

CLASE ENTOGNATHA

Orden Protura (Acerentomata y Eosentomata)

Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Avda. Francisca Millán Serrano, 37
50012 Zaragoza (España)
amelic@sea-socios.com

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Hexapoda incluye cuatro grandes grupos de organismos: Protura, Collembola, Diplura e Insecta (s.s.). Los tres primeros grupos conforman, junto a Microcoryphia y Zygentoma, los denominados *Apterygota*, insectos primitivamente ápteros. Sin embargo tal agrupación resulta artificial (Bach *et al.*, 1999) y debe desestimarse.

Tradicionalmente los Protura se han incluido junto a Collembola y Diplura en los Entognatha, por oposición a los Ectognatha o insectos en sentido estricto. A su vez, Protura y Collembola se han agrupado bajo el nombre de Ellipura. Aunque la posición filogenética de los tres órdenes de Entognatha con respecto a los Ectognatha ha sido muy discutida, con autores apoyando prácticamente todas las alternativas posibles, los datos genéticos más recientes indican que Ellipura es monofilético y hermano de los Diplura más los Ectognatha (los Cercophora) (Misof *et al.*, 2014). Esta relación está también soportada por algunos caracteres morfológicos importantes, como la presencia en Cercophora de cercos abdominales (de ahí su nombre), uñas pares, una estructura común del axonema de los espermatozoides y la formación de una segunda membrana en el embrión (el amnion). La monofilia de los Ellipura está soportada por una misma estructura de las mandíbulas (diferente a las de Diplura), la ausencia de espiráculos abdominales, y probablemente la presencia de órganos de Tömösvary. Algunos análisis moleculares consideran más probable el clado Nonoculata (Luan *et al.*, 2005; Dell'Ampio, 2011) compuesto por Protura + Diplura.

El nombre Protura significa *pro* = hacia delante y *uron* = cola (Nosek, 1978). Su nivel taxonómico es objeto de una cierta discusión, considerándose por algunos autores una Clase, compuesta por tres órdenes (Szeptycki, 2007) o bien un orden compuesto por tres subórdenes. En este capítulo vamos a seguir el segundo criterio, considerando la presencia en nuestra área de interés de dos subórdenes Acerentomata y Eosentomata (de los tres que lo componen), que no obstante van a ser tratados conjuntamente.

No existe registro fósil de Protura, pero las estimaciones moleculares sitúan su origen al final del Ordovícico o inicios del Silúrico, hace más de 400 millones de años. En cualquier caso, se conocen fósiles de Collembola desde el inicio del Devónico, y dado que son el grupo hermano de los Protura, estos deben tener la misma antigüedad.

1.1. Morfología (los términos en **negrita** se representan en la figura adjunta)

Siguiendo a De la Fuente (1994) y a Molero-Baltanás *et al.* (2004) la morfología de Protura puede resumirse del siguiente modo: Los proturos son pequeños insectos (menos de 2 mm) de la clase Entognatha, que comprende los hexápodos cuyas piezas bucales están escondidas o en un repliegue cefálico (entognatía). Reúnen las características generales propias de Hexapoda, pero presentan una serie de singularidades importantes.

