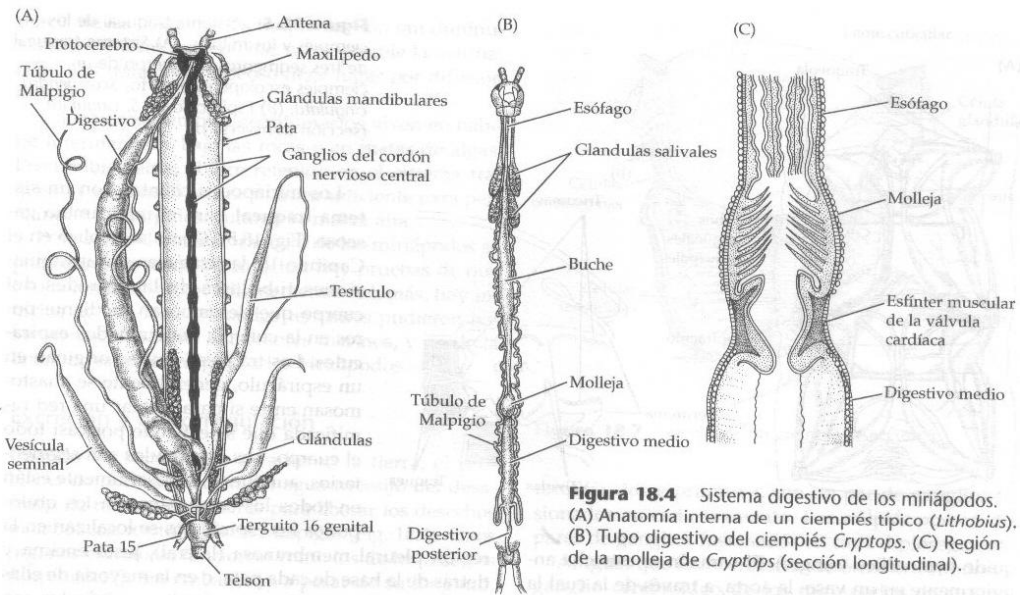


Figura 18.4 Sistema digestivo de los miriápodos. (A) Anatomía interna de un ciempiés típico (*Lithobius*). (B) Tubo digestivo del ciempiés *Cryptops*. (C) Región de la molleja de *Cryptops* (sección longitudinal).

La estrategia alimentaria de los milpiés es bastante diferente. La mayoría de los milpiés son detritívoros de movimientos lentos, y prefieren la materia vegetal muerta o en descomposición. Tienen un importante papel en el reciclado de la hojarasca de muchas partes del mundo. La mayoría mastican, con sus potentes mandíbulas, trozos grandes de vegetación, y mientras lo hacen, los mezclan con saliva y luego los tragan. Algunos, como los sifonofóridos tropicales, se alimentan de jugos de las plantas vivas y de hongos. En estos grupos el labro, el gnatoquilario y las mandíbulas reducidas, se modifican en un pico perforante y suctor. Unos pocos grupos raros de milpiés son depredadores y se alimentan como los ciempiés, pero son excepciones (una especie de Norteamérica aparentemente está especializada en pupas de insectos). A menudo, los milpiés son los animales de mayor tamaño que viven en los ecosistemas de cuevas y, pese a que las especies troglobióticas son típicamente terrestres, al menos una especie vive buena parte de su tiempo sumergida en los arroyos de las cuevas alimentándose de bacterias acuáticas.

La biología de la alimentación de los paurópodos no se conoce bien, aunque la mayoría parecen carroñeros. Estas pequeñas criaturas, ciegas, se deslizan por el suelo y el humus alimentándose de hongos, y de materia animal y vegetal en descomposición. Los sínfilos son principalmente herbívoros, aunque unos pocos han adoptado el tipo depredador o carroñero. Muchos sínfilos consumen plantas vivas. Una especie *Scutigereilla immaculata*, constituye una plaga grave

para viveros y jardines de flor, donde se han citado densidades superiores a 90 millones por acre.

Como en todos los artrópodos, el tubo digestivo de los miriápodos es largo y generalmente recto, y está dividido en una parte anterior estomodeal, una parte media endodérmica, y una posterior proctodeal (Fig. 18.4). El digestivo no tiene ciegos ramificados. Las **glándulas salivales** (= **glándulas mandibulares**) están asociadas con uno o varios pares de apéndices bucales. Las secreciones salivales ablandan y lubrican el alimento sólido, y en algunas especies contienen enzimas que inician la digestión química. La boca conduce a un largo esófago que en ocasiones se expande posteriormente en una zona de almacenamiento, o **buche**, y una **molleja** (como en la mayoría de los ciempiés). La molleja suele presentar espinas cuticulares que ayudan a filtrar las partículas grandes del alimento que pasan al digestivo medio, donde tiene lugar la absorción (Fig. 18.4C). Como en otros artrópodos, el digestivo de los miriápodos produce una **membrana peritrófica**, lámina fina y porosa que está formada por un material quitinoso; esta membrana reviste y protege el digestivo medio, y puede envolver y cubrir las partículas de alimento a su paso por el tracto digestivo. El digestivo medio conecta con un digestivo posterior corto, proctodeal, que termina en el ano.

