

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

BIOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE *Chondrodesmus cf. riparius* (POLYDESMIDA: CHELODESMIDAE) EN CONDICIONES DE LABORATORIO

FANNY D. HERNÁNDEZ J.
4-766-1287

ASESOR PRINCIPAL:
M. Sc. LETY PITTY DE WONG

COASESORES:
M. Sc. JAIRO DÍAZ
Lic. ALEXANDER SERRANO

**TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO A LA ESCUELA DE BIOLOGÍA
COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIADO EN
BIOLOGÍA**

AÑO LECTIVO 2019

DEDICATORIA

A mis padres, Edwin y Damaris, quienes me han impulsado a cumplir todas mis metas, han sido mi guía, fortaleza e inspiración para continuar hacia adelante durante toda mi vida.

RJJT 551

AGRADECIMIENTOS

A Dios por haberme permitido llegar hasta este punto de mi vida, por brindarme salud, fuerza y sabiduría para concluir con mis estudios, y bendecirme cada día con nuevos conocimientos para convertirme en una profesional.

A mis padres, Edwin Hernández y Damaris de Hernández, quienes han sido mi motivación, inspiración y felicidad, les estaré eternamente agradecida por su apoyo, amor y ayuda incondicional, por haber hecho de mí una persona de bien, por los valores y principios que me han inculcado, por todos sus consejos y comprensión en el transcurso de este proceso de aprendizaje y por los sacrificios realizados para ayudarme a culminar mi carrera.

A mis hermanos Edwin Hernández y Abraham Hernández, por estar en todo momento conmigo a lo largo de este camino, por siempre brindarme palabras de apoyo para continuar luchando por mis metas.

A la asesora profesora M.Sc. Lety Pitty de Wong, por el continuo asesoramiento y consejos en la redacción, metodología y tópicos concernientes a este proyecto, por mantenerme constantemente enfocada en mis objetivos y por ver en mí potencial para lograr éxitos en esta carrera científica.

A mis primos Kevin Daniel Córdoba y Sahara Ostía, por creer en mí, alentarme y estar siempre presentes acompañándome en mi formación profesional.

A mis amistades más cercanas, por sus innumerables consejos y el apoyo brindado en el trabajo de campo, fotografías de los especímenes, recomendaciones durante la redacción y la constante motivación brindada para llevar a cabo esta investigación.

Al Lic. Luis Valdés, por su constante apoyo en cuanto a ideas, supervisión del área de trabajo y facilitación de equipos necesarios para el análisis de los especímenes, en las instalaciones del Laboratorio L-5 de Zoología en la UNACHI.

A los asesores M.Sc. Jairo Díaz y Lic. Alexander Serrano por formar parte del comité de tesis y su aporte en su especialidad, sistemática de invertebrados y análisis estadísticos.

A la empresa RANSACA S. A., por contribuir a la ciencia apoyando financieramente desde sus inicios este proyecto de investigación.

A la Hacienda Ranatoro (propiedad de la Familia Wong-Pitty) por todas las facilidades ofrecidas en sus instalaciones para realizar el muestreo de los especímenes utilizados en la realización de esta investigación y por el apoyo financiero total en la fase final de la edición y empaste de la tesis y sus copias.

Al Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian (STRI), por la autorización para poder obtener fotografías utilizando el microscopio electrónico de barrido y realizar revisiones bibliográficas en sus instalaciones.

Al Laboratorio L-5 de Zoología de la Universidad Autónoma de Chiriquí, por poner a disposición el espacio, los equipos y la literatura correspondiente al tema de investigación.

Al Dr. Juan Bernal (QEPD), por su apoyo incondicional durante toda la investigación, por sus innumerables consejos y palabras de motivación, por todo el conocimiento aportado en cuanto a redacción, determinación de la especie y análisis de muestras.

A la M.Sc. Martha Gómez por su aporte en temas relacionados con la genética de los invertebrados y su ayuda poniendo en contacto con investigadores de Costa Rica.

Al Profesor Raúl Rodríguez por sus consejos, asesoraría y conocimiento brindado en relación al análisis de datos numéricos.

Al Dr. Jorge Ceballos, por la ayuda brindada con las fotografías de muestras utilizando el microscopio electrónico de barrido en las instalaciones del Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian (STRI).

ÍNDICE GENERAL

Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Índice General	v
Índice de Cuadros	viii
Índice de Figuras	ix
Resumen	xv
I. Introducción	1
Objetivos de la investigación	3
Objetivo General	3
Objetivos Específicos	3
II. Marco teórico	4
2.1 Historia natural de los miriápodos	4
2.2 Clasificación taxonómica de los miriápodos	4
2.3 Clase Diplopoda	4
2.3.1 Morfología	5
2.3.2 Dimorfismo sexual	5
2.3.3 Reproducción, gonópodos y desarrollo postembrionario	6
2.3.4 Dieta y hábitat	7
2.3.5 Importancia en los ecosistemas	8
2.3.6 Mecanismos de defensa	8

2.3.7	Importancia médica	9
2.3.8	Órdenes, familias y especies	9
2.4	Orden Polydesmida	9
2.5	Familia Chelodesmidae	9
2.6	Condiciones de manejo <i>ex situ</i>	10
2.6.1	Comportamiento biológico	10
2.6.2	Adaptación	11
2.6.3	Inconvenientes	11
III.	Materiales y método	12
3.1	Área de estudio	12
3.2	Delimitación del área de estudio	14
3.3	Recolecta de especímenes	15
3.4	Preparación de los terrarios	17
3.5	Organización de los especímenes en el laboratorio	17
3.6	Obtención de datos	18
3.7	Conservación de los ejemplares	23
3.8	Análisis estadístico	23
IV.	Resultados y discusión	24
4.1	Características morfológicas	24
4.2	Dimorfismo sexual	27
4.3	Comportamiento reproductivo	34

4.4 Desarrollo postembrionario	37
4.5 Cámaras de muda	38
4.6 Dieta	42
4.7 Mecanismos de defensa	47
4.8 Condiciones de manejo <i>ex situ</i>	48
V. Conclusiones	53
Recomendaciones	55
Referencias Bibliográficas	56
Anexos	62

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1. Diferencias en la longitud corporal de hembras y machos adultos de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	28
2. Diferencias en el ancho corporal de hembras y machos adultos de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	30
3. Diferencias en la masa corporal de hembras y machos adultos de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	32
4. Comportamiento de las hembras de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i> en relación al cortejo y determinación del tiempo de cópula	36
5. Dimensiones de las cámaras de muda elaboradas por juveniles (pre adultos) de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	40
6. Volumen de las cámaras de muda de juveniles (pre adultos) de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	40
7. Receptividad y nivel de consumo con relación a las diferentes fuentes de alimento proporcionadas	43
8. Especies vegetales proporcionadas para la alimentación de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	44
9. Aspecto de las heces en el laboratorio con relación a cada fuente de alimento consumida	46

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1. Localización geográfica de la Hacienda Ranatoro en Divalá; Alanje. Fuente: Google Earth, 2019	12
2. Hacienda Ranatoro: a. Parcelas utilizadas para la ganadería b. Terreno utilizado para la siembra de productos vegetales (Limón) c. Cercas vivas multiestratificadas dentro de la Hacienda	13
3. Delimitación de los sitios de recolección: a. Sitios con intensidad lumínica moderada y humedad b. Bajo rocas	14
4. Determinación de los factores abióticos utilizando el equipo para pruebas de suelos Kelway Soil Tester hb-2	15
5. Recolección de especímenes: a. Recolección directa de especímenes adultos b. Ejemplares adultos colocados en los terrarios	16
6. Recolección de nidos: a. Recolección de un nido en la superficie del suelo b. Nidos distribuidos en los terrarios	16
7. Preparación de los terrarios: a. Terrario con sustrato proveniente del sitio de muestreo b. Tapa modificada para la oxigenación	17
8. Organización de los especímenes en el laboratorio: a. Especímenes organizados en parejas para estudios de comportamiento reproductivo b. Especímenes organizados en grupos pequeños (5 individuos) para estudios morfológicos y de comportamiento biológico	18
9. Obtención de datos (Características morfológicas y dimorfismo sexual): a. Disección de estructuras morfológicas utilizando el Estereoscopio Focus Instruments SZ-20 b. Balanza analítica Kern 572	19

10. Obtención de datos (Comportamiento reproductivo y desarrollo post embrionario): a. Disección de estructuras reproductivas en machos utilizando el Estereoscopio Wild M8 Heerbrugg b. Microscopio electrónico de barrido ZEISS EVO 40 VP	20
11. Microscopio de fluorescencia OLYMPUS Fluoview FV 1000	21
12. Cámaras de muda enumeradas para promediar sus dimensiones	21
13. Medición de las dimensiones de las cámaras de muda utilizando el calímetro iGaging IP54	22
14. Preservación de un espécimen adulto (alcohol al 70% en tubo de ensayo de 20 mL)	23
15. Región cefálica: a. Región cefálica de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i> con dirección hacia el suelo b. Partes de la cabeza c. Partes de la cápsula de la cabeza d. Borde inferior de la cápsula de la cabeza	62
16. Antenas: a. Antenómeros b. Conos apicales	63
17. Órgano de Tomösvary y mandíbulas: a. Localización del Órgano de Tomösvary b. Localización de las mandíbulas	63
18. Gnatoquilario y sus partes	64
19. Región del tronco y sus partes	64
20. Adulto de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i> dejando a la vista el collum al desplazarse con la cabeza hacia abajo	65
21. Placas fusionadas que conforman un segmento corporal de un ejemplar adulto de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	65
22. Diplosegmentos: a. Segmentos que componen un diplosegmento b. Cintura que une ambos segmentos c. Diplosegmentos con dos pares	

de patas cada uno d. Diplosegmento en machos con el primer par de patas modificadas para la reproducción	66
23. Coloración de los segmentos y estructuras relacionadas: a. Coloración de los segmentos de un adulto de <i>Chondrodesmus</i> cf. <i>riparius</i> b. Localización de las quillas o paranota en relación al segmento c. Ozoporo en el borde de la quilla	67
24. Estructuras relacionadas a los segmentos corporales: a. Unión de un par de patas al esternito y podómeros b. Séptimo podómero "uña" c. Localización de los espiráculos (anteriores a cada par de patas) d. Vista lateral del Telsón y partes e. Partes del Telsón	68
25. Longitud corporal de hembras y machos adultos de <i>Chondrodesmus</i> cf. <i>riparius</i>	29
26. Ancho corporal de hembras y machos adultos de <i>Chondrodesmus</i> cf. <i>riparius</i>	31
27. Masa corporal de hembras y machos adultos de <i>Chondrodesmus</i> cf. <i>riparius</i>	33
28. Gonoporos y gonópodos: a. Aspecto de los gonoporos en los machos b. Aspecto de los gonoporos en las hembras (cifópodos) c. Localización de los gonópodos en los machos d. Abertura de los gonópodos e. Partes del gonópodo	69
29. Aspecto de las gonocoxas	70
30. Telopoditos y sus partes	70
31. Comportamiento reproductivo: a. Hembra acoplada al macho b. Macho acicalando a la hembra en la cabeza con sus mandíbulas c. Hembra ovopositando un nido en la superficie del suelo d. Forma de	

los nidos e. Aspecto de los huevos f. Capas de los huevos eclosionados	71
32. Desarrollo postembrionario: a. Nido recién eclosionado b. Primer estadio de desarrollo de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i> observado a través de microscopía de fluorescencia c. Juveniles d. Segmentos corporales de un juvenil recién eclosionado e. Pares de patas de un juvenil recién eclosionado f. Aspecto de los ozoporos en el primer estadio de desarrollo	72
33. Cámaras de muda: a. Cámaras de especímenes recién eclosionados b. Cámaras de juveniles c. Cámaras de juveniles (pre-adultos) d. Cámaras de muda en campo e. Cámara de muda en condiciones de laboratorio	73
34. Elaboración de las cámaras de muda: a. Juvenil pre-adulto elaborando su cámara de muda b. Juvenil uniendo pequeñas deposiciones de heces c. Día 1 d. Día 2 e. Día 3 f. Día 4 g. Día 5 h. Día 6	74
35. Cámaras abandonadas y reutilizadas: a. Cámaras abandonadas b. Cámara abandonada y reutilizada c. Cámara inicial de un juvenil pre-adulto d. Juvenil reutilizando la cámara f. Cámara completamente reutilizada	75
36. Volumen de las cámaras de muda de juveniles (pre adultos) de <i>Chondrodesmus cf. riparius</i>	41
37. Forma de las cámaras de muda: a. Cámara con forma casi esférica b. Cámara aplanada c. Orificio para la oxigenación alargado d. Orificio reducido e. Orificio sellado f. Muda de un juvenil pre-adulto con abertura vertical a lo largo de todos los esternitos	75
38. Proceso de pigmentación: a. Juveniles pre-adultos b. Juvenil adentrándose en la cámara de muda c. Cámara con rastros del	

