

CLASE ARACHNIDA

Orden Palpigradi

Jaime G. Mayoral

Departamento de Biología y Ecología, Cite II-B,
Universidad de Almería, 04120, Almería, España.
jgmayoral@hotmail.com

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los palpígrados son artrópodos con unos caracteres morfológicos y hábitos de vida muy peculiares y éstos nos permiten diferenciarlos de otros representantes de la Clase Arachnida. Se caracterizan por ser alargados, blanquecinos o amarillentos, de pequeño tamaño (0,8-2,8 mm), anoftalmos, plurisegmentados y separados por terguitos esclerotizados, quelíceros tri-segmentados en forma de pinza, con un telson segmentado, cuatro pares de patas y un par de pedipalpos sin modificaciones que dan nombre al grupo. Curiosamente y a diferencia de otros arácnidos el par de palpos lo utilizan como apéndices locomotores y es el primer par de patas el que suspenden en el aire a modo de palpo.

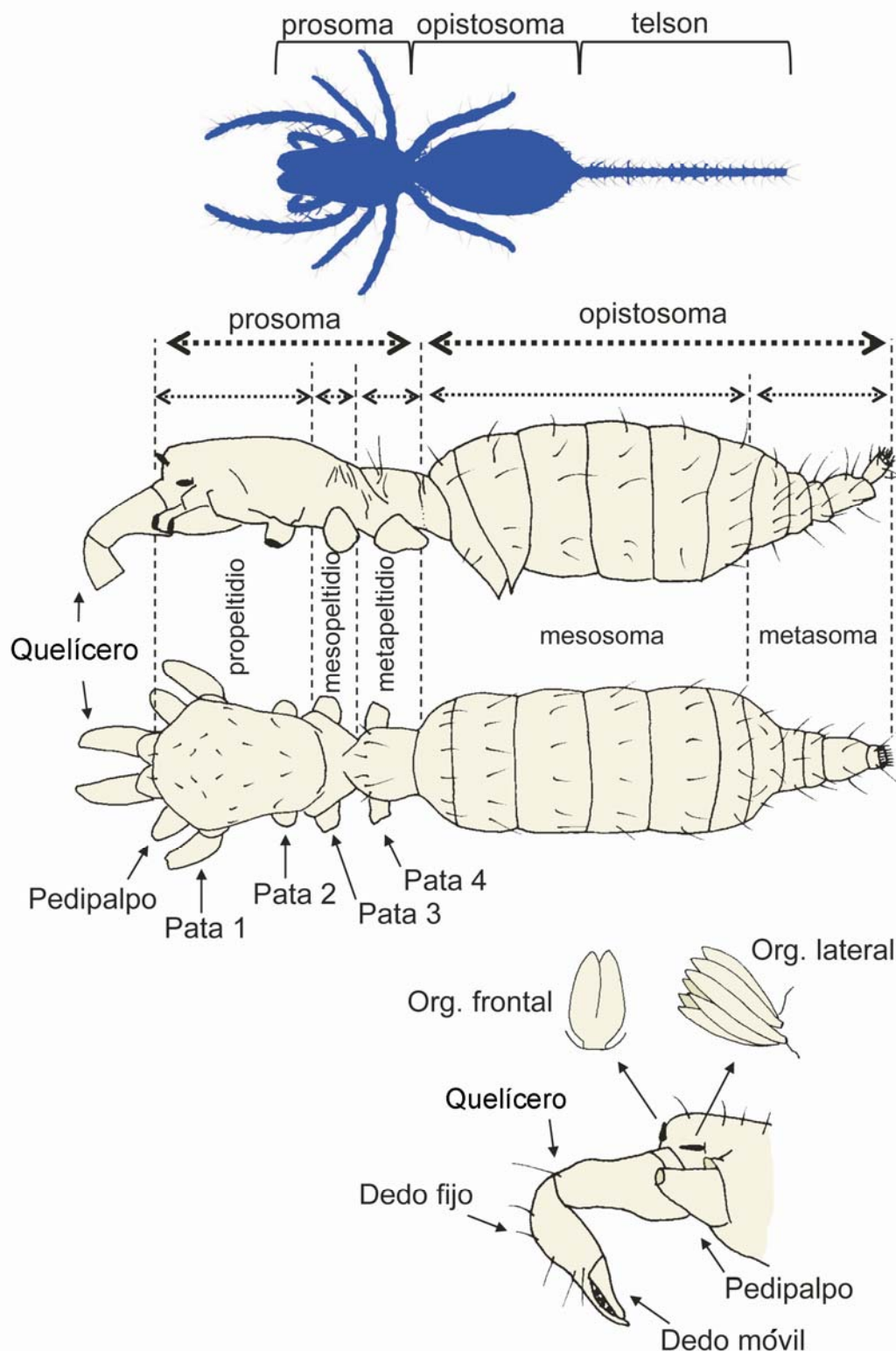
Se encuentran en el intersticio del suelo, en la hojarasca en zonas con alta humedad o bajo piedras, pero la mayoría de las especies ibéricas y macaronésicas están relegadas al medio cavernícola.

