



Universidad de Carabobo
Facultad de Ciencias y Tecnología
Departamento de Biología



MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA DE DOS VARIEDADES CROMÁTICAS DE
***Scolopendra gigantea* LINNAEUS 1758 (SCOLOPENDROMORPHA:**
SCOLOPENDRIDAE) EN VENEZUELA.

Tutor: Lic. Carmen Andara

Trabajo Especial de Grado presentado
ante la ilustre Universidad de Carabobo
por el **Br. Omar Sumoza**, para optar al
título de Licenciado en Biología.

JUNIO, 2017



UNIVERSIDAD DE CARABOBO
FACULTAD EXPERIMENTAL DE CIENCIAS Y TECNOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



ACTA

Mediante la presente se deja constancia que el (la) **Br. Omar Sumoza**, Cédula de Identidad N° 19.229.875, presentó ante el Jurado aprobado por el Consejo de Departamento de Biología de la Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (FACYT) de la Universidad de Carabobo, su Trabajo Especial de Grado (T.E.G.), titulado: "Morfometría geométrica de dos variedades cromáticas de *Scolopendra gigantea* Linnaeus 1758 (Scolopendromorpha: Scolopendridae) en Venezuela", en concordancia con los artículos 16, 17, 18 y 19 de las Normas de Interés Estudiantil. El jurado evaluador consideró que, luego de haber aprobado dicho trabajo el (la) bachiller cumple con los méritos académicos necesarios para obtener el Título de Licenciado en Biología.

En Valencia, a los 2 días del mes de Junio del año 2017.

Prof. Carmen Andara
Tutora

Prof. Elvira Sánchez
Jurado Principal
Prof. Belkys Pérez
Jurado Principal

A mi familia

Este es el fruto de su esfuerzo y sacrificio

AGRADECIMIENTOS

Primeramente doy gracias a Dios y a mi familia por todo el apoyo durante estos años de carrera que han sido exigentes pero gratificantes, ustedes son la principal razón por la que se ha cumplido esta meta que tanto ansiábamos, gracias por estar ahí siempre cuando los necesitaba.

A mis amigos y compañeros de estudio, María, Duitsy, Abimel, Gabriel, Yuleidis, Karelys y Ariabny, por ser el punto de apoyo fuera de casa, por las mutuas palabras de aliento en los momentos complicados, y también por los buenos momentos que hicieron de esta carrera un camino más fácil de transitar.

A los profesores que fueron parte de mi crecimiento profesional, por los consejos y sugerencias que en los momentos oportunos permitieron mejores resultados, por su paciencia y comprensión... me siento orgulloso de haber sido formado en el Departamento de Biología, rodeado de un gran nivel profesional e intelectual.

Al personal técnico de laboratorio, Luis Gaviria, Anakarina Bello, Franger García, Liliana Nieto por permitirme el acceso a sus respectivas áreas de trabajo cuando necesitaba un espacio para continuar con mis labores del proyecto.

A los Sres. Héctor Silva y Antonio Perez, con un aporte vital en lo referente a los trabajos de campo, muchas veces necesario para la ejecución de los proyectos de grado, y por que continúen haciendo su labor de manera entusiasta como siempre.

A la administración del Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA), por facilitarme el acceso a sus instalaciones y sus equipos para la ejecución de este proyecto, especialmente a la prof. Vilma Savine y al prof. Quintín Arias que me guiaron a la colección de Quilópodos y me aportaron datos de la colección, así como sugerencias para el contenido del manuscrito.

Tabla de contenidos.

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	3
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	5
4. JUSTIFICACIÓN.....	6
5. MARCO TEÓRICO.....	8
5.1. BASES TEÓRICAS.....	8
5.1.1. Aspectos generales de Scolopendromorpha.....	8
5.1.2. Taxonomía y distribución.....	10
5.1.3. Morfometría geométrica.....	12
5.2. ANTECEDENTES.....	17
6. OBJETIVOS.....	21
6.1. OBJETIVO GENERAL.....	21
6.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
7. MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
7.1. MATERIAL BIOLÓGICO.....	22
7.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO.....	24
7.3. HERRAMIENTAS DE ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	28
8. RESULTADOS.....	28

8.1. DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS.....	28
8.2. TAMAÑO CENTROIDE.....	30
8.3. DEFORMACIONES RELATIVAS.....	32
8.4. DISTRIBUCIÓN Y HABITÁT DE LOS MORFOTIPOS COMPARADOS DE <i>Scolopendra gigantea</i>	40
9. DISCUSIÓN.....	42
9.1. FORCÍPULAS.....	43
9.2. COXOESTERNÓN.....	45
9.3. PREFÉMURES.....	46
9.4. VARIACIÓN CROMÁTICA.....	48
10. CONCLUSIONES.....	49
11. RECOMENDACIONES.....	50
12. BIBLIOGRAFÍA.....	51
13. APÉNDICE.....	57

Índice de Figuras:

Figura 1: Ordenes de la clase Chilopoda y sus relaciones filogenéticas [Tomado de Dugon <i>et al.</i> (2012)].	9
Figura 2: Distribución de <i>Scolopendra gigantea</i> al norte del Orinoco (el signo de interrogación se refiere a un registro en el Orinoco de ubicación exacta desconocida). Tomado de Shelley & Kiser (2000).	12
Figura 3: Caracteres morfológicos de relevancia taxonómica en Scolopendromorpha. 1) Tergito genital y últimos prefémures. 2) Coxoesternón y forcípulas. 3) Placa cefálica y primeros 6 tergitos. 4) tergitos caudales y prefémora de los tres últimos pares de patas [Tomado de Shelley & Kiser (2000)].	14
Figura 4: Localidades típicas de las nuevas especies del género <i>Newportia</i> [tomado de González (2000)].	19
Figura 5: Variación cromática en <i>S. gigantea</i> : Morfotipo 1 (Izquierda), Morfotipo 2 (Derecha). [Imágenes tomadas de Granado (2014)].	23
Figura 6: Localidades de procedencia de los especímenes de <i>S. gigantea</i> incluidos en la muestra (la posición exacta de las localidades de colecta es relativa).	24
Figura 7: Hitos morfológicos a utilizar en el análisis morfométrico de <i>S. gigantea</i> en el coxoesternon (izquierda), prefémur terminal (centro) y forcípula (derecha). Imágenes de un espécimen del morfotipo 1 procedente de Punto Fijo, Estado Falcón.	25
Figura 8: Esquema de las mediciones lineales realizadas en ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> : 1) Longitud del tarsungulum; 2) Ancho basal del trocánter; 3) Longitud del coxoesternon; 4) Ancho del coxoesternón; 5) Ancho basal del prefémur; 6) Longitud del prefémur. (Especímen del morfotipo 1 procedente de Punto Fijo, Estado Falcón).	27

Figura 9: Primer plano del aparato forcípular (Coxoesternon + Forcípulas) de <i>S. gigantea</i> [Derecha: morfotipo 1 (Valle de la Pascua, Estado Guárico). Izquierda: morfotipo 2 (San Joaquín, Estado Carabobo)].	29
Figura 10: Representación gráfica de los estadísticos descriptivos para las medidas lineales (en milímetros) de las estructuras evaluadas en <i>S. gigantea</i> . (M1: Morfotipo 1; M2: Morfotipo 2).	30
Figura 11: Representación gráfica del tamaño centroide (mm) correspondiente a las forcípulas de ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> (M1: Morfotipo 1; M2: Morfotipo 2).	31
Figura 12: Representación gráfica del tamaño centroide (mm) correspondiente al coxoesternon de ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).	31
Figura 13: Representación gráfica del tamaño centroide (mm) de los prefémures en ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> . (M1: Morfotipo1; M2: Morfotipo 2).	32
Figura 14: Análisis de componentes principales de las deformaciones parciales en las forcípulas de ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> (Círculos: Morfotipo 1; Cuadros: Morfotipo 2).	33
Figura 15: Análisis de componentes principales para las deformaciones parciales en el coxoesternon de ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> (Círculos: Morfotipo 1; Cuadros: Morfotipo2).	34
Figura 16: Análisis de componentes principales para las deformaciones parciales de los prefémures de ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> (Círculos: Morfotipo 1; Cuadros: Morfotipo 2).	35
Figura 17: Rejillas de deformación en las conformaciones de las forcípulas de ambos morfotipos de <i>S. gigantea</i> , mostrando los hitos donde ocurrió mayor desplazamiento (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).	37

Figura 18: Rejillas de deformación en las conformaciones del coxoesternon de ambos morfotipos de *S. gigantea*, mostrando los hitos donde ocurrió mayor desplazamiento (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2). 38

Figura 19: Rejillas de deformación en las conformaciones de los prefémures de ambos morfotipos de *S. gigantea*, mostrando los hitos donde ocurrió mayor desplazamiento (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2). 39

Figura 20: Distribución geográfica de los especímenes del morfotipo 1 de *S. gigantea* [1- Región occidental; 2- Región central; 3- Oriente (Isla de Margarita)]. 41

Figura 21: Distribución geográfica de los especímenes del morfotipo 2 de *S. gigantea*. (1-2 Cordillera de la Costa. Estados Carabobo y Miranda; 3- Península de Paria. Estado Sucre; 4- Norte del Estado Monagas; 5- Sur del Orinoco, Los Pijiguaos, Estado Bolívar. 41

Figura 22: Homologías anatómicas de la forcípula y una extremidad locomotora. 1) Pretarso; 2) Tarso; 3) Tibia; 4) Fémur; 5) Prefémur (Trocanteroprefémur en la forcípula). Esquemas tomados de Lewis (1981). 44

Figura 23: Primer plano del complejo formado por el coxoesternón y la placa dentada. Tomado de Siritwut *et al.* (2016). 46

Índice de Tablas:

Tabla 1: Descripción de los puntos anatómicos de referencia utilizados en *S. gigantea* para el análisis morfométrico. 26

1. RESUMEN.

Las escolopendras son artrópodos terrestres de la clase Chilopoda. Existen más de 3000 especies de ciempiés en el mundo, siendo los más representativos los del género *Scolopendra*. La morfología de la escolopendra consta básicamente de un cuerpo deprimido multisegmentado (de 21 a 23 en los adultos), llevando en cada tergito un par de patas, el primer segmento posterior a la cabeza, posee su par de patas modificadas en dos apéndices de inoculación de veneno conocidos como forcípulas, mientras que el par de patas del último segmento son más largas que el resto, tienen función sensorial y no participan en la locomoción. El aparato forcípal, el coxoesternón y los prefémures terminales son de importancia taxonómica en los ciempiés ya que su morfología es variable intra e interespecíficamente, por lo que en este trabajo se comparó dichas estructuras mediante morfometría geométrica en dos morfotipos cromáticos de *Scolopendra gigantea* con el fin de caracterizar la posible variación morfológica intraespecífica además de las diferencias externas determinadas por la coloración. Se emplearon en este estudio especímenes conservados en la colección del Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA) y de la colección de docencia de la Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (FACYT), este análisis morfométrico geométrico constó de tres etapas fundamentales: obtención de los datos primarios, obtención de las variables de la forma, y análisis estadístico aplicándose análisis de componentes principales para las variables de conformación y Kruskal-Wallis para el tamaño centroide además de una prueba de ANOVA para los estadísticos descriptivos de las medidas lineales de las estructuras analizadas, los datos morfométricos se obtuvieron a partir de los puntos anatómicos de referencia con la respectiva generación de las variables que caracterizan la forma de las estructuras estudiadas así como su tamaño centroide, obteniéndose en los análisis estadísticos que no hubo diferencias significativas en el tamaño centroide (Kruskal-Wallis $p > 0,05$), ni en la biometría lineal de las estructuras (ANOVA $p > 0,05$). El análisis de componentes principales explicó el 65,05% de la varianza para las forcípulas con los primeros 2 componentes

mientras que para los prefémures y coxoesternón el sistema explicó 67,64% y 70,9% respectivamente con los 2 primeros componentes, aunque la dispersión de los datos mostró un alto nivel de solapamiento entre las muestras, con lo que se concluyó que no es posible separar la variedades cromáticas con morfometría geométrica de las forcípulas coxoesternon y prefémures terminales y que las variaciones cromáticas observadas en estos animales tienen un componente ecológico que puede estar relacionado con variaciones ambientales a nivel de microhábitat o mesohábitat así como de una base molecular que aún permanece desconocida.

Palabras clave: Escolopendra, Chilopoda, conformación, centroide, coxoesternón, forcípula, prefémur, biometría, microhábitat, mesohábitat.

2. INTRODUCCIÓN.

Los ciempiés son artrópodos incluidos en la clase Chilopoda, en general se trata de animales relativamente comunes y fáciles de reconocer entre otros invertebrados terrestres (González 2000), suelen encontrarse desde jardines hasta en desiertos y selvas, y están distribuidos por todo el mundo a excepción de los círculos polares y las regiones muy frías en torno a estos (Cupul 2010). Poseen cuerpo blando, segmentado y comprimido dorso-ventralmente, el número de patas es variable, aunque todas las especies poseen un par de patas por cada segmento del tronco. Las especies de regiones templadas poseen tallas que oscilan de 1 a 10 cm, mientras que muchas especies tropicales y subtropicales del orden Scolopendromorpha alcanzan longitudes entre 20-30 cm (Lewis 1981).

El ciempiés gigante (*Scolopendra gigantea*) es la especie de mayor tamaño en la familia Scolopendridae alcanzando hasta 30 cm o más en casos excepcionales (González 2000). El plan corporal está dividido en dos partes, la cabeza y el tronco ambos incluidos en un exoesqueleto quitinoso, poseen un par de antenas de 17 segmentos y el cuerpo con 21 segmentos cada uno portando un par de patas (Cupul 2010), el primer par detrás de la cabeza está modificado en estructuras de inoculación de veneno conocidas como forcípulas, el último par está dirigido hacia atrás, posee espolones y procesos tarsales más desarrollados y no poseen función motriz (Lewis 1981).

El veneno de los escolopendromorfos es tóxico para la condición humana, y está compuesto por diversas sustancias de naturaleza protéica entre las que se encuentran serotonina, acetilcolina, histamina, lípidos, polisacáridos, enzimas como proteasas, hialurodinasas y esterases, este produce dolor intenso, edema, fiebre y en casos de envenenamientos serios, se evidencia debilidad, necrosis en el local de la mordida, eritema y daño renal agudo (Cazorla *et al.* 2012), sin embargo los casos de muerte en humanos son raros (Parrilla 2008). En Venezuela

se registraron 51 muertes por contacto traumático con *S. gigantea*, entre los años 2002 y 2009 (Granado 2014).

En este género la placa cefálica solapa la parte anterior del primer tergito, los espiráculos son triangulares, redondos o con forma de S y con opérculo, además las patas poseen espinas tarsales (Shelley 2002). En esta especie no existe dimorfismo sexual evidente además de la talla, los machos suelen ser más pequeños que las hembras, aunque esta apreciación varía en el hecho de que no es posible determinar la edad de los ejemplares, y un macho adulto puede perfectamente superar la talla de una hembra joven (Lewis 1981). En esta especie es posible identificar variación cromática entre individuos de diferentes regiones geográficas (González *et al.* 2000, Pilz *et al.* 2008).

Entre las herramientas taxonómicas más utilizadas para caracterizar las variaciones intraespecíficas está la morfometría geométrica (Fink 1990), la cual es el estudio de la covariación de la forma con factores subyacentes, siendo una técnica mediante la cual se describen diversas estructuras anatómicas y se cuantifican tamaños, formas y relaciones entre ellos con el objetivo de describir patrones de variación morfológicos intra e intergrupales, soportándolos con análisis estadísticos multivariados, análisis de componentes principales, de variables canónicas, función discriminante a grupos de variables cuantitativas, como largo, ancho, alto y ángulos (Toro *et al.* 2010).

La adquisición de datos ha sido siempre una parte importante de la biología sistemática, desde los inicios de la taxonomía se ha dedicado mucho esfuerzo en recopilar datos morfológicos de los organismos con el fin de darle sustento a las inferencias sistemáticas (Fink 1990). Con el avance de la estadística y la tecnología los aspectos descriptivos pasaron a ser cuantitativos y con el empleo de términos más complejos donde se comparan parámetros entre grupos y se establecen relaciones entre estos a fin de encontrar asociaciones que expliquen las diferencias encontradas (Toro *et al.* 2010).

La clase Chilopoda comprende muchas especies escasamente conocidas y la descripción morfológica se remite a los caracteres comunes en todas las especies o por lo menos en algunas de las más conocidas, en este caso han imperado numerosas denominaciones que hacen referencia a una misma estructura anatómica, por lo que Bonato *et al.* (2010) realizaron una propuesta de unificación de los términos empleados en la descripción morfológica de los ciempiés, aunque se mantiene el hecho de que las variaciones morfológicas no siempre son suficientes para discrepar entre taxones que se comparan a simple vista, en este particular la morfometría geométrica aporta información adicional que permite establecer semejanzas o diferencias significativas entre muestras utilizando métodos estadísticos robustos basados en los datos de la configuración de los puntos anatómicos de referencia en las estructuras evaluadas (Fink 1990).

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

Las escolopendras se encuentran entre los artrópodos menos estudiados tanto en Venezuela como a nivel global, y no se tiene información acerca de la variación cromática observada entre individuos de *Scolopendra gigantea* procedentes de diferentes regiones del país, de los cuales existen al menos dos morfotipos cromáticos diferenciables a simple vista, el morfo oscuro se encuentra restringido a las serranías del norte de Venezuela mientras que el morfo claro cuenta con una distribución más generalizada incluyendo las montañas pero en zonas más secas y de vegetación rala (Shelley & Kiser 2012), por lo que se plantea el uso de la morfometría geométrica como herramienta para evaluar si existen diferencias morfológicas entre ambos morfotipos cromáticos de esta especie, determinando cuáles estructuras son las más indicadas para establecer tales diferencias y de esta manera describir el efecto de tal separación a nivel ecológico y el papel que juegan las barreras naturales que están presentes en el área de distribución de *S. gigantea*, como la Cordillera de los Andes, el Sistema Coriano y la Cordillera de la Costa así como el factor altitudinal que estas

representan y que influyen en el clima y los hábitats disponibles en esas regiones de modo que no se conoce si existe una relación directa entre el hábitat y la variación cromática así como eventuales diferencias morfológicas que hayan sido desarrolladas por el ciempiés gigante en las diferentes regiones de su distribución en el país.

Los métodos morfométricos son herramientas alternativas que complementan la descripción de especies (Zelditch *et al.* 2004). En el caso de *S. gigantea*, a partir de análisis de la forma se pudieran diferenciar los dos morfotipos cromáticos conocidos en su área de dispersión y se pretende conocer si los resultados de este estudio permiten establecer el inicio de investigaciones adicionales que nos permitan evaluar la posible ocurrencia de procesos de especiación entre ambas variaciones, así como determinar si pudiera tratarse de distintas subespecies.