exoesqueleto mudado d. Coloración inicial de un adulto (translúcido)	
e. Coloración a los 3 días (Inicia la pigmentación) f. Coloración a los	
8 días (tono rosado) g. Coloración a los 15 días (tono rojizo) h.	
Coloración a los 41 días (tono marrón) i. Coloración final (tonos	
oscuros)	76
39. Receptividad con las diferentes fuentes de alimento proporcionadas:	
a. Materia orgánica en descomposición b. Briófitos c. Plantas	
pequeñas d. Hojas verdes de árboles frutales	77
40. Gametófitos y filoides de briófitos consumidos: a. Gametófito de	
<i>Cyrto-hypnum sharpie</i> b. Gametófito de <i>Thamnobryum fasciculatum</i>	
c. Filoide de <i>Sematophyllum galipense</i> d. Filoide de <i>Anomobryum</i> sp.	78
41. a. Gametófito de <i>Plagiochila</i> sp. b. <i>Pilea microphylla</i> c. Heces en	
condiciones de laboratorio d. Heces en campo e. Ejemplar muerto	
dentro de su cámara de muda f. Juveniles pre-adultos rodeando la	
cámara	79
42. Mecanismos de defensa: a. Exoesqueleto b. Ozoporos c. Espiral en	
juveniles pre-adultos d. Espiral en adultos e. Camuflaje con su	
entorno	80
43. Comportamiento biológico: a. Comportamiento biológico diurno b.	
Comportamiento biológico nocturno c. Alimentación d. Hidratación ...	81
44. Comportamiento biológico: a. Desplazamiento alrededor de las	
paredes de los terrarios b. Acicalamiento de las patas c.	
Acicalamiento del dorso de su cuerpo d. Elaboración de huecos en	
la tierra	82
45. Adaptación e Inconvenientes en condiciones de laboratorio: a.	
Adaptación positiva b. Adaptación negativa c. Micelio del hongo	
contaminante sobre las cámaras de muda de juveniles (pre-adultos)	

d. Esporas de *Fusarium* sp. e. Sustrato deshidratado y exoesqueleto
de especímenes contaminados f. Nido contaminado

83

RESUMEN

El presente estudio tuvo como objetivo generar información sobre la biología y el comportamiento reproductivo de la especie *Chondrodesmus* cf. *riparius*. Los especímenes fueron recolectados durante giras de campo realizadas en los meses de temporada lluviosa (julio a noviembre de 2017) en la Hacienda Ranatoro, ubicada en la comunidad de Los Limones, Divalá, provincia de Chiriquí, República de Panamá. Se establecieron en terrarios en condiciones *ex situ*, con sustrato proveniente del sitio de muestreo. Para la identificación de la especie se utilizaron claves, literatura sobre diplópodos, al igual que consultas a especialistas. Se determinaron aspectos biológicos como características morfológicas de la región cefálica, región del tronco y estructuras reproductivas, dimorfismo sexual entre hembras y machos, comportamiento reproductivo, desarrollo postembrionario, cámaras de muda, dieta, mecanismos de defensa, comportamiento diurno y nocturno y su adaptación a los terrarios en condiciones *ex situ*. La especie *C.* cf. *riparius* carece de ojos compuestos u ocelos, presentan siete antenómeros en cada antena, 20 segmentos corporales, los machos presentan los gonópodos en el séptimo segmento corporal. Poseen características de dimorfismo sexual como su biometría, masa corporal, forma y coloración de sus segmentos. Durante la cópula pueden o no utilizar un mecanismo de cortejo y tienen fecundación interna. Las hembras pueden ovopositar más de 300 huevos por nido y carecen de cuidado parental. Presentan desarrollo anamórfico, eclosionan con tres pares de patas y siete segmentos corporales, adicionan nuevos segmentos y apéndices locomotores con mudas, donde durante cada muda se internan en cámaras que elaboran a partir de sus propias heces. Son mayormente detritívoros y presentan afinidad con alimentos como troncos en descomposición y briófitos. Utilizan como mecanismos de defensa su exoesqueleto, sustancias químicas repelentes, la capacidad para enrollarse y el camuflaje. Su comportamiento biológico se observa con mayor dinamismo durante la noche y presentaron una buena y fácil adaptación a los terrarios en condiciones *ex situ*.

INTRODUCCIÓN

Los miriápodos son considerados por algunos autores como uno de los grupos más antiguos de artrópodos terrestres (Martínez-Delclós, 1996). Están conformados por los ciempiés (Chilopoda), ciempiés de jardín (Symphyla), paurópodos (Pauropoda) y los conocidos comúnmente como diplópodos, milpiés, rosquillas o caramuelas, los cuales pertenecen a la clase Diplopoda (Bueno, 2012).

Los diplópodos se caracterizan por presentar un cuerpo dorsalmente cilíndrico o plano, a menudo con proyecciones laterales prominentes formado por varios segmentos similares, teniendo dos pares de apéndices por diplosegmento (Stoiev *et al.*, 2010). Viven comúnmente bajo rocas, hojarasca, troncos y materia en descomposición (Pashanasi, 2001).

Son organismos fragmentadores de materia vegetal, la cual modifican mediante la digestión, ya que al deponer sus heces liberan componentes nitrogenados que estimulan bacterias, las cuales se encargan de los procesos de descomposición en un 90% (Hopkin & Read, 1992). Considerados edificadores, en conjunto con hormigas, coleópteros, termitas y lombrices de tierra, hacen cada vez más notoria su prevalencia en los ecosistemas (Bueno, 2012).

Los ecosistemas tropicales típicos de nuestro país representan un sitio esencial y adecuado para los miriápodos, principalmente para los diplópodos. Su prevalencia en ellos es de relevante importancia ya que ejercen influencia sobre el suelo. En suelos forestales que no son demasiado ácidos, pero que por alguna razón no son adecuados para mantener una población numerosa de lombrices de tierra, se observa ordinariamente una población abundante de milpiés (García, 2006).

A pesar de su amplia distribución y de la variedad de ambientes que ocupan, su conocimiento en Panamá es en cierto modo insuficiente y disperso, estando presente en algunos libros y publicaciones científicas antiguas; lo cual no permite contextualizar de forma acabada, el estado del conocimiento de las especies existentes en el país.

Las escasas investigaciones científicas realizadas en el país, están orientadas a aspectos como la distribución geográfica de diferentes miriápodos y su taxonomía. Un ejemplo de ellos es el libro *The Millipedes of Panama* (1964), en el cual fueron tomados datos de miriápodos de la Zona del Canal, sus alrededores y la región occidental panameña. El libro aporta información importante sobre registros de especies, sin embargo, no es tan reciente y es posible que algunos datos hayan cambiado o existan especies nuevas sin haber sido registradas para el país. En cuanto a aspectos biológicos como detalles anatómicos, morfológicos, de reproducción y de ciclo de vida, son muy pocos los estudios existentes.

Comprendiendo la importancia de este grupo de invertebrados en la calidad de los suelos y de igual manera en la cadena trófica (Butticaz, 1996), toda información nueva y descriptiva es sumamente valiosa para contribuir a estudios posteriores, en los cuales se pueda profundizar más en el grupo y extender las líneas de estudio no solo a distribución y taxonomía, sino también a temas de más especificidad como fisiología, ecología, embriología y genética de estas especies en Panamá.

Estudiar la biología y el comportamiento reproductivo en una población de *Chondrodesmus* cf. *riparius* puede brindar información precisa y detallada que pueda ser utilizada como base para nuevos estudios de otras especies de miriápodos en Panamá, al igual que abre la oportunidad a futuro próximo, de que estos organismos, puedan ser considerados como aliados en la reconversión de nutrientes en suelos de impacto, como fincas agropecuarias localizadas en las zonas ganaderas del país, donde la prevalencia de estos diplópodos juega un papel importante en los ecosistemas de producción.

OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

Los objetivos propuestos para llevar a cabo esta investigación fueron los siguientes:

OBJETIVO GENERAL:

- Generar información sobre la biología y el comportamiento reproductivo de *Chondrodesmus cf. riparius*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Detallar aspectos morfológicos y etológicos de *Chondrodesmus cf. riparius*.
- Describir el proceso reproductivo de la especie en estudio.

MARCO TEÓRICO

2.1. Historia natural de los miriápodos

Los miriápodos son un antiguo grupo de artrópodos, que se encontraban entre los primeros ocupantes de la Tierra. De acuerdo al registro fósil éstos aparecieron durante el Ordovícico (Paleozoico temprano), hace aproximadamente 450 millones de años (Martínez-Delclòs, 1996).

Se cree que su proceso evolutivo puede estar relacionado con el desarrollo temprano de los ecosistemas terrestres. Son considerados como un grupo indiscutiblemente terrestre, puesto que incluso los fósiles muestran espiráculos (Shelley & Golovatch, 2011).

El registro fósil y la evolución de los miriápodos fueron revisados a profundidad por autores como Shear (1998). Desde entonces, se han dado nuevos descubrimientos y nuevas descripciones de especies importantes, así como también recientes análisis a gran escala de la filogenia de artrópodos y relaciones de endogrupo con los taxones existentes de miriápodos (Shear & Edgecombe, 2010).

2.2 Clasificación taxonómica de los miriápodos

Las investigaciones taxonómicas dentro de este grupo son complejas y, en consecuencia, han arrojado una cuestionable clasificación en cuanto a los taxones superiores (Brewer, Sierwald & Bond, 2012). Sin embargo, los miriápodos se clasifican en cuatro clases: Chilopoda, Pauropoda, Shymphylla y Diplopoda (Brusca & Brusca, 2005).

2.3 Clase Diplopoda

La clase Diplopoda se encuentra constituida por artrópodos conocidos comúnmente como milpiés, es la tercera clase más diversa de artrópodos terrestres, siguiendo a la clase Insecta y a la clase Arachnida (Golovatch & Kime, 2009). Se diferencian del

resto de los miriápodos por poseer dos pares de patas en cada uno de sus diplosegmentos (Bueno, 2012).

Los diplópodos tienen una larga historia en nuestro planeta, ya que existieron en la tierra siendo particularmente de un tamaño mayor al de los humanos, y sus registros fósiles prueban que se encontraban distribuidos alrededor del mundo (Almond, 1985).

2.3.1 Morfología

Los diplópodos son artrópodos terrestres provistos de mandíbulas y respiración traqueal, cuya longitud en el tamaño corporal adulto puede variar de 1.4 hasta 350 mm, presentan una cutícula raramente blanda, la misma se encuentra generalmente calcificada, formando un exoesqueleto rígido. El cuerpo de los diplópodos está constituido por la cabeza y el tronco (Bueno, 2012).

En la cabeza presentan un labrum raramente libre, mayormente fusionado al clípeo, con uno o tres dientes. Al igual que en otros grupos de artrópodos, los diplópodos tienen omatidios generalmente presentes, ya sean pocos o muchos, y la cantidad de estos puede ir hasta 100 por ojo. Sin embargo, en algunos órdenes propios de esta clase, como el orden en estudio (Polydesmida), se encuentran ausentes, por lo que las especies son completamente ciegas, al igual que en especies subterráneas pertenecientes a otros órdenes en particular. Están dotados también de distintos elementos sensoriales como un par de antenas de seis, siete u ocho antenómeros, con o sin disco apical pequeño, y dotado de cuatro sensilias cónicas en el último antenómero (Enghoff, Golovatch, Short, Stoev & Wesener, 2015).

El tronco está constituido de 9 a 192 segmentos, de 11 a 375 pares de patas, esto tomando como referencia a la especie con menos segmentos y a la especie con mayor cantidad de segmentos dentro de esta clase. En los diplópodos los segmentos corporales también se conocen como diplosegmentos o anillos corporales y están conformados por tergos, pleuras y esternitos (Ribera, Melic & Torralba, 2015).