1.1. Morfología

El cuerpo de un palpígrado se divide en dos regiones, el **prosoma** y el **opistosoma**. El **prosoma** se divide dorsalmente en tres zonas: la región anterior, **propeltidio** o bucle prosómico es la más grande y porta diez pares de setas en la mayoría de los palpígrados. No presenta ojos pero en su lugar posee un **órgano frontal** con aspecto de seta bifurcada y engrosada, su base también se encuentra engrosada. Su forma varía entre especies y puede presentar rugosidades o pequeñas papilas en su superficie. Otra estructura asociada son los **órganos laterales** que están situados en la parte anterolateral del prosoma. Estos pueden constar de uno o de varios lóbulos cada uno (hasta 12-13 dependiendo de la especie) y se presentan como lóbulos alargados. El **mesopeltidio** no es fácilmente distinguible y el **metapeltidio** o segmento libre está separado por una cutícula flexible y porta tres pares de setas.

Insertados en el prosoma se encuentran los seis pares de apéndices, que son, de delante hacia atrás: los **quelíceros**, los **pedipalpos** y los cuatro pares de **patas**. Los quelíceros están compuestos de tres artejos: **trocánter**, **cuerpo del quelíceros (dedo fijo)** y el **apotele** (el dedo móvil). Ambos dedos del quelíceros portan nueve delgados y afilados dientes. Los **pedipalpos** se componen de diez artejos: coxa, trocánter, fémur, patela, tibia, basitarso 1-2, tarso 1-3 y un apotele distal en forma de uña. Este apéndice no solo tiene aspecto de pata sino que se utiliza para caminar. El primer par de patas también tiene el basitarso y el tarso divididos y constituye el apéndice más largo. Está destinado a la función sensorial y para ello porta diferentes tipos de setas especializadas. Las patas II y III poseen únicamente ocho artejos y el apotele distal en forma de uña. El último par de patas posee nueve artejos ya que el tarso está dividido en dos.

El **opistosoma** es alargado, está dividido en once segmentos y se distinguen dos regiones: la anterior o **mesosoma** que es grande y ancha, y el **metasoma** más pequeña y estrecha (segmentos IX a XI). A continuación está el telson que es móvil y se compone de 14 a 15 artejos, cada uno tiene de 6 a 8 setas y algunos segmentos poseen una corona de espinas.



1.2. Historia natural

El tamaño de los palpi-grados ibéricos varía entre 0,8 y 2,8 mm (sin telson), éste último corresponde a *E. draco* y constituye el palpi-grado más grande del mundo. Los palpi-grados se encuentran en el intersticio, en el suelo, la hojarasca, bajo piedras o en las grutas, pero la existencia de un alto nivel de humedad parece ser uno de los condicionantes para su supervivencia. Excepto el género *Triadokoenia* (monotípico y capturado en la selva de Madagascar), representantes de los otros cinco géneros han sido capturados en el medio subterráneo. La búsqueda de refugio en las cavidades ha permitido la supervivencia de especies en áreas con condiciones climáticas menos favorables en el exterior, y éste parece ser el caso para las especies de la Península Ibérica.

El desarrollo postembrionario comprende dos estadios móviles antes del adulto: estadio A, desprovisto de genitalia externa y en el que no es posible determinar el sexo; y el estadio B o C para designar respec-



Lámina 1: A. *Eukoenenia valencianus* Mayoral & Barranco, 2014. Fotografía: Sergio Montagud. B: *Eukoenenia austriaca* (Hansen, 1926). Fotografía: Rodrigo Lopes Ferreira

tivamente la hembra y el macho juvenil. Para los géneros *Prokoeenenia* y *Triadokoeenenia* (no citados de la península ibérica hasta el momento) se ha descrito un desdoblamiento del primer estadio en A1 y A2 sin diferenciación sexual (Condé, 1994, 1996, 1998). Las mudas entre estadios no se ha demostrado, pero variaciones en el número de setas ventrales llevaron a Remy (1948) a suponer que existían.

Los machos producen espermátóforos, pero su modo de transmisión no ha sido descrito. En la hembra, los huevos tienen un tamaño variable dependiendo de la especie, pero su tamaño oscila entre los 100-250 μm (Condé, 1998; Smrž *et al.*, 2013). Las hembras de *E. mirabilis* y *E. austriaca* ponen 2 o 3 huevos y las observaciones en *E. austriaca* parecen indicar que los palpígrados pueden pasar por varios ciclos seguidos de vitelogénesis y por tanto varias puestas (Condé, 1984). Hay buenos indicios para pensar que los palpígrados se reproducen por partenogénesis ya que además de que no se conocen los machos en las poblaciones de muchas especies, cuando éstos se conocen la proporción macho/hembra se encuentra frecuentemente desproporcionada, como por ejemplo las poblaciones de *E. mirabilis* en Grecia (0,39) y en África del Norte (0,23) (Condé, 1996).