Circulación e intercambio gaseoso

El sistema circulatorio de los miriápodos incluye un corazón tubular dorsal que bombea hacia la cabeza el lí-

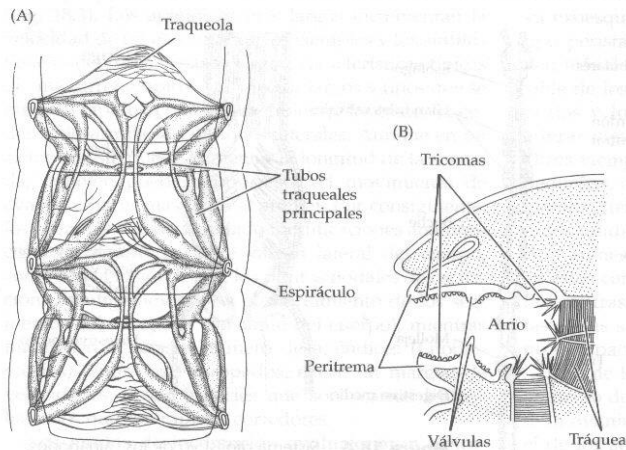


Figura 18.5 Sistema traqueal de los ciempiés y los milpiés. (A) Sistema traqueal de tres segmentos del cuerpo de un ciempiés escolopendromorfo, *Scolopendra cingulata*. (B) Espiráculo de *S. cingulata* (sección transversal).

quido hemocélico (sangre). El corazón se estrecha anteriormente en un vaso, la aorta, a través de la cual la sangre llega a las grandes cámaras hemocélicas; luego, la sangre fluye en sentido posterior antes de volver al seno pericárdico, y entra en el corazón por los pares de ostiolas laterales. La circulación es lenta y la presión del sistema relativamente baja. El corazón de los diplópodos tiene dos pares de ostiolas por diplosegmento, y el de los quilópodos un par por segmento.

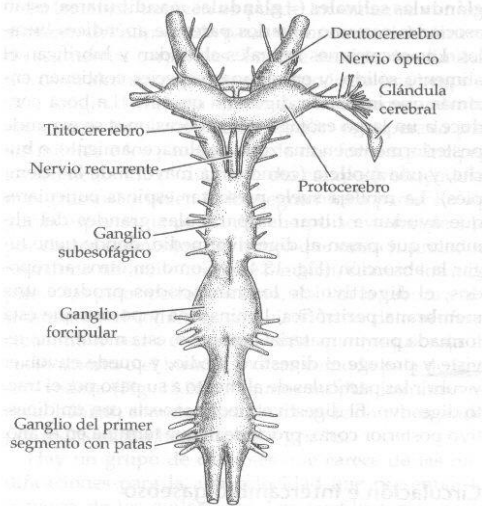


Figura 18.6 Cerebro y ganglios anteriores del ciempiés *Lithobius forficatus* (vista dorsal).

Los miriápodos cuentan con un sistema traqueal para el intercambio gaseoso (Fig. 18.5). Como se explicó en el Capítulo 15, las tráqueas son invaginaciones tubulares de las paredes del cuerpo que desembocan mediante poros en la cutícula denominados **espiráculos**. Las tráqueas, que se originan en un espiráculo, generalmente se anastomosan entre sí para formar una red ramificada que se extiende por casi todo el cuerpo. Los espiráculos son segmentarios, aunque no necesariamente están en todos los segmentos. En los quilópodos los espiráculos se localizan en la región pleural membranosa (lateral), justo encima y detrás de la base de cada pata, o en la mayoría de ellas (aunque en los escutigermorfos los espiráculos son dorsales). Los diplópodos suelen tener dos pares de espiráculos por diplosegmento, situados justo por delante de las coxas de las patas; se abren en los esternos y están asociados con apodemas, que también sirven para la inserción de los músculos extrínsecos de las patas. Los sínfilos tienen un único par de espiráculos que se abren a los lados de la cabeza, y las tráqueas sólo abastecen a los tres primeros segmentos del tronco. Excepto unas pocas especies primitivas, la mayoría de los paurópodos carecen de sistema traqueal.

Por lo general cada espiráculo se continúa en un atrio, cuyas paredes están tapizadas por sedas o espinas (**tricomas**) que impiden la entrada de polvo, desechos y parásitos en los tubos traqueales. A veces, los espiráculos de los miriápodos están rodeados por un anillo esclerotizado, denominado labio o **peritrema**, que también interviene en la exclusión de partículas extrañas. Muchos ciempiés cuentan con una válvula muscular, o con otro mecanismo de cierre, para el control de las presiones parciales internas de O_2 y CO_2 . Como en los insectos, la ventilación del sistema traqueal tienen lugar por gradientes de difusión simple, y por los cambios de presión inducidos por los movimientos del animal. La sangre de los miriápodos no parece tener un papel significativo en el transporte de oxígeno, excepto quizás en los escutigermorfos muy activos. En su lugar, el aire que llena las tráqueas llega directamente a cada órgano, quedando sus extremos muy próximos a los tejidos o dentro de ellos.

Las partes más internas del sistema traqueal son las **traqueolas**, canales llenos de líquido y de paredes finas que terminan en una **célula traqueolar**. A dife-

rencia de las tráqueas, las traqueolas son tan diminutas (0.2-1.0 mm) que en ellas no es posible la ventilación, y el transporte gaseoso tiene lugar por difusión acuosa.