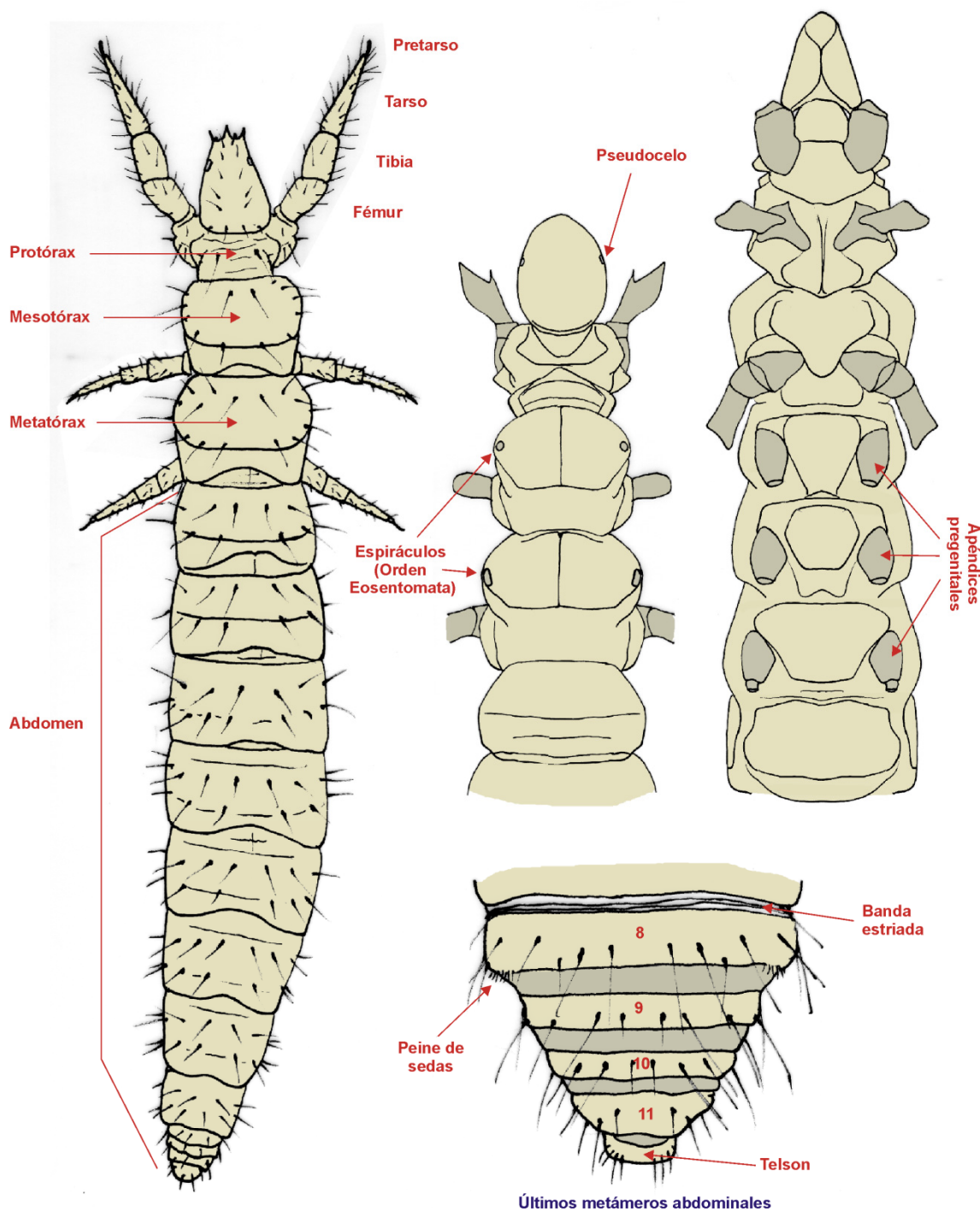


Figura 1. Protura. Basado en Berlese (1909).

Su cuerpo es alargado, vermiforme, poco esclerosado y sin apenas pigmento dérmico presentando una coloración blanquecina o amarilla.

La cabeza es pequeña, piriforme, atenuada en la parte anterior o de forma cónica. Las piezas bucales son estiliformes, con mandíbulas monocondílicas alargadas y puntiagudas, con finalidad succionadora (aunque sin formar un tubo suctor similar al de otros insectos menos primitivos). Carecen de antenas, lo que es una singularidad dentro de Hexapoda, y también de ojos y ocelos. Presentan un órgano denominado **pseudocelo**, que no debe confundirse con los típicos ocelos. Se trata de un pequeño órgano hemisférico, probablemente quimiorreceptor y tal vez equiparable al presente en la cabeza de Collembola. Su forma (circular, oval, alargada, etc.) permite separar a las especies.