El hábito alimenticio todavía no se conoce bien y a la falta de datos experimentales varias hipótesis han sido propuestas; éstas se basan en el comportamiento observado y en la apariencia externa de los apéndices (principalmente los quelíceros). Autores como Hammen (1977) han propuesto que la ingesta de alimentos sólidos y una digestión interna podrían existir, pero esta opinión está enfrentada a aquellos que proponen una digestión externa (Millot, 1942). La única observación que apoya la condición carnívora del grupo fue comunicada por P. Weygoldt a Bruno Condé en palpígrados mantenidos en cautividad y a los que se le pudo ver con pequeñas presas (colémbolos) capturadas con los quelíceros (Condé, 1996). Sin embargo, otros autores han analizado el contenido del tubo digestivo y no se ha podido reconocer elemento alguno (Condé, 1998), lo cual podría indicar una predigestión externa y similar a la que se observa en las arañas. En un estudio más reciente, Smrž *et al.* (2013) han analizado el contenido digestivo de 17 ejemplares de la población de *E. spelaea* en una cavidad de Eslovaquia. Es destacable que en todos los palpígrados analizados se identificaron cianobacterias en su aparato digestivo y también indicios metabólicos de su digestión, apuntando a estas bacterias ancestrales como fuente nutricional. Probablemente, la dieta de los palpígrados sea heterogénea y dependiente de la disponibilidad del alimento en cada localidad en la que se encuentran.

El pequeño tamaño de estos artrópodos le proporciona una superficie tegumentaria grande para permitir el intercambio gaseoso por simple difusión y como no poseen órganos respiratorios se supone que la respiración es cutánea. Los miembros de la familia Prokoeeniidae portan unas vesículas deservainables en el opistosoma denominadas sacos pulmonares y aunque frecuentemente se les asocia una función respiratoria su función es todavía dudosa.

Sobre su comportamiento solamente sabemos lo observado por los colectores de las especies en el momento de su captura y por las observaciones realizadas por Kovac *et al.* (2002) en palpígrados mantenidos en cautividad por algunas semanas. Son arácnidos muy rápidos y que caminan con el telson en posición horizontal. Esporádicamente hacen paradas cortas y elevan el telson hasta su posición vertical; continuamente elevan el primer par de patas para explorar el ambiente. Se piensa que estas dos acciones tienen una función sensorial. Se acicalan las patas y los pedipalpos frecuentemente usando los quelíceros pero especialmente el primer par de patas que es el que porta los tricobotrios sensoriales. Cuando se sienten amenazados elevan el telson y realizan movimientos rápidos y erráticos.

El único depredador reportado de este grupo han sido las arañas; Ferreira *et al.* (2011) citan la depredación del palpígrado *Eukoenenia potiguar* Ferreria *et al.* en la Gruta do Vale en Brasil por la araña *Metagonia potiguar* Ferreira *et al.* (familia Pholcidae) y además describen meticulosamente el proceso de reconocimiento y captura de esta especie de palpígrado.

La presencia de un gran número de especies en el medio subterráneo con diferentes grados de adaptación a éste y su comparación con especies epigeas nos ha permitido identificar ciertos caracteres que parecen reflejar la adaptación a este tipo de hábitat.