El primer segmento en el cuerpo de los diplópodos se conoce como collum o collar, este segmento es ápodo, puede estar ensanchado, aunque también puede ser muy reducido. Seguidos de este segmento se encuentran los segmentos anteriores o haplosegmentos (2-4) cada uno con un solo par de patas y posterior a estos se encuentran los diplosegmentos cada uno con dos pares de patas (Enghoff *et al.*, 2015).

Las patas consisten en seis podómeros (coxa, prefémur, fémur, postfémur, tibia, tarso), raramente siete, (coxa, trocánter, prefémur, fémur, postfémur, tibia, tarso) u ocho (coxa, trocánter, prefémur, fémur, postfémur, tibia, tarso 1, tarso 2), dependiendo de cada especie. Los gonoporos, poros genitales o aberturas de sus estructuras reproductivas, se abren directamente a través de una bolsa justo detrás del par de patas del segundo segmento, raramente se localizan después del tercer par de patas (Mesibov, 2019).

2.3.2 Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual es la condición en la cual ambos sexos pertenecientes a la misma especie muestran características que los distinguen. Existe dimorfismo sexual entre hembras y machos de esta clase, en donde las hembras son generalmente más grandes que los machos, pero la principal diferencia es que, en los machos, dependiendo del orden al que pertenezcan, se presenta la modificación de uno o de los dos pares de patas en el séptimo segmento (Bueno, 2012). Los diplópodos generalmente son poco representados en los análisis acerca del dimorfismo sexual en invertebrados (Cooper, 2019).

2.3.3 Reproducción, gonópodos y desarrollo post embrionario

En los machos adultos de la clase Diplopoda, uno o dos pares de patas en la parte anterior del tronco son reemplazados por apéndices sexuales llamados gonópodos. Estos se utilizan como pinzas para sujetar a la hembra o para transferir esperma durante la cópula (Drago, Fusco, Garollo & Minelli, 2011).

Los gonópodos se encuentran localizados comúnmente en una abertura ventral en el séptimo segmento corporal. Generalmente se proyectan afuera del cuerpo de los machos, incluso cuando no está en uso. Cada gonópodo es bi-articulado, consiste en una coxa y un telopodito (Mesibov, 2019). La coxa generalmente presenta una cánula y el telopodito se encuentra dirigido hacia adelante, paralelo o cruzado, extremadamente variable en tamaño, forma y ornamentación, pero normalmente con una densa parte basal setosa denominada "prefemoral" (Enghoff *et al.*, 2015).

Durante los últimos siglos, los taxonomistas especializados en miriápodos han utilizado la morfología de los gonópodos como una fuente para entender las relaciones entre taxones, al igual que para la identificación de especies, debido a que son muy variables y extremadamente diversos (Mesibov, 2005).

Todos los diplópodos tienen fecundación interna, en la que el macho se encarga de transferir directamente la carga espermática a la hembra. Las hembras de los diplópodos depositan huevos, donde posteriormente eclosionan los juveniles (Bueno, 2012).

Los milpiés son anamórficos, es decir, eclosionan del huevo con un número reducido de segmentos y patas que posteriormente van incrementando (Bueno, 2012). Generalmente los diplópodos al eclosionar solo presentan tres pares de patas, rara vez cuatro y excepcionalmente más (Frederiksen, Petersen & Enghoff, 2012).

2.3.4 Dieta y hábitat

Muchos diplópodos presentan una dieta detritívora, son organismos fragmentadores y consumidores de materia orgánica en descomposición (Bueno, 2012). Son considerados una parte fundamental dentro de los ecosistemas, puesto a que contribuyen a la descomposición y a la remineralización de los nutrientes del suelo (Hopkin & Read, 1992).

Los diplópodos habitan comúnmente los bosques templados (especialmente caducifolios), subtropicales o tropicales, donde pueden encontrarse en la hojarasca,

el suelo superior y la madera en descomposición. Al ser principalmente higromesófilos, los diplópodos tienden a estar ausentes o son marginales en la mayoría de los hábitats extremos, como la tundra o el desierto (Golovatch & Kime, 2009).

2.3.5 Importancia en los ecosistemas

Los diplópodos desempeñan un papel importante en los ecosistemas reciclando los nutrientes del suelo, fragmentando y descomponiendo la hojarasca (Alagesan 2016). Estos funcionan como indicadores del nivel de perturbación en los ecosistemas, permitiendo evaluar el grado de conservación de los componentes biológicos de los mismos (Arana *et al.*, 2014).

Desempeñan un papel importante en el flujo de energía, así como en la humificación del suelo y la circulación de minerales en los ecosistemas terrestres (Alagesan, 2016). La mayoría de especies en esta clase son descomponedores, muy pocas especies semi carnívoras y algunas especies se han adaptado a un estilo de vida acuático (Enghoff *et al.*, 2015).

2.3.6 Mecanismos de defensa

Como mecanismos de defensa los diplópodos han desarrollado algunas estrategias como el exoesqueleto de su propio cuerpo o aprovechar la forma y calcificación de su cuerpo para formar bolas defensivas (Ribera *et al.*, 2015). Sin embargo, la más interesante es la presencia de glándulas repugnatorias que pueden ser de varios tipos y que expulsan sustancias de naturaleza diversa como quinonas, fenoles, alcaloides, etc. cuyos efectos pueden ser sedantes para el depredador, lo cual les permite a los diplópodos huir, desincentivadores debido al mal olor de estas sustancias, o efectos agresivos causando daños a los depredadores (Eisner, Alsop, Hicks & Meinwald, 1978).

Duffey & Blum (1977) y Omura, Kuwahara & Tanabe (2002) descubrieron que el contenido químico de las secreciones defensivas variaba considerablemente entre los miriápodos, y que la variedad en la composición química puede ser utilizada taxonómicamente para distinguir algunas especies de estos grupos.

2.3.7 Importancia médica

Aunque tradicionalmente a los milpiés se les considera venenosos, en realidad no lo son. Los diplópodos no presentan estructuras modificadas, mandibulares o de otro tipo para inyectar veneno, como ocurre con los ciempiés, que tienen el primer par de apéndices modificados en forcípulas para la inyección de veneno (Bueno, 2012). Sin embargo, algunas especies de milpiés pueden causar lesiones a humanos ya que secretan sustancias químicas que pueden producir temporalmente manchas o irritación en la piel y en los ojos si se tiene contacto con ellas (Shear, 2015).

2.3.8 Órdenes, familias y especies

La clase Diplopoda cuenta con 16 órdenes, 140 familias y más de 11,000 especies. Muchas de estas numerosas especies aún permanecen a la espera de ser asignadas a sus familias y géneros respectivos (Enghoff *et al.*, 2015).

2.4 Orden Polydesmida

El Orden Polydesmida es el más grande en la clase Diplopoda en términos del número de especies, géneros y familias. Es un orden morfológicamente muy diverso, ya que las especies presentan tamaños, formas, ornamentación, entre otras características muy variadas y la gran mayoría viven en el suelo, hojarasca o madera en descomposición (Zirondi, Pinheiro & Fontanetti, 2013).

2.5 Familia Chelodesmidae

Dentro de las familias más diversas, abundantes y representativas del Orden Polydesmida, se encuentra la familia Chelodesmidae, es una de las familias con mayor riqueza de especies. Está dividida en dos subfamilias: Chelodesminae, compuesta por 19 tribus distribuidas en la región neotropical, y Prepodesminae, con una sola tribu de África (Hoffman, 1980).

Cuenta con alrededor de 230 géneros y 800 especies, distribuidas desde el sur de México y las Antillas hasta el norte de Argentina y el sur de Brasil (a excepción de

Chile); en África desde Sierra Leona hasta Angola, y a lo largo de las costas de Kenia y Tanzania y una sola especie en Europa (España) (Enghoff *et al.* 2015).

Por lo general los ejemplares de esta familia se caracterizan por tener un amplio rango de colores, paranotas (o quillas) con una variedad de formas y machos con numerosos y diferenciables procesos en los gonópodos (Schubart, 1955).

2.6 Condiciones de manejo *ex situ*

Dar respuesta a diferentes problemáticas como la escasez de información biológica, la falta de mecanismos de conservación y protección de especies, entre muchas otras, lleva al empleo del manejo de especies en condiciones *ex situ*. El manejo *ex situ* requiere de ciertas técnicas y cuidados conducentes a cubrir necesidades y aspectos básicos para el bienestar de los ejemplares mantenidos en cautividad, determinados por la biología y el comportamiento de la especie (Orozco, Rosso, Torres, Di Nucci, & Delfino, 2015).

2.6.1 Comportamiento biológico

El conocimiento acerca de las diversas actividades o conductas que pueda llevar a cabo una especie da lugar a nuevos registros. Esto brinda una noción acerca de cuáles comportamientos se consideran normales, por qué ocurren y cuales pueden presentarse si alguno de los factores en su entorno varía, además proveen información que puede ser utilizada para la conservación de la especie y su ambiente (Cassini, 1999).

El comportamiento de un animal en condiciones conocidas es a menudo un factor determinante de su eficacia biológica (Krebs, 1996). Es posible considerar el estudio del comportamiento biológico como una rama de la historia natural, ya que la diversidad de comportamientos que existen en la naturaleza siempre ha sido de interés para la ciencia (Slater, 2000).

2.6.2 Adaptación

La adaptación es un aspecto fundamental en la vida de un organismo, es la destreza para desarrollar capacidades que permitan la supervivencia de su especie. La

dinámica de la adaptación se basa en la habilidad de responder ante un cambio en las condiciones de su entorno. Se logra cuando un organismo cambia, aprende y reconfigura su mecanismo de respuesta ante las nuevas condiciones que se le presenten (Garzón, 2018).

La mayoría de los individuos pertenecientes al grupo de los artrópodos, desde periodos muy antiguos han logrado perfeccionar la forma de adaptarse a los cambios que ocurren día tras día en nuestro planeta (RR, Suranse & Sunagar, 2018). Muchos de los hábitats naturales de estas especies están siendo alterados por el cambio climático o por la intervención directa del hombre, es por esto que resulta muy importante conocer más sobre el proceso de adaptación que llevan a cabo ante diferentes cambios o circunstancias.

2.6.3 Inconvenientes

Durante una investigación científica pueden surgir inconvenientes, la mayoría de las veces estos son factores externos que pueden afectar el avance del estudio, es importante analizar por qué ocurren y como pueden evitarse.

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

La Hacienda Ranatoro se encuentra ubicada a una altitud de 51 m s.n.m., alrededor de los 8° 26' 7.26" latitud norte y -82° 40' 0.28" longitud oeste, en la comunidad de Los Limones, Divalá, distrito de Alanje, provincia de Chiriquí, República de Panamá (Fig. 1).

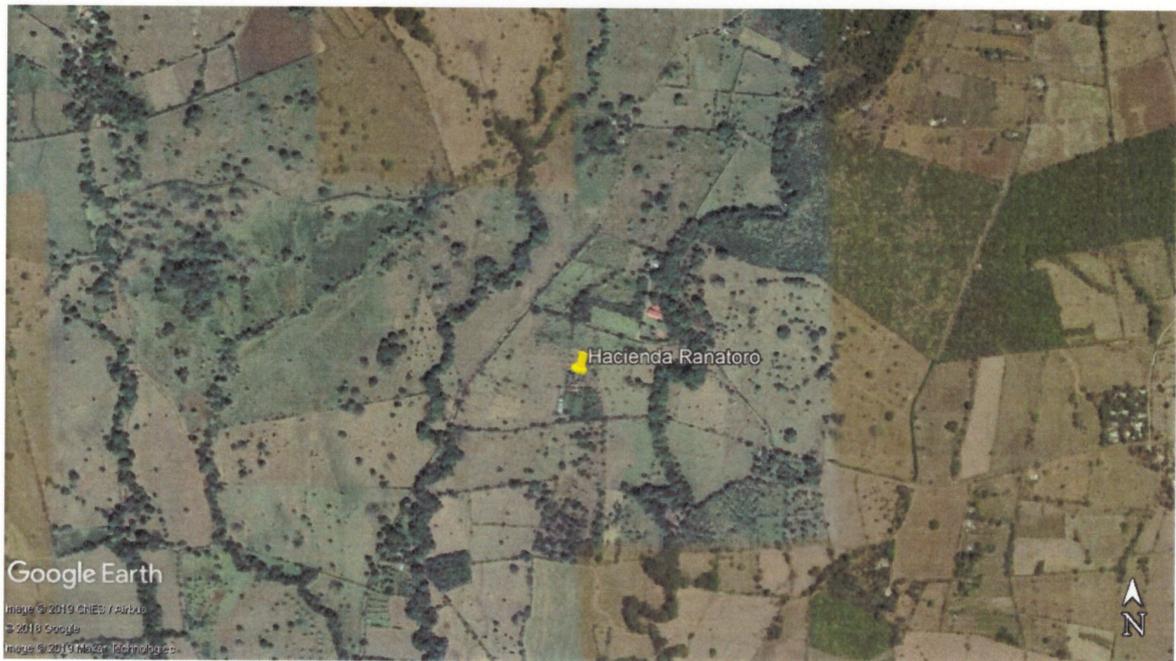


Figura 1. Localización geográfica de la Hacienda Ranatoro en Divalá, Alanje.
Fuente: Google Earth 2019.