Por otra parte, el escaso dimorfismo sexual en esta especie motiva a emplear este método para probar si es efectivo para establecer diferencias externas entre individuos de diferentes localidades sin considerar el sexo de los especímenes, puesto que algunas estructuras típicas de los machos escolopendromorfos están específicamente ausentes o escasamente desarrolladas en *S. gigantea*.

4. JUSTIFICACIÓN.

Son pocos los estudios de morfometría realizados con Scolopendromorpha, particularmente en *S. gigantea*, esta especie tiene distribución amplia en nuestro territorio y en países vecinos por lo cual se han propuesto varias subespecies, entre ellas *S. g. insignis*, *S. g. prasinipes*, *S. g. gigas*, *S. g. epiléptica* y *S. g. robusta*, aunque están en desuso, fueron planteados como producto de la variación geográfica en cuanto a coloración. Los análisis basados en morfometría geométrica permitirían caracterizar eventuales variaciones morfológicas, ya que en estudios realizados con otros grupos de artrópodos particularmente insectos,

crustáceos y arácnidos los datos generados por esta herramienta han permitido la discriminación de taxones a nivel inter e intra poblacional.

En Venezuela esta especie se distribuye de forma generalizada al norte del Orinoco y en zonas forestadas al sur del mismo (González 2000) presentando variación cromática en las diferentes regiones que habita pudiendo ser desde colores claros pardo-amarillentos en regiones áridas o de vegetación rala hasta pardo oscuro o negro en las serranías del centro, oriente y tierras bajas al sur del país. Un estudio morfométrico de los tipos ecológicos presentes en diferentes regiones contribuiría a determinar si también existe variación morfológica, debido a su amplia distribución, que le ha permitido colonizar gran diversidad de ecosistemas, que van desde vegetación xerofítica hasta selvas pluviales (González 2000).

El hecho de que habite ecosistemas diferentes y geográficamente delimitados, considerando que se trata de un animal de hábitos sedentarios que establece poblaciones locales aisladas de otras poblaciones vecinas, representa un factor que ejercería como fuente de variación morfológica producto de procesos adaptativos (Siriwut *et al.* 2016). Los especímenes analizados en este estudio proceden de localidades separadas por barreras naturales como la cordillera de la costa y el sistema coriano que dan lugar a una diversa variedad de hábitats desde áridos a muy húmedos por lo cual se espera obtener datos que sustenten la existencia de diferencias morfológicas entre los morfotipos cromáticos más comunes.

Los ciempiés son animales venenosos que implican riesgos para la condición humana, y en años recientes estos problemas se han acentuado por el hecho de que se han establecido asentamientos humanos en zonas de dispersión natural del ciempiés, su mordida ocasiona dolor intenso, eritemas, fiebre y en casos serios fallas renales, también en menor medida la muerte del paciente, por lo tanto la escolopendra tiene importancia médica lo que ha llevado a implementar investigaciones toxicológicas del veneno escolopéndrico con el fin de describir su composición química y sus efectos sistémicos, lo que ayuda en el desarrollo de

antídotos, por lo tanto la correcta identificación de las especies y sus variaciones geográficas motivarían investigaciones acerca de si esta variación también involucraría cambios en la composición del veneno con el objetivo de desarrollar antídotos específicos (González 2000, Cazorla *et al.* 2012).

5. MARCO TEÓRICO.

5.1. BASES TEÓRICAS.

5.1.1. Aspectos generales de Scolopendromorpha.

La clase Chilopoda contiene aproximadamente 3500 especies distribuidas en cinco órdenes: Scutigleromorpha; Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, Geophilomorpha y Scolopendromorpha (Figura 1) siendo este último orden donde se encuentra incluida *S. gigantea*. El género *Scolopendra* es uno de los más llamativos, como se expuso anteriormente, es un depredador provisto de un par de telopoditos especializados con estructura interna hueca y punta cónica adaptados para inocular veneno, y de los que se vale para someter a su presa mediante diversas técnicas de cacería (Molinari *et al.* 2005).

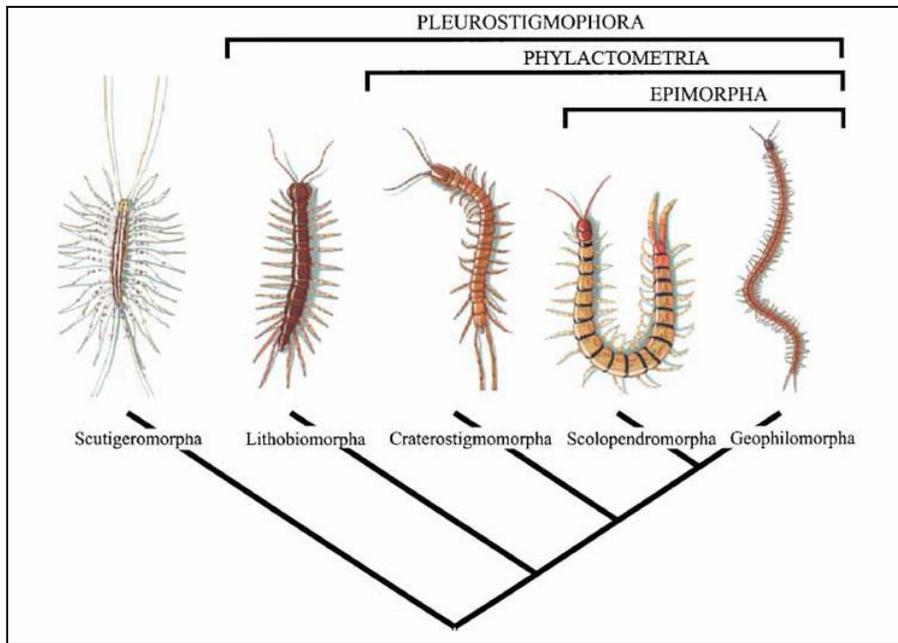


Figura 1: Ordenes de la clase Chilopoda y sus relaciones filogenéticas [Tomado de Dugon *et al.* (2012)].

Los ciempiés del género *Scolopendra* son de hábitos nocturnos y terrestres, aunque ocasionalmente se trepan a los árboles o alguna otra estructura inclinada o vertical, asociándosele con frecuencia a sectores poblados, llegando incluso a invadir viviendas humanas, por lo general se refugia en sótanos, baños, armarios y macetas (González *et al.* 2000), así como escondrijos entre escombros y materia orgánica en los jardines, atraídos por la presencia de presas potenciales como insectos y roedores (Cazorla *et al.* 2012). Todas las especies son carnívoras aunque algunas pueden tomar también materia vegetal (González *et al.* 2000).

Las escolopendras son organismos dioicos, de fecundación interna y ovíparos, la puesta consta de racimos de huevos elípticos de color amarillento translucido, que se mantienen unidos por una secreción pegajosa, los embriones también se mantienen adheridos por dicha secreción en una masa redondeada de aspecto rugoso (Lawrence 1947). Las hembras se enrollan alrededor de los huevos, manteniendo la parte ventral en contacto con ellos y separados del suelo, periódicamente desenrollan su cuerpo manteniendo la parte ventral hacia arriba y

girando la masa de huevos con la ayuda de sus patas caminadoras, en este movimiento acicala con su boca a los huevos que se encuentran superficialmente en la masa, proceso que toma alrededor de 10 minutos (Brunhuber 1969).

Recién eclosionan los juveniles no están completamente desarrollados y carecen de movilidad, durante esta etapa continúan los cuidados maternos, hasta que desarrollan solidez en su exoesqueleto, agudizan sus sentidos y puedan moverse por sí solos y dispersarse (Lawrence 1947). El desarrollo post-embriionario es de tipo epimórfico el cual consiste en que los juveniles al momento de eclosionar poseen el mismo número de segmentos y patas que los adultos y reciben cuidado materno durante las primeras etapas de su vida (Lewis 1981). Contrario al desarrollo anamórfico donde los juveniles al eclosionar poseen menos segmentos respecto a la forma adulta y se agregan en las mudas subsecuentes, en la puesta los huevos se mantienen dispersos individualmente y no tienen cuidado parental (Andersson 1978).

5.1.2. Taxonomía y distribución.

Los escolopendromorfos poseen 21 segmentos corporales, cada uno con un par de patas, también es característico del orden la presencia de ocelos agrupados en tétradas formando un rombo en los laterales de la placa cefálica cerca de la base de las antenas. El ciempiés gigante fue descrito por Linneo (1758) por lo que *S. gigantea* es el nombre binomial más antiguo en la familia Scolopendridae (Shelley & Kiser 2000). Entre los caracteres diagnósticos de *S. gigantea* se cuentan la presencia de una ranura transversal en el coxoesternón, placa cefálica con suturas longitudinales completas, los primeros 7-10 antenómeros escasamente hirsutos, marginación tergal comenzando en los segmentos 4-5, presencia de una o más espuelas dorsoapicales en la mayoría de los fémures y la ranura transversal procurvada del primer tergito (Lewis *et al.* 2005).

Muchas descripciones taxonómicas dentro de este orden son inadecuadas o insuficientes debido a que se han considerado pocos caracteres para definir formalmente a numerosos taxa (Minelli 1990), las dificultades surgen cuando las especies son descritas sobre la base de pocos especímenes o cuando las especies están ampliamente distribuidas o restringidas a pequeñas poblaciones en regiones geográficas remotas (Lewis 1981). Entre los caracteres de mayor importancia taxonómica en Scolopendridae se ha señalado al número de segmentos de las antenas, la forma y número de dientes coxoesternales así como la espinulación de las extremidades terminales (Lewis 1966).

En diversas oportunidades se ha señalado que varias especies en la familia Scolopendridae exhiben patrones de variación morfológica compleja que dificulta la discriminación específica (Jangi 1959; Lewis 1967), particularmente los individuos juveniles de todas las especies de escolopendridos difieren marcadamente de su forma adulta plenamente desarrollada, dichas diferencias incluyen un menor número de dientes coxoesternales, menos tergitos marginados y un mayor número de segmentos con suturas paramediales incompletas (Lewis 1967), e incluso se ha sugerido que algunas especies pequeñas sean de hecho formas juveniles de otras especies (Lewis 1968). Otro aspecto a tomar en cuenta al describir externamente a los escolopendridos es la recurrente variación cromática que se evidencia en muchas especies del genero *Scolopendra*, este factor también influye en la complejidad de la clasificación taxonómica y la identificación de taxones,

Por otra parte no hay dimorfismo sexual aparente entre los Scolopendromorpha, aunque los machos de algunas especies evidencian algún tipo de especialización en el último par de patas, como crestas y bordes planos espinosos a cada lado del fémur, prefémur y ocasionalmente la tibia, mientras que las hembras suelen ser más grandes que los machos y con menos procesos tarsales (Lewis 1981).

La *S. gigantea* se restringe al neotrópico, distribuyéndose desde el este de Panamá hasta el norte de Colombia y Venezuela incluyendo las islas de Margarita, Trinidad, Tobago, Curazao y Aruba (figura 2), y se extiende hacia el sur a través del piedemonte andino hasta el alto Orinoco y la cuenca amazónica. Los registros de islas Vírgenes, Haití, México y Honduras son atribuidos a importaciones humanas y errores de identificación, debido a que en los registros históricos solo se dispone de un individuo colectado en cada una de dichas áreas y la especie no parece haberse establecido en ninguna de ellas (Shelley & Kiser 2000).

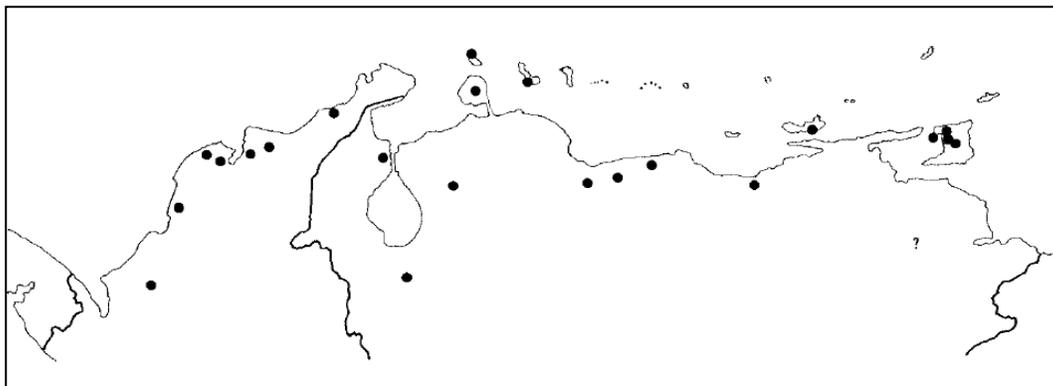


Figura 2: Distribución de *Scolopendra gigantea* al norte del Orinoco (el signo de interrogación se refiere a un registro en el Orinoco de ubicación exacta desconocida). Tomado de Shelley & Kiser (2000).

5.1.3. Morfometría geométrica.

El estudio morfológico de los organismos como herramienta de clasificación taxonómica se basaba inicialmente en la observación de determinadas estructuras de interés haciendo una descripción detallada de la misma y realizando la discriminación de los organismos en función de sus medidas lineales, mientras que la forma se consideraba una cualidad de la estructura y aunque se describía detalladamente no se analizaba cuantitativamente (Toro 2010), este método tradicional delimitaba los taxones basándose en patrones de no superposición de caracteres morfológicos, los cuales constaban de medidas lineales de estructuras consideradas relevantes a priori para la discriminación (Sites & Marshall 2004; Wiens & Servedio 2000).

La morfometría geométrica por su parte consta del análisis estadístico de la forma a partir de la configuración de los hitos morfológicos que la constituyen haciendo un ajuste del tamaño, la rotación y la posición de modo que la información obtenida se dispone en un contexto analizable matemáticamente, lo cual permite extraer y transmitir información acerca de la localización y magnitud de las variaciones morfológicas intra e inter grupales (Rohlf & Marcus 1993).

La morfometría utiliza datos obtenidos a partir de medidas cuantitativas de estructuras definidas previamente para la realización del análisis, llevando a la descripción de las variaciones existentes dentro y entre muestras de tales estructuras, el desarrollo de las técnicas morfométricas aplicadas en biología tuvieron lugar durante el siglo XX, con el objetivo de caracterizar el cambio morfológico de los organismos como resultado del crecimiento, tratamiento experimental o cambios evolutivos (Rohlf & Marcus 1993), en este sentido la morfometría geométrica capta la mayor cantidad de información biológica en un menor número de variables tomadas sobre la estructura anatómica que se va a estudiar, lo cual resulta en un mayor poder estadístico para evaluar visual y analíticamente las diferencias de conformación de las estructuras biológicas (Rohlf & Marcus 1993).

Entre los escolopendromorfos, es posible separar estructuras de valor taxonómico, cuya morfología es variable entre especies reconocidas y también manifiestan heterogeneidad intraespecífica entre poblaciones distanciadas geográficamente o bien entre diferentes grupos etarios como producto del desarrollo (Shelley & Kiser 2000; Pilz *et al*, 2008; González *et al*, 2000; Lewis *et al*, 2005). Las características más importantes en taxonomía de escolopendromorfos provienen principalmente de los primeros tres tergitos y el tergito terminal (figura 3) ya que en todas estas estructuras se manifiesta variabilidad intraespecífica, destacando el coxoesternón, los prefémures y las garras apicales, así como las espuelas de las patas cursoriales (Lewis *et al*. 2005; Shelley & Kiser 2000), la

presencia de espuelas tarsales también es un carácter clave (Schileyko 2006) puesto que están ausentes en algunos linajes.

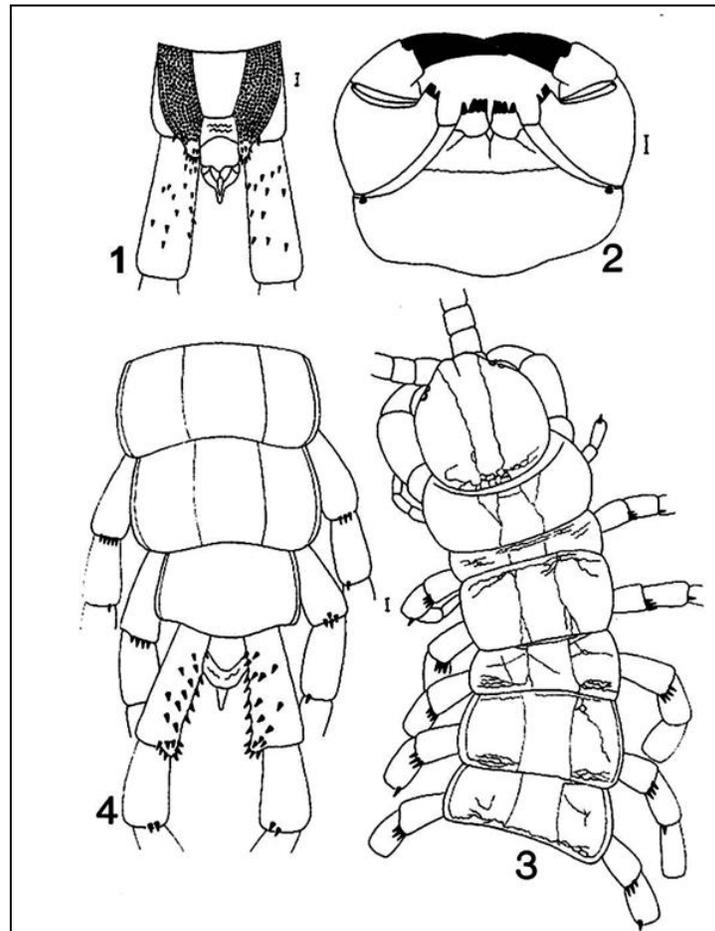


Figura 3: Caracteres morfológicos de relevancia taxonómica en Scolopendromorpha. 1) Tergito genital y últimos prefémures. 2) Coxoesternón y forcípulas. 3) Placa cefálica y primeros 6 tergitos. 4) tergitos caudales y prefémora de los tres últimos pares de patas [Tomado de Shelley & Kiser (2000)].

El método más utilizado en la actualidad es el de morfometría geométrica de hitos morfológicos, los cuales se definen como puntos en el espacio abarcado por la estructura anatómica de interés y llevan asignado un nombre, por ejemplo la intersección de suturas craneales u otros que hayan sido definidos por el operador.

Los datos obtenidos con este método describen numéricamente al conjunto de hitos representativos de la forma geométrica de la estructura, tales datos corresponden a las coordenadas cartesianas correspondientes a cada hito, (x, y) en proyecciones bidimensionales o (x, y, z) en proyecciones tridimensionales (Bookstein 1991).