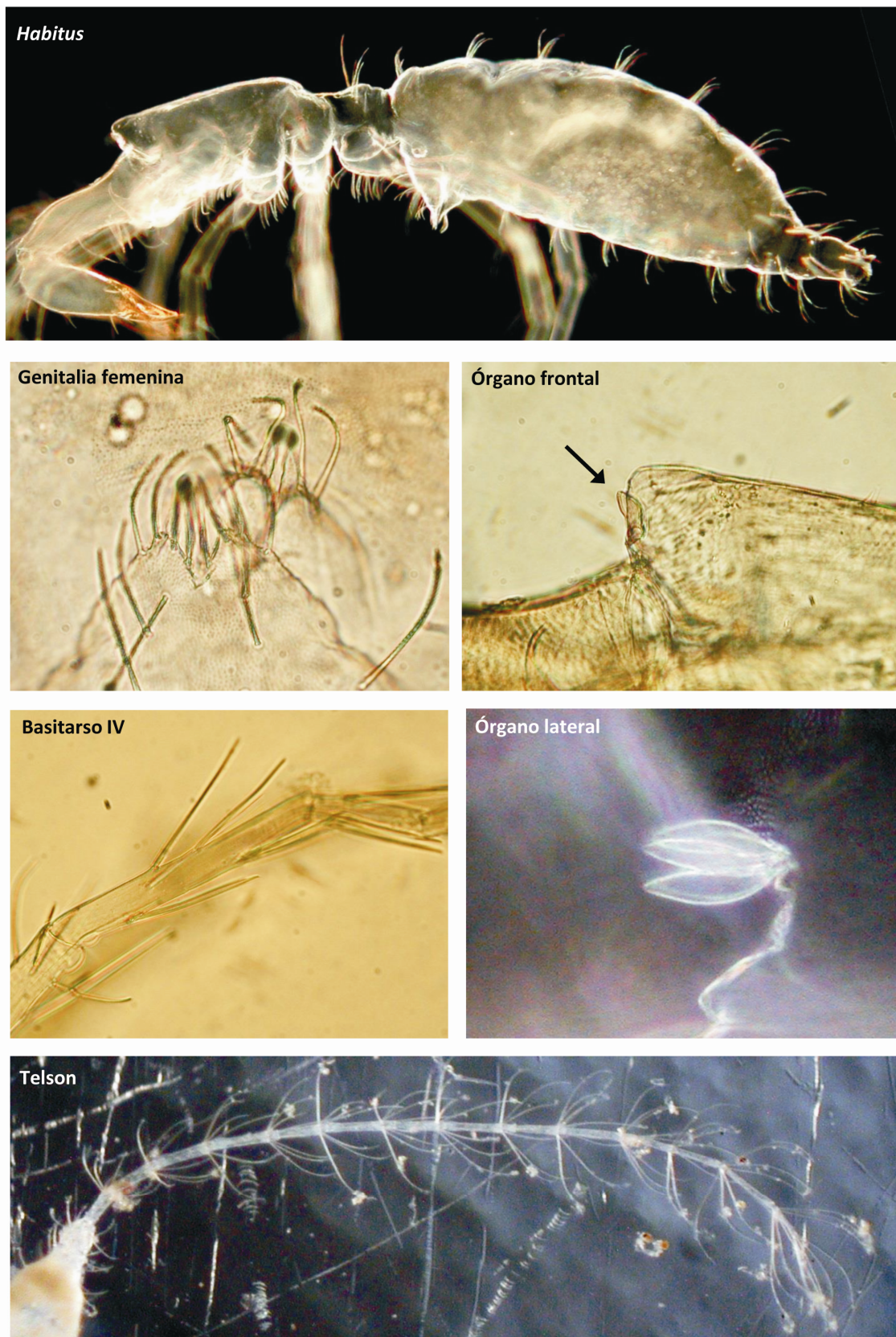


Lámina 2: Caracteres diagnósticos de Palpigradi. Fotos: Pablo Barranco y Jaime Mayoral

Las adaptaciones al medio cavernícola consisten fundamentalmente en el aumento de tamaño, elongación y adelgazamiento de los apéndices y a un aumento en el número de sus receptores. La longitud del basitarso IV es un buen indicador del grado de adaptación al medio cavernícola, especies epigeas muestran una longitud media de 66 μm y las hipogeas de 245 μm . También el ratio entre el propeltidio y la longitud de la pata IV es un indicador usado frecuentemente para separar especies epigeas (media 3,51) de las hipogeas (media 1,69); de este modo las especies con un ratio menor de 2,0 se consideran adap-

tadas a este hábitat y por encima de 3,0 se consideran epigeas (Condé, 1996). En general, especies adaptadas al medio subterráneo muestran un aumento en el número de lóbulos en el órgano lateral (receptores), por lo que este carácter se correlaciona fielmente con el grado de adaptación.

1.3. Distribución

Los palpígrados están presentes en todo el área ibero-baleares y macaronésico. Todas las especies citadas o descritas de este área están restringidas al medio cavernícola (excepto las especies cosmopolitas *E. florenciae* y *E. mirabilis*). Además, los palpígrados han sido capturados en todos los continentes (excepto Antártica) y por lo tanto tienen una distribución mundial.

1.4. Interés científico y aplicado

A pesar del gran desconocimiento que tenemos de la biología, ecología y taxonomía de los palpígrados, este grupo despierta un gran interés por su singularidad y también por su historia evolutiva.

El hecho de que la mayoría de las especies sean endémicas de una única localidad, difíciles de localizar, desconocidos y poco abundantes le confiere al grupo cierta originalidad y carácter enigmático. A su vez esto le confiere una extrema fragilidad, cada localidad de la que se conoce una especie es un pequeño tesoro que si se deteriora o destruye conllevaría la desaparición irreparable de una especie.

La posición taxonómica de los palpígrados dentro de la clase Arachnida todavía está por resolver. Pero debido al descubrimiento de varias especies que habitan el intersticio de la arena de la playa y por la presencia de un gran número de caracteres morfológicos considerados ancestrales, algunos autores han postulado que los palpígrados podrían ser los representantes más ancestrales de esta clase. Esto apunta hacia un futuro prometedor en la investigación de este grupo, en el que estudios moleculares aportarán nuevos datos sobre la historia evolutiva de esta clase que comprende grupos tan exitosos como los ácaros o las arañas. Además estos estudios podrían aportar información sobre los primeros arácnidos que protagonizaron la transición desde el medio acuático al terrestre.