Esta hacienda cuenta con un terreno plano, sus parcelas son utilizadas principalmente para la ganadería, presenta extensos potreros de pastos, árboles dispersos, matorrales y además posee tres quebradas que atraviesan la propiedad con sus respectivas franjas de bosques de galería (Fig. 2a).

El terreno también es utilizado para la siembra de caña de azúcar, sorgo, guandú, pastos de corte para la alimentación del ganado, parcelas de productos vegetales de consumo humano como limón, tomate, ajíes, berenjenas, plátanos, papayas, yucas, entre otros (Gómez & Pitty, 2013) (Fig. 2b).

Las diferentes áreas dentro de la hacienda se conectan entre ellas mediante cercas vivas simples y cercas multiestratificadas (Fig. 2c), estas en conjunto con aspectos como clima favorable, abundancia de alimento, entre otros factores, hacen de esta zona un sitio propicio para que prosperen diferentes poblaciones de animales.

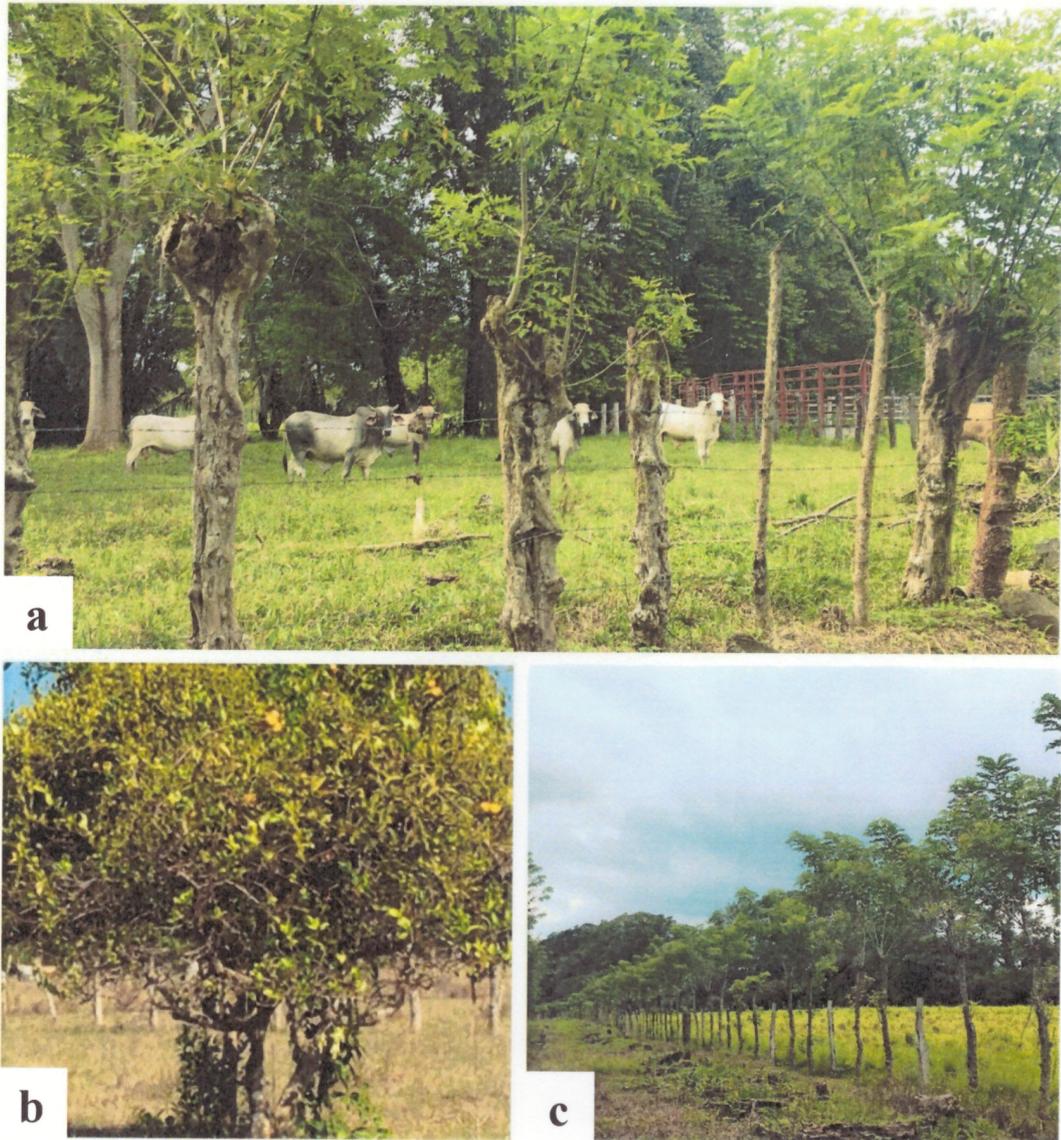


Figura 2. Hacienda Ranatoro: a. Parcelas utilizadas para la ganadería b. Terreno utilizado para siembra de productos vegetales (Limón) c. Cercas vivas multiestratificadas dentro de la hacienda.

3.2 Delimitación del área de estudio

Se realizaron cinco giras de campo, realizadas una vez al mes, durante la temporada lluviosa de julio a noviembre de 2017, ya que es en este período del año en el cual estos diplópodos se observan abundantemente en la Hacienda Ranatoro.

Se delimitaron los sitios de recolección a espacios con intensidad lumínica moderada, gran humedad, abundancia de troncos y materia vegetal en descomposición, al igual que áreas debajo de rocas y hojarasca, ya que estos suelen ser comúnmente sus hábitats (Barrientos, 2004) (Fig. 3a, b).



Figura 3. Delimitación de los sitios de recolección: a. Sitios con intensidad lumínica moderada y humedad b. Bajo rocas.

Durante la primera gira al sitio de muestreo se realizó un reconocimiento del área y se trazó una ruta de recolección. En esta se seleccionaron cuatro puntos para recolectar especímenes y determinar factores abióticos como pH, humedad y temperatura del suelo. Los factores abióticos fueron registrados utilizando un equipo para pruebas de suelos (Kelway Soil Tester hb-2) (Fig. 4).

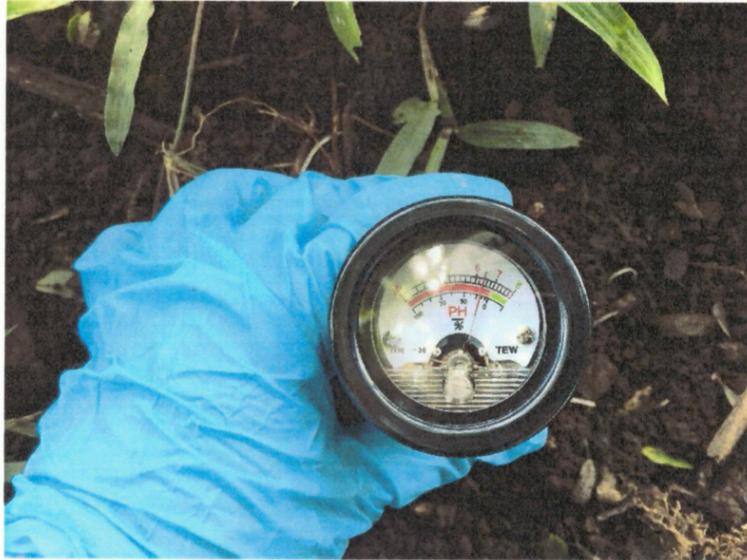


Figura 4. Determinación de los factores abióticos con el equipo para pruebas de suelos (Kelway Soil Tester hb-2).

3.3 Recolecta de especímenes

Durante las siguientes giras se recolectaron especímenes adultos, juveniles y nidos en campo de *Chondrodesmus cf. riparius*. La recolección de especímenes adultos se dio de forma directa sin utilizar ningún método en específico, utilizando guantes y procurando seleccionar organismos sin lesiones o carentes de alguna estructura corporal como patas, antenas o alguno de sus segmentos (Fig. 5a).

En cuanto a especímenes juveniles, se utilizaron pinzas con puntas cuadradas, espátulas o cucharas de plástico, haciendo uso cauteloso de estas para evitar el deterioro de los organismos. A medida que iban siendo recolectados, se colocaban en terrarios rectangulares de plástico (9 cm de alto, 21.5 cm de ancho y 15.5 cm de largo) (Fig. 5b).



Figura 5. Recolección de especímenes: a. Recolección directa de especímenes adultos b. Ejemplares adultos siendo colocados en los terrarios.

Para la recolección de nidos se utilizaron espátulas y cucharas de plástico y una vez localizados, en caso de no estar accesibles en la superficie del suelo, se obtuvieron excavando no más de 3 cm de profundidad o eliminando partes de madera descompuesta a su alrededor (Fig. 6a). Posteriormente también fueron distribuidos en terrarios de plástico (3.4 cm de alto, 15.4 cm de ancho y 10.6 cm de largo) (Fig. 6b).

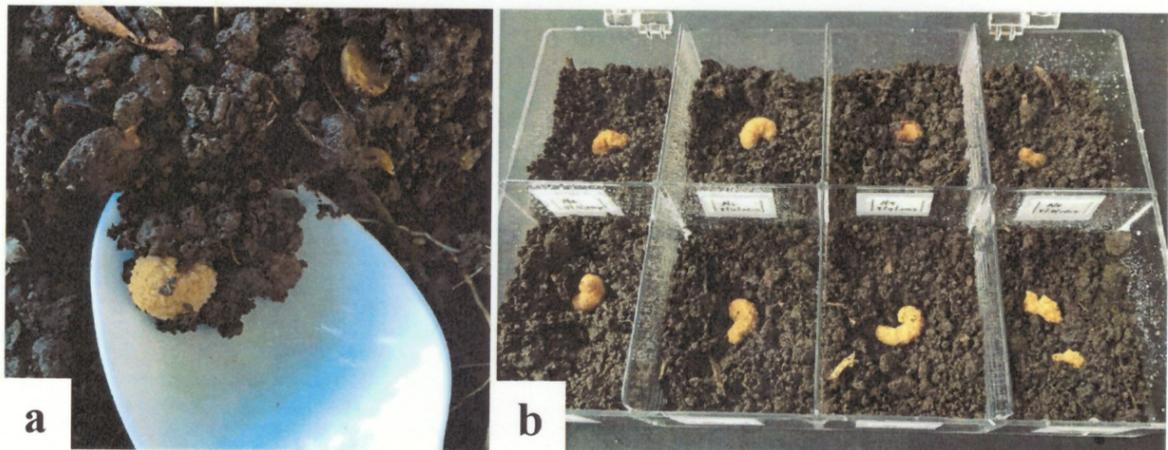


Figura 6. Recolección de nidos: a. Recolección de un nido en la superficie del suelo b. Nidos distribuidos en los terrarios.

3.4 Preparación de los terrarios

Cada terrario fue preparado con dos a tres centímetros de tierra del sitio de muestreo (Fig. 7a). Se les colocó tapas de plástico modificadas con una malla en el centro para permitir una mejor oxigenación dentro de los mismos (Fig. 7b). Además, fueron rotulados con datos como: fecha de recolecta, etapa de desarrollo (adultos o juveniles) y cantidad. En el caso de los nidos, los terrarios se rotularon con el número de nido y la fecha de recolecta.