El **tórax** está bien desarrollado, presentando en el orden Eosentomata **espiráculos** o estigmas respiratorios, con los habituales tres pares de patas, de las cuales el primero es diferente a los otros dos (locomotores), pues está orientado hacia adelante y sobre la cabeza, realizando una función similar a las ausentes antenas, es decir, sensorial. Por tal motivo está dotado de diversas sedas y sensilios. Su quetotaxia tiene gran valor identificador.



Lámina I: Dos ejemplos de Protura, © Andy Murray, procedente de www.Flickr.com (con licencia Creative Commons).

Las patas presentan los siguientes artejos: **coxa**, **trocánter**, **fémur**, **tibia**, **tarsos** uniaarticulados y una uña final o **pretarso**. La quetotaxia de los tarsos es importante y suelen usarse letras griegas para cada una de caras del mismo (dorsal, ventral, exterior e interior).

Son insectos primitivamente ápteros, careciendo de alas en todas las fases de su ciclo biológico.

Presentan un abdomen constituido por 11 **metámeros** más el **telson**. Los tres primeros metámeros presentan ventralmente **apéndices pregenitales** diferenciados, denominados **estilos**, que pueden estar segmentados y suelen ser diferentes en cada grupo. En el último segmento se encuentra el ano, y en el penúltimo el orificio genital con la armadura genital que es eversible y notablemente diferente en su estructura de la de los restantes hexápodos. En el octavo segmento aparecen diversas estructuras como una **banda estriada** formada por una serie de sedas juntas y dispuestas de manera regular o, en algunos géneros, un **peine de sedas**, etc. Desde este segmento el animal es capaz de expulsar una sustancia defensiva pegajosa.

1.2. Historia natural

Es relativamente poco lo que se conoce sobre la biología de estos organismos (su cría en cautividad es especialmente compleja).

Presentan un desarrollo postembrionario directo, sin metamorfosis, pasando de un estadio a otro mediante mudas que se producen incluso tras la madurez sexual.

Cuando el huevo hace eclosión aparece un juvenil con ocho metámeros más un telson; en cada muda adquiere un nuevo metámero, alcanzado su desarrollo tras la tercera muda.

Se ignora si la transferencia de esperma es directa (mediante cópula) o indirecta como en el resto de hexápodos 'apterygotos', aunque la mayoría de los especialistas asumen la segunda forma, a través de espermátforo (Palacios-Vargas & Figueroa, 2014).

Son animales lucífugos (aunque no son troglobios), habitantes de ambientes húmedos y materia orgánica en descomposición (hojarasca, madera, humus, etc). Unas pocas especies son capaces de vivir en ambientes áridos. Viven también en suelos agrícolas y forestales (no muy ácidos), pudiendo alcanzar notable densidad local. Algunos viven junto a la superficie pero otros habitan a varios centímetros de profundidad (hasta los 20 cm; Ferguson, 1990). Se conocen casos de migración vertical (permaneciendo cerca de la superficie en verano).

Se alimentan de bacterias y de líquidos de la materia orgánica en descomposición.

Cuando se sienten molestados pueden orientar su abdomen hacia el agresor para expulsar un líquido pegajoso.

Sus movimientos son lentos y en ocasiones viven formando grupos. Las especies europeas pueden hibernar y presentar más de una generación anual.

La literatura ecológica recoge numerosas citas de Protura en diversos hábitats, pero raramente se llega a identificar a la especie, por lo que sabemos poco de los requerimientos específicos.

Respecto a las densidades poblacionales, Janetschek (1970) recopiló información, fijando como cifras válidas para diversos bosques de Centroeuropa una horquilla comprendida entre 2.000 y 18.000 ejemplares por m².

La coexistencia y/o cohabitación de distintas especies no parecer ser rara. Christian & Szeptycki (2004) registraron para una región periurbana de Viena un total de 42 especies diferentes, llegándose a coleccionar en un mismo bosque hasta 23 especies.