Por el momento no se ha encontrado ningún aspecto aplicado a los palpígrados.

1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

Ninguna de las especies de palpígrados a nivel mundial está incluida en la lista de especies amenazadas de la UICN, pero esto únicamente apunta al desconocimiento y falta de datos que tenemos del grupo.

Únicamente la especie *E. gadorensis* se encuentra recogida en el Atlas y Libro Rojo de los Invertebrados Amenazados de España y en el Libro Rojo de los Invertebrados de Andalucía; en ambos casos está catalogada como "datos insuficientes". *E. gadorensis* fue descrita de las grutas almerienses en la Sierra de Gádor (Mayoral & Barranco, 2002a).

La fragilidad de las especies Ibéricas radica en su alta endemidad y también en el escaso número de ejemplares que se conoce para sus poblaciones. La distribución de la mayoría de especies está restringida a una cavidad y para algunas solo se conoce el ejemplar tipo. Póngase como ejemplo el enigmático palpígrado *E. draco* descrito de un único ejemplar de Coves del Drac (Mallorca) en el año 1906. Esta especie no se había vuelto a capturar hasta que recientemente en el año 2006, 100 años después de su descripción, se ha descubierto en varias cuevas cercanas a las del Drac (Mayoral & Barranco, 2013). Nunca se ha vuelto a encontrar en la localidad tipo a pesar de que ha sido buscada en repetidas ocasiones (M. Vadell comunicación personal). Aunque la mayoría de las cavidades tienen un nivel bajo de perturbaciones antropogénicas, cuevas como la Coves del Drac con una gran afluencia turística y que recibe más de 500.000 visitantes al año podrían sufrir alteraciones en sus condiciones ambientales, ecológicas y la fauna que alberga podría verse afectada.

1.6. Especies exóticas invasoras

Hasta el momento dos especies han sido reconocidas como invasoras en el orden de los palpígrados y las dos se encuentran en nuestra área, *E. florenciae* (Rucker, 1903) y *E. mirabilis*. Ambas especies se encuentran ampliamente distribuidas y probablemente hayan sido dispersadas por actividades humanas.

E. florenciae fue descrita originalmente del norte del estado de Texas (USA) de 182 hembras capturadas junto a una plantación de cedros después de una fuerte lluvia, y por lo tanto se sospecha que esta podría haber sido transportada en el sustrato de plantas importadas. Esta especie se ha capturado en España en Tenerife en el año 2012 (Islas Canarias) pero además ha sido capturada en Eslovaquia, Francia, Australia, Estados Unidos (Luisiana y Hawaii), Colombia, Paraguay, Argentina y Nepal. Si consideramos la posición de Conde (1981) en la que considera las citas de *E. hanseni* fuera de Méjico como *E. florenciae*, la distribución de esta especie se ampliaría a Marruecos, Madagascar, Egipto, Isla Bermuda, Isla Reunión e Isla Mauricio. Esta distribución constituye la más amplia conocida para un palpígrado. La captura reciente de un ejemplar en un invernadero del Jardín Botánico de la Universidad Comenius en Eslovaquia, donde la existencia de palpígrados a cielo abierto parece difícil debido a las condiciones ambientales, no hace nada más que reforzar la hipótesis de esta especie como invasora. A día de hoy se desconoce el origen de *E. florenciae* y se han planteado varias hipótesis por parte de diferentes autores pero debido a su parentesco morfológico a las especies *E. hanseni* y *E. chilanga* se sospecha que podría ser Méjico (ambas especies han sido descritas de este país). De hecho estas tres especies constituyen lo

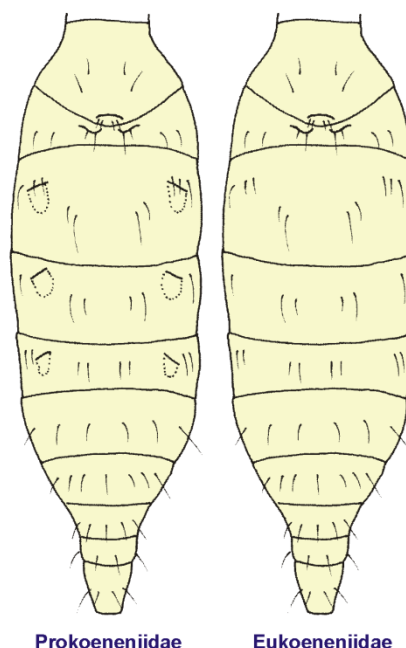
que se conoce como *grupo-florencae*. *A priori* la presencia de esta especie en la fauna española no presenta ninguna amenaza para otras especies locales. *E. florencae* podría cohabitar con la otra especie cosmopolita que también se encuentra en Tenerife, *E. mirabilis*, pero esto es incierto ya que no han sido citadas conjuntamente o de la misma localidad.