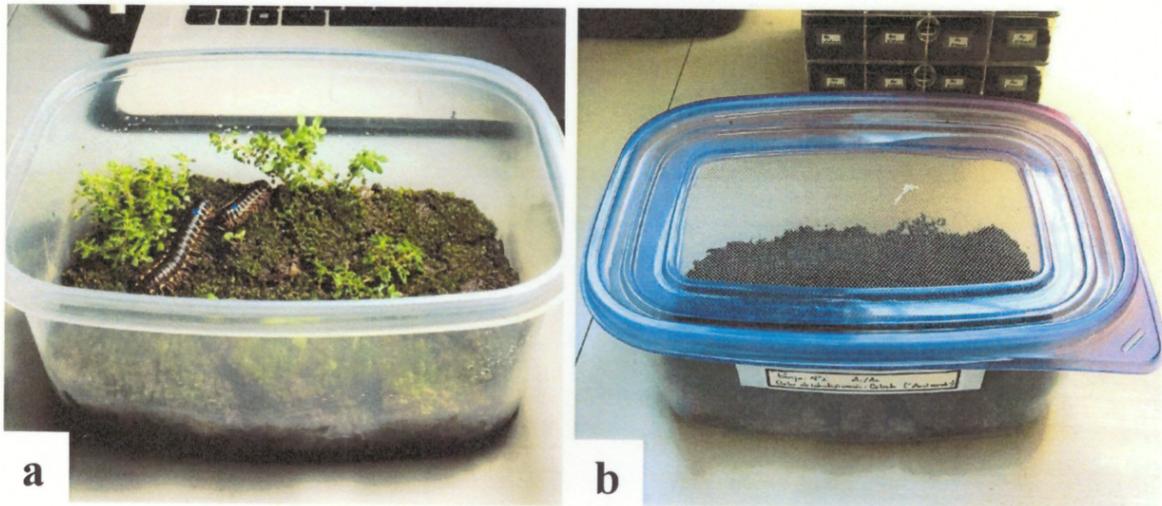


Figura 7. Preparación de los terrarios: a. Terrario con sustrato proveniente del sitio de muestreo b. Tapa modificada para la oxigenación.

3.5 Organización de los especímenes en el laboratorio

En el laboratorio los especímenes recolectados se organizaban de acuerdo al aspecto biológico que se estudiaría con cada uno. Inicialmente eran separados por sexo para reorganizarlos nuevamente en parejas, para estudios reproductivos, o en grupos pequeños, para la obtención de datos morfológicos o de comportamiento (Fig. 8a,b). Fueron colocados al menos cinco especímenes por terrario para evitar estrés por disminución de espacio, al igual que el deterioro apresurado del sustrato.

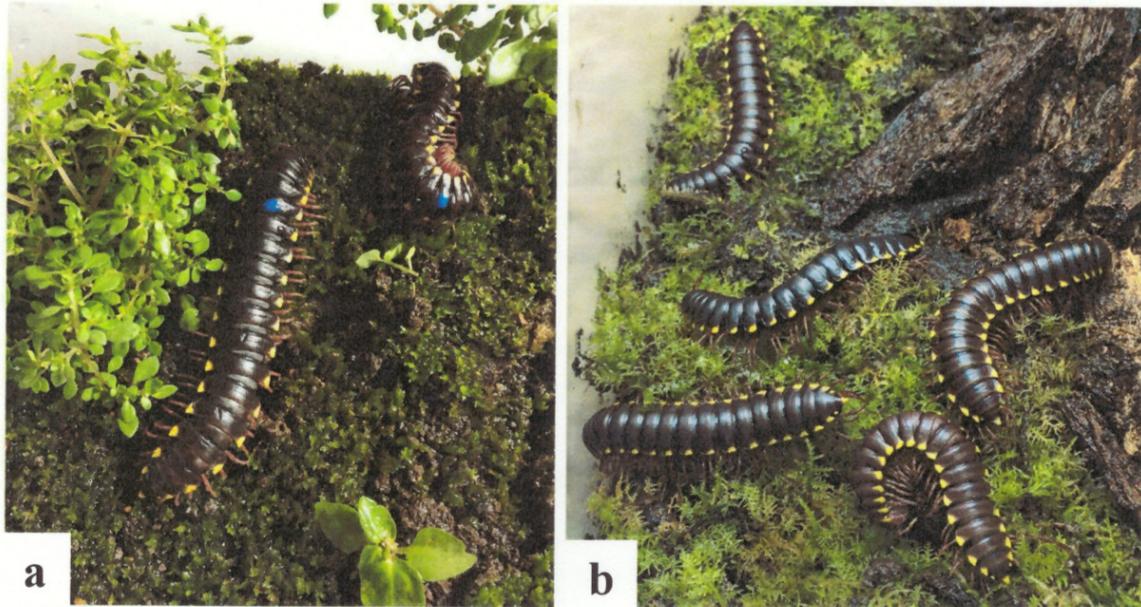


Figura 8. Organización de los especímenes en el laboratorio: a. Especímenes organizados en parejas para estudios de comportamiento reproductivo b. Especímenes organizados en grupos pequeños (5 individuos) para estudios morfológicos y de comportamiento biológico.

3.6 Obtención de datos

La obtención de los datos de diversos aspectos biológicos de la especie en estudio se describe a continuación:

3.6.1 Características morfológicas

Se describió la forma de la cabeza y sus partes, en adultos de *Chondrodesmus* cf. *riparius*. También se realizó la descripción morfológica de los segmentos corporales, cantidad, sus partes y estructuras relacionadas a estos como patas, ozoporos y parte externa de los espiráculos. Para estas descripciones se disectaron las partes y se procedió a observar mediante la utilización de un estereoscopio (Focus Instruments SZ-20) (Fig. 9a).

3.6.2 Dimorfismo sexual

Se compararon características corporales como biometría, masa corporal, forma y coloración de los segmentos entre hembras y machos adultos. Para la biometría se

midieron 10 ejemplares de cada sexo, se utilizó el modelo de medición propuesto por Perez-Asso (1995), en el cual se determina el largo total midiendo los ejemplares desde la cabeza hasta el ápice del epiprocto (en el último segmento corporal) y el ancho se mide a nivel del séptimo segmento corporal. Este modelo arrojó resultados que fueron expresados en centímetros.

Para determinar las diferencias en la masa corporal se pesaron 10 especímenes adultos de cada sexo en una balanza analítica (Kern 572) (Fig. 9b), donde los datos obtenidos se expresaron en gramos.

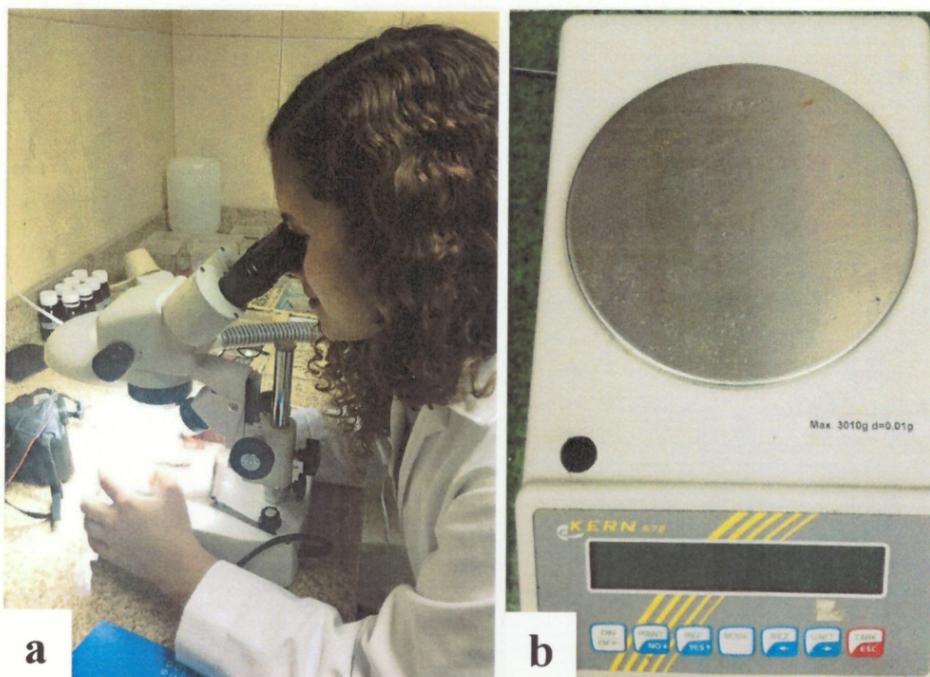


Figura 9. Obtención de datos (Características morfológicas y dimorfismo sexual): a. Disección de estructuras morfológicas utilizando el Estereoscopio Focus Instruments SZ-20 b. Balanza analítica Kern 572.

3.6.3 Comportamiento reproductivo

Se describió la morfología de las estructuras reproductivas en adultos, y aspectos que intervienen en la reproducción como el cortejo, cópula, fecundación, ovoposición, forma de los nidos, aspecto de los huevos y el cuidado parental.

Para la descripción de las estructuras reproductivas de los machos (gonópodos), estas fueron disectadas utilizando un estereoscopio (Wild M8 Heerbrugg) y se observaron sus detalles a través de fotografías obtenidas por microscopía electrónica de barrido (ZEISS EVO 40 VP) (Fig. 10a, b).

Para observar procesos como el cortejo, cópula y demás, se separaron 10 parejas, una por terrario, monitoreando constantemente su comportamiento. En cuanto a los nidos se tomaron en cuenta 20 nidos.

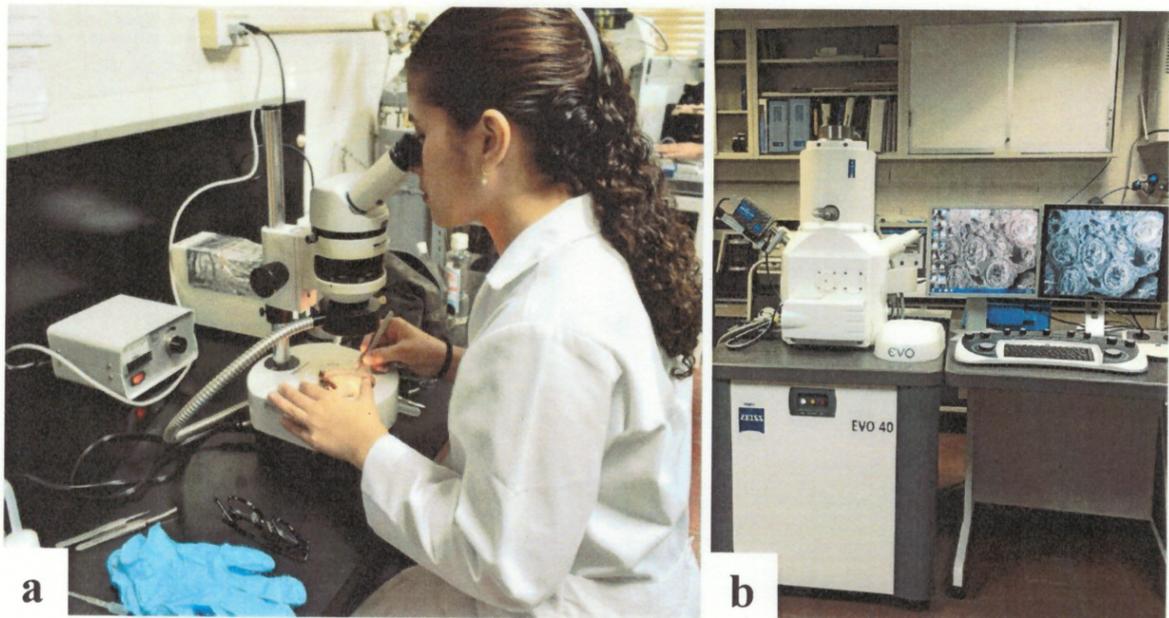


Figura 10. Obtención de datos (Comportamiento reproductivo y desarrollo post embrionario): a. Disección de estructuras reproductivas en machos utilizando el Estereoscopio Wild M8 Heerbrugg b. Microscopio electrónico de barrido ZEISS EVO 40 VP.