Unos pocos ciempiés geofilomorfos viven en hábitat intermareales, bajo las rocas o en matas de algas. Presumiblemente, el aire retenido en el sistema traqueal (y en el atrio espiracular) es suficiente para permanecer sumergidos durante la marea alta.

Pese a que el sistema traqueal de los miriápodos se parece mucho al de los insectos, hay pruebas de que evolucionaron independientemente. Además, hay indicios de que los miriápodos terrestres pudieron haber evolucionado de antecesores marinos, y no de la línea terrestre restringida a los Hexápodos.

Excreción y osmorregulación

Cuando los miriápodos invadieron la tierra, el problema de la conservación del agua necesitó del desarrollo de nuevas estructuras para liberar los desechos metabólicos: los túbulos de Malpigio (Fig. 18.4). Estos órganos excretores funcionan como los de los insectos (Capítulo 17). Sin embargo, y a pesar de su longitud, los ciempiés y milpiés generalmente sólo poseen uno o dos pares de túbulos de Malpigio, respectivamente. En aquellas especies que están ampliamente ligadas a hábitat húmedos y patrones de actividad nocturna, una parte importante de los desechos excretores son en forma de amoníaco en lugar de ácido úrico.

La homología de los túbulos de Malpigio de los miriápodos y de los hexápodos se ha asumido desde hace tiempo. Sin embargo, y como se vio en el Capítulo 15, existen cada vez más pruebas de que estos dos grupos no comparten un ancestro común directo. Si esto es cierto, entonces estas estructuras excretoras representan otro caso más de la notable evolución convergente de los Artrópodos.

La cutícula de los miriápodos tiene distintos niveles de esclerotización y calcificación, junto con cierto grado de impermeabilidad; pero excepto en unas pocas especies del desierto, carece de la capa cérea vista en los hexápodos. Por esta razón, los miriápodos cuentan con una considerable capacidad de estrategias de comportamiento para evitar la desecación. Muchos viven en medios húmedos o mojados, o están activos sólo durante los períodos fríos. Otros miriápodos se ocultan en microhábitat frescos o húmedos, como debajo de las rocas, durante las horas de calor o durante los períodos secos.

Sistema nervioso y órganos sensoriales

El sistema nervioso de los miriápodos sigue el modelo básico artropodiano descrito en el Capítulo 15. La fusión secundaria de los ganglios es escasa, y el cordón nervioso ventral retiene gran parte de su na-

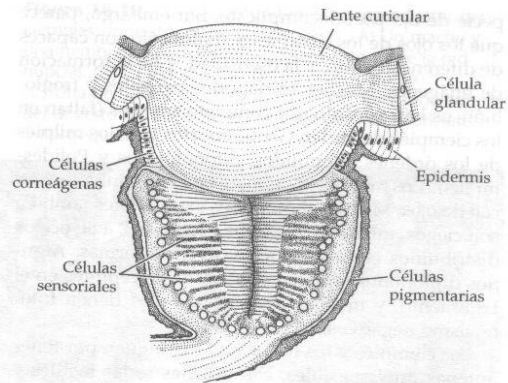


Figura 18.7 Ocelo de un ciempiés (sección).

turalaleza doble primitiva, con un par de ganglios fusionados en cada segmento. Los milpiés poseen dos pares de ganglios fusionados en cada diplosegmento.

Al igual que los «cerebros» de otros artrópodos, el ganglio cerebroideo de los miriápodos comprende tres regiones diferentes: protocerebro (asociado con los ojos), deutocerebro (asociado con las antenas) y tritocerebro. El ganglio subesofágico está formado por la fusión de los ganglios del tercer, cuarto y quizás del quinto segmentos cefálicos, y controla las piezas bucales, las glándulas salivales y cierta musculatura local.

Típicamente, los miriápodos poseen ojos en algún estado de su ciclo vital, pero los biólogos todavía discuten si son verdaderos ojos compuestos. Los ciempiés pueden tener pocos o muchos ojos, que parecen ser ocelos simples (Fig. 18.7). En los ciempiés escutigomorfos puede haber hasta 200, formando una es-

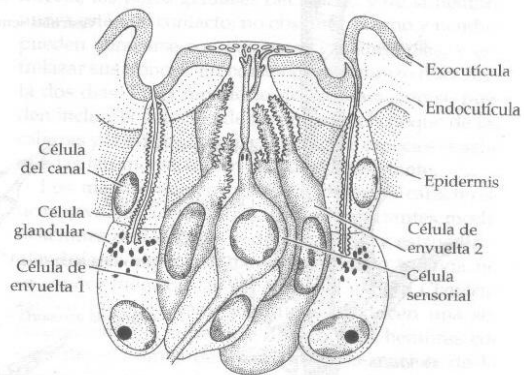


Figura 18.8 Órgano de Tömösvary del ciempiés *Lithobius forficatus*.

pecie de ojo pseudocompuesto. Sin embargo, parece que los ojos de los ciempiés actuales sólo son capaces de diferenciar la luz y la oscuridad, y no la formación de imágenes. Muchos miriápodos parásitos y troglobióticos han perdido por completo sus ojos (faltan en los ciempiés del orden Geofilomorfos y en los milpiés de los órdenes Sifonúlidos, Sifonofóridos y Polidésmidos). Los sínfilos y los paurópodos también carecen de ojos. Muchos diplópodos excavadores también son ciegos, mientras que otros tienen de 2 a 80 ocelos distribuidos en la cabeza de diversas formas. Algunos diplópodos también poseen fotorreceptores en el tegumento, y muchas especies sin ojos tienen fototactismo negativos.