Las coordenadas constituyen los datos primarios que serán sometidos al análisis estadístico y son obtenidas a partir del análisis generalizado de Procrustes el cual consiste, en este sentido la elección de los hitos morfológicos representa una etapa inicial importante, puesto que de ello depende la confiabilidad del resultado, la cantidad de información obtenida y su implicación biológica en las variaciones observadas (Zelditch *et al.* 2004).

Es importante la forma de la estructura que se define con los hitos, se requiere que los hitos sean dispuestos en estructuras homólogas cuyas semejanzas subyacentes se deben a que se derivaron de una estructura ancestral común (Gilbert 2003). Los hitos deben ser discretos, es decir diferenciables de estructuras en su entorno, lo cual facilita que las interpretaciones tengan sentido biológico (Toro *et al.* 2010).

Debe existir consistencia entre las formas en estudio evitando que sean radicalmente distintas ya que esto genera problemas en el álgebra del análisis como consecuencia de las alteraciones en la configuración de los hitos que integran dichas formas (Bookstein 1996). Verificándose además que los hitos empleados hagan una cobertura adecuada de la estructura, de lo contrario se perdería información, de forma análoga la utilización de muchos hitos puede llevar a resultados poco confiables si la muestra es pequeña, en este sentido se recomienda que la muestra sea tres veces mayor a la cantidad de hitos (Monteiro *et al.* 2002).

El concepto de homología está relacionado a las características anatómicas donde se colocará un hito, la tipología de los mismos se basa en la localización de los puntos así como en la información que pueden brindar respecto a la morfología (Zelditch *et al.* 2004). En este sentido se diferencian tres tipos de hito:

Hito tipo I: Se ubican en la intersección de tres estructuras, centros de estructuras muy pequeñas, intersecciones de curvas por ejemplo intersección de suturas craneales y pequeños forámenes, este tipo permite observar de manera más precisa el efecto de procesos biológicos como el crecimiento por lo tanto es el tipo de hito que debería predominar al diseñar el mapa de homologías (Toro *et al.* 2010).

Hito tipo II: corresponde a los que se ubican en curvaturas máximas, valores extremos donde se aplican fuerzas biomecánicas, como los molares, por su ubicación no ofrecen información acerca del comportamiento del hito (Toro *et al.* 2010).

Hito tipo III: Son de valores extremos, definidos por estructuras distantes, gran parte de los hitos empleados en morfometría tradicional corresponden a este tipo, miden diámetros, largos máximos y constructos geométricos, se refieren a tamaños, por lo que tienen la desventaja de que existe poca información acerca de la forma pura del organismo (Toro *et al.* 2010).

Para obtener una idea de los cambios de la forma se emplea la inspección visual a través de la función de lámina delgada que corresponde a una función de interpolación que permite representar cambios entre una forma y otra como distorsión continua, y se basa en la metáfora de una placa de metal infinitamente delgada donde se encuentra localizada una configuración de hitos. Según Bookstein (1991), si se desea transformar la forma definida por esta configuración en otra, habría que sobreponer los hitos homólogos de ambas placas, manteniendo una fija, como resultado la placa base se deforma y ocurrirá en mayor medida cuanto más diferentes sean las formas comparadas, las variables

de la forma obtenidas pueden ser sometidas a análisis estadísticos convencionales (Zelditch *et al.* 2004).

5.2. ANTECEDENTES.

La mayoría de los trabajos en morfometría realizados en taxa de artrópodos, corresponden a insectos y arácnidos, en este particular se menciona el trabajo realizado por Calle *et al.* (2008) en el cual se implementa la morfometría geométrica para discriminar entre once especies de mosquitos *Anopheles* utilizando 12 puntos anatómicos de las alas, generando las coordenadas para el análisis generalizado de Procrustes y aplicando estadística univariada y multivariada, concluyendo que la mayoría de las especies pueden diferenciarse exitosamente mediante esta técnica como apoyo a las claves convencionales.

Soto *et al.* (2007) emplearon morfometría geométrica, para demostrar si existían variaciones adaptativas de triatomíneos hembras y machos domiciliarios respecto a la población peridomiciliaria, se utilizaron 12 hitos morfológicos de las alas, y no se encontraron diferencias significativas de la variable tamaño ni de la conformación de las alas entre individuos de los ambientes domiciliario y peridomiciliario, concluyendo que no se evidencia que esta especie este desarrollando adaptaciones al domicilio.

Bechara & Liria (2012) determinaron separación completa de las especies de Buthidae (Escorpionida) por medio de tricobotrias dorsales en la patela del pedipalpo. Las placas delgadas permitieron la visualización de la compresión horizontal del esternón en las especies de Buthidae y compresión vertical en la de Scorpionidae, demostrando la utilidad de la morfometría geométrica en la discriminación de especies en escorpiones, y concluyen que la herramienta es de gran utilidad en la discriminación de especies en artrópodos.

En ciempiés los estudios morfométricos corresponden mayormente a otras especies dentro del orden Scolopendromorpha siendo *S. gigantea* la menos referenciada por los diversos autores, sin embargo Minelli (1990), Lewis *et al.* (2005) y Bonato *et al.* (2010) coincidieron en unificar la terminología de las diferentes estructuras anatómicas claves para la identificación de especies, con el objetivo de concretar avances en anatomía comparada de quilópodos puesto que los investigadores utilizan términos diferentes para referirse a estructuras equivalentes o similares, consecuentemente la terminología se hacía heterogénea, redundante y en ocasiones ambigua.

Usualmente en este grupo la variación geográfica más evidente observable a simple vista es la coloración. Oeyen *et al.* (2014) registraron variación cromática en poblaciones de *Scolopendra cingulata* de Port Lagos, Grecia, uno de los morfotipos presentaba patas rojas con tronco negro y el otro patas amarillas con tronco pardo oliváceo, y determinaron que se trataba de un caso de variación simpátrica, de manera similar a lo reportado por Siritwut *et al.* (2016) para *S. dehanni* en Tailandia (sudeste de Asia) y Lewis (1968) para *S. amazonica* en Nigeria (África).

En Venezuela, González (2000) realizó por primera vez la caracterización morfológica de diez especies del género *Newportia* (Scolopendromorpha: Cryptopidae) colectados en sus respectivas localidades típicas (Figura 4) y realizó la discriminación mediante la morfología del coxoesternón, los prefémures de las patas anales, y el patrón de suturas y surcos de los primeros tres tergitos, González (2000), también describió cinco especies nuevas del género *Cormocephalus* (Scolopendromorpha: Scolopendridae) para Venezuela, en donde utilizó los mismos caracteres morfológicos que en el estudio con *Newportia*, para discriminar entre las diferentes especies.

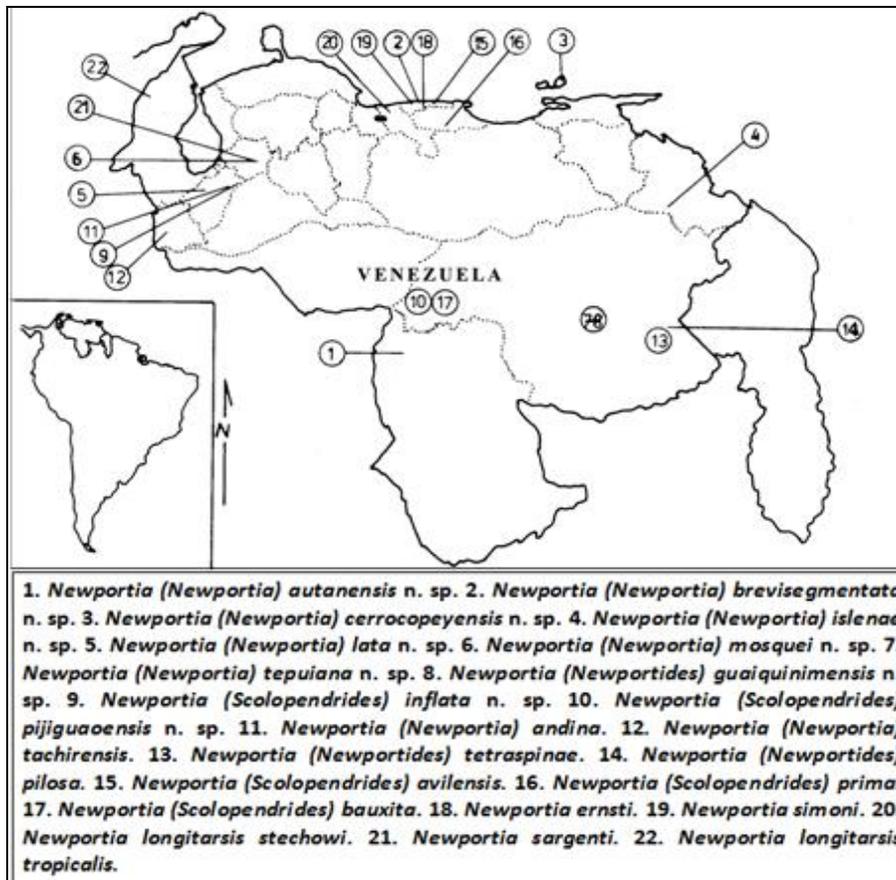


Figura 4: Localidades típicas de las nuevas especies del género *Newportia* [tomado de González (2000)].

Por su parte Pilz *et al.* (2008) describieron mediante morfometría clásica a dos especies del género *Lithobius* siguiendo el patrón de caracteres de importancia taxonómica del orden Scolopendromorpha, también utilizaron como carácter el complejo coxoesternón-forcípulas, además del 15mo par de patas de los machos y el patrón de formas de los primeros 3 escleritos, entre otros caracteres morfológicos, logrando diferenciar ambas especies, además de los perfiles ecológicos bien diferenciados de ambos taxones en el que uno de ellos (*L. glacialis*) habita por encima de los 1300m en Los Alpes mientras que *L. mutabilis*, se encuentra en tierras bajas.

Schileyko (2006), propuso las espuelas tarsales como carácter taxonómico, en su investigación determinó que esta estructura es de gran variación

intraespecífica en el género *Otostigmus*, y también les llevó a concluir que *Roda calcarata* (Pocock 1891) es sinónimo de *Scolopendropsis bahiensis* (Brandt 1841).

Otros caracteres de importancia taxonómica fueron propuestos por Edgecombe & Koch (2009), a partir de estructuras de la cámara preoral y el esófago proximal con el fin de incrementar la cantidad de caracteres utilizados en filogenia morfológica además de los ya tradicionales, determinaron que diferentes estructuras peristomáticas (epifaringe e hipofaringe) contribuyen con hasta 16 caracteres de importancia taxonómica, además de 13 nuevos caracteres a partir de la molleja ubicada en el extremo distal del esófago de los Scolopendromorpha.

Dugon *et al.* (2012) Estudiaron la variación y especialización del aparato forcípular de todos los órdenes integrantes de la clase Chilopoda, mediante análisis morfométricos y microscópicos de la estructura, haciendo énfasis en la novedad evolutiva que significó esta modificación apendicular característica del grupo, este estudio representa un aporte a los análisis filogenéticos que sostienen la hipótesis de que los actuales escutigermorfos representan el estado más primitivo de la clase Chilopoda.

Con base en los antecedentes presentados, haciendo énfasis en los caracteres morfológicos externos más importantes de los quilópodos así como su variación cromática y en el uso de morfometría geométrica para analizar y comparar estructuras externas diagnósticas de diversos grupos artrópodos como insectos y arácnidos, se plantea el uso de esta herramienta para realizar una comparación de dos morfotipos cromáticos de *Scolopendra gigantea* presentes en Venezuela, tomando como estructuras externas relevantes las forcípuas, el coxoesternon y los prefémures terminales.

6. OBJETIVOS.

6.1. OBJETIVO GENERAL

Diferenciar entre dos morfotipos cromáticos de *Scolopendra gigantea* mediante morfometría geométrica a partir de muestras de museo procedentes de diversas localidades de Venezuela.

6.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Describir la morfología general de los individuos adultos de ambos morfotipos cromáticos, con especial énfasis en las estructuras de las forcípuas, el coxoesternón y el último par de prefémures.

Analizar la conformación de las forcípuas, coxoesternón y el prefémur del último par de patas de los dos morfotipos cromáticos de *S. gigantea*, mediante morfometría geométrica.

Comparar los dos morfotipos cromáticos de *S. gigantea*, mediante el análisis de las formas de las forcípuas, coxoesternón y prefémur.

Describir y comparar la distribución geográfica y hábitats naturales de ambos morfotipos cromáticos en Venezuela.

7. MATERIALES Y MÉTODOS.

7.1. MATERIAL BIOLÓGICO.

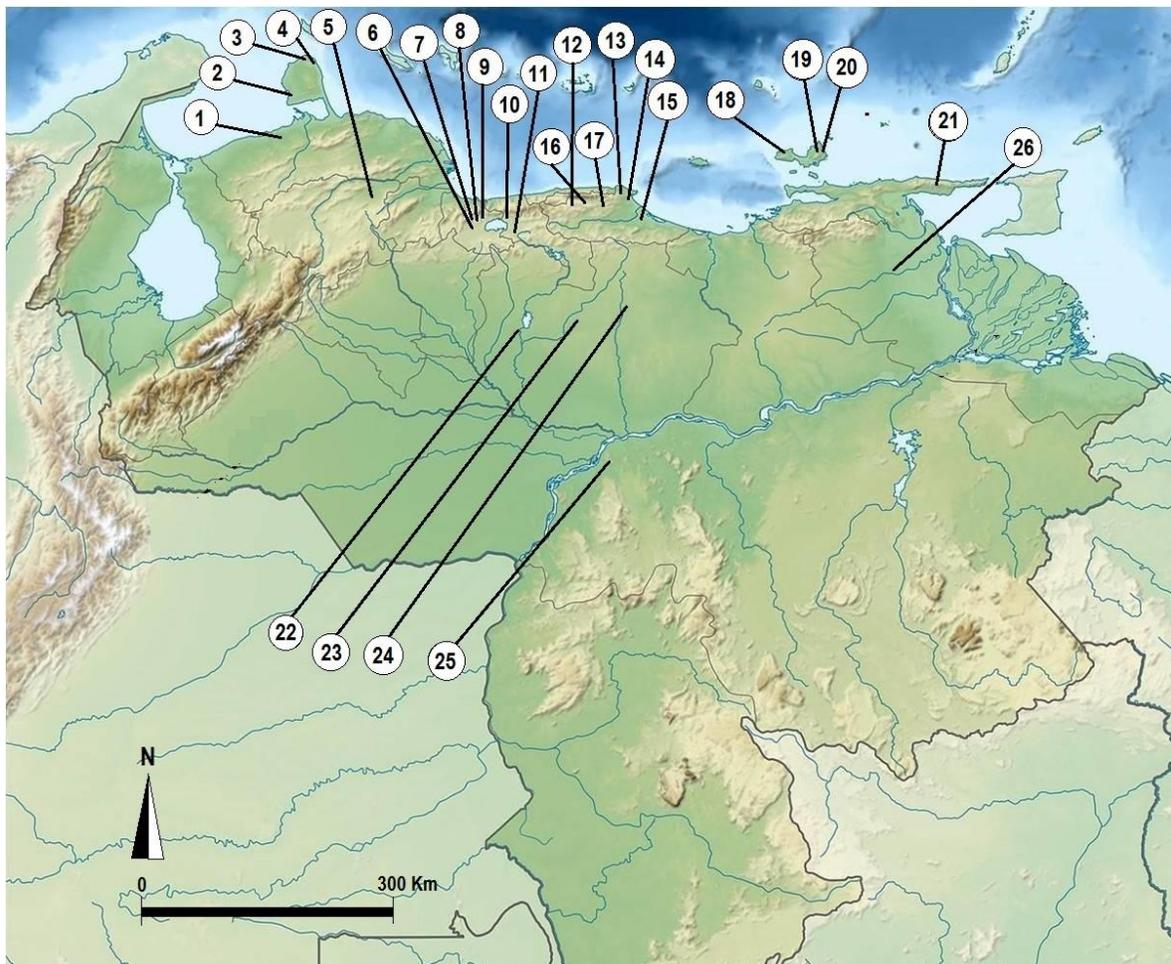
Se emplearon 36 ejemplares adultos de *Scolopendra gigantea* depositados en el MIZA (Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Maracay, Estado Aragua) los cuales fueron colectados entre 1984 y 2010 en 23 localidades además de otros 8 ejemplares de 4 localidades colectados entre 2013 y 2016 pertenecientes a la colección de docencia del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias y Tecnología (Figura 6). La selección de la muestra se realizó sobre la base de que las estructuras de interés no estuvieran afectadas físicamente por el tiempo de preservación, sin embargo algunos ejemplares depositados en el MIZA presentaban daño mecánico en las forcípulas y/o ausencia de los prefémures y fueron omitidos del análisis.

Los especímenes fueron clasificados según su variación cromática en dos morfotipos, siendo el “morfotipo 1” aquellos de coloración parda en el tronco y los apéndices, incluyendo las antenas, de tono parduzco amarillento claro con un patrón de franjas levemente marcado, mientras que los ejemplares del “morfotipo 2” se caracterizaron por tener el tronco pardo negruzco a negro sólido hasta los segmentos antenulares, con patas amarillas definitivamente barreteadas de negro (Figura 5), luego de realizar dicha clasificación se obtuvieron 32 ejemplares del morfotipo 1 (28 del MIZA y 4 de la FACYT) y 12 del morfotipo 2 (8 del MIZA y 4 de la FACYT).



Figura 5: Variación cromática en *S. gigantea*: Morfotipo 1 (Izquierda), Morfotipo 2 (Derecha). [Imágenes tomadas de Granado (2014)].

Las estructuras analizadas fueron la forcípula derecha, el coxoesternón, y el prefémur terminal derecho (Figuras 2 y 7), el criterio para seleccionar estas estructuras y los hitos a evaluar en estas se basaron en los estudios de González (2000) y Pilz *et al.* (2008), ninguna de las estructuras fue disectada puesto que su ubicación y posición anatómica facilitaban la captura de la información requerida, el análisis se realizó sin considerar los sexos debido a la poca disponibilidad de ejemplares en las colecciones y la ausencia de dimorfismo sexual en esta especie.



Falcón: 1- El recreo; 2- Punto Fijo; 3- Las Cumaraguas; 4- Piedras negras. **Lara:** 5- El Paují. **Carabobo:** 6- Valencia; 7- Naguanagua; 8- San Diego; 9- San Joaquín. **Aragua:** 10- Maracay; 11- Villa Mercedes. **Miranda:** 12- Araira; 13- Pueblo Seco; 14- Higuerote; 15- Tacarigua; 16- Matoral; 17- Río Negro. **Nueva Esparta:** 18- Macanao; 19- La Asunción; 20- Cerro matasiete. **Sucre:** 21- Península de Paria. **Guárico:** 22- Calabozo; 23- Las Mercedes; 24- Valle de la Pascua. **Bolívar:** 25- Los Pijiguaos. **Monagas:** 26- El Hueso.