3.6.4 Desarrollo postembrionario

Se detalló la morfología de especímenes recién eclosionados de los huevos. Se obtuvieron fotografías más detalladas del primer estadio de *Chondrodesmus* cf. *riparius* utilizando microscopía de fluorescencia (OLYMPUS Fluoview FV1000) (Fig. 11).



Figura 11. Microscopio de fluorescencia OLYMPUS Fluoview FV 1000.

3.6.5 Cámaras de muda

Se describió el proceso de elaboración de las cámaras de muda y su función. Fueron enumeradas 10 cámaras (Fig. 12), se midieron sus dimensiones utilizando un calímetro (iGaging IP54) para promediarlas y calcular el volumen en cm^3 (Fig. 13).



Figura 12. Cámaras de muda enumeradas para promediar sus dimensiones.

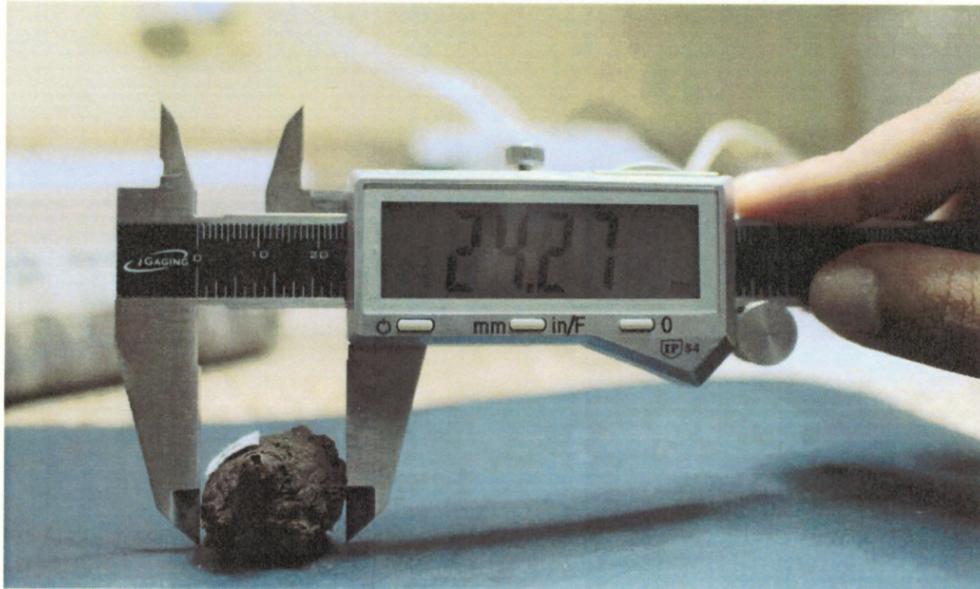


Figura 13. Medición de las dimensiones de las cámaras de muda utilizando el calímetro iGaging IP54.

3.6.6 Dieta

Se estableció una dieta apropiada para mantener especímenes de esta especie en condiciones *ex situ*, realizando pruebas de afinidad alimenticia con diferentes fuentes de alimentos en adultos. Se utilizó como guía observaciones en campo y literatura disponible (i.e. Ashwini & Sridhar, 2005; Webb & Telford, 1995).

Las pruebas de afinidad alimenticia se realizaron por semana, donde durante el primer mes de investigación se observó qué tan receptivos se mostraban los especímenes a cada fuente de alimento, incorporando un nuevo alimento a los terrarios cada semana. Para descartar posibles alteraciones causadas por las fuentes de alimento proporcionadas, se comparó la excreción y el desplazamiento con ejemplares en campo.

3.6.7 Mecanismos de defensa

Se determinaron mecanismos de defensa empleados por juveniles (pre adultos) y adultos de *Chondrodesmus cf. riparius* en caso de sentirse amenazados bajo diferentes circunstancias.

3.6.8 Condiciones de manejo *ex situ*

Se observaron aspectos como el comportamiento biológico diurno y nocturno, la adaptación a los terrarios, además, se analizaron riesgos que pueden ocurrir en condiciones de laboratorio.

3.7 Conservación de los ejemplares

Los ejemplares adultos y juveniles fueron conservados en alcohol al 70%, en tubos de ensayo de 20 mL, rotulados con la información respectiva y almacenados a temperatura ambiente (Fig. 14).

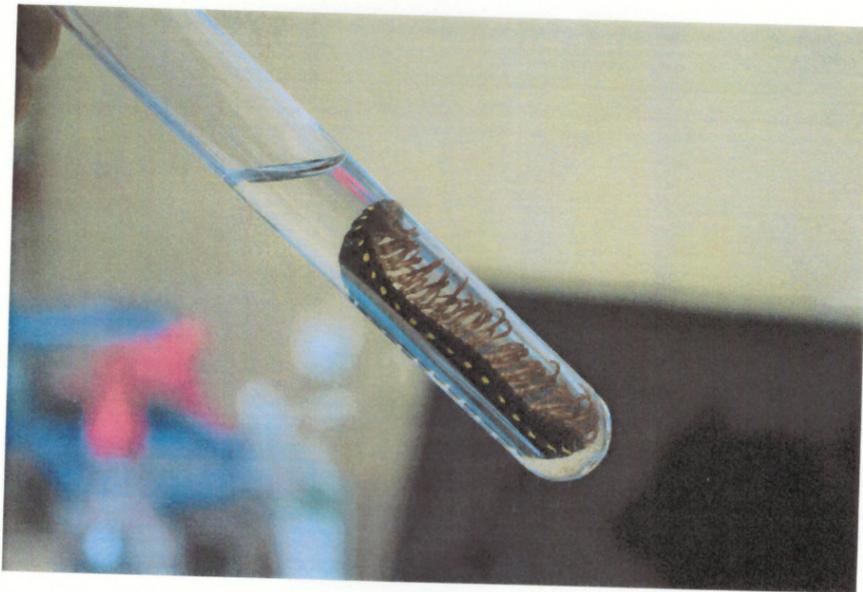


Figura 14. Ejemplar adulto conservado en alcohol al 70% en un tubo de ensayo de 20 mL.

3.8 Análisis estadístico

Se analizaron los datos obtenidos en relación al dimorfismo sexual (i.e. diferencias en la biometría y masa corporal), tiempo de cópula y volumen de las cámaras de muda. Se les aplicó estadística descriptiva para conocer el valor promedio de estas mediciones, se calculó la desviación estándar y se utilizaron gráficos de cajas para la representación de los datos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Características morfológicas

Los diplópodos no pueden identificarse fácilmente, en ocasiones ni siquiera a niveles taxonómicos elevados, requiriendo en general la descripción detallada de sus características morfológicas para llevar a cabo la identificación (Ribera *et al.*, 2015).

4.1.1 Región Cefálica

La región cefálica de la especie *Chondrodesmus cf. riparius* se observa siempre con dirección hacia el suelo (Fig. 15a). La cabeza está compuesta por una placa convexa denominada cápsula y por las piezas bucales (Palacios-Vargas, Mejía-Recamier & De Oyarzabal, 2014). Ambas se unen por una articulación en la parte anterior de la cabeza (Fig. 15b).

En esta especie la cápsula es redondeada, es una placa sin divisiones, pero presenta tres partes, el vértice, un surco vertigial y el frons (Mesibov, 2019a) (Fig. 15c). El vértice es la parte anterior de la cápsula, precede al surco vertigial, en esta especie el surco es alargado y poco profundo, se extiende hasta un poco más abajo de las antenas y el frons es la parte donde se ubican las antenas. En el borde inferior de la cápsula se encuentra el labrum, con tres dientes pequeños, y en medio del frons y el labrum se observa el clipeo (Fig. 15d).

Los ejemplares de esta especie carecen de ojos u ocelos, son completamente ciegos, por lo que generalmente utilizan sus antenas para orientarse (Bueno, 2012) (Fig. 16a). Cada antena surge de una cuenca bien definida, presentan un tono rojizo y se componen de pequeñas estructuras denominadas antenómeros (Ribera *et al.*, 2015). Se registraron siete antenómeros por antena (Fig. 16a), siendo el último antenómero muy pequeño, este lleva consigo cuatro conos apicales, los cuales emplean una función sensorial (Enghoff *et al.*, 2015) (Fig. 16b).

Los antenómeros variaban en longitud, del 2 al 6 el tamaño era muy similar, sin embargo, los antenómeros 1 y 7 se observaban sumamente pequeños en

comparación al resto (Fig. 16a). También presentaban un ancho similar, lo que les daba a las antenas una apariencia filiforme y cada antenómero surge de la punta del antenómero anterior, lo que les brinda a las antenas una mayor flexibilidad. A un costado de la base de cada antena se observó el par de órganos de Tomösvary, los cuales lucen como pequeños poros y cuya función parece ser olfativa o quimio-receptora (Ribera *et al.*, 2015) (Fig. 17a).

Las piezas bucales están compuestas por las mandíbulas y el gnatoquilario. Las mandíbulas de *Chondrodesmus cf. riparius*, tienen un aspecto romboidal, presentan un tono rojizo, sobresalen lateralmente en la cabeza y se conforman por tres partes, el cardo, estipe y el lóbulo gnatal. Cada lóbulo gnatal tiene dos placas de dientes y una fila de peines (Enghoff *et al.*, 2015) (Fig. 17b).

El gnatoquilario es la placa inferior de la cabeza que cierra la cavidad de la boca y presenta tres partes fusionadas, el mentum, un par de estipes gnatoquiliares y un par de lóbulos linguales (Mesibov, 2019a). El gnatoquilario en esta especie tiene forma rectangular, esto corresponde a la forma que comúnmente presentan los ejemplares del Orden Polydesmida (Enghoff *et al.*, 2015), el mentum abarca gran parte del gnatoquilario y presenta una forma triangular, los estipes gnatoquiliares presentan una forma alargada, un par de palpos y se encuentran laterales a los lóbulos linguales, estos últimos presentan un solo palpo reducido cada uno (Fig. 18).

4.1.2 Región del tronco

En adultos de esta especie la región del tronco está constituida por 20 segmentos corporales. El primer segmento corresponde al collum o collar, inmediatamente detrás del collum se observan tres segmentos denominados haplosegmentos (2-4), son segmentos más simples y solo presentan un par de patas, seguido se observan 14 diplosegmentos con dos pares de patas cada uno, luego se encuentra un segmento ápodo y por último está el Telsón o Pigidio (Fig. 19).

El collum es considerado el primer segmento corporal, se observa como una placa dorsal redondeada hacia la parte que hace contacto con la cápsula de la cabeza, es más ancha que la cabeza, carece de pares de patas y posee una función de

resguardo debido a su posición, ya que, al caminar con la cabeza hacia abajo, estos diplópodos dejan a la vista este segmento en particular (Fig. 20).

El tronco de los diplópodos se puede considerar como un tubo que se fortalece de placas fusionadas en cada segmento corporal (Enghoff, Jensen & Mikhaljova, 2018). En la parte superior está el terguito, las placas laterales se denominan pleuritos y en la parte ventral está el esternito (Ribera *et al.*, 2015) (Fig. 21).

Los haplosegmentos en esta especie se observan más angostos que los diplosegmentos, presentan un solo par de patas. Entre el collum y el primer haplosegmento se observa el primer par de patas. El segundo haplosegmento presenta un esternito que no se encuentra fusionado al resto del segmento y unidas a este se observan el segundo par de patas. La razón por la cual el esternito no está fusionado al segmento es porque en este segmento se encuentran las aberturas o poros genitales de las estructuras reproductivas.

Los diplosegmentos, son la fusión de dos segmentos corporales, el prozonito y el metazonito, de ahí su nombre diplo= doble (Bueno, 2012) (Fig. 22a), la evidencia de esta fusión es una pequeña cintura entre ambos que distingue el sitio donde culmina el prozonito e inicia el metazonito (Mesibov, 2019a) (Fig. 22b). En esta especie cada diplosegmento presenta dos pares de patas por segmento (Fig. 22c), a excepción del tercer diplosegmento (séptimo segmento corporal) el cual presenta el primer par de patas modificadas en estructuras utilizadas para la reproducción (gonópodos) (Fig. 22d).

Los segmentos corporales de *Chondrodesmus cf. riparius* tienen un tono generalmente oscuro, su superficie dorsal es lisa, además presentan unas extensiones laterales en los terguitos denominadas paranotas o quillas (Stoev *et al.*, 2010) (Fig. 23a). Estas se distinguen por su contrastante coloración amarilla, se observan establecidas en la parte alta en relación al segmento corporal (Fig. 23b), no están provistas de protuberancias y en sus bordes se observan los ozoporos (Fig. 23c).