Los ciempiés y los milpiés se distinguen por tener antenas muy sensibles, con muchas sedas táctiles y quimiorreceptoras. En la base de las antenas de muchas especies existe un órgano par, denominado **órgano de Tömösvary** (Fig. 18.8). Cada órgano está formado por un disco que tiene un poro central, donde convergen los extremos distales de las neuronas sensoriales. La función exacta de este órgano todavía no se ha establecido de una manera clara; se sugiere que pueden actuar como receptores químicos, de presión, humedad, y auditivos (detección de sonidos y vibraciones). La última sugerencia probablemente sea hoy la más popular. También se discute si el órgano de Tömösvary puede detectar vibraciones aéreas (impulsos auditivos) o solamente vibraciones del suelo.

Reproducción y desarrollo

Los miriápodos son dioicos y ovíparos, si bien algunas familias de milpiés, y algunos ciempiés y sínfilos, son partenogenéticos. La cópula e inseminación de muchos miriápodos es indirecta, como sucede en la mayoría de los arácnidos. La hembra recoge los paquetes de espermatozoides (espermatóforos) que porta el macho o que éste ha depositado en el medio circundante. Todos los miriápodos tienen desarrollo directo; los jóvenes eclosionan como «adultos en miniatura», aunque a menudo con menor número de segmentos. Más allá de estas generalizaciones se discuten a continuación algunos modos específicos para cada uno de los grupos principales.

Quilópodos. Las hembras de los ciempiés poseen un único ovario alargado y localizado por encima del tubo digestivo, mientras que los machos tienen de 1 a 26 testículos situados de la misma manera (Fig. 18.9). El oviducto se une con las aberturas de algunas **glándulas accesorias** y un par de **receptáculos seminales** justo por dentro del gonoporo, que está situado en el **segmento genital** (el segmento sin patas anterior al telson, o pigidio). A los lados del gonoporo femenino suele haber un par de pequeños apéndices de fijación, o gonópodos. Los testículos de los machos se unen a los conductos de diversas glándulas accesorias y a un par de **vesículas seminales** cerca del gonoporo, que se abre en la superficie ventral del segmento genital. El gonoporo masculino también está situado entre un par de pequeños gonópodos.

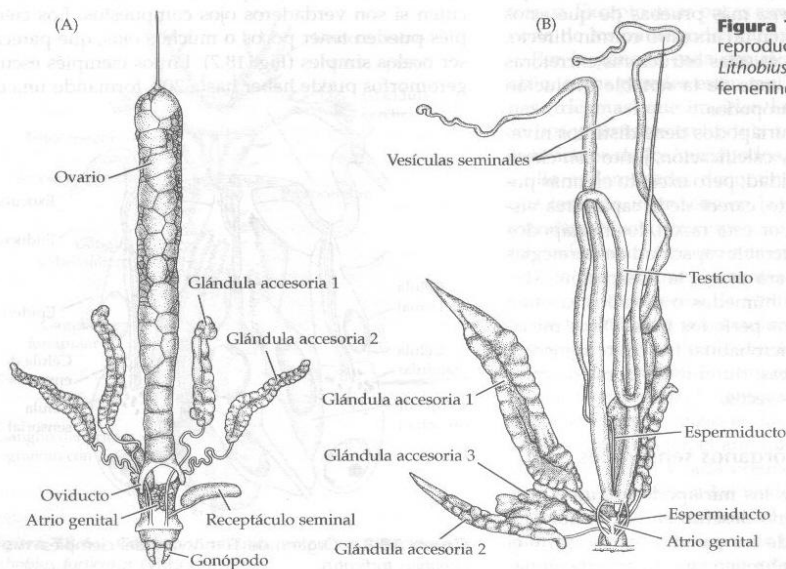


Figura 18.9 Sistema reproductor del ciempiés *Lithobius forficatus*. (A) Sistema femenino. (B) Sistema masculino.