Figura 6: Localidades de procedencia de los especímenes de *S. gigantea* incluidos en la muestra (la posición exacta de las localidades de colecta es relativa).

7.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO.

Se tomaron fotografías de las forcípulas, coxoesternón (en perspectiva ventral) y prefémures (en perspectiva dorsal) de los 44 individuos seleccionados, para ello se utilizó una cámara digital Canon Powershot A540 adaptada a un

trípode ajustable para mantener una distancia constante entre las tomas, la cual fue de 15 cm entre la superficie del espécimen y la lente del objetivo de la cámara y se colocó una referencia de escala de papel milimetrado, este procedimiento se realizó en las instalaciones de las instituciones respectivas donde se encuentran depositados los especímenes. En virtud de que ambos recintos no contaban con las mismas condiciones lumínicas este factor fue corregido ajustando el brillo y contraste de las fotografías con *Microsoft Picture Manager*.

Las imágenes obtenidas fueron exportadas al programa TpsUtil (Bookstein 1991) para la creación del archivo Tps que a su vez fue exportado a TpsDig (Bookstein 1991) donde se realizó el marcaje de los hitos morfológicos a utilizar en el análisis, los cuales se señalan en la figura 7 y se describen en la tabla 1.

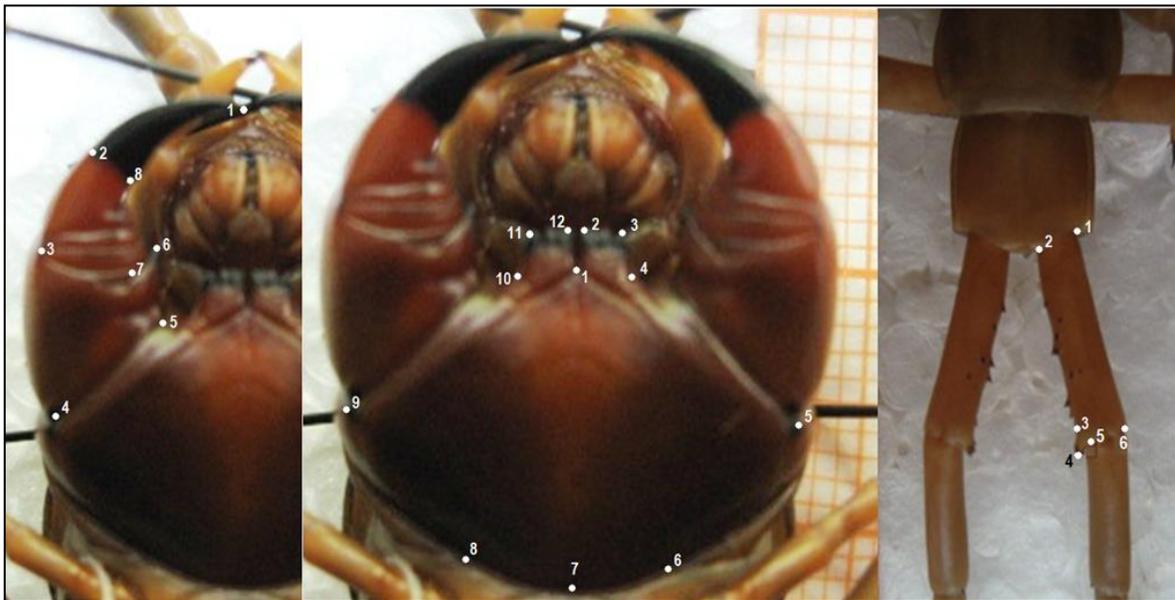


Figura 7: Hitos morfológicos a utilizar en el análisis morfométrico de *S. gigantea* en el coxoesternon (izquierda), prefémur terminal (centro) y forcípula (derecha). Imágenes de un espécimen del morfotipo 1 procedente de Punto Fijo, Estado Falcón.

Tabla 1: Descripción de los puntos anatómicos de referencia utilizados en *S. gigantea* para el análisis morfométrico.

Estructura	Hito	Tipo	
Forcípula	1	Extremo del pretarso	I
	2	Base externa del pretarso	II
	3	Intercepción externa de la tibia y el tarsungulum	I
	4	Intercepción del trocanteroprefémur y el cóndilo coxoesternal	I
	5	Intercepción del trocanteroprefémur y coxoesternón	I
	6	Base interna del proceso trocánteroprefemoral	I
	7	Intercepción interna de la tibia y el tarsungulum	I
	8	Base interna del pretarso	II
Coxoesternón	1	Extremo bajo del diastema	I
	2	Ápice interno de la placa dentada izquierda	I
	3	Ápice externo de la placa dentada derecha	I
	4	Base externa de la placa dentada izquierda	I
	5	Cóndilo coxoesternal izquierdo	I
	6	Intercepción del coxoesternon, collar y coxa del segundo esternito lado izquierdo	I
	7	Extremo distal de la hendidura media	I
	8	Intercepción del coxoesternon, collar y coxa del segundo esternito lado derecho	I
	9	Cóndilo coxoesternal derecho	I
	10	Base externa de la placa dentada derecha	I
	11	Ápice externo de la placa dentada derecha	I
	12	Ápice interno de la placa dentada derecha	I
Prefémur	1	Base externa del prefémur	I
	2	Base interna del prefémur	I
	3	Base anterior de la espuela prefémoral	I
	4	Ápice de la espuela prefémoral	I
	5	Intercepción de la base interna de la espuela prefémoral y fémur	I
	6	Intercepción externa del prefémur y fémur	I

Luego del marcaje de los hitos se procedió al análisis general de Procrustes mediante el programa *Integrated Morphometrics Package* (IMP7) (Sheets 2004) el cual consiste en una superposición de cada estructura haciendo el mejor ajuste posible de todos los hitos, este procedimiento elimina los efectos del cambio

isométrico al dividir cada configuración por su tamaño centroide o configuración promedio resumiendo así la variación presente en la muestra.

Para cada una de las estructuras estudiadas con el programa IMP7, la variación asociada a los efectos de posición, orientación y escala es eliminada mediante la sobreposición generalizada de Procrustes, luego de este análisis se obtienen las matrices de datos para realizar las pruebas estadísticas, dicha matriz consta de los datos correspondientes a las deformaciones relativas (*Relative Warps*) que representan el arreglo geométrico de los hitos morfológicos en cada una de las estructuras (forcípulas, coxoesternón y prefémures) expresados en coordenadas cartesianas, esta matriz incluye además la estimación del tamaño centroide.

Para la descripción morfológica de los grupos se utilizó morfometría clásica, para ello las fotografías fueron exportadas al programa *Imagetool* (Wilcox *et al.* 2002), donde se realizó la medición lineal de las estructuras de interés, tomando en cuenta las dimensiones longitudinales y transversales usualmente variables de forma intraespecífica en los escolopendromorfos (Figura 8), este procedimiento se llevó a cabo con el fin de determinar los estadísticos descriptivos de la muestra y caracterizar la morfología general de ambos morfotipos.

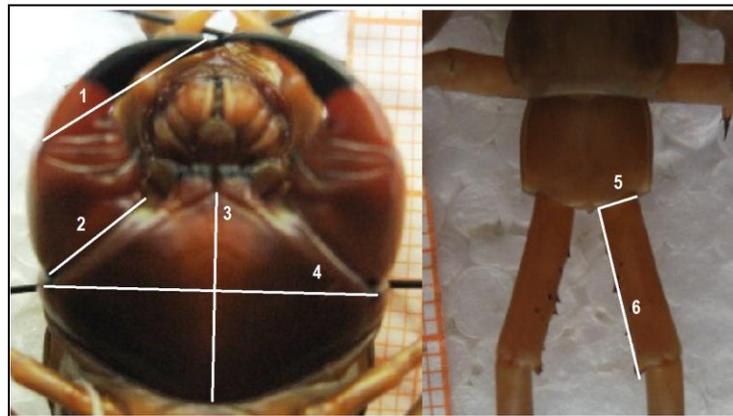


Figura 8: Esquema de las mediciones lineales realizadas en ambos morfotipos de *S. gigantea*: 1) Longitud del tarsungulum; 2) Ancho basal del trocánter; 3) Longitud del coxoesternon; 4) Ancho del coxoesternón; 5) Ancho basal del prefémur; 6) Longitud del prefémur. (Especimen del morfotipo 1 procedente de Punto Fijo, Estado Falcón).

7.3. HERRAMIENTAS DE ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Para la comparación morfológica se procedió a evaluar el cumplimiento de los supuestos estadísticos de normalidad y homogeneidad de varianza de las medidas realizadas en las tres estructuras, una vez que fueron verificados los supuestos, ambos grupos fueron comparados con una prueba ANOVA.

Se utilizó el programa Past (Hammer *et al.* 2001) para el análisis de los datos obtenidos en IMP7 y para la obtención de las placas delgadas o mallas de deformación (*Thin-plate spline*). Se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para la comparación del tamaño centroide de las muestras y el análisis multivariado de componentes principales (ACP) para los *relative warps*.

8. RESULTADOS.

8.1. DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS.

El conjunto de medidas realizadas para ambos grupos (Figura 8) fueron relativamente similares observándose poca variación entre las mismas, algunos ejemplares con medidas atípicas respecto a los demás correspondían principalmente a ejemplares en rangos mínimos o máximos de tamaño más que a diferencias anatómicas intra o intergrupales, sin embargo en ambos grupos tales medidas se ajustaron a la normalidad (Shapiro-wilk: 0,85; $p>0,05$) y presentaron homogeneidad de varianza (Levene: 0,75; $p>0,05$).



Figura 9: Primer plano del aparato forcípular (Coxoesternon + Forcípulas) de *S. gigantea* [Derecha: morfotipo 1 (Valle de la Pascua, Estado Guárico). Izquierda: morfotipo 2 (San Joaquín, Estado Carabobo)].

Tras el cumplimiento de los supuestos estadísticos de la prueba ANOVA respectiva para cada conjunto de datos métricos no se hallaron diferencias significativas entre los grupos (F de Welch: 0,61; $p > 0,05$), a pesar de estar bien diferenciados considerando la coloración. Los datos obtenidos respecto a las dimensiones lineales no aportan indicios de diferenciación morfológica entre los grupos ya que para cada conjunto de medidas estas mostraron un solapamiento marcado destacando la distribución similar de los datos (Figura 10).

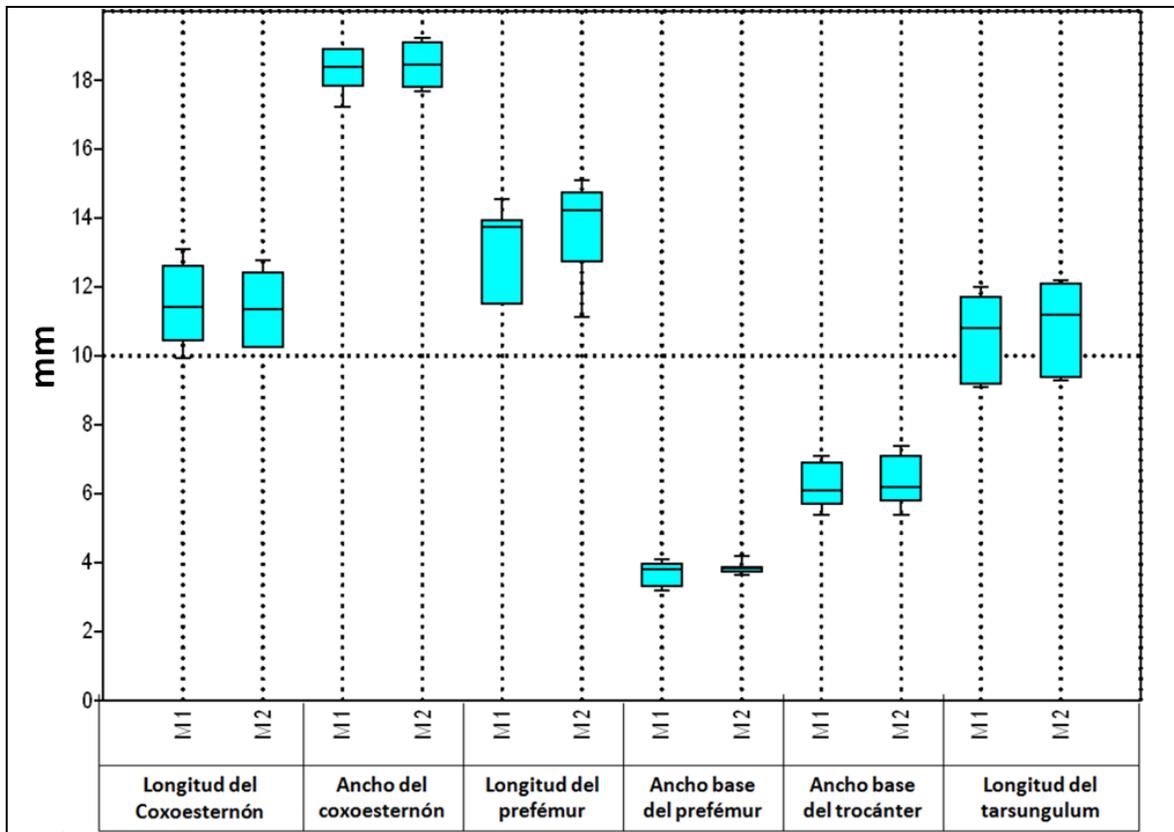


Figura 10: Representación gráfica de los estadísticos descriptivos para las medidas lineales (en milímetros) de las estructuras evaluadas en *S. gigantea*. (M1: Morfotipo 1; M2: Morfotipo 2).

8.2. TAMAÑO CENTROIDE.

Se muestra la representación grafica del tamaño de los especímenes de ambos morfotipos, comparando los tamaños centroides obtenidos con el programa IMP7 de cada una de las estructuras evaluadas: Forcípulas (figura 11), Coxoesternon (figura 12) y prefémures (figura 13). Se evidenció que los intervalos obtenidos en cada muestra mostraron un alto nivel de solapamiento con una mayor varianza observada en las forcípulas de ambos morfotipos (Figura 11), con desplazamiento de la media hacia valores mínimos, para el caso del coxoesternon y los prefémures (Figuras 12 y 13 respectivamente) la varianza fue reducida pero manteniéndose el solapamiento de los tamaños en ambos morfotipos, consecuentemente no se hallaron diferencias significativas en la comparación de

los tamaños centroides de las estructuras consideradas en las muestras estudiadas (Kruskall-Wallis: 0,75; $p>0,05$ para las forcípulas, 0,41; $p>0,05$ para el coxoesternón y 0,47; $p>0,05$ para los prefémures).

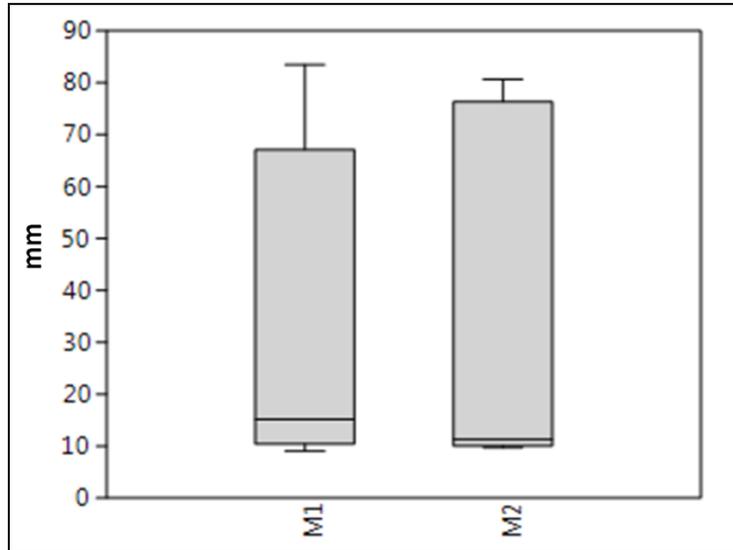


Figura 11: Representación gráfica del tamaño centroide (mm) correspondiente a las forcípulas de ambos morfotipos de *S. gigantea* (M1: Morfotipo 1; M2: Morfotipo 2).

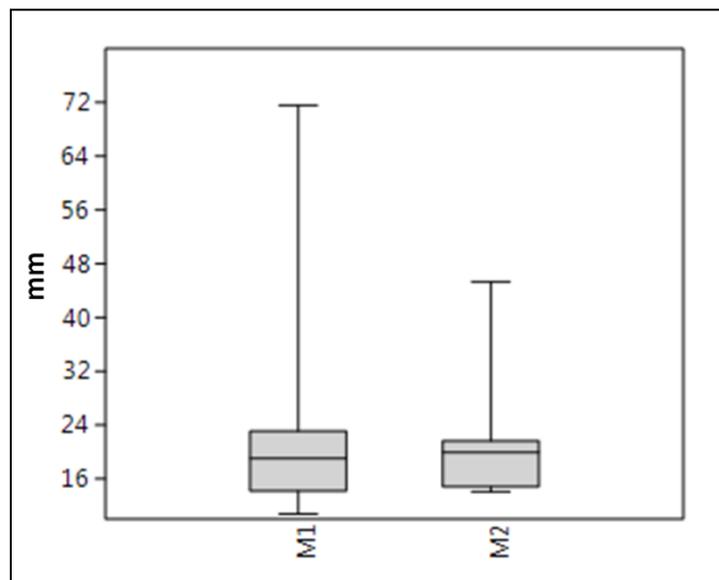


Figura 12: Representación gráfica del tamaño centroide (mm) correspondiente al coxoesternon de ambos morfotipos de *S. gigantea* (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

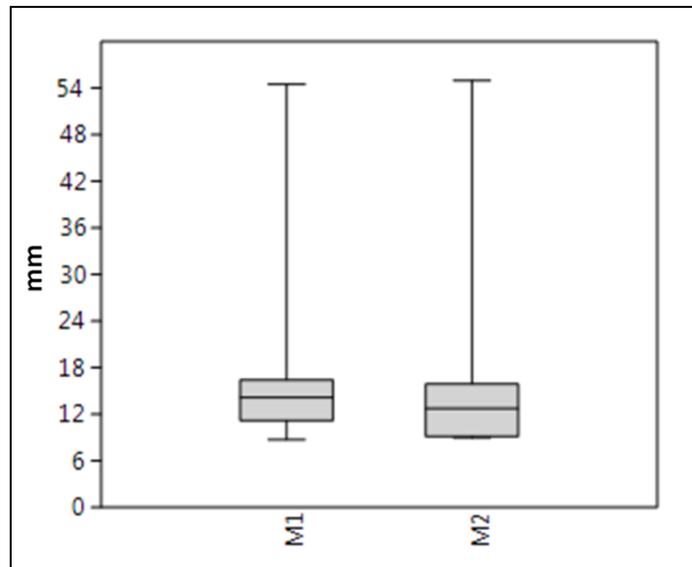


Figura 13: Representación gráfica del tamaño centroide (mm) de los prefémures en ambos morfotipos de *S. gigantea*. (M1: Morfotipo1; M2: Morfotipo 2).