1.3. Distribución

Protura es un grupo ampliamente distribuido, con bastantes especies cosmopolitas. Se conocen de todos los continentes y zonas climáticas excepto las regiones ártica y antártica.

1.4. Interés científico y aplicado

Potencialmente los proturos podrían ser buenos indicadores de las condiciones ecológicas de los suelos (Pass & Urban-Szucsich, 2011).

1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

No existen datos.

1.6. Especies exóticas invasoras

Se desconoce. Uno de los pocos datos disponibles sobre esta cuestión se recoge en Christian & Szeptycki (2004) para la región de Viena, en la que fueron coleccionados en parques y otros ambientes periurbanos un total de 42 especies, de las que siete se localizaron exclusivamente en parques o jardines artificiales, lo que sugiere una posible introducción artificial y una cierta 'facilidad' del grupo para prosperar en tales condiciones.

1.7. Principales caracteres diagnósticos para la separación de Familias

Los indicados en la clave del apartado siguiente permiten separar a las tres familias registradas.

2. Sistemática interna de Protura

Salvando la cuestión de cual sea el nivel taxonómico concreto de Protura (Clase u Orden), se trata de un conjunto de hexápodos compuesto por tres subgrupos: Acerentomata, Eosentomata y Sinentomata (Yin, 1996), aunque el último de éstos podría ser para o polifilético (Luan *et al.*, 2005; Dell'Ampio, 2011). De ellos solo los dos primeros están presentes en nuestra área de interés. Acerentomata presenta dos familias: Protentomidae y Acerontomidae; Eosentomata tan solo una: Eosentomidae.

Siguiendo a Molero-Baltanás *et al.* (2004), los subórdenes y familias ibero-macaronésicos de Protura pueden separarse con arreglo a la siguiente clave:

1. Presencia de un par de espiráculos en el mesotórax y en el metatórax. Todos los apéndices abdominales similares y con vesícula exétil Suborden EOSENTOMATA (Familia **Eosentomidae**)
– Sin espiráculos en el tórax:Suborden ACERONTOMATA: 2
2. Segundo par de apéndices abdominales con vesículas terminalesFamilia **Protentomidae**
– Segundo par de apéndices abdominales rudimentarios, sin vesículas terminalesFamilia **Acerontomidae**

3. Diversidad de Protura

El catálogo mundial de Szeptycki (2007) comprende 788 especies, cifra recientemente elevada a 804 por Zhang (2011). En la Tabla I se recopilan los datos disponibles para diversos países europeos.

Tabla I. Proturos registrados para varios países y áreas de Europa.
Islas Macaronésicas: Canarias, Azores y Madeira.

Suborden	Península Ibérica	Islas Macaronésicas	Francia	Alemania	Italia
Acerentomata	20	12	26	20	33
Eosentomata	10	6	7	21	6
Protura	30	18	33	41	39

FUENTE DE DATOS: Fauna europaea (2014) y Szeptycki (2004).

Los datos para nuestra área de interés se resumen en la Tabla II.

Tabla II. Resumen de datos para la Península Ibérica e islas Macaronésicas.

Suborden Familia	España	Baleares	Portugal	Península Ibérica	Canarias	Azores	Madeira	Islas Macaronésicas
Acerentomata	14	3	10	20	7	2	6	12
Acerentomidae	12	2	9	17	7	2	5	11
Protentomidae	2	1	1	3	–	–	1	1
Eosentomata	6	3	4	10	5	–	3	6
Eosentomidae	6	3	4	10	5	–	3	6
Protura	20	6	14	30	12	2	9	18

FUENTE DE DATOS: Fauna europaea (2014) y Szeptycki (2004).

En total, están presentes en la Península Ibérica e islas Macaronésicas 25 especies pertenecientes a 10 géneros y dos familias de Acerentomata y 14 especies pertenecientes a dos géneros y una familia de Eosentomata, haciendo un total de 39 especies y 12 géneros. El listado detallado de especies se incluye en el Anexo 1.