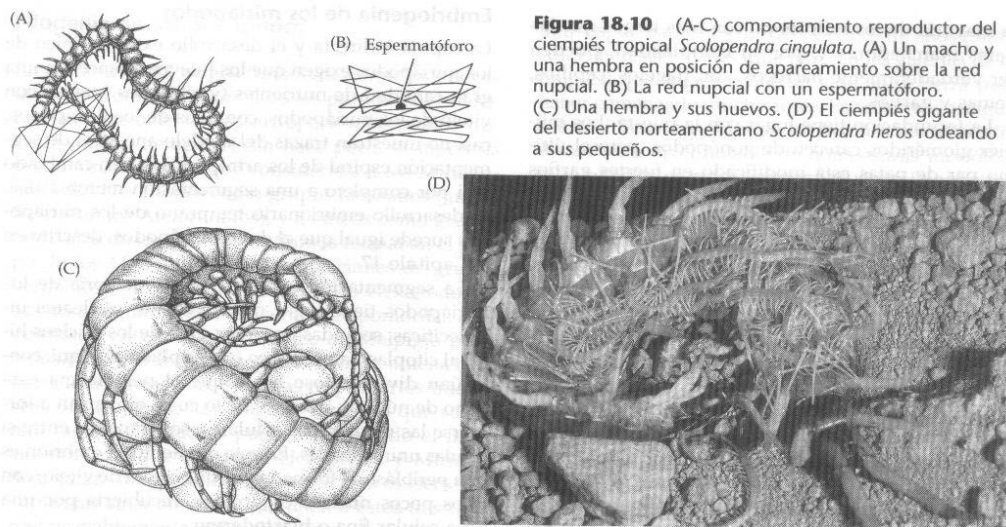


Figura 18.10 (A-C) comportamiento reproductor del ciempiés tropical *Scolopendra cingulata*. (A) Un macho y una hembra en posición de apareamiento sobre la red nupcial. (B) La red nupcial con un espermatóforo. (C) Una hembra y sus huevos. (D) El ciempiés gigante del desierto norteamericano *Scolopendra heros* rodeando a sus pequeños.

El espermatozoide es empaquetado en espermatóforos, que son transferidos a la hembra. En algunos casos (como los escutigermorfos), los machos depositan los espermatóforos directamente en el suelo y las hembras simplemente lo cogen. Sin embargo, las hembras de la mayoría de las especies forman una **red nupcial** de seda que es hilada por glándulas genitales modificadas, y donde los machos depositan los espermatóforos (Fig. 18.10). El apareamiento de los ciempiés implica un comportamiento de cortejo, acariciándose uno al otro con sus antenas y, a menudo, moviendo el gran espermatóforo (hasta varios milímetros) alrededor de la red nupcial. Finalmente, la hembra coge el espermatóforo con sus gonópodos y lo inserta en su gonoporo. La fecundación tiene lugar al pasar los huevos por el gonoducto. Las hembras suelen cubrir los huevos fecundados con jugos y fungicidas antes de depositarlos en el suelo o entre la vegetación podrida. Algunas especies eclosionan como formas juveniles con todos los segmentos del cuerpo (**desarrollo epimórfico**), mientras que otras añaden nuevos segmentos en las mudas posteriores hasta alcanzar el número del adulto (**desarrollo anamórfico**). Generalmente, todos los órdenes epimórficos tienen cuidado parental (Fig. 18.10).

Diplópodos. En los milpiés, ambos sexos poseen un único par de gónadas alargadas. A diferencia de los quilópodos, las gónadas de los milpiés están situadas entre el tubo digestivo y el cordón nervioso. Los gonoporos se abren en el tercer segmento troncal (genital). En las hembras, cada oviducto desemboca separadamente en un **atrio genital** (= **vulva**) cerca de las

coxas de los apéndices. Un surco de la vulva conduce a uno o más receptáculos seminales. Los machos poseen un par de penes, o gonapófisis, en el tercer segmento del tronco (en las coxas del segundo par de patas). Aunque los «milpiés chinchas» utilizan las mandíbulas para transferir el esperma, lo más común es que uno, o ambos pares de patas de los segmentos séptimo u octavo del tronco, estén modificados como apéndices copuladores o **gonópodos**. Los machos doblan los segmentos anteriores del cuerpo hacia atrás, y por debajo del tronco, hasta que ponen en contacto los penes y los gonópodos; después, los gonópodos cogen un espermatóforo para el apareamiento.

En la mayoría de los milpiés la inseminación es indirecta, los poros genitales del macho y de la hembra nunca están en contacto; no obstante, macho y hembra pueden abrazarse con sus patas y mandíbulas, y entrelazar sus troncos. En ocasiones este abrazo dura hasta dos días. En el repertorio de apareamiento se pueden incluir el golpeteo de las antenas, el choque de las cabezas y la estridulación, y en muchas especies se sabe que las feromonas tienen un papel importante.

Los machos suelen presentar diversas características sexuales secundarias, como importantes modificaciones de las patas y de la cabeza, y estructuras glandulares especiales cuyo significado todavía no se conoce bien. En las especies del género *Chordeuma* (en Europa), estas glándulas producen una secreción sobre la superficie dorsal, y las hembras comen de ella antes de aparearse. Los machos de la familia Esferioteríidos producen sonidos durante el cortejo, rozando el borde posterior del cuerpo contra una pata trasera ensanchada. Los gonópodos de

la mayoría de los milpiés no son más largos que las patas marchadoras y, por su complejidad, pueden ser verdaderamente barrocos, con flagelos, cepillos, yemas y garfios.

La fecundación tiene lugar con la puesta. Los milpiés gloméricos carecen de gonópodos, pero el último par de patas está modificado en fuertes garfios con los que sujetan a la hembra. Los machos de estos milpiés eyaculan en una pequeña copa que moldean en el suelo; luego, pasan esta copa a la hembra mientras la sujetan con firmeza mediante sus grandes garfios. El especialista en miriápodos W. A. Shear destaca que éste puede ser el único caso conocido de animales que utilizan una herramienta fabricada para emparejarse! Generalmente dejan los huevos en el suelo, aunque algunas especies también forman bolsas de seda para alojar los huevos. Algunas especies pueden hacer un nido de suelo y humus, reforzado con las heces de la pareja, o hacer todo el nido con materia fecal. Ponen unos 300 huevos de una vez. Cuando eclosionan, el cuerpo de los milpiés generalmente tiene siete segmentos, o menos, y sólo tres pares de patas. En las sucesivas mudas, y por detrás del último somito, se añaden el resto de segmentos y patas (desarrollo anamórfico). Como los ciempiés, la mayor parte de los milpiés (excepto el orden Plati-désmidos) no muestran cuidados parentales.