8.3. DEFORMACIONES RELATIVAS.

El análisis de componentes principales dio como resultado que no hay diferencias entre las variables de conformación de las estructuras anatómicas consideradas, donde las variables definidas en cada muestra aparecen solapadas, manteniéndose la tendencia observada en la comparación de los tamaños centroides.

En las figuras 14, 15 y 16 se representa gráficamente la dispersión de las variables respecto a los componentes 1 y 2, obteniéndose que para las forcípulas (Figura 14) los primeros dos componentes explicaron el 72,78% de la varianza del sistema. Los prefémures (Figura 16) registraron el 67,54% de varianza explicada. Mientras que para el coxoesternón (Figura 15) el sistema explicó 59,22% siendo este el valor más bajo de varianza explicada en las estructuras comparadas.

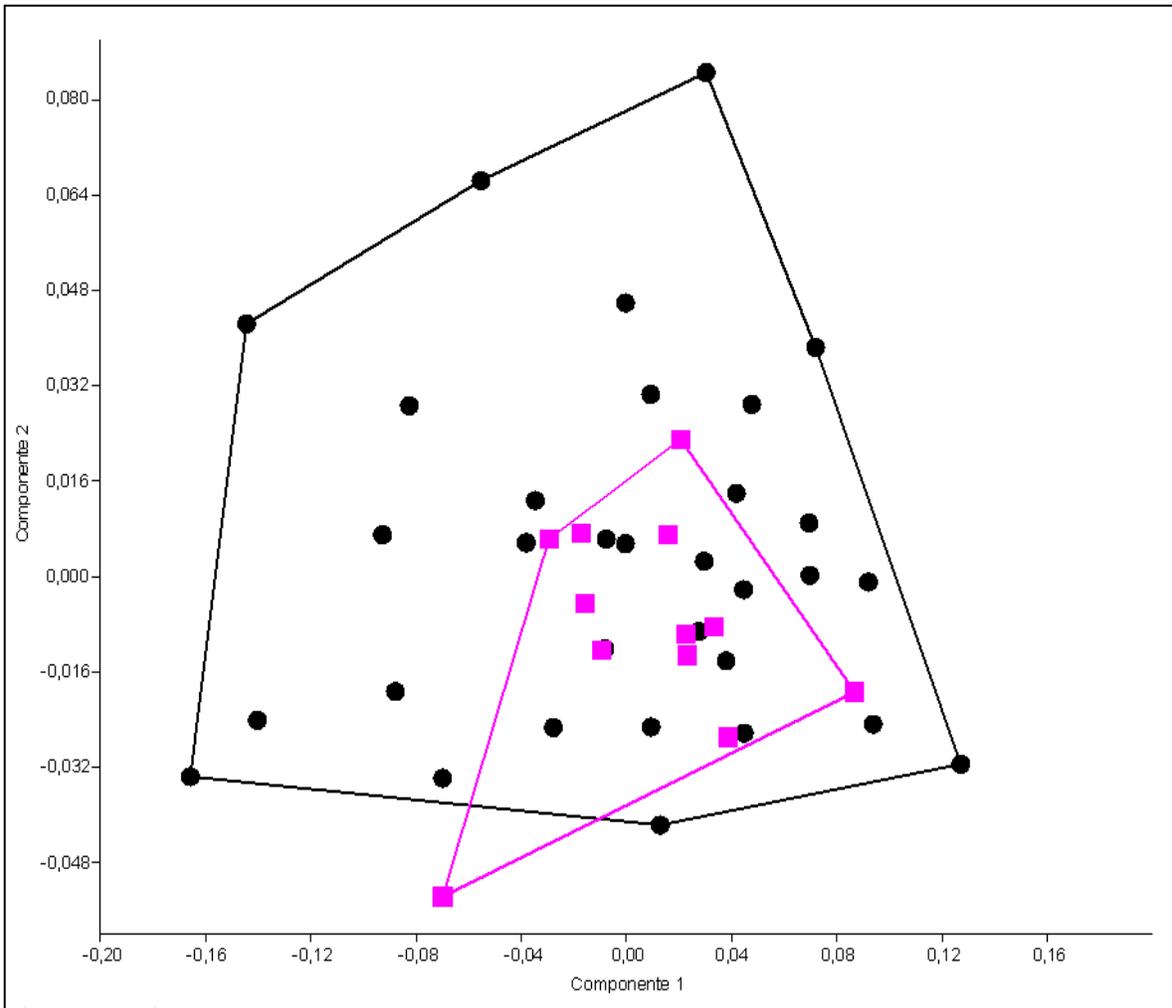


Figura 14: Análisis de componentes principales de las deformaciones parciales en las forcípidas de ambos morfotipos de *S. gigantea* (Círculos: Morfotipo 1; Cuadros: Morfotipo 2).

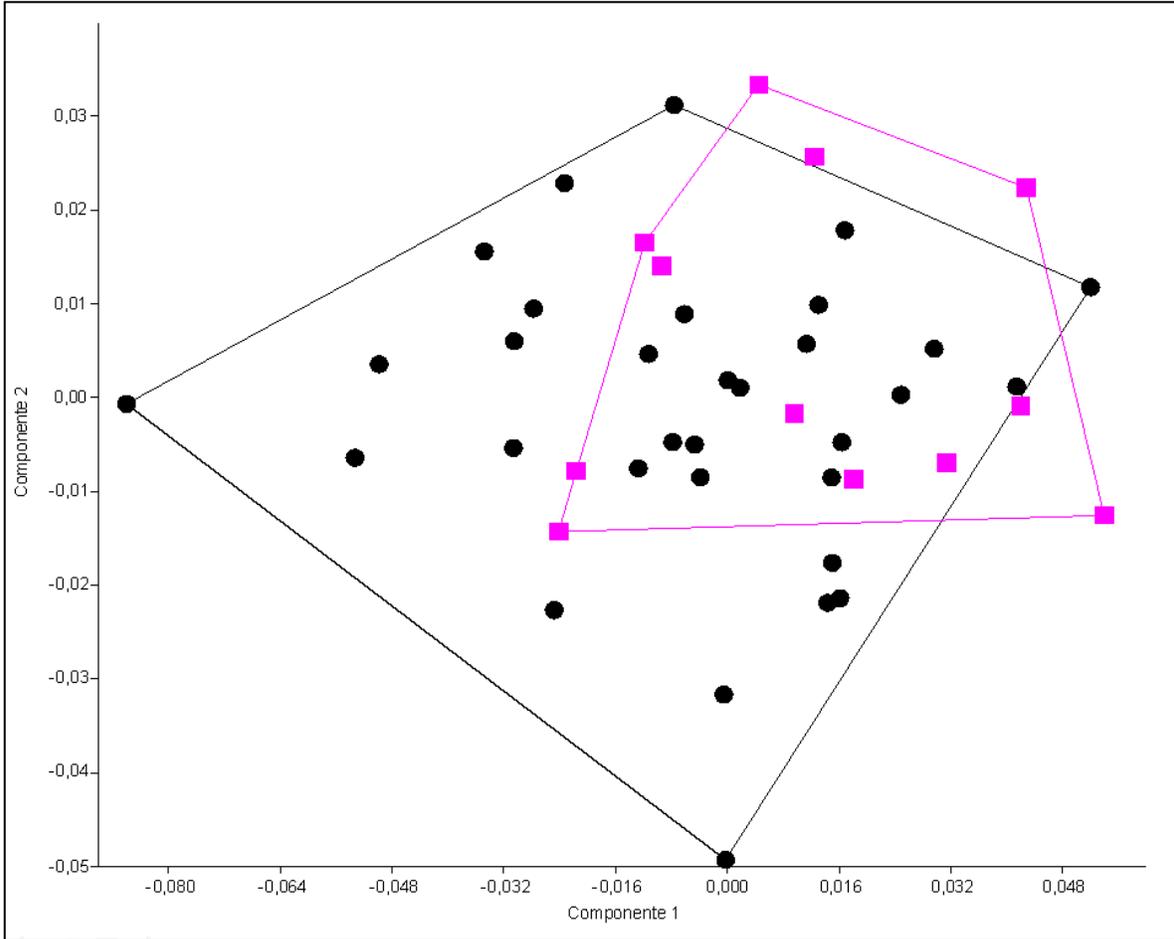


Figura 15: Análisis de componentes principales para las deformaciones parciales en el coxoesternon de ambos morfotipos de *S. gigantea* (Círculos: Morfotipo 1; Cuadros: Morfotipo2).

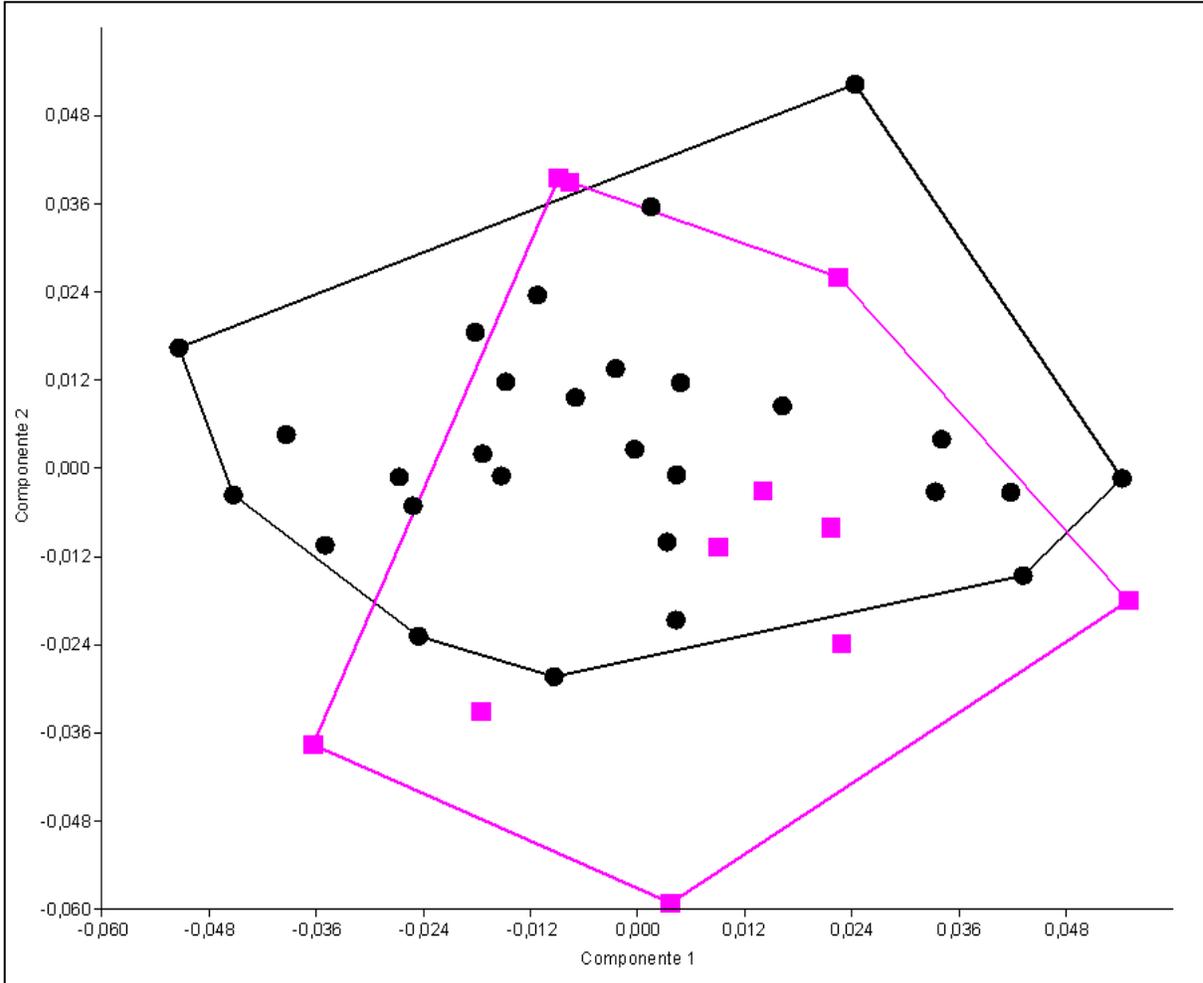
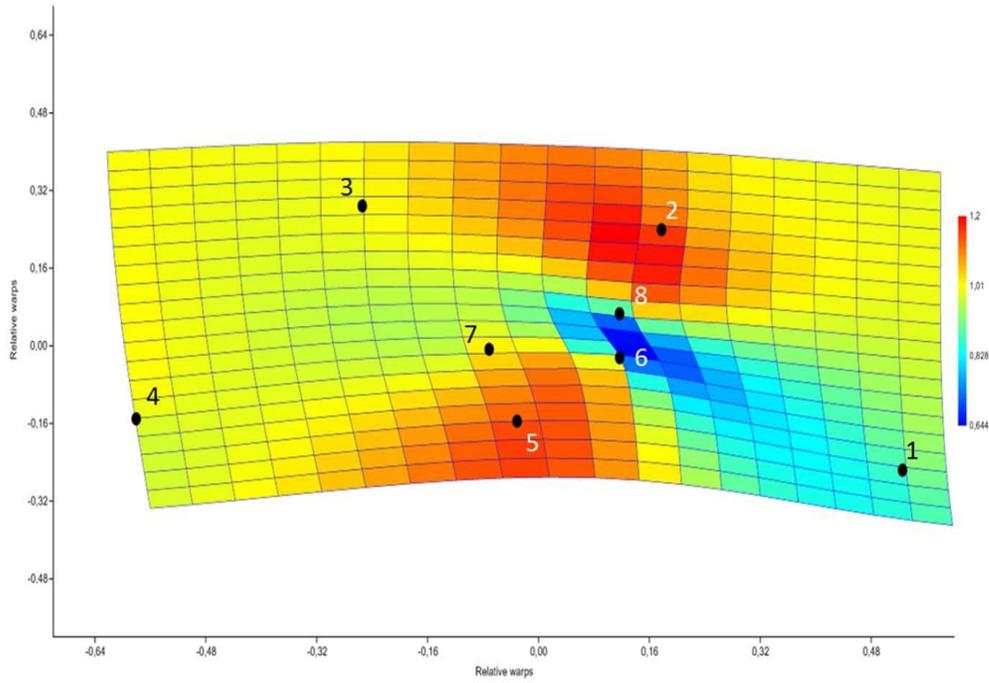


Figura 16: Análisis de componentes principales para las deformaciones parciales de los prefémures de ambos morfotipos de *S. gigantea* (Círculos: Morfotipo 1; Cuadros: Morfotipo 2).

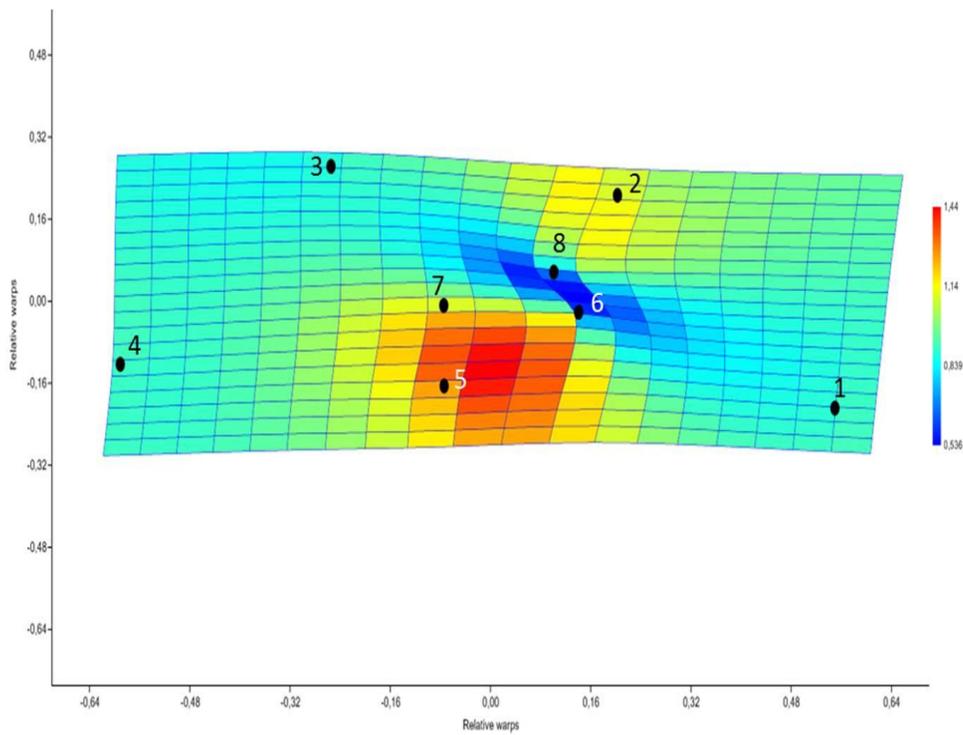
La deformación de placas delgadas para el conjunto formado por las forcípulas y el coxoesternon se reflejan en las figuras 17 y 18 respectivamente. Con respecto al coxoesternon se obtuvo para el morfotipo 1 que los hitos de la placa dentada (1, 2, 3, 4, 10, 11 y 12) fueron los de mayor variación respecto a la configuración consenso mientras que para el morfotipo 2 también registró desplazamiento en la placa dentada pero en los hitos 1, 2 y 12, la distorsión de los hitos del coxoesternón en el morfotipo 2 fue prácticamente nula y el morfotipo 1 el desplazamiento fue ligeramente superior respecto a la conformación coxoesternal del morfotipo 2

Por otra parte, las forcípulas (Figura 17) en ambos grupos manifiestan la mayor variación en los hitos asociados a la parte interna del trocánter y el proceso trocánteroprefemoral (hitos 6, 7 y 8), aunque el morfotipo 1 también registró desplazamiento de los hitos del trocánter y la base del tarsungulum a diferencia del morfotipo 2 donde los mismos hitos manifestaron poco desplazamiento (Figura 17).

Mientras que en los prefémures (Figura 19) se obtuvo la mayor deformación hacia la base del espolón prefémoral caracterizado por los hitos 3, 4 y 5 en el caso del morfotipo 1, para el morfotipo 2 el mayor desplazamiento se obtuvo en los hitos que describen la base del prefémur.