4. Estado actual de conocimiento del grupo

El número de especialistas estudiosos de este grupo es muy reducido, y prácticamente inexistente respecto a la fauna de nuestra área de interés. Igualmente existen muy pocos estudios específicos sobre dicha fauna.

Sin embargo, Szeptycki (2002), considera que solo el 10 por ciento de las especies mundiales existentes ha sido descrita. Queda por tanto un enorme camino por recorrer desde el punto de vista taxonómico y faunístico.

5. Principales fuentes de información disponibles

Una puesta al día del conocimiento sobre Protura puede verse en Günther & Szucsich (2011), quienes resumen los avances del siglo transcurrido desde que el primer proturo fue descrito en 1907.

Una serie de obras abordan el estudio de la fauna mundial o europea de Protura, facilitando listados exhaustivos (hasta ese momento), claves e información detallada: Tuxen (1964) revisa las especies mundiales y facilita claves de determinación. Nosek (1973) recoge la información disponible sobre proturos europeos, con claves y datos de distribución; posteriormente el propio Nosek (1978) recopila claves y diagnósticos de los Protura del mundo. En 1983 Yin publica claves para los géneros mundiales. El catálogo mundial más reciente es el de Szeptycki (2007).

Ewing (1940) se ocupa de los Protura de Norteamérica; más recientemente Palacios-Vargas (2000) y Palacios-Vargas & Figueroa (2014) de la fauna mejicana. Galli *et al.* (2011) revisan una fauna más próxima, la italiana, facilitando claves y diagnósticos. Yin (1999), la de China, resultando ser esta fauna, de momento, la más diversa en proturos del mundo. Aldaba (1984) se ha ocupado de los proturos del País Vasco.

Sobre filogenia pueden citarse los trabajos de Luan *et al.* (2005), Dell'Ampio (2011) y Yin (1984). Copeland & Imadaté (1990) y Ferguson (1990) se centran en la biología de Protura.