Los ozoporos son estructuras mediante las cuales los diplópodos expulsan sustancias repelentes como mecanismo de defensa (Wright, 2001). En esta especie están presentes en pares, regularmente uno a cada lado de los segmentos 5, 7, 9, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 18 y 19, lo que corresponde a la fórmula de ozoporos para el Orden Polydesmida (Brusca & Brusca, 2005).

Los pares de patas están unidos a los esternitos de cada segmento corporal, las hembras adultas cuentan con 31 pares de patas y los machos adultos, con 30. Cada pata está compuesta de siete podómeros, la coxa unida al esternito, el prefémur, fémur, postfémur, la tibia, el tarso y al final es posible observar una "uña", cuya función posiblemente sea permitirles a estos diplópodos aferrarse a ciertas estructuras mientras se desplazan (Fig. 24a, b). Presentan una coloración amarillenta en los podómeros más proximales al esternito, mientras que en los podómeros más distales al esternito, se tornan mayormente rojizos. Otra estructura que fue posible observar en relación a los segmentos fueron los espiráculos, los mismos se localizaban en pares en la parte anterior de cada par de patas, a través de los cuales ocurre la respiración (Ribera *et al.*, 2015) (Fig. 24c).

Al final del tronco se observa el Telsón, está conformado por el anillo preanal, las valvas anales o paraproctos y el hipoprocto (Fig. 24d). El borde del anillo preanal que cubre a las valvas anales se conoce como epiprocto y luce de forma triangular ligeramente puntiagudo (Fig. 24e).

4.2 Dimorfismo sexual

Se registraron tres características distintivas entre hembras y machos de la especie *Chondrodesmus cf. riparius*, dentro de las cuales estaban la diferencia en la biometría de su cuerpo, en su masa corporal y en la forma y coloración de sus segmentos.

4.2.1 Biometría

Se tomaron en cuenta dos aspectos, la longitud y el ancho de hembras y machos adultos. Se obtuvo que las hembras presentan cuerpos mayormente elongados, promediados en 5.5 cm. Para los machos, su promedio en longitud fue de 4.8 cm

(Cuadro 1). El valor de longitud mínimo en las hembras fue de 4.7 cm y para los machos fue de 4.6 cm, el valor máximo en la longitud de las hembras fue de 5.8 cm y para los machos fue 5.1 cm (Fig. 25). La longitud corporal de estos especímenes presenta una desviación estándar de ± 0.4 para las hembras y ± 0.2 en los machos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Diferencias en la longitud corporal de hembras y machos adultos de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Individuos	Longitud en hembras (cm)	Longitud en machos (cm)
1	5.2	5.0
2	5.8	4.7
3	5.3	5.1
4	4.7	5.0
5	5.5	5.0
6	5.8	4.6
7	5.8	5.1
8	5.8	4.6
9	5.6	4.7
10	5.6	4.8
$\bar{x} \pm SD$	5.5 \pm 0.4	4.8 \pm 0.2

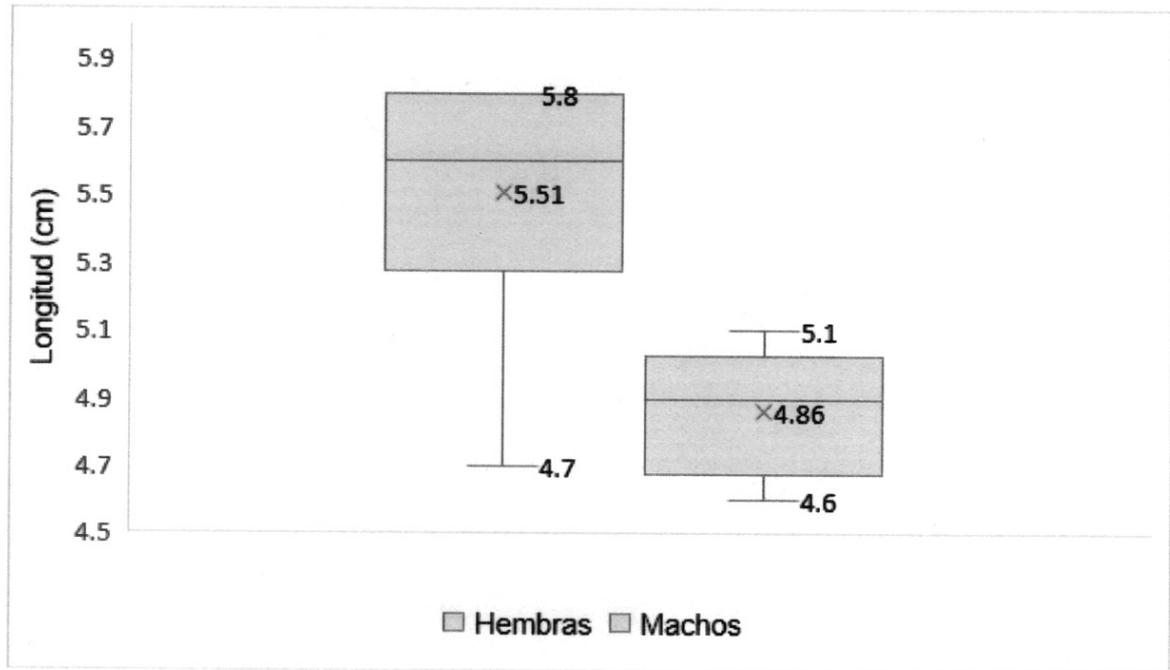


Figura 25. Longitud corporal de hembras y machos adultos de *Chondrodesmus cf. riparius*.

En algunas especies de diplópodos, el tamaño de las hembras es generalmente mayor al de los machos (Cooper, 2019a). En la especie *Chondrodesmus cf. riparius* esta es una de las características distintivas más visibles, el cuerpo de las hembras es más largo y más ancho que el de los machos.

Cooper (2017) habla acerca de la importancia en la biometría de ciertos diplópodos donde afirma que el tamaño y la forma son los impulsores de la duración de la cópula, ya que, debido a la localización de las estructuras reproductoras en ambos sexos, resulta conveniente que los machos sean más pequeños.

Las hembras de esta especie presentan la abertura de los sacos genitales en el tercer segmento corporal y los machos presentan sus gonópodos en el séptimo segmento (Fig. 28). En observaciones realizadas al momento de la cópula la distancia entre estas estructuras se reduce dependiendo del tamaño de los especímenes. Entre menor sea la longitud del cuerpo de un macho más rápido ocurre la transferencia del contenido espermático al cuerpo de la hembra.

En relación al ancho del cuerpo, en las hembras se obtuvo un promedio de 0.9 cm y en los machos, 0.7 cm (Cuadro 2). Contando con un ancho mínimo de 0.8 cm en hembras y 0.7 cm en machos, y un ancho máximo de 1.1 cm en hembras y 0.9 cm en machos (Fig. 26). Ambos sexos presentaban una desviación estándar de ± 0.1 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Diferencias en el ancho corporal de hembras y machos adultos de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Individuos	Ancho en hembras (cm)	Ancho en machos (cm)
1	1.0	0.8
2	1.0	0.7
3	0.9	0.7
4	0.8	0.8
5	1.0	0.8
6	1.1	0.7
7	1.0	0.9
8	1.0	0.7
9	1.0	0.7
10	1.0	0.8
$\bar{x} \pm SD$	0.9 ± 0.1	0.7 ± 0.1

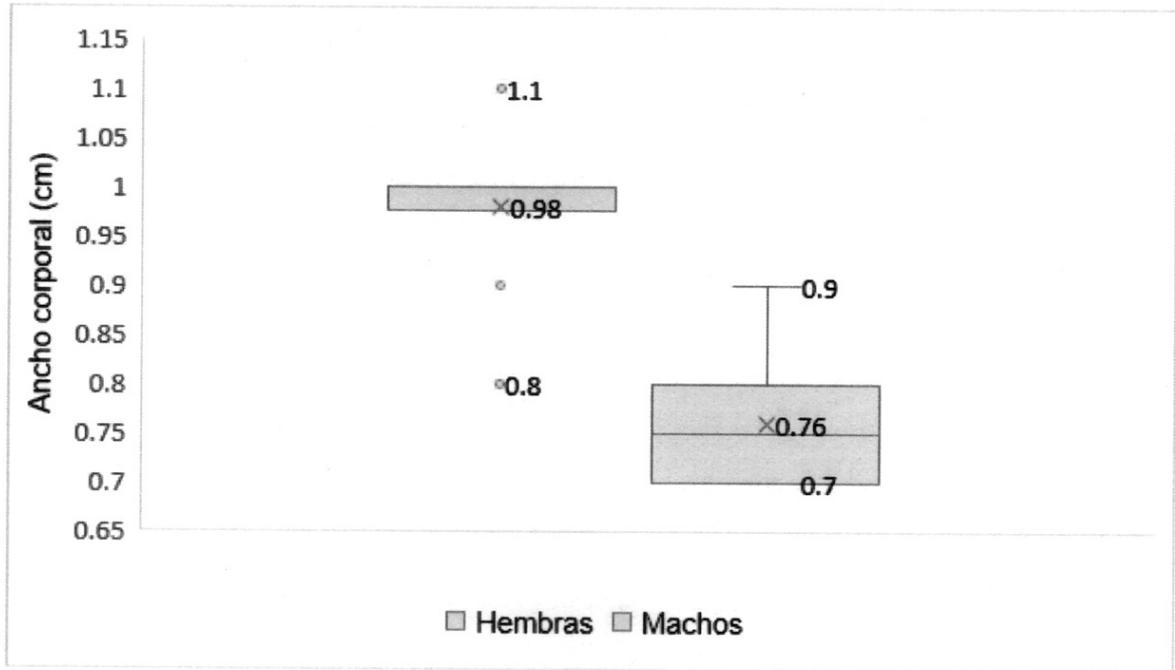


Figura 26. Ancho corporal de hembras y machos adultos de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Los machos al poseer un cuerpo más angosto que el de las hembras, cuentan con la capacidad de extender sus patas un poco más durante la cópula (Cooper, 2019a). De esta forma aseguran que la hembra se mantenga atrapada entre las mismas, durante un mayor período de tiempo, lo que contribuye en la transferencia espermática.

Las diferencias biométricas también resultan importantes cuando se busca controlar artrópodos que puedan convertirse en plagas, ya que de esta forma pueden identificarse a las hembras, retirarlas y evitar que ocurra una proliferación de estos especímenes (Vilela & Della Lucía, 2001). En caso de utilizar diplópodos como objeto de investigaciones con fines no reproductivos, estas mediciones ayudan a diferenciar a una hembra de un macho. Es recomendable mantener una población mayormente compuesta de ejemplares machos en condiciones de manejo *ex situ* favoreciendo con ello, la preservación de la especie en campo.

4.2.2 Masa corporal

El peso mínimo en hembras fue de 1.2 g y en machos de 1.1 g, el peso máximo en hembras fue de 2.3 g y en machos de 1.5 g (Fig. 27). Se obtuvo que las hembras presentaron un promedio de masa corporal de 1.8 g, a diferencia de los machos en los cuales se obtuvo un promedio de 1.2 g. La masa corporal de estos especímenes presentó una desviación estándar de ± 0.3 en las hembras y de ± 0.1 en los machos (Cuadro 3).