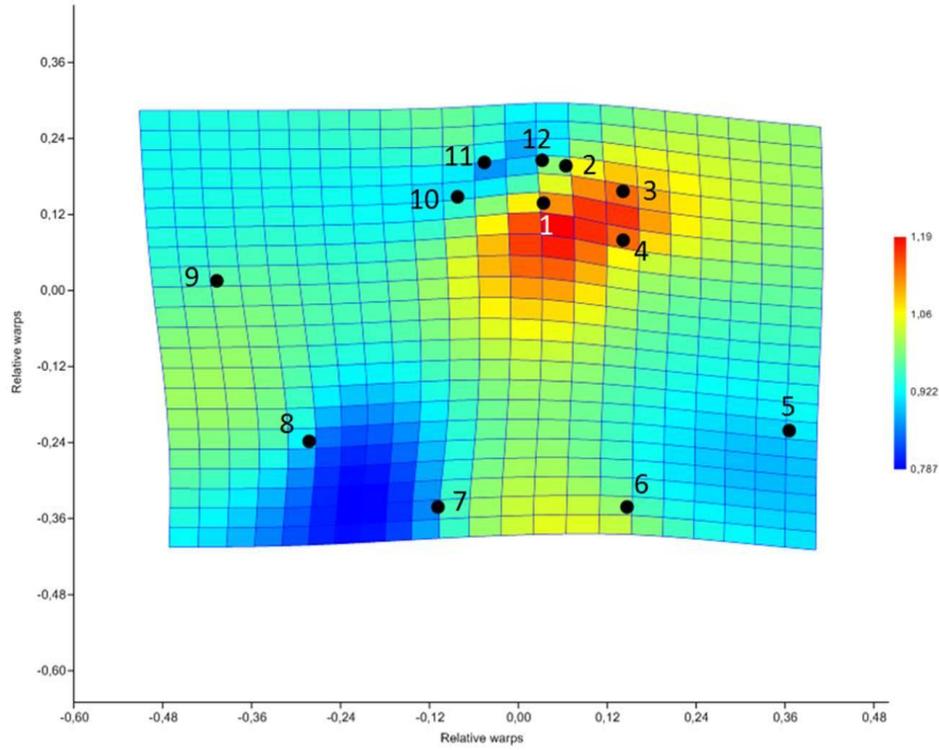


M1

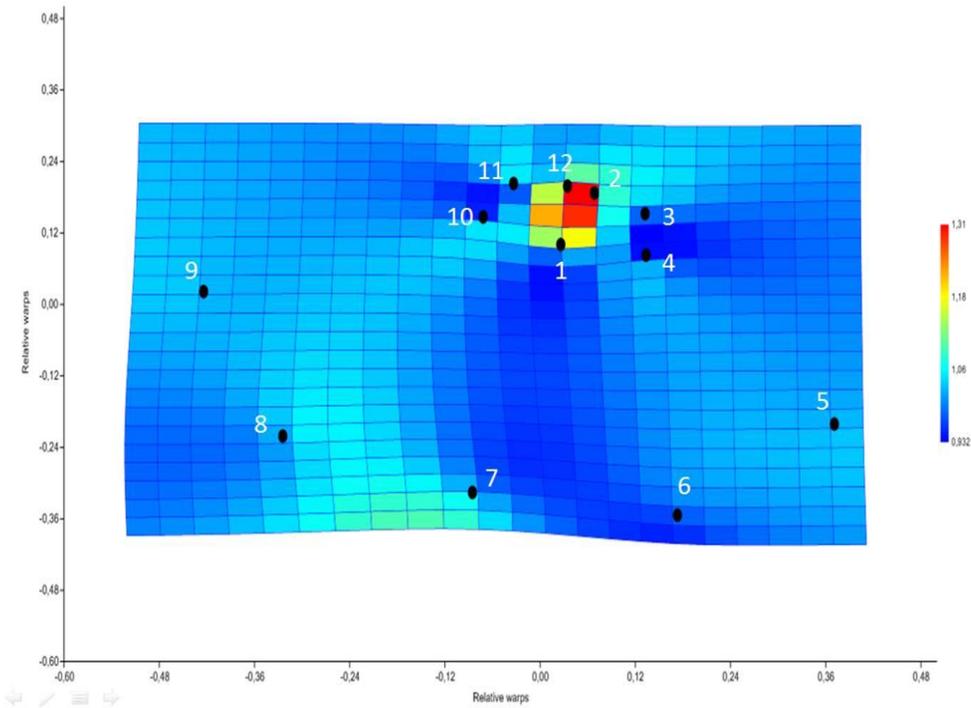


M2

Figura 17: Rejillas de deformación en las conformaciones de las forcípulas de ambos morfotipos de *S. gigantea*, mostrando los hitos donde ocurrió mayor desplazamiento (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

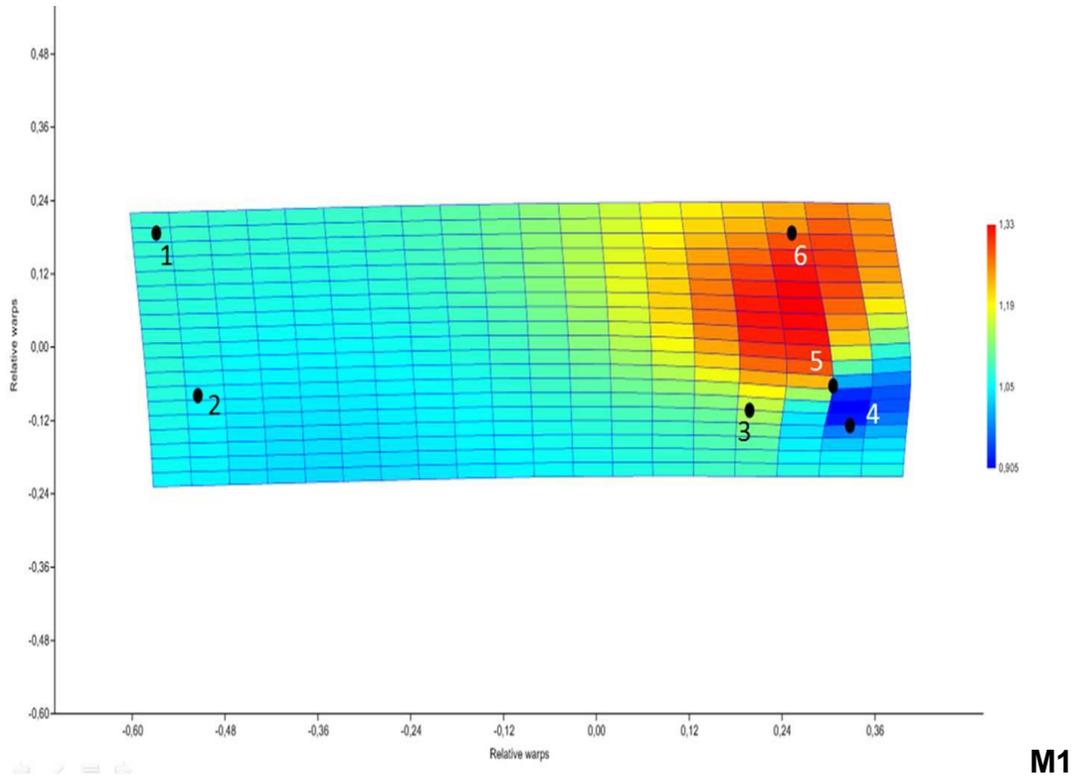


M1

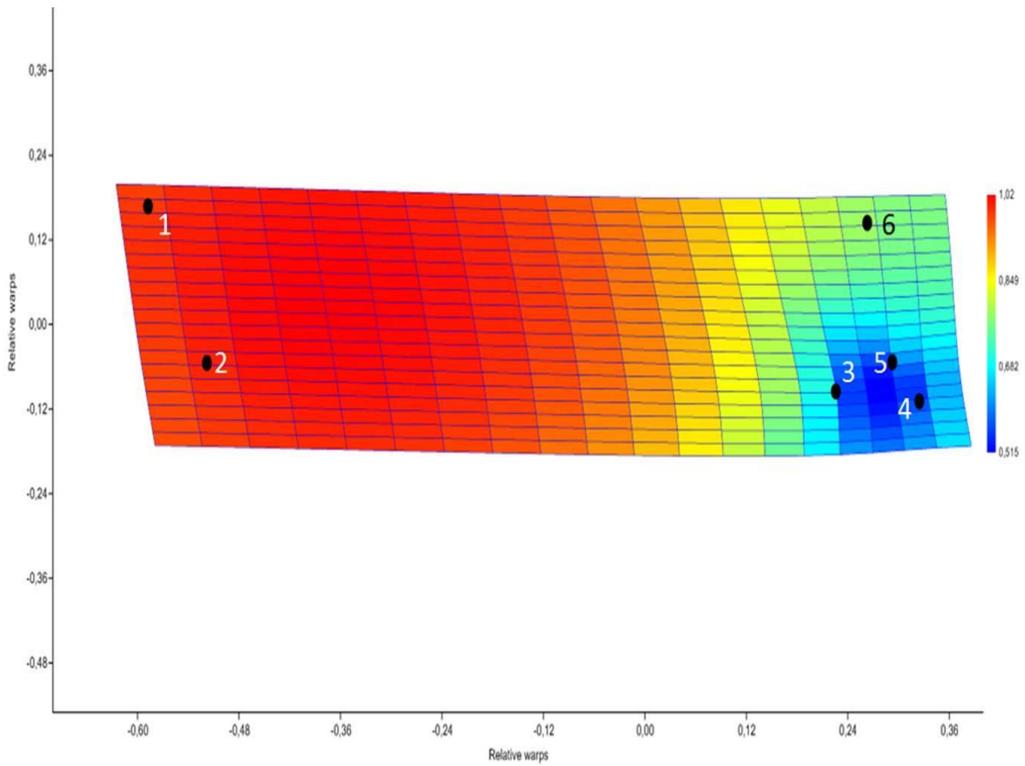


M2

Figura 18: Rejillas de deformación en las conformaciones del coxoesternon de ambos morfotipos de *S. gigantea*, mostrando los hitos donde ocurrió mayor desplazamiento (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).



M1



M2

Figura 19: Rejillas de deformación en las conformaciones de los prefémures de ambos morfotipos de *S. gigantea*, mostrando los hitos donde ocurrió mayor desplazamiento (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

8.4. DISTRIBUCIÓN Y HABITÁT DE LOS MORFOTIPOS COMPARADOS DE *Scolopendra gigantea*.

Las variedades cromáticas comparadas mostraron un patrón de distribución geográfica marcadamente diferente, siendo los individuos del morfotipo 1 de la muestra estudiada los que tuvieron una mayor dispersión, ya que los especímenes de este grupo estuvieron representados en 17 de las 26 localidades de procedencia de la muestra total abarcando un amplio rango geográfico (Figura 20), se determinó que en la distribución del morfotipo 1 dominan los ecosistemas áridos a muy áridos cubiertos de bosques secos y matorrales xerofíticos de la región norte costera y occidental del país, también están representados en hábitats boscosos de poca elevación cercanos a la cordillera de la costa central y sabanas de los llanos centrales.

El morfotipo 2 estuvo representado en 10 localidades, todas ubicadas en las cordilleras del norte y oriente del país a excepción de dos ejemplares aislados provenientes del sur del Orinoco y otro al norte del Estado Monagas (Figura 21), en este sentido se determinó que los individuos de este morfotipo estaban asociados a ecosistemas boscosos, principalmente húmedos o semihúmedos en regiones montañosas de las cordilleras de la costa central y oriental, mostrando un patrón de hábitats diferente al morfotipo 1.

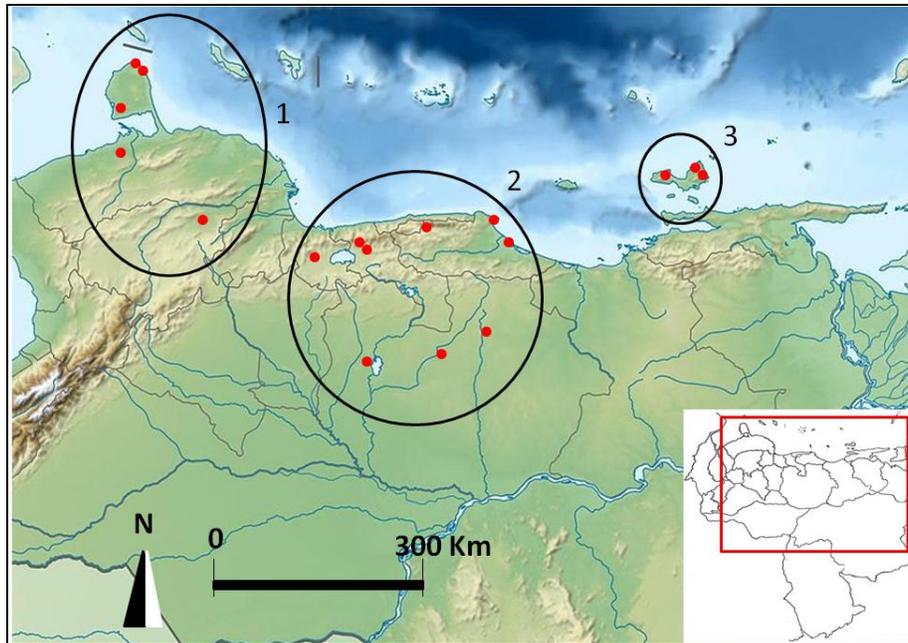


Figura 20: Distribución geográfica de los especímenes del morfotipo 1 de *S. gigantea* [1- Región occidental; 2- Región central; 3- Oriente (Isla de Margarita)].

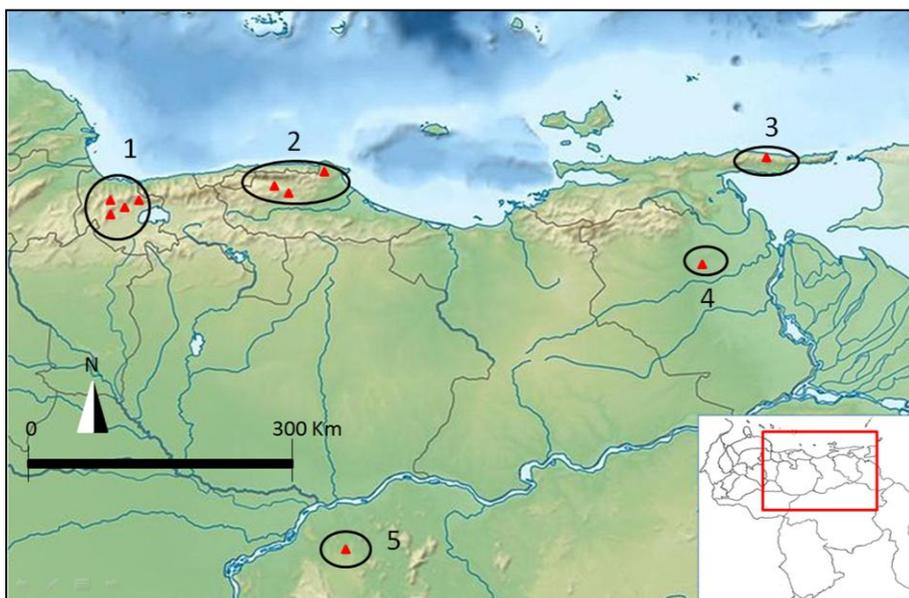


Figura 21: Distribución geográfica de los especímenes del morfotipo 2 de *S. gigantea*. (1-2 Cordillera de la Costa. Estados Carabobo y Miranda; 3- Península de Paria. Estado Sucre; 4- Norte del Estado Monagas; 5- Sur del Orinoco, Los Pijiguaos, Estado Bolívar).

9. DISCUSIÓN.

El género *Scolopendra* ha sido revisado taxonómicamente a partir de caracteres morfológicos así como análisis filogenéticos moleculares, utilizando secuencias de genes mitocondriales y nucleares (Siriwut *et al.* 2016). Los taxa incluidos en el orden Scolopendromorpha están frecuentemente en revisión ya que su diagnosis morfológica es a menudo compleja y la nomenclatura de sus estructuras externas no está unificada (Shelley & Kiser 2001), a excepción de algunas especies cuya diagnosis es relativamente sencilla tales como *S. heros*; *S. gigantea*; *S. mutilans*; *S. cingulata* y *S. subspinipes*, por lo general se recurre a la observación detallada de algunas estructuras externas particulares que en este grupo tienden a variar de forma intra e interespecífica (Borucki 1966; Lewis *et al.* 2005), razón por la cual se puede dificultar la diagnosis con el consecuente error de identificación (Lewis *et al.* 2005). En *Scolopendra gigantea* la identificación esta signada en forma evidente por la talla que pueden alcanzar los especímenes adultos de esta especie, ya que son los únicos capaces de superar los 24 cm de longitud en su área de dispersión conocida (González *et al.* 2000).

Las configuraciones obtenidas de las forcípulas, el coxoesternon y los prefémures no permiten hallar diferencias entre los grupos evaluados, por lo que se puede afirmar que estas estructuras no permiten evidenciar mediante morfometría geométrica la existencia de variación intraespecífica en esta especie, contrario a lo reportado para otras especies como *Lithobius mutabilis* y *Lithobius glacialis* (Pilz *et al.* 2008) y varias especies del género *Cormocephalus* (González 2000). La varianza de ambos grupos sin embargo fue mayor entre el morfotipo 1 en lo que respecta a la conformación de las tres estructuras analizadas, hecho atribuido a que los individuos del morfotipo 2, parecen tener una distribución más restringida lo cual puede influir en su diversificación genotípica, en este particular Siriwut *et al.* (2016) señalaron que las dichas variaciones pueden correlacionarse con su distribución geográfica, y que por lo tanto determinados caracteres pueden estar restringidos a poblaciones particulares.

La importancia taxonómica de las estructuras analizadas es señalada por diversos autores y coinciden en que resultan útiles para la discriminación de taxones a nivel interespecífico (Bonato *et al.* 2003; Edgecombe & Hollington 2001; Lewis 1981), y de manera más efectiva cuando se comparan especies pertenecientes a diferentes órdenes o familias, y la mayor parte de los trabajos de caracterización taxonómica están basados en la morfología de diversas estructuras entre las que se incluyen las forcípulas, el coxoesternón y los prefémures terminales, así como la evidencia molecular (Dugon *et al.* 2016).

El tamaño centroide permitió apreciar la tendencia hacia una conformación conservada de las estructuras estudiadas a pesar de la amplia distribución que tiene esta especie y la variedad de biomas en los que está presente, por lo que no se puede apreciar a partir de la muestra evaluada la intervención o no de factores genéticos o ambientales durante la ontogenia, como ha sido posible en otros taxones de artrópodos depredadores que cuentan con poblaciones simpátricas y alopátricas (Vásquez *et al.* 2001).

Entre los quilópodos también se puede apreciar variación intraespecífica en las extremidades cursoriales al igual que en las forcípulas y el par terminal de apéndices (los cuales no participan en la locomoción), sin embargo dicha variación no es homogénea entre los individuos de una especie particular (Shelley 2000) razón por la que no es posible obtener resultados concretos siguiendo el patrón estructural de dichos apéndices.