6. Referencias

- ALDABA, J. 1984. Contribución al conocimiento de la familia Acerentomidae (Protura: Insecta) del País Vasco. 1 Género *Acerentulus* Berlese. *Munibe*, **36**: 105-118. Accesible (2014) en: <http://www.aranzadi-zientziak.org/fileadmin/docs/Munibe/1984105118CN.pdf>
- BACH, C., M. GAJÚ-RICART & A. COMPTE SART 1999. 27. Recientes aportaciones filogenéticas sobre los "Apterygota". *Boln. S.E.A.*, **26** (Evolución y Filogenia de Arthropoda, A. Melic *et al.*, eds.): 379-395. Accesible (2014) en: http://www.sea-entomologia.org/PDF/BOLETIN_26/B26-027-379.pdf
- BERLESE, A. 1909. Monografía dei Myrientomata. *Redia*, **6**: 1-182. Pls I-XVII.
- CHRISTIAN, E. & A. SZEPTYCKI 2004. Distribution of Protura along an urban gradient in Vienna. *Pedobiologia*, **48**: 445-452.
- COPELAND, T. P. & G. IMADATÉ 1990. Insecta: Protura. In *Soil biology guide*, D. L. Dindal (ed.). John Wiley and Sons Inc., New York. p. 911-933.
- DE LA FUENTE, J. M. 1994. Protura. En *Zoología de artrópodos*. Interamericana McGraw-Hill. Diplopoda: pp. 398-402.
- DELL'AMPIO, E., N. URBAN SZUCSICH & G. PASS 2011. Protura and molecular phylogenetics: status quo of a young love. *Soil organisms*, **83**(3): 247-258. Accesible (2014) en: http://www.senckenberg.de/files/content/forschung/publikationen/soilorganisms/volume_83_3/03_artikel_dell_ampio_et_al_83-3-17.pdf
- EWING, H. E. 1940. The Protura of North America. *Annals of the Entomological Society of America*, **33**: 495-541.
- FERGUSON, L. M. 1990. Insecta: Protura. In *Soil biology guide*, D. L. Dindal (ed.). John Wiley and Sons Inc., New York. pp. 951-963.
- FAUNA EUROPAEA 2014. Distribution. Accesible (2014) en: <http://www.faunaeur.org/distribution.php>
- GALLI, L., M. CAPURRO & C. TORTI 2011. Protura of Italy, with a key to species and their distribution. *Zookeys*, **146**: 19-67. Accesible (2014) en: <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.287.639&rep=rep1&type=pdf>
- GÜNTHER, P. & N. U. SZUCSICH 2011. 100 years of research on the Protura: many secrets still retained. *Soil Organisms*, **83**: 309-334. Accesible (2014) en: <https://usolar.univie.ac.at/view/o:244757>
- JANETSCHKE, H. 1970. *Protura*. In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth (eds): *Handbuch der Zoologie de Gruyter*, Berlin, Vol. **4**: 1-73.
- LUAN, Y.-X., J. M. MALLATT, R.-D. XIE, Y.-M. YANG & W.-Y. YIN 2005. The Phylogenetic Positions of Three Basal-Hexapod Groups (Protura, Diplura, and Collembola) Based on Ribosomal RNA Gene Sequences. *Mol. Biol. Evol.*, **22**(7): 1579-1592. Accesible (2014) en: <http://mbe.oxfordjournals.org/content/22/7/1579.full>
- MISOF, B. *et al.* (100 coautores) 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, **346**: 763-767.
- MOLERO-BALTANÁS, R., M. GAJÚ-RICART & C. BACH 2004. Hexápodos no insectos, microcorifios y zigentomados. PP. 471-496. En: *Curso Práctico de Entomología* (J.A. Barrientos). Asociación española de Entomología, CIBIO & Universitat Autònoma de Barcelona.
- NOSEK, J. 1973. *The European Protura: Their Taxonomy, Ecology and Distribution with Keys for Determination*. Museum d'Histoire Naturelle, Geneva, Switzerland. 345 pp.
- NOSEK, J. 1978. Key and diagnoses of proturan genera of the world. *Annot. Zool. Bot. Bratislava*, **122**: 1-54.
- PALACIOS-VARGAS, J. G. 2000. Protura y Diplura. In *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. II, J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 275-281.
- PALACIOS-VARGAS, J.G. & D. FIGUEROA 2014. Biodiversidad de Protura (Hexapoda: Entognatha) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. **85**: 232-235. Accesible (2014) en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42529679027>
- SZEPTYCKI, A. 2002. The taxonomy of Protura: Present status and future problems. *Pedobiologia*, **46**: 209-214.
- SZEPTYCKI, A. 2004. Protura of the Canary Islands (Arthropoda: Protura). *Genus* (Wroclaw), **15**(3): 301-322.
- SZEPTYCKI, A. 2007. Catalogue of the World Protura. *Acta zoologica cracoviensia*, **50B** (1): 1-210.
- TUXEN, SL. 1964. *The Protura. A Revision of the Species of the World with Keys for Determination*. Hermann, Paris. 360 pp.
- YIN, W.-Y. 1983. Grouping the known genera of Protura under eight families with keys for determination. *Contr. Shanghai Inst. Ent.*, **3**: 151-163.
- YIN, W.-Y. 1984. A new phylogeny of Protura with approach to its origin and systematic position. *Scientia Sin. Ser. B*, **27**: 149-160.
- YIN, W.Y. 1996. New considerations on systematics of Protura. PP. 60 in *Proceeding of XX International Congress of Entomology*, Firenze, Italia.
- YIN, W.Y. 1999. *Arthropoda. Protura*. Fauna Sinica. Science Press, Beijing, XI+510 pp., 8 pls.
- ZHANG, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, **3148**: 99-103.

Anexo 1.

Listado de Protura citados de la Península Ibérica e islas Macaronésicas.

Azo: Azores; Bal: Baleares; Can: Canarias; Esp: España; Mad: Madeira; Por: Portugal.