Paurópodos. En los paurópodos el ovario único se sitúa debajo del tubo digestivo, mientras que los testículos se localizan por encima. Como en los milpiés, los gonoporos se encuentran en el tercer segmento troncal (genital). Las hembras suelen coger un espermátforo después de que el macho lo haya dejado en uno, o en unos pocos hilos de seda extendidos entre dos hojas o piedras. La fecundación es interna. Ponen los huevos ricos en vitelo en la madera podrida. Los recién nacidos carecen de muchos de los segmentos del adulto y generalmente sólo tienen tres pares de patas (desarrollo anamórfico).

Sínfilos. Los sínfilos muestran uno de los métodos de fecundación más inusuales del reino animal. Las gónadas pares, de ambos sexos, desembocan en gonoporos situados en el tercer segmento del tronco. Los machos depositan los espermátforos en el entorno. Ciertos sínfilos construyen estructuras pedunculadas coronadas por espermátforos. Cuando una hembra encuentra uno de estos paquetes de esperma, muerde el espermátforo y almacena el esperma en su cavidad preoral. Cuando sus huevos están maduros, los saca por el gonoporo con sus piezas bucales y los pega en el musgo u otro sustrato. Durante este proceso, cubre cada huevo con el esperma almacenado y tiene lugar la fecundación. Los jóvenes sínfilos nacen sólo con la mitad de los segmentos y apéndices del adulto (desarrollo anamórfico).

Embriogenia de los miriápodos

La cópula indirecta y el desarrollo externo típico de los miriápodos exigen que los huevos almacenen una gran cantidad de nutrientes (vitelo). Los huevos con vitelo de los miriápodos, como los de los hexápodos, casi no muestran trazas del modelo ancestral de segmentación espiral de los artrópodos, y han cambiado casi por completo a una segmentación meroblástica. El desarrollo embrionario temprano de los miriápodos sucede igual que el de los hexápodos, descrito en el Capítulo 17.

La segmentación temprana de la mayoría de los miriápodos tiene lugar por divisiones nucleares intralecíticas, seguidas por migración de los núcleos hijos al citoplasma periférico (= **periplasma**). Aquí, continúan dividiéndose hasta que el periplasma está lleno de núcleos, después de lo cual comienzan a formarse las membranas celulares, separándose entre sí células uninucleadas. En este momento, el embrión es una periblástula formada por una esfera de vitelo, con unos pocos núcleos esparcidos, recubierta por una capa celular fina o **blastodermo**.

Un grupo de células columnares forman, en un lado de la blástula, el **disco germinal**, claramente diferenciado de las finas células cuboidales del resto del blastodermo. En regiones específicas de este disco, las presuntas células mesodérmicas y endodérmicas comienzan a proliferar como centros germinales. Durante la gastrulación, estas células emigran hacia el interior y se sitúan debajo de sus células parentales, que ahora forman el ectodermo. El mesodermo prolifera hacia dentro y forma un **surco gastral** longitudinal; generalmente, las células que van a dar lugar al tubo digestivo, rodean, y gradualmente, absorben, la gran masa central de vitelo del embrión, y en el mesodermo aparecen pares de espacios celomáticos.

Cuando comienzan a diferenciarse y proliferar los segmentos, cada uno recibe un par de bolsas mesodérmicas, y finalmente se desarrollan las **yemas de los apéndices**. Cuando el mesodermo interviene en la formación de diversos órganos y tejidos, los espacios celomáticos se fusionan con el pequeño blastocele para formar el espacio hemocélico. La boca y el ano se originan mediante el crecimiento hacia dentro del ectodermo que formará el digestivo anterior y posterior, que finalmente se unirán con el tubo digestivo medio, endodérmico, en desarrollo.

Los grupos con una reducción secundaria del vitelo, como los paurópodos y sínfilos, presentan variaciones de este esquema básico. En ellos, la segmentación es holoblástica y se forma una celoblástula. La mayoría de los quilópodos muestran un tipo de segmentación intermedia entre la segmentación total y la superficial. Después de unas pocas divisiones nucleares intralecíticas, el vitelo se rompe en bloques llamados **pirámides de vitelo**, que desaparecen gradualmente y el desarrollo cambia hacia el tipo superficial.

Filogenia de los miriápodos

En el Capítulo 15 hemos tratado de cómo las nuevas investigaciones han cambiado los puntos de vista sobre las relaciones de los artrópodos, aceptados durante mucho tiempo. Hasta hace poco, la hipótesis predominante era la que consideraba a los Miriápodos y los Hexápodos como grupos hermanos (juntos formaban los Atelocerados), y a ambos como grupos hermanos de los Crustáceos (juntos formaban el grupo de los Mandibulados). Las relaciones de grupos hermanos entre los Miriápodos y los Hexápodos se basaron, según parece, en ciertas sinapomorfías convincentes, entre ellas los túbulos de Malpigio proctodeales, la pérdida del segundo par de antenas, las patas unirrámeas y los sistemas respiratorios traqueales. Sin embargo, hay trabajos recientes que sugieren que los Crustáceos pueden haber sido el linaje ancestral del que surgieron Hexápodos y Miriápodos, quizás independientemente. Si esto es cierto, las supuestas sinapomorfías que unen a estos dos taxones probablemente evolucionaron a través de una evolución convergente (o paralela). Para complicar aún más el asunto, la evidencia del crecimiento sugiere la posibilidad de que los mismos miriápodos no sean monofiléticos, aunque esta cuestión está aún sin valorar.