9.1. FORCÍPULAS.

Las forcípulas son el único ejemplo conocido en el reino animal de una transición evolutiva desde apéndices cursoriales a estructuras inoculadoras de veneno (Dugon *et al.* 2016), según la cual las forcípulas fueron miembros de locomoción en su estado primitivo, parecidos a los ubicados en el tronco y pasaron a ser una estructura con forma de garra más especializada con movimiento

restringido al plano horizontal, aunque conservando las homologías de las extremidades cursoriales del tronco (Figura 22). Esta adaptación produjo en los escolopendromorfos una tendencia ecológica progresiva desde la depredación por emboscada y persecución en hábitats abiertos al oportunismo depredador en hojarasca y ámbitos fosoriales (Dugon *et al.* 2016). En Scutigermorpha las forcípulas tienen una configuración parecida al de las miembros locomotores de los ordenes más derivados, siendo ampliamente reconocidos como los integrantes más primitivos entre los quilópodos (Dugon *et al.* 2016; Giribet & Edgecombe 2013; Undheim *et al.* 2015).

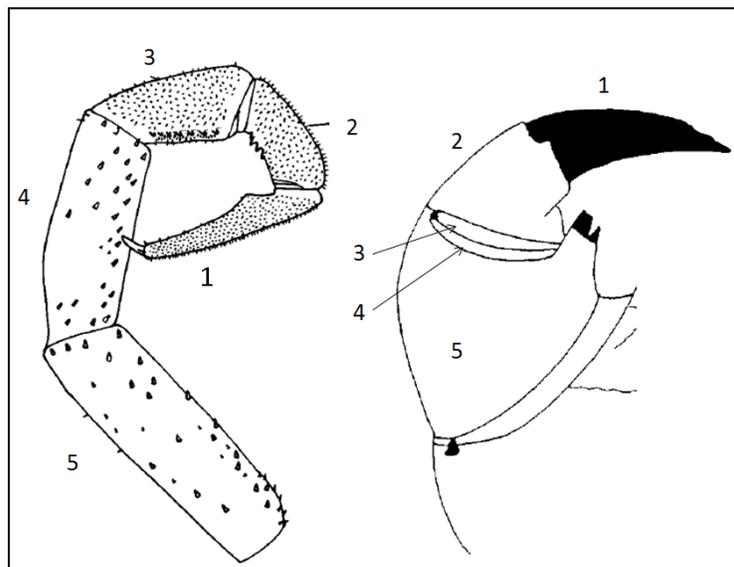


Figura 22: Homologías anatómicas de la forcípula y una extremidad locomotora. 1) Pretarso; 2) Tarso; 3) Tibia; 4) Fémur; 5) Prefémur (Trocanteroprefémur en la forcípula). Esquemas tomados de Lewis (1981).

Este apéndice es una adaptación con una función exclusivamente depredadora en todos los órdenes de quilópodos (Lewis 1981), esta tendencia adaptativa, limita la variación de la estructura básica de la forcípula puesto que posee una marcada especialización anatómica, esto fue evidenciado en la conformación morfométrica y en la comparación de tamaños, tomando en cuenta que los escolopendromorfos son generalistas y oportunistas (Molinari *et al.* 2005; Dugon *et al.* 2016), condición que evita la especialización a la captura de un tipo

exclusivo de presas, este factor por otra parte produce variación interespecífica entre los quilópodos de otras familias, principalmente de especies pertenecientes a los órdenes más basales, en particular especies del orden Lithobiomorpha (Pilz *et al.* 2008) puesto que a nivel de una categoría taxonómica más amplia, es posible hallar especies que desarrollen hábitos depredadores e ítems de caza menos generalizados (Bolnick *et al.* 2011).

La deformación general de las forcípulas reveló una mayor variación en la base interna del tarsungulum, específicamente en los puntos asociados al trocanteroprefémur para ambos grupos, en concordancia con el hecho de que esta estructura ha sido considerada de valor taxonómico y a través de la cual se han caracterizado diferentes especies de quilópodos (Khanna 2001), sin embargo el hecho de que los dos morfotipos comparados de *S. gigantea* no revelaran patrones diferentes en la deformación no permite establecer este carácter como fuente de variación entre los morfotipos comparados.

9.2. COXOESTERNÓN.

El coxoesternón es una estructura estrechamente relacionada con las forcípulas dado que es el esternito asociado a las mismas, está formado por la fusión de las coxas de cada apéndice con su respectivo esternito de allí su nombre (Lewis 1981). Al igual que las forcípulas, esta estructura está masivamente modificada respecto a sus equivalentes anatómicos en el resto del cuerpo del animal, e incluye la placa dentada que se adjunta al aparato bucal (Figura 23) (Lewis *et al.* 2005).

La morfología general de esta estructura ha permitido el establecimiento de sinonimias y separación de taxones así como la descripción de nuevas especies y subespecies (Chao & Wen 2003) en diversas regiones y en todos los órdenes de quilópodos, sin embargo en algunas especies como es el caso de *S. gigantea* esta estructura posee poca variación, aunque los hitos morfológicos asociados a la placa dentada mostraron diferentes patrones de deformación en ambos morfotipos

un hecho que puede atribuirse al polimorfismo que suele tener esta estructura de modo similar al que ocurre con los espolones tarsales de las extremidades locomotoras (Shelley & Kiser 2000).

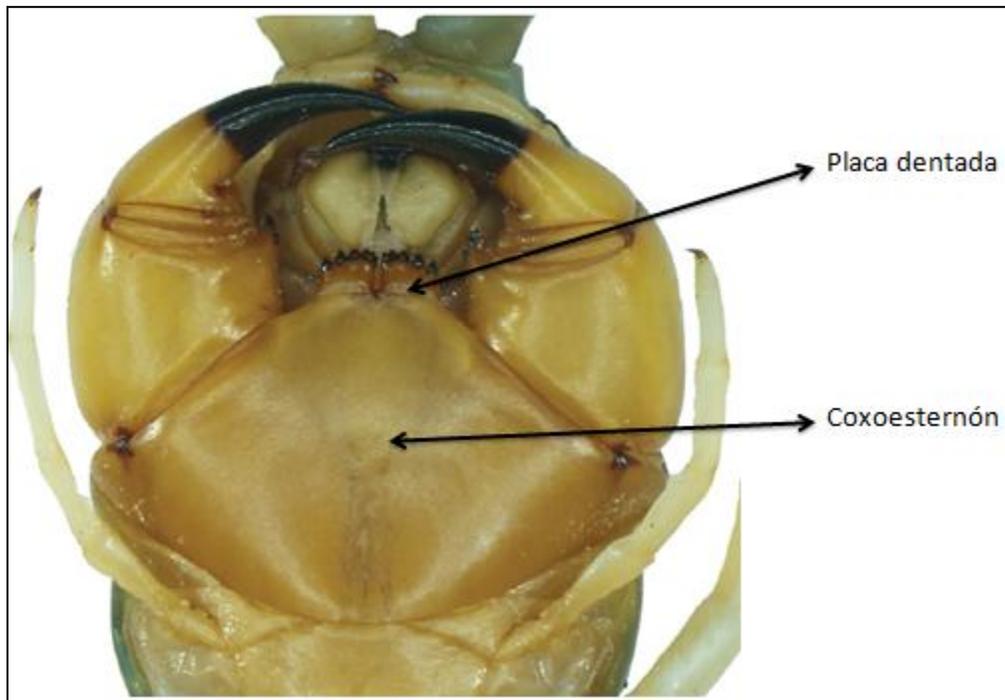


Figura 23: Primer plano del complejo formado por el coxoesternón y la placa dentada. Tomado de Siriwut *et al.* (2016).

Por su parte el morfotipo 2 reveló una mayor variación en el margen posterior del coxoesternón probablemente también como producto de la conformación fenotípica individual, puesto que el coxoesternón soporta los ligamentos y la musculatura de las forcípulas (Lewis 1981), lo que pudiera estar asociado a pequeñas variaciones morfológicas particulares de las poblaciones de las que proviene cada individuo (Hollington & Edgecombe 2004; Siriwut *et al.* 2016).

9.3. PREFÉMURES.

El último par de extremidades de los ciempiés no interviene en el desplazamiento del animal, y la importancia de su morfología para la

caracterización de la diversidad de los quilópodos ha sido ampliamente referenciada por numerosos autores (González 2000; Lewis 1981; Shelley & Kiser 2000; Edgecombe & Hollington 2001; Bollman 1889). El polimorfismo intra e interespecífico de esta estructura es muy amplio dado a las diferentes especializaciones que es posible identificar entre los diferentes órdenes y familias. En el caso de los escolopendromorfos no se ha definido qué función específica cumplen estas extremidades, no obstante se han propuesto funciones sensoriales y defensivas (Lewis 1981, Minelli 1990).

La conformación de los prefémures no arrojó diferencias entre ambos morfotipos, pero de manera similar como ocurrió con las forcípulas, la mayor variación se registró en el proceso prefémoral en el costado interno de la extremidad también conocido como espolón prefémoral (Minelli 1990), mostrando analogía con el proceso trocánteroprefemoral de los sistemas forcípuales. también es de mencionar que la varianza intragrupal en este caso continuó siendo mayor en el morfotipo 1, pero la diferencia entre dichas varianzas no fue tan marcada como ocurrió con las forcípulas y el coxoesternón, lo cual denota que la morfología intergrupala de los prefémures puede estar afectada por factores diferentes a los previstos en las otras estructuras, como por ejemplo el dimorfismo sexual, pese a que no se ha reportado para *S. gigantea*, como si se ha descrito tal dimorfismo para otras especies tales como *S. subspinipes* y *S. morsitans* (Kronmüller 2012, Schileyko 2001).

Otro factor que interviene en la varianza de los prefémures es la capacidad de regeneración que tienen ciertas especies de quilópodos incluyendo a *S. gigantea*, dado que los miembros regenerados no son fieles morfológicamente respecto al original resultando en una extremidad con patrones de espinas tarsales diferentes y a menudo con mal formaciones (Lewis 1981, Siritwut *et al.* 2016).

9.4. VARIACIÓN CROMÁTICA.

La variación cromática ha sido ampliamente documentada en el reino animal y numerosos casos se han considerado la intervención de factores genéticos y/o ambientales. Entre los quilópodos las variaciones de color intraespecíficas no son raras, a nivel general se han descrito en numerosas especies de 2 hasta 5 variaciones cromáticas posiblemente como producto del desarrollo ontogénico así como de factores geográficos y ambientales (Oeyen *et al.* 2014, Siritwut *et al.* 2016, Lewis 1968).

S. gigantea cuenta con dos morfotipos cromáticos bien definidos al norte del país, tal como se ha reportado para especies del mismo género en otros continentes (Oeyen *et al.* 2014, Shelley 2002, Siritwut *et al.* 2016).

Las bases genéticas que soportan la variación cromática de los escolopendromorfos son completamente desconocidas (Oeyen *et al.* 2014), limitando los indicios disponibles a factores de distribución y hábitats de dispersión, siendo de especial interés que los individuos del morfotipo oscuro de *S. gigantea* suelen ocurrir en hábitats forestales mas húmedos y sombreados, que aquellos áridos de vegetación rala donde se reportan los especímenes claros.

El morfotipo oscuro de *Scolopendra gigantea* puede estar favorecido por las condiciones ambientales donde habita, posee una dispersión más reducida que sus congéneres de coloración clara, limitándose a regiones montañosas provistas de bosques húmedos o estacionalmente secos como ocurre en el sudeste de Asia con *S. dehanni*. (Chao & Wen 2003; Siritwut *et al.* 2016). El morfotipo claro de *S. gigantea* característicamente se encuentran en regiones áridas y en general tierras bajas de vegetación decidua densa o rala así como praderas y sabanas semiboscosas, este hecho permite identificar un patrón de distribución geográfica correlacionada con una característica física observable, que puede ser atribuida a un significado ecológico o evolutivo y que por lo tanto requieren de análisis adicionales para determinar las causas y mecanismos que intervienen en esta variación.

Este polimorfismo cromático ha sido caracterizado no solo en ciempiés sino también en otros grupos de artrópodos e incluso se ha caracterizado en todos los grupos vertebrados. La distribución de ambientes húmedos-secos no responde a un claro gradiente geográfico y puede confundirse con un gradiente frío-cálido o con fenómenos como la cripsis por homocromía. Esta tendencia probablemente esté más relacionada con variaciones ambientales a nivel de microhábitat o mesohábitat (Masó & Pijoan 2011).

10. CONCLUSIONES.

- No hay diferencias significativas entre los morfotipos cromáticos de *Scolopendra gigantea*, al comparar las forcípulas, el coxoesternon y los prefémures con morfometría geométrica.
- La morfología general de los especímenes de ambos morfotipos es similar, reflejado en la poca dispersión de las medidas lineales obtenidas a partir de las tres estructuras evaluadas.
- La conformación de las forcípulas, coxoesternon y prefémures son similares en ambos morfotipos como producto de la ausencia aparente de variación intraespecífica de estas estructuras en *S. gigantea*, tomando en cuenta los especímenes disponibles para este análisis.
- Mediante morfometría geométrica no pueden diferenciarse los dos morfotipos de *S. gigantea* basados en las estructuras de las forcípulas, el coxoesternón y prefémures.

- Los morfotipos evaluados tienen una tendencia a asociarse con hábitats de características específicas, es decir que las escolopendras oscuras se asocian a los hábitats más húmedos y las pardas en regiones más bajas y áridas, por lo que se observa que existe un patrón de distribución de los morfotipos en función del tipo de hábitat presente en determinadas regiones.

11. RECOMENDACIONES.

- Se deben incluir un mayor número de especímenes para mejorar la confiabilidad de los resultados obtenidos, así como la inclusión de más localidades, cada una con un número representativo de especímenes y así tener una mejor perspectiva de la distribución de ambos morfotipos.
- Es pertinente considerar los sexos de los ejemplares evaluados en el análisis y corroborar la ausencia de dimorfismo sexual mediante morfometría geométrica, haciendo énfasis en estructuras de carácter sexual como el coxopleurón, ya que este aspecto no fue incluido.
- Los morfotipos conocidos de *S. gigantea* ameritan otro tipo de estudios, ya sean moleculares para efectos de filogenia y de biogeografía de la especie tomando en cuenta además los factores altitudinales, los cuales también fueron omitidos ya que no estaban disponibles tales datos entre la información almacenada con cada ejemplar.

12. BIBLIOGRAFÍA.

Andersson G. 1978. An investigation of the post-embryonic development of the Lithobiidae some introductory aspects. *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 22(22): 63-71.

Bechara W. & Liria J. 2012. Morfometría geométrica en cinco especies de Buthidae y Scorpionidae (Arachnida: Scorpiones) de Venezuela. *Revista mexicana de biodiversidad*. 83: 421-431.

Bollman. 1889. (Chilopoda Scolopendromorpha Scolopendridae). *Tropical Zoology* 13: 159-170.

Bolnick D. L., Amarasekare P., Araújo M. S., Bürger R., Levine J. M., Novak M., Rudolf V. H., Schreiber S., Urban M. C. & Vasseur D. A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26(4): 183-192.

Bonato L., Foddai D. & Minelli A. 2003. Evolutionary trends and patterns in centipede segment number based on a cladistic analysis of Mecistocephalidae (Chilopoda: Geophilomorpha). *Systematics Entomology* 28: 539-579.

Bonato L., Edgecombe G. D., Lewis J. G. E., Minelli A., Pereira L. A., Shelley R. M. & Zapparoli M. 2010. A common terminology for the external anatomy of centipedes. *Zookeys* 69: 17-51.

Bookstein F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge. Cambridge University Press. pp: 435.

Bookstein F. L. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. En: Marcus L. F., Corti M., Loy A., Naylor G. J. P. & Slice D. *Advances in morphometrics*. New York, Plenum Press. pp.131-511.

Borucki H. 1966. Evolution and phylogenetics system of Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). *Verh Naturwiss Ver Hamburg* 35: 95-226.

Brunhuber B. S. (1969). The mode of sperm transfer in the Scolopendromorph centipede: *Cormocephalus anceps anceps* Porat. *Zoological Journal Linnaeus Society*. 48: 20-409.

Calle D. A., Quiñones M. L., Erazo H. F. & Jaramillo N. 2008. Discriminación por morfometría geométrica de once especies de *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) presentes en Colombia. *Biomédica* 28(3): 371-385.

Cazorla D., Loyo S. J., Lugo H. L., Acosta Q. M. & Morales M. P. 2012. Aspectos clínicos, epidemiológicos y de tratamiento de 11 casos de envenenamiento por ciempiés en Adícora, Península de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Toxicológica Argentina* 20 (1): 25-33.

Chao J. L. & Wen H. 2003. The scolopendromorph centipedes (Chilopoda) of Taiwan. *African Invertebrates* 44: 1-11.

Cupul F. G. 2010. El ciempiés: Un bicho que se parece al borde de un petate viejo. CONABIO. *Biodiversitas* 88: 8-11.

Dugon M. M., Black A. & Wallace A. 2012. Variation and specialisation of the forcipular apparatus of centipedes (Arthropoda: Chilopoda): A comparative morphometric and microscopic investigation of an evolutionary novelty. *Arthropod Structure and development* 41 (3): 231-243.

Edgecombe G. D. & Hollington L. M. 2001. Morphology and distribution of *Australobius scabrior* (Chilopoda: Lithobiomorpha: Lithobiidae). *Memorie Queensland Museum* 48: 103-118.

Edgecombe G. & Koch M. 2009. The contribution of preoral chamber and foregut morphology to the phylogenetics of Scolopendromorpha (Chilopoda). *Soil organisms* 81(3): 295-318.

Fink W. L. 1990. Data acquisition for morphometric analysis in systematic biology. En: *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop* (Rolhf F. J. & Bookstein F. Eds.). L. Ann Harbour Press. University of Michigan. Michigan, United States. pp: 9-20.

Granado C. 2014. Perfil proteico y actividad enzimática del veneno de *Scolopendra gigantea*. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias y Tecnología. Universidad de Carabobo. Valencia. Estado Carabobo. Venezuela.

Gilbert S. F. 2003. *Biología del Desarrollo*. Médica Panamericana. Buenos Aires. Argentina. pp: 803-855.

Giribet G. & Edgecombe G. D. 2013. Stable phylogenetic patterns in scutigermorph centipedes (Myriapoda: Chilopoda: Scutigermorpha): dating the diversification of an ancient lineage of terrestrial arthropods. *Invertebrate Systematics* 27:485-501.

González A., Rodríguez A., Gassette J., Ghisoli M., Sanabria E. & Reyes M. 2000. Aspectos bioecológicos de la escolopendra (*Scolopendra gigantea* Linnaeus 1758) y la actividad histopatológica de su veneno. *Revista científica FCV-LUZ* 10(4): 303-309.