E. mirabilis (Grassi & Calandruccio) fue descrita de Sicilia en el año 1885 y constituye el primer palpígrado descrito del orden. Desde su descripción hasta hoy ha sido citada de varios países del área mediterránea, y además de Sudáfrica, Madagascar, Chile y Australia. En el área ibero-baleares y macaronésica ha sido citado de las Islas Baleares, Madeira, Oporto, y las Islas Canarias. De manera similar a la especie *E. florencae* y después de tantos siglos de comercio en el mediterráneo y en el resto del mundo es difícil predecir la distribución natural de *E. mirabilis*.

Hasta el momento no ha sido documentado que ninguna de estas dos especies tenga una afección sobre la fauna autóctona o que cause daños con repercusión económica.

1.7. Principales caracteres diagnósticos para la separación de familias

La distinción de las dos familias se basa fundamentalmente en la presencia/ausencia de tres pares de vesículas ventrales en forma de invaginaciones en los esternitos cuarto, quinto y sexto del opistosoma.



Prokoeneniidae

Eukoeneniidae

2. Sistemática interna

El orden Palpigradi se divide en dos familias, Prokoeneniidae y Eukoeneniidae. La primera incluye siete especies en dos géneros (*Prokoenenia* y *Triadokoenenia*) y sus representantes portan tres pares de vesículas ventrales en los esternitos IV-VI del opistosoma; esta familia se considera más primitiva (aunque no se ha demostrado) y no está representada en todo el área mediterránea. La familia Eukoeneniidae, sin vesículas ventrales, comprende 92 especies en cuatro géneros: *Allokoenenia*, *Eukoenenia*, *Koeneniodes* y *Leptokoenenia*. También hay un género fósil descrito de Arizona y datado en el Plioceno (*Paleokoenenia*) que no se ha incluido dentro de ninguna familia debido a su clasificación incierta. Por mucho tiempo, el género *Sternarthron*, también fósil, se había incluido en el grupo de los palpígrados. Éste se caracteriza por la presencia de coxas libres y no fusionadas y con un tamaño de 14 cm, 6-7 veces más grande que cualquiera de los palpígrados actuales; recientemente se ha podido demostrar que este ejemplar fósil de Alemania pertenece al orden Polyneoptera de los insectos y no a Palpigradi (Delclòs *et al.*, 2008).

El género *Eukoenenia* es el más diverso y engloba el mayor número de especies, 79% de las especies conocidas. Todas las especies presentes en el área ibero-baleares y macaronésica se encuadran dentro de este género. Éste se caracteriza por tener una constricción en el opistosoma después del noveno terguito y por la ausencia de setas engrosadas y especializadas en el esternito séptimo.

3. Diversidad del grupo

El número de palpígrados conocidos en el mundo asciende a 99 especies agrupadas en dos familias (a fecha 31-VII-2014). El mayor número de especies ha sido descrito de Europa con un 33% de los taxones descritos, seguida de África con un 27% (Figura 1). Todas las especies europeas pertenecen a una única familia, Eukoeneniidae, y todas ellas (excepto una especie italiana) pertenecen al género *Eukoenenia*.

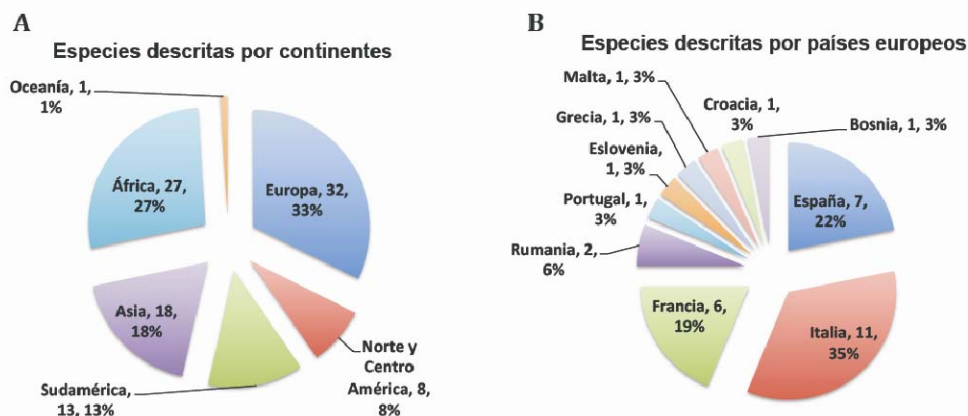


Figura 1. Número y porcentaje de especies descritas por continente (A) y en Europa por país (B). Formato (continente o país, número de especies, porcentaje).