Los Miriápodos han existido desde hace mucho tiempo. Los animales terrestres más antiguos son los

milpiés, de hace más de 425 millones de años (Silúrico). Hay restos fósiles (que parecen las galerías de los milpiés) que sugieren que su vida en la tierra pudo haber comenzado mucho antes. Estas formas antiguas son casi indistinguibles de los taxones modernos, indicando un nivel notable de homeostasis morfológica y genética en estos artrópodos ¡justo lo opuesto a lo que ha ocurrido en los Crustáceos! Los ciempiés datan de al menos 380 millones de años (Devónico) y sus fósiles se parecen a las formas modernas.

Existen diversas razones por las que no presentamos una filogenia para los Miriápodos. El amplio desacuerdo que hay sobre si los miriápodos son, o no, un grupo monofilético, implica un debate sobre las relaciones de las cuatro clases. Parece que hay un cierto acuerdo en considerar a los Diplópodos y los Paurópodos como grupos hermanos; entre las muchas sinapomorfías que se dicen que comparten están un segmento posmaxilar sin apéndices, un gnatoquilarario formado por la yuxtaposición de las primeras maxilas y sus esternitos triangulares, los gonoporos en el segundo segmento portador de patas y los sacos traqueales. Además, la mayoría de las especies de ambos grupos nacen con tres pares de patas y sufren desarrollo anamórfico. Las relaciones de los Quilópodos y los Sífilos permanecen enigmáticas. Existe una buena base molecular y morfológica que apoya la monofilia de las dos subclases de los Quilópodos, Nostigmóforos y Pleurostigmóforos.

Bibliografía escogida

Bibliografía general

- Albert, A. M. 1983. Life cycle of Lithobiidae, with a discussion of the *r*- and *K*-selection theory. *Oecologia* 56: 272-279.
- Anderson, D. T. 1973. *Embryology and Phylogeny of Annelids and Arthropods*. Pergamon Press, Oxford.
- Blower, G. 1951. A comparative study of the chilopod and diplopod cuticle. *Q. J. Microsc. Sci.* 92: 141-161.
- Blower, J. G. (ed.). 1974. *Myriapoda*. Academic Press, London.
- Camatini, M. (ed.). 1980. *Myriapod Biology*. Academic Press, New York.
- Carrel, J. E. and T. Eisner. 1984. Spider sedation induced by defensive chemicals of millipede prey. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81: 806-810.
- Chamberlin, R. V. and R. L. Hoffman. 1958. Checklist of the millipedes of North America. *Bull. U.S. Natl. Mus.* no. 212: 1-236.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1958. *Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites: The Ecology and Natural History of Woodlice, Myriapods and Arachnids*. Pergamon Press, New York.
- Eisner, T., M. Eisner and M. Deyrup. 1996. Millipede defense: Use of detachable bristles to entangle ants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 93: 10848-10851.
- Essig, E. 1926. *Insects of Western North America*. Macmillan Co., New York.
- Gilbert, S. F. 1997. Arthropods: The crustaceans, spiders, and myriapods. In S. F. Gilbert and A. M. Raunio (eds.), *Embryology: Constructing the Organism*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 237-257.
- Harrison, F. W. and M. E. Rice (eds.). 1997. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 12, Onychophora, Chilopoda, and Lesser Protostomata. Wiley-Liss, New York.
- Hoffman, R. L. 1980 (dated 1979). *Classification of the Diplopoda*. *Mus. D'Hist. Nat., Geneva*. 236 pp.
- Hoffman, R. L. 1990. Diplopoda. In D. L. Dindal (ed.), *Soil Biology Guide*. Wiley Interscience, New York, pp. 835-860.
- Hoffman, R. L. 1999. Checklist of the millipedes of North and Middle America. *Spec. Publ. 8, Virginia Mus. Nat. Hist.* 594 pp.
- Hoffman, R. L., S. I. Golovatch, J. Adis and J. W. de Morais. 1990. Practical keys to the orders and families of millipedes of the Neotropical region (Myriapoda: Diplopoda). *Amazoniana* 14: 1-35.
- Hoffman, R. L. et al. 1982. Chilopoda-Symphyla-Diplopoda-Paurópoda. In S. P. Parker (ed.), *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw-Hill, New York, pp. 681-726.
- Hopkin, S. P. and H. J. Read. 1992. *The Biology of Millipedes*. Oxford University Press, New York.
- Johannsen, O. A. and F. H. Butt. 1941. *Embryology of Insects and Myriapods*. McGraw-Hill, New York.
- Lawrence, R. F. 1984. *The Centipedes and Millipedes of Southern Africa: A Guide*. Balkema, Cape Town.
- Lewis, J. G. E. 1961. The life history and ecology of the littoral centipede *Strigamia* (= *Scolioptanes*) *maritima* (Leach). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 137: 221-247.
- Lewis, J. G. E. 1965. The food and reproductive cycles of the centipedes *Lithobius variegatus* and *Lithobius forficatus* in a Yorkshire woodland. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 144: 269-283.
- Lewis, J. G. E. 1981. *The Biology of Centipedes*. Cambridge University Press, New York.
- Loomis, H. F. 1968. A checklist of the millipedes of Mexico and Central America. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 266: 1-137.
- Rajulu, G. S. 1970. A study on the nature and formation of the spermatophore in a centipede *Ethmostigmus spinosus*. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 41 (Suppl. 2): 116-121.