González M. 2000. Miriápodos de Venezuela: cinco nuevas especies del género *Cormocephalus* (Scolopendromorpha: Scolopendridae). *Acta biológica venezolana* 20(4): 17-27.

González M. 2000. Miriápodos de Venezuela: diez nuevas especies del género *Newportia* (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae). *Fundación La Salle de ciencias naturales* 60(153): 103-122.

Hammer O., Harper D. & Ryan P. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia electronica* [en línea]. 4(1): 1-9. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. Consultado el 01/04/2015.

Hollington L. M. & Edgecombe G. 2004. Two new species of the henicopid centipede *Henicops* (Chilopoda: Lithobiomorpha) from Queensland and Victoria, with revision of species from Western Australia and a synoptic classification of Henicopidae. *Records of the Australian Museum* 56(1): 1-28.

Jangi B. S. 1959. Further notes on the taxonomy of the centipede *Scolopendra morsitans* Linnaeus (Scolopendridae). *Entoputh Xeius* 70: 253-257.

Khanna V. 2001. A check-list of the Indian species of the centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha). *Annals of Forestry* 9: 199-219.

Koch M. & Edgecombe G. D. 2012. The preoral chamber in geophilomorph centipedes: comparative morphology, phylogeny and the evolution of centipede feeding structures. *Zoological Journal of the Linnean Society* 165:1-62.

Kronmüller C. 2012. Review of the subspecies of *Scolopendra subspinipes* (Leach 1815) with the new description of the South Chinese member of the genus *Scolopendra* (Linnaeus 1758) named *Scolopendra hainanum*. *Spixiana* 34(1): 19-27.

Lawrence R. F. (1947). Some observations on the post-embryonic development of the Natal forest centipede *Cormocephalus multispinus* (Kraep.). *Natal Museum* 11: 139-56.

Lewis J. G. E. 1966. The taxonomy and biology of the centipede *Scolopendra amazonica* in the Sudan. *Journal of Zoology* 149: 188-203.

Lewis J. G. E. 1967. The scolopendromorph centipedes of the Sudan with remarks on taxonomic characters in the Scolopendridae. *Proc. Linnean Society of London* 178 : 185-207.

Lewis J. G. E. 1968. Individual variation in a population of the centipede *Scolopendra amazonica* from Nigeria and its implications for methods of taxonomic discrimination in the Scolopendridae. *Zoological Journal of Linnaeus Society* 47(312): 315-326.

Lewis J. G. E. 1981. *The biology of centipedes*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom pp: 7-428.

Lewis J. G. E., Edgecombe G. D. & Shelley R. M. 2005. A proposed standardized terminology for external taxonomic characters of Scolopendromorpha (Chilopoda). *Fragmenta faunística* 48(1): 1-8.

Masó A. & Pijoan M. 2012. Advertències dels animals: cripsi, aposematisme i mimetismes. *L'Atzabara* 24: 5-18.

Minelli A. 1990. Towards a new comparative morphology of myriapods. *Naturwiss* 10: 37-46.

Molinari J., Gutiérrez E., de Ascensão A., Nassar J., Arends A. & Márquez R. 2005. Predation by giant centipedes, *Scolopendra gigantea*, on three species of bats in a Venezuelan cave. *Caribbean Journal of Science* 41: 340-346.

Monteiro L. R., Diniz-Filho J. A., dos Reis S. F. & Araújo E. D. 2002. Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution* 56(3): 563-72.

Oeyen J. P., Funke S., Bohme W. & Wesener T. (2014). The evolutionary history of the rediscovered austrian population of the giant centipede *Scolopendra cingulata* (Latreille 1829) (Chilopoda: Scolopendromorpha). *PLoS ONE* 9(9): 108-118.

Parrilla P., Navarrete L. F., Girón M. E., Aguilar I. & Rodríguez A. 2008. Use of hen egg derived immunoglobulin against scolopendra (*Scolopendra gigantea*) venom. *Revista Científica FCV-LUZ* 18(4): 385-392.

Pilz C., Melzer R. & Spelda J. 2008. Morphometrics and SEM analysis of the species pair *Lithobius mutabilis* L. Koch, 1862 and *L. glacialis* Verhoeff, 1937 (Chilopoda: Lithobiomorpha). *Organisms, diversity & evolution* 7: 271-290.

Rohlf M & Marcus L. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in ecology and evolution* 8(4): 129-132.

Schileyko A. 2001. New data on chilopod centipedes of Vietnam. *Biological diversity of Vietnam. Data on zoological and botanical studies in Vu Quang National Park (Ha Tinh Province, Vietnam)* Pp. 417-445.

Schileyko A. 2006. Redescription of *Scolopendropsis bahiensis* (Brandt 1841), the relations between *Scolopendropsis* and *Rhoda* and notes on some characters used in Scolopendromorph taxonomy. *Arthropoda selecta* 15(1): 9-17.

Sheets D. 2004. Integrated Morphometrics Package. Disponible en: <http://www3.canisius.edu/~Sheets/morphsoft>. consultado 04/07/2016.

Shelley R. M. & Kiser S. B. 2000. Neotype designation and a diagnostic account for the centipede, *Scolopendra gigantea* L. 1758, with an account of *S. galapagoensis*. *Tropical Zoology* 13: 159-170.

Shelley R. M. 2002. A synopsis of the North American centipedes of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). *Virginia Museum of Natural History Memoir*. 5: 1-108.

Shelley R. M. 2002. A synopsis of the North American centipedes of the order Scolopendromorpha (Chilopoda). *Virginia Museum of Natural History* 5:1-108.

Siriwut W., Edgecombe G. D., Sutcharit C., Tongkerd P. & Panha S. 2016. A taxonomic review of the centipede genus *Scolopendra* Linnaeus, 1758 (Scolopendromorpha, Scolopendridae) in mainland Southeast Asia, with description of a new species from Laos. *ZooKeys* 590: 1-124.

Sites J. W & Marshall J. C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:199–227.

Soto A., Rodríguez C., Bonfante R. & Aldana E. 2007. Morfometría geométrica de *Triatoma maculata* (Erichson, 1848) de ambientes doméstico y peridoméstico, estado Lara, Venezuela. *Boletín de malariología y salud ambiental* 67(2): 231-235.

Toro M. V., Soto G. & Suazo I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International journal of morphology* 28(4): 977-990.

Undheim E. A. B., Fry B. G. & King G. F. 2015. Centipede Venom: Recent Discoveries and Current State of Knowledge. *Toxins* 7(3): 679-704.

Vahtera V., Edgecombe G. D. & Giribet G. 2013. Phylogenetics of scolopendromorph centipedes: Can denser taxon sampling improve an artificial classification?. *Invertebrate Systematics* 27:578-602.

Vasquez C., Yustiz E., Morales I., Gallardo J. & Rios Y. 2001. Variación intraespecífica en una población de *Diplocentrus* sp. *Agronomía Tropical* 51: 563-574.

Wiens J. J & Servedio M. R. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 631–636.

Wilcox C. D., Dove S. B., McDavid W. D. & Greer D. B. 2002. *Imagetool*. Department of Dental Diagnostic Science at The University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas.

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D. & Fink W. L. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier Academic Press. New York. Unnited States. pp: 23-50.

13. APÉNDICE.

Repeated measures

	Sum of sqrs	df	Mean square	F	p(same)
Between groups:	1983,22	11	180,293	235,6	5,593E-54
Within groups:	58,1538	76	0,765181		
Total:	2041,37	87			
omega^2:	0,967				

Levene's test for homogeneity of variance, based on means: p(same) = 0,0008815
Based on medians: p(same) = 0,01404

Welch F test in the case of unequal variances: F=794,9, df=28,66, p=1,56E-32

Residuals

Tukey's pairwise comparisons:
Q \ p(same)

	L. cox. M1	L. cox. M2	A. cox. M1	A. cox. M2	L. pref. M1	L. pref. M2	A. pref. M1	A. pref. M2	A. troc. M1	A. troc. M2	L. tars. M1	L. tars. M2
L. cox. M1		1	0,0001163	0,0001163	0,02593	0,001488	0,0001163	0,0001163	0,7944	0,9052	0,0001163	0,0001163
L. cox. M2	0,04071		0,0001163	0,0001163	0,02821	0,001633	0,0001163	0,0001163	0,7779	0,8944	0,0001163	0,0001163
A. cox. M1	20,86	20,82		1	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163
A. cox. M2	21,56	21,52	0,7056		0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163	0,0001163
L. pref. M1	5,097	5,056	15,76	16,47		0,999	0,0001163	0,0001163	0,000153	0,0002072	0,0001163	0,0001163
L. pref. M2	6,364	6,323	14,49	15,2	1,267		0,0001163	0,0001163	0,0001168	0,0001179	0,0001163	0,0001163
A. pref. M1	23,55	23,59	44,41	45,11	28,65	29,91		1	0,0001163	0,0001163	0,0001453	0,0001295
A. pref. M2	23,14	23,18	44	44,7	28,24	29,5	0,4122		0,0001163	0,0001163	0,0002034	0,0001685
A. troc. M1	2,593	2,634	23,45	24,16	7,69	8,957	20,96	20,55		1	0,0001163	0,0001163
A. troc. M2	2,257	2,298	23,12	23,82	7,354	8,621	21,29	20,88	0,3358		0,0001163	0,0001163
L. tars. M1	15,77	15,81	36,63	37,33	20,87	22,13	7,781	7,369	13,18	13,51		1
L. tars. M2	15,58	15,62	36,44	37,15	20,68	21,95	7,969	7,557	12,99	13,32	0,1875	

Figura A1: Prueba de ANOVA para las medidas lineales de las estructuras comparadas con el programa *Past* (L. cox: Longitud del coxoesternón, A. cox: Ancho del coxoesternón, L. pref: Longitud del prefémur, A. pref: Ancho del prefémur, A. troc: Ancho del trocánter, L. tras: Longitud del tarsungulum, M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

H (chi^2): 0,6674
Hc (tie corrected): 0,6674
p(same): 0,414

Mann-Whitney pairwise comparisons,
Bonferroni corrected \ uncorrected:

	M1	M2
M1		0,4215
M2	0,4215	

Figura A2: Prueba de Kruskal-Wallis para el tamaño centroide de las forcípulas con el programa *Past*. (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

<p>H (chi²): 0,1 Hc (tie corrected): 0,1 p(same): 0,7518</p> <p>Mann-Whitney pairwise comparisons, Bonferroni corrected \ uncorrected:</p>		
	M1	M2
M1		0,7619
M2	0,7619	

Figura A3: Prueba de Kruskal-Wallis para el tamaño centroide del coxoesternón con el programa *Past*. (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

<p>H (chi²): 0,5153 Hc (tie corrected): 0,5153 p(same): 0,4729</p> <p>Mann-Whitney pairwise comparisons, Bonferroni corrected \ uncorrected:</p>		
	M1	M2
M1		0,4825
M2	0,4825	

Figura A4: Prueba de Kruskal-Wallis para el tamaño centroide de los prefémures con el programa *Past*. (M1: Morfotipo 1, M2: Morfotipo 2).

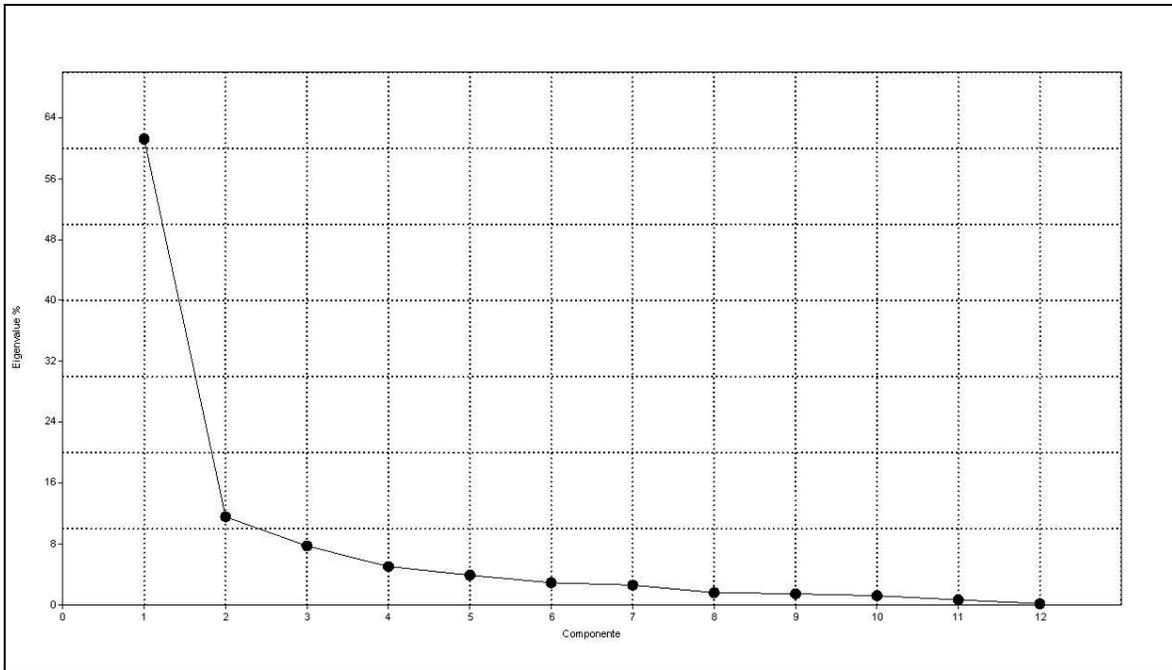


Figura A5: Varianza explicada por componentes para el ACP de las forcípulas, con el programa *Past*.

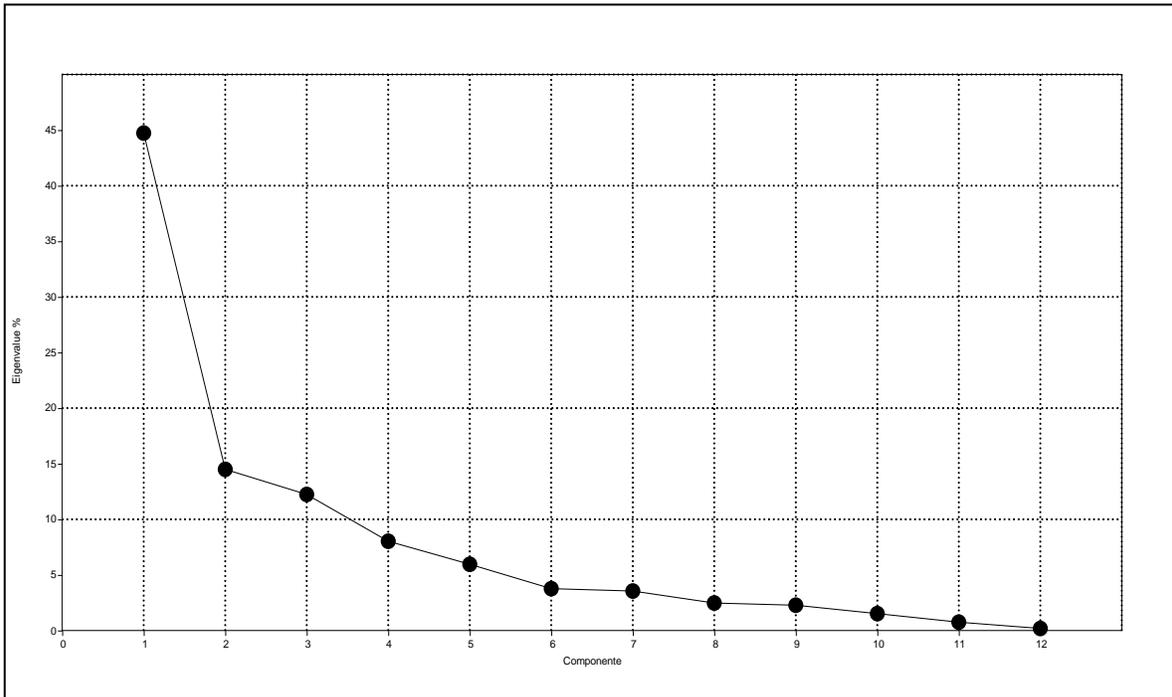


Figura A6: Varianza explicada por componentes para el ACP de las forcípulas, con el programa *Past*.

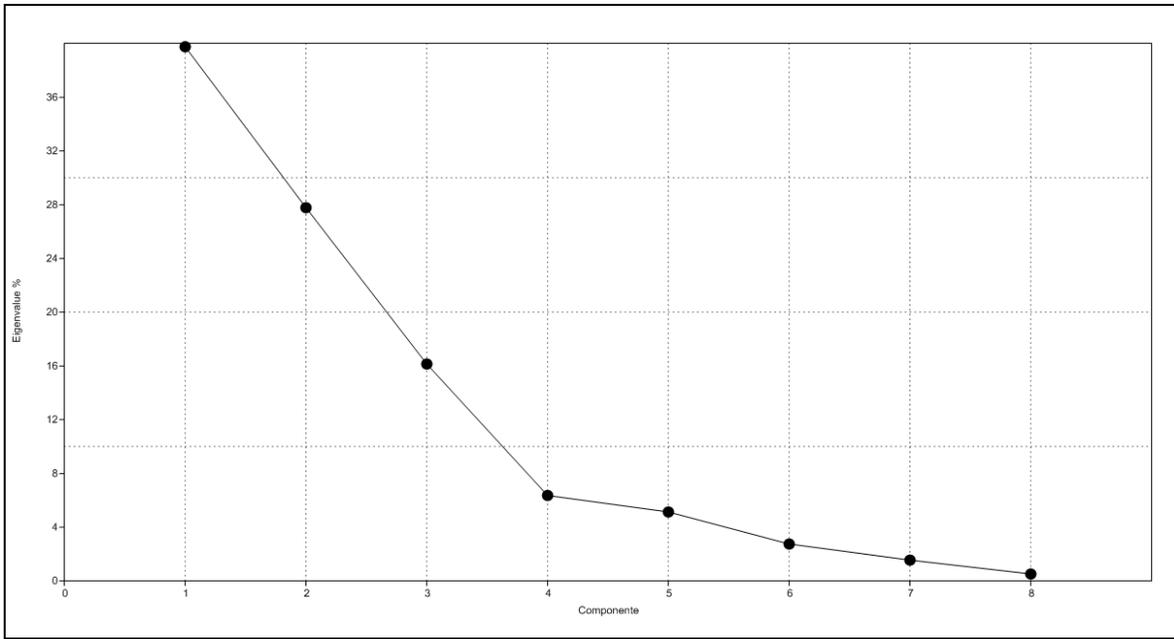


Figura A7: Varianza explicada por componentes para el ACP de los prefémures, con el programa *Past*.