●: Presencia. FUENTE DE DATOS: Fauna europaea (2014) y Szeptycki (2004).

	Esp	Bal	Por	Can	Azo	Mad
SUBORDEN ACERENTOMATA						
Familia Acerentomidae						
<i>Acerella muscorum</i> (Ionesco 1930)	●	–	–	–	–	–
<i>Acerella tiarnea</i> (Berlese 1908)	–	●	–	–	–	–
<i>Acerentomon affine</i> Bagnall 1912	●	–	–	–	–	–
<i>Acerentulus berruezanus</i> Aldaba 1983	●	–	–	–	–	–
<i>Acerentulus catalanus</i> Conde 1951	●	–	–	–	–	–
<i>Acerentulus confinis maderensis</i> Tuxen 1982	–	–	–	●	–	●
<i>Acerentulus cunhai</i> Conde 1950	●	●	●	●	–	●
<i>Acerentulus gerezianus</i> da Cunha 1952	●	–	●	–	●	–
<i>Acerentulus ladeiroi</i> da Cunha 1950	●	–	●	–	–	●
<i>Acerentulus seabrai</i> da Cunha 1952	●	–	●	–	–	–
<i>Acerentulus silvanus</i> Szeptycki 1991	–	–	–	●	–	–
<i>Acerentulus tolosanus</i> Nosek 1969	●	–	–	–	–	–
<i>Baculentulus macqueeni</i> (Bernard 1975)	–	–	–	●	–	–
<i>Berberentulus capensis</i> (Womersley 1931)	–	–	●	●	–	–
<i>Gracilentulus atlantidis</i> Szeptycki 1993	–	–	●	●	–	–
<i>Gracilentulus europeus</i> Szeptycki 1993	–	–	●	–	–	–
<i>Gracilentulus fjellbergi</i> Szeptycki 1993	–	–	●	●	–	–
<i>Gracilentulus gracilis</i> Berlese, 1908	–	–	–	–	–	●
<i>Gracilentulus meridianus</i> (Conde 1945)	●	–	–	–	–	–
<i>Maderentulus maderensis</i> (Conde 1957)	●	–	●	–	●	●
<i>Proacerella vasconica</i> Aldaba 1983	●	–	–	–	–	–
Familia Protentomidae						
<i>Protentomon barandiarani</i> Conde 1947	–	–	–	–	–	●
<i>Protentomon discretum</i> Conde 1961	●	●	–	–	–	–
<i>Protentomon minimum</i> (Berlese 1908)	–	–	●	–	–	–
<i>Protentomon picardi</i> Conde 1960	●	–	–	–	–	–
SUBORDEN EOSENTOMATA						
Familia Eosentomidae						
<i>Eosentomon canarinum</i> Szeptycki, 2004	–	–	–	●	–	–
<i>Eosentomon carolae</i> Conde 1947	●	–	–	–	–	–
<i>Eosentomon coiffaiti</i> Conde 1961	–	●	–	–	–	–
<i>Eosentomon condei</i> da Cunha 1950	●	–	●	–	–	–
<i>Eosentomon delicatum</i> Gisin 1945	●	●	●	●	–	●
<i>Eosentomon denisi</i> Conde 1947	●	–	–	–	–	–
<i>Eosentomon gamae</i> Aldaba 1986	–	–	●	–	–	–
<i>Eosentomon lusitanicum</i> Aldaba 1986	–	–	●	–	–	–
<i>Eosentomon mirabile</i> Szeptycki 1984	–	–	–	●	–	–
<i>Eosentomon mixtum</i> Conde 1945	–	–	–	–	–	●
<i>Eosentomon noseki</i> Tuxen 1982	●	–	–	●	–	●
<i>Eosentomon pinkyae</i> Arbea-Polite 1990	●	–	–	–	–	–
<i>Eosentomon semiarmatum</i> Denis 1927	–	●	–	–	–	–
<i>Isoentomon serinus</i> Szeptycki, 2004	–	–	–	●	–	–