Los países de Europa que albergan el mayor número de especies son: Italia con 14, España con diez (incluye Islas Canarias y Baleares) y Francia con ocho (Figura 2). Estos tres países europeos recogen 27 especies únicas o aproximadamente el 27% de la fauna mundial de palpiáridos. En España continental el número de especies citadas es de siete, dos en las Islas Canarias; en total, el número de taxones únicos es de diez, lo cual representa alrededor del 10% de la fauna mundial. Portugal alberga una especie cosmopolita que también ha sido capturada en la Isla de Madeira; esta isla además incluye una especie endémica (en total dos especies).

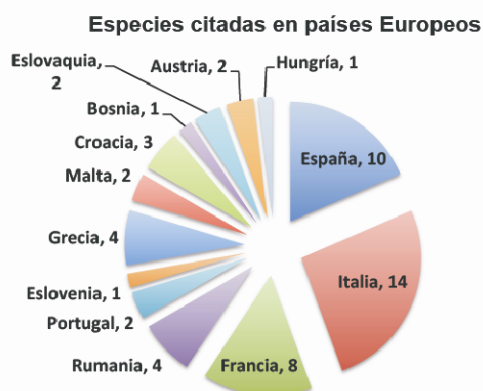


Figura 2. Número de especies de palpiáridos citadas en países europeos (país, número de especies)

4. Estado actual de conocimiento del grupo

Como se desprende de la información proporcionada en los apartados anteriores el estado de conocimiento de este grupo es muy escaso y preliminar, y no solo por lo referente a su taxonomía sino también por lo relativo su biología y ecología.

Todas las especies ibéricas son endémicas y en la mayoría de los casos de una sola cavidad. Si tenemos en consideración esta alta endemización y que además en algunos casos cuevas cercanas (menos de 20 km en línea recta) albergan especies diferentes, hay mucho trabajo por hacer y un gran número de especies por describir ya que solo hemos explorado un pequeño porcentaje de las cavidades ibérico-macaronésicas, europeas y mundiales.

A pesar de que el conocimiento del grupo es escaso, existen áreas del planeta en el que la fauna de palpiáridos está mejor documentada que en otras. Como se ha expuesto anteriormente, en España y en Europa están relativamente bien estudiados si se compara con Australia o algunas partes de Asia. Hasta hace muy poco no se había citado ninguna especie autóctona de Australia pero estudios recientes han descubierto una especie endémica (aparte de las cosmopolitas *E. mirabilis* y *E. florenciae*). Otro caso singular es Brasil, en el que ocho de las diez especies que se conocen han sido descritas en los últimos cuatro años (desde el año 2010). Estos descubrimientos apuntan al desconocimiento que tenemos del grupo y a la falta de muestreos sistemáticos por personal cualificado que sea capaz de encontrarlos. Por otro lado, aproximadamente el 25% de los taxones que se conocen en el mundo han sido descritos en los últimos 15 años, lo cual indica una tendencia positiva y un mayor interés por este orden de arácnidos.

Parar mejorar el conocimiento que tenemos del grupo deberíamos insistir en el aprendizaje de sus aspectos básicos y una buena forma sería desarrollar en un futuro próximo protocolos que permitan mantener poblaciones de palpígrados en el laboratorio para desvelar los aspectos desconocidos de su biología y estados embrionarios. Sin duda, esto ayudaría a caracterizar las variaciones morfológicas intraspecíficas y basado en esto desarrollaremos mejores herramientas para su clasificación taxonómica.

No existe ninguna estimación del número de palpígrados por descubrir en el mundo, ni tampoco una aproximación para los de la península Ibérica. Sin embargo, si la descripción de este grupo sigue la misma trayectoria que en los últimos años, su conocimiento podría expandirse rápidamente y el número de especies en el área ibero-balear y macaronésico podría llegar a duplicarse en los próximos diez-quince años.

5. Principales fuentes de información disponibles

Las dos recopilaciones más importantes sobre la morfología, biología y ecología de los palpígrados fueron publicadas por el palpígradólogo Bruno Condé (1984 y 1996).

Algunos aspectos novedosos sobre los palpígrados que han sido publicados después de estas fechas han sido recogidos en el presente trabajo.

La primera revisión del grupo en castellano la publicaron Mayoral & Barranco (2002b), en ella se aborda tanto el origen filogenético del grupo, como su morfología, biología y número de especies.

No hay disponible ninguna clave impresa o electrónica para las especies ibero-macaronésicas y tampoco para las especies existentes en el resto del mundo.