- Rosenberg, J. and G. Seifert. 1977. The coxal glands of Geophilomorpha (Chilopoda): Organs of osmoregulation. *Cell Tiss. Res.* 182: 247-251.
- Shear, W. A. 1969. A synopsis of the cave millipeds of the United States, with an illustrated key to genera. *Psyche* 76: 126-143.
- Shear, W. A. 1998. The fossil record and evolution of the Myriapoda. *Systematics Assoc. Spec. Vol. Ser.* 55: 211-220.
- Shear, W. A. 1999. Millipeds. *Am. Sci.* 87: 232-240.
- Shelley, R. M. 1997. A re-evaluation of the millipede genus *Molyxia* chamberlin, with a re-diagnosis of the tribe Xystocherini and remarks on the bioluminescence. *Insecta mundi* 11 (3/4): 331-351.
- Shelley, R. M. 1999. Centipedes and millipedes, with emphasis on North America fauna. *Kansas School Nat.* 45(3): 1-15.
- Shelley, R. M. 2002. A synopsis of the North American centipedes of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). *Virginia Mus. Nat. Hist. Mem. No.* 5:1-108.
- Snodgrass, R. E. 1952. *A Textbook of Arthropod Anatomy*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Summers, G. 1979. An illustrated key to the chilopods of the north-central region of the United States. *J. Kansas Entomol. Soc.* 52: 690-700.
- Evolución de los Miriápodos**
- Almond, J. E. 1985. The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B* 309: 227-237.
- Briggs, D. E. G. and R. A. Fortey. 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science* 246: 241-243.
- Dohle, W. 1997. Are the insects more closely related to the crustaceans than to the myriapods? *Entomologia Scandinavica (Suppl.)* 51: 7-16.
- Engelhoff, H., W. Dohle and J. G. Blower. 1993. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda): The present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zool J. Linn. Soc.* 109: 103-234.
- Friedrich, M. and D. Tautz. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature* 376: 165-167.
- Giribet, G., S. Carranza, M. Riutort, J. Bagaña and C. Ribera. 1999. Internal phylogeny of the Chilopoda using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 354: 215-222.
- Hannibal, J. T. and R. M. Feldmann. 1988. Millipeds from late Paleozoic limestones at Hamilton, Kansas. *Kansas Geol. Surv., Guidebook Series No. 6*, pp. 125-132.
- Jeram, A. J., P. A. Selden and D. Edwards. 1990. Land animals in the Silurian: Arachnids and myriapods from Shropshire, England. *Science* 250: 658-661.
- Jun-Yuan, C., J. Bergström, M. Lindström and H. Xianguang. 1991. Fossilized soft-bodied fauna. *Natl. Geogr. Res. Exp.* 7(1): 8-19.
- MacNaughton, R. B., J. M. Cole, R. W. Dalrymple, S. J. Braddy, D. E. G. Briggs and T. D. Lukie. 2002. First steps on land: Arthropod trackways in Cambrian-Ordovician eolian sandstone, southeastern Ontario, Canada. *Geology* 30: 391-394.
- Mangum, C. P. et al. 1985. Centipedal hemocyanin: Its structure and its implications for arthropod phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 82: 3721-3725.
- Mikulic, D. G., D. E. G. Briggs and J. Kluessendorf. 1985a. A new exceptionally preserved biota from the lower Silurian of Wisconsin, U.S.A. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 311: 75-85.
- Mikulic, D. G., D. E. G. Briggs and J. Kluessendorf. 1985b. A Silurian soft-bodied biota. *Science* 228: 715-717.
- Retallack, G. J. and C. R. Feakes. 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land. *Science* 235: 61-63.
- Shear, W. A. 1998. The fossil record and evolution of the Myriapoda. *Syst. Assoc. Spec. Vol.* 55: 211-220.
- Shear, W. A. and J. Kukulová-Peck. 1990. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: The fossil evidence. *Can. J. Zool.* 68: 1807-1834.
- Shinohara, K. 1970. On the phylogeny of Chilopoda. *Proc. Japan. Soc. Syst. Zool.* 6: 35-42.
- Störmer, L. 1977. Arthropod invasion during late Silurian and Devonian times. *Science* 197: 1362-1364.
- Telford, M. J. and R. H. Thomas. 1995. Demise of the Atelocerata? *Nature* 376: 123-124.
- Tiegs, O. W. 1940. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Q. J. Microsc. Sci.* 82: 1-225.
- Tiegs, O. W. 1945. The post-embryonic development of *Hanseniella agilis* (Symphyla). *Q. J. Microsc. Sci.* 85: 191-328.
- Tiegs, O. W. 1947. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus sylvaticus*. *Q. J. Microsc. Sci.* 88: 165-336.
- Wägele, J. W. and G. Stanjek. 1995. Arthropod phylogeny inferred from partial 12S rRNA revisited: Monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 33: 75-80.