El trabajo publicado recientemente por Mayoral & Barranco (2014) recopila las especies presentes en la Península Ibérica y Baleares (con la descripción de cuatro nuevos taxones) y las separan en dos grandes grupos taxonómicos atendiendo a sus caracteres morfológicos. El primer catálogo que comprende a todas las especies de palpígrados fue publicado por Bruno Condé en su trabajo recopilatorio de 1996. Esta lista fue actualizada por Mark Harvey en un capítulo de libro sobre Palpigradi (Harvey, 2003). El catálogo mundial actualizado más recientemente (2011) está en la página web del Western Australian Museum (Harvey, 2013). Éste contiene una recopilación bibliográfica bastante completa para cada especie recogida y además cada una de éstas presenta un mapa con su distribución. Sin embargo, una cantidad considerable de taxones y trabajos han sido publicados en los últimos años y no están recogidos.

6. Referencias

- BARRANCO, P. & J.G. MAYORAL 2014. New palpigrades (Arachnida, Eukoeneriidae) from the Iberian Peninsula. *Zootaxa*, **3826**(3): 544-562.
- CONDÉ, B. 1981. Le Palpigrade des serres du Muséum: *Koeneria buxtoni* Berland. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 4^e Sér. **3**: 181-186.
- CONDÉ, B. 1984. Les Palpigrades: quelques aspects morpho-biologiques. *Revue Arachnologique*, **5**: 133-143.
- CONDÉ, B. 1994. Palpigrades cavernicoles et endogés de Thaïlande et des Célèbes (2e note). *Revue Suisse de Zoologie*, **101**: 233-263.
- CONDÉ, B. 1996. Les palpigrades, 1885–1995: acquisitions et lacunes. *Revue Suisse de Zoologie* (hors série, fasc 1): 87-106.
- CONDÉ, B. 1998. Palpigradida. In: *Enciclopedia Biospeleologica*. Moulis-Bucarest: 913-920.
- DELCLÒS, X., A. NEL, D. AZAR, G. BECHLY, J. A. DUNLOP, M. S. ENGEL & S. W. HEADS 2008. The enigmatic Mesozoic insect taxon Chresmodidae (Polyneoptera): New palaeobiological and phylogenetic data, with the description of a new species from the Lower Cretaceous of Brazil. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **247**: 353-381; Stuttgart.
- FERREIRA, R.L., M.F. V.R. SOUZA, E. O. MACHADO & A.D. BRESOVIT 2011. Description of a new *Eukoeneria* (Palpigradi: Eukoeneriidae) and *Metagonia* (Araneae: Pholcidae) from Brazilian caves, with notes on their ecological interactions. *Journal of Arachnology*, **39**(3): 409-419.
- KOVÁČ, L., A. MOCK, P. L'UPTÁČIK & J. G. PALACIOS-VARGAS 2002. Distribution of *Eukoeneria spelaea* (Peyerimhoff, 1902) (Arachnida, Palpigradida) in the Western Carpathians with remarks on its biology and behaviour. In: K. Tajovský, V. Balík & V. Pižl, *Studies on Soil Fauna in Central Europe*. Česká Budějovice: AS CR. pp. 93-99.
- HAMMEN, L. V.D. 1977. A new classification of Chelicerata. *Zoologische Mededelingen*, **51**: 307-319.
- HARVEY, M.S. 2003. *Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae*. CSIRO Publishing: Melbourne.
- HARVEY, M.S. 2013. *Palpigrades of the World*, versión 1.0. Western Australian Museum, Perth. Accesible (2014) en: <http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/palpigrades>
- MAYORAL, J.G. & P. BARRANCO 2002a. Descripción de una nueva *Eukoeneria* Börner 1901 del Sureste Ibérico (Arachnida, Palpigradi, Microthelyphonida). *Revista Ibérica de Aracnología*, **6**: 129-134. Accesible (2014) en: http://www.sea-entomologia.org/PDF/RIA_6/R06-012-129.pdf
- MAYORAL, J.G. & P. BARRANCO 2002b. Palpígrados: Grandes desconocidos (Arachnida, Microthelyphonida). *Revista Ibérica de Aracnología*, **5**: 103-110. Accesible (2014) en: http://www.sea-entomologia.org/PDF/RIA_5/R05-021-103.pdf

- MAYORAL, J. G. & P. BARRANCO 2013. Rediscovery of the troglobious palpigrade *Eukoeneria draco* (Peyerimhoff 1906) (Palpigradi: Eukoeneriidae), with notes on the adaptations to a cave-dwelling life. *Zootaxa*, **3635**(2): 174-184.
- MILLOT, J. 1942. Sur l'anatomie et l'histophysiologie de *Koeneria mirabilis* Grassi (Arachnida Palpigradi). *Rev. Franç. Ent.*, **9**: 33-51.
- RÉMY, P. 1948. Sur la répartition du Palpigrade *Koeneria mirabilis* Grassi en France et en Algérie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, (2) **20**: 254-259.
- SMRŽ, J., L. KOVÁČ, J. MIKEŠ & A. LUKEŠOVÁ 2013. Microwhip Scorpions (Palpigradi) Feed on Heterotrophic Cyanobacteria in Slovak Caves – A Curiosity among Arachnida. *PLoS ONE*, **8**(10): e75989. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0075989>