Cuadro 3. Diferencias en la masa corporal de hembras y machos adultos de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Individuos	Masa corporal en hembras (g)	Masa corporal en machos (g)
1	1.6	1,3
2	2.3	1.3
3	1.9	1.3
4	1.2	1.2
5	2.1	1.3
6	1.8	1.1
7	1.9	1.5
8	2.2	1.1
9	2.1	1.1
10	1.7	1.1
$\bar{x} \pm SD$	1.8 \pm 0.3	1.2 \pm 0.1

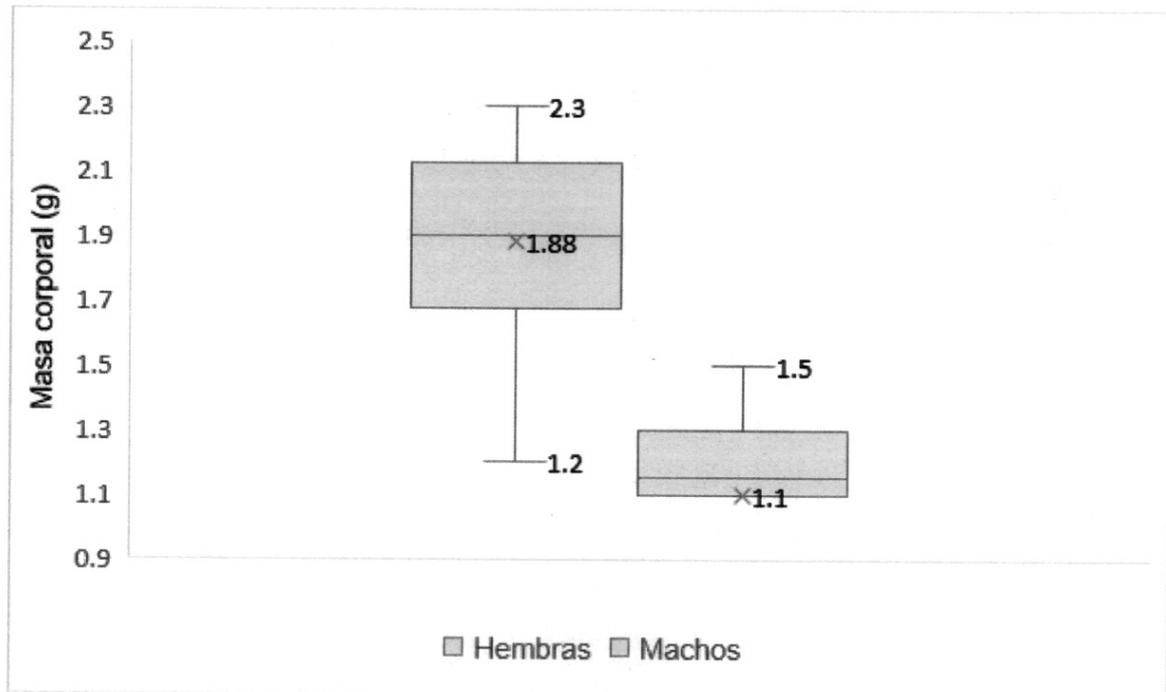


Figura 27. Masa corporal de hembras y machos adultos de *Chondrodesmus* cf. *riparius*.

La masa es claramente un criterio útil dentro de las características utilizadas para diferenciar el sexo en especies de milpiés (Cooper, 2019b). Las hembras de la especie *Chondrodesmus* cf. *riparius*, son más pesadas que los machos. Existen posibles razones de esta diferencia y se deben mayormente a los procesos relacionados con su reproducción.

Es posible que las hembras sean más pesadas debido a que presentan una demanda de nutrientes mayor a la de un macho, pues sobre ellas recae la mayor parte del desgaste energético que causa la producción de huevos que serán posteriormente fecundados, al igual que encontrar el lugar adecuado para su ovoposición. En algunos casos las hembras de esta especie excavan para enterrar los huevos, por lo que resulta conveniente que su cuerpo sea mucho más robusto y pesado en comparación al de un macho.

En cuanto a los machos, están adaptados para una mayor movilidad y la capacidad de localizar a las hembras (Ghiselin, 1969). Esto requiere que su cuerpo sea más ligero. Algunos estudios afirman que las hembras de diplópodos no presentan

preferencias afines a machos más pesados. Sin embargo, puede ocurrir que los machos más ligeros solo logren copular con una sola hembra, mientras que los machos con mayor masa corporal logran copular con varias hembras (Cooper, 2019b).

4.2.3 Forma y coloración de segmentos

La forma del cuerpo de las hembras es más convexa y menos aplanada que el cuerpo dorsoventralmente aplanado que comúnmente presentan los machos. En cuanto al color de sus segmentos, las hembras generalmente mantienen durante su adultez tonos marrones oscuros y una apariencia ligeramente opaca; mientras que, los machos se caracterizan por presentar segmentos de un color negro fuertemente marcado y en algunas ocasiones con un ligero brillo.

4.3 Comportamiento reproductivo

La observación del comportamiento reproductivo de esta especie incluyó diferentes aspectos relevantes como sus estructuras reproductivas, el cortejo y cópula, al igual que la ovoposición, sus nidos y el cuidado parental.

4.3.1 Estructuras reproductivas

En la reproducción de los diplópodos intervienen diferentes estructuras reproductivas tanto en hembras como en machos. Se observó que ambos presentaban gonoporos en el tercer segmento corporal, estos gonoporos son los poros genitales o aberturas de sus estructuras reproductivas. En hembras los gonoporos abrían en unos sacos genitales denominados cifópodos o vulvas y en los machos su apertura abre en la coxa del segundo par de patas en el tercer segmento corporal (Enghoff *et al.*, 2015) (Fig. 28a, b).

Los gonópodos de *Chondrodesmus cf. riparius* se observaron como una modificación solo del primer par de patas en el séptimo segmento corporal de los machos (Fig. 28c). Los mismos se proyectaban a través de una abertura con forma ovoide la cual no presentaba proyecciones ventrales (Fig. 28d). Estaban constituidos por dos estructuras básicas, gonocoxas y telopoditos (Mesibov, 2019b) (Fig. 28e).

Las gonocoxas se observaron de aspecto masivo en relación al telopodito, las mismas no se proyectaban fuera de la abertura gonopodal y tampoco se encontraban unidas a esta abertura. Ambas gonocoxas estaban ligeramente fusionadas y presentaban una cantidad escasa de setas (Fig. 29).

En cuanto a los telopoditos, su función principal es recoger y transportar el fluido con espermatozoides (Wright, 2001). Cada uno se observaba sobre una gonocoxa más no estaban fusionados a estas. Presentaban un prefémur repleto de setas, con un tipo de flexión gradualmente curvada, lo que quiere decir que la primera vuelta del postfémur se encontraba al nivel de esta flexión (Fig. 30).

En hembras los sacos genitales denominados cifópodos, se observan como dos estructuras pareadas, redondeadas y a diferencia de los gonópodos en los machos, no es posible identificar la ubicación de estos a simple vista, ya que se encuentran dentro del cuerpo y es necesario extender el segundo par de patas para lograr su observación (Fig. 28b).

La ubicación de los gonópodos, el aspecto e incluso la curvatura de ciertas partes que los componen, fueron utilizados como características morfológicas importantes dentro de la identificación de la especie a nivel de orden y familia.

4.3.2 Cortejo y cópula

Se comprobó que los machos de esta especie sí empleaban un mecanismo de cortejo hacia las hembras, sin embargo, no lo utilizaban durante cada cópula. Este consiste en que inicialmente el macho persigue a la hembra e intenta alcanzarla hasta que esta se mantenga inmóvil en caso de no estarlo. Luego de alcanzarla, el macho se mueve constantemente a los costados de la hembra de la parte posterior a la parte anterior del cuerpo de esta, hasta que se acoplan correctamente uno frente a otro y la hembra queda atrapada entre sus numerosas patas (Fig. 31a). En ciertas ocasiones, el macho acicalaba a la hembra en la cabeza con sus mandíbulas (Fig. 31b).

Se registraron siete encuentros de cópula, en los cuales el macho luego de un laborioso proceso de cortejo, en uno o varios intentos, extendía sus estructuras

reproductoras (gonópodos), una vez acoplado a la hembra, con el fin de colocarlas correctamente dentro de los cifópodos y transferir su contenido espermático.

Durante estos encuentros copulatorios, se obtuvo que el tiempo de cópula presentaba un promedio de 54 segundos de duración y se observó que posiblemente exista una relación entre el cortejo y la cópula (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comportamiento de las hembras de *Chondrodesmus* cf. *riparius* en relación al cortejo y determinación del tiempo de cópula.

Parejas	Cortejo	Comportamiento de la hembra	Tiempo de cópula (segundos)	Número de intentos
1	Sí	Totalmente receptiva	90	2
2	No	Parcialmente receptiva	30	1
3	Sí	Totalmente receptiva	74	3
4	No	Parcialmente receptiva	25	1
5	Sí	Totalmente receptiva	100	2
6	No	Parcialmente receptiva	21	1
7	No	Parcialmente receptiva	35	2
\bar{x}			54	

En las ocasiones en las cuales hubo cortejo, las hembras se mostraban completamente receptivas. Por lo tanto, el tiempo de cópula era más prolongado y podían darse más de un intento del macho en depositar el contenido espermático dentro de los cifópodos. En cambio, en las ocasiones en las cuales no hubo cortejo, las hembras se mostraban parcialmente receptivas y esto conllevaba a que el tiempo de cópula disminuyera, al igual que los intentos por depositar el contenido espermático, ya que generalmente no sobrepasaban más de un intento (Cuadro 4).

Cabe destacar que el estudio fue analizado en parejas previamente separadas, sin embargo, se observó que un solo macho de esta especie puede copular con varias hembras en un periodo reducido de tiempo, en caso de no ser separados en parejas.

4.3.3 Fecundación, ovoposición y nidos

En la especie *Chondrodesmus cf. riparius* el tipo de fecundación es interna. Las hembras llegan a ovopositar más de 300 huevos por nido. La mayoría excavan para enterrar los nidos bajo tierra a unos 3 cm de profundidad y en algunas ocasiones también se observó que ovopositan sus huevos bajo rocas, troncos en descomposición o simplemente en la superficie del suelo (Fig. 31c). Una vez ovopositados los nidos por lo general asemejaban la forma de una "c", utilizando esta característica para su distinción en campo (Fig. 31d). En cuanto a los huevos, estos presentaban una forma redonda, textura suave, una capa interna de coloración blanca y la externa de una distintiva coloración amarilla (Fig. 31e,f).

4.3.4 Cuido parental

No se observó cuidado parental, los nidos eran abandonados una vez habían sido ovopositados en sitios que las hembras considerasen seguros. Por lo que no permanecían junto a estos y por lo tanto tampoco protegían a los juveniles luego de eclosionar de los huevos.

4.4 Desarrollo postembrionario

Durante la investigación se logró la observación del primer estadio de desarrollo de *Chondrodesmus cf. riparius* luego de su eclosión de los huevos (Fig. 32a, b). Se obtuvo que eclosionan con siete segmentos corporales, tres pares de patas con siete podómeros en cada una, un solo ozoporo y cinco antenómeros en cada antena.

El registro de estos datos morfológicos confirma que esta especie presenta un desarrollo anamórfico, ya que eclosionan con solo siete segmentos corporales a diferencia de los 20 segmentos que presentan durante su adultez (Fig. 32d). En este primer estadio el collum es mucho más pequeño que la cabeza, a diferencia del collum en adultos el cual se observa más ancho que la cabeza. En cuanto al tronco fue posible identificar que los segmentos observados luego del collum correspondían a los haplosegmentos por la disposición de las patas.

Generalmente las especies de diplópodos eclosionan de los huevos con tres pares de patas, rara vez cuatro o más (Enghoff *et al.*, 2015). La especie *Chondrodesmus cf. riparius* forma parte de este modelo conocido de desarrollo post embrionario, ya que nacen con solo tres pares de patas (Fig. 32e). Las mismas se observaban en el mismo orden que tienen durante la adultez, un par entre el collum y el primer haplosegmento, el segundo par en el segundo haplosegmento y el tercer par en el tercer haplosegmento. En cuanto a la cantidad de podómeros, fue la única estructura donde se pudo observar que presentaban al nacer, la misma cantidad que presentan durante la adultez, siete podómeros en cada pata.

También se evidenció que estructuras como los ozoporos, durante este primer estadio de desarrollo, se visualizan con un aspecto tubular y alargado, se puede asegurar que estas estructuras se modifican con posteriores mudas, ya que durante la adultez llegan a observarse tan solo como pequeños poros (Fig. 32f). Además, se pudo comprobar que desde el primer estadio de desarrollo la localización de estas estructuras en los segmentos corporales, corresponde a la fórmula de ozoporos del Orden Polydesmida, ya que el único ozoporo observado se localizaba en el quinto segmento corporal que es justo donde inicia esta fórmula (Pérez-Asso, 2010).

Estos juveniles carecían de pigmentación por lo que se observaron en cierto modo translúcidos y presentaban un desplazamiento bastante dinámico (Fig. 32c).

4.5 Cámaras de muda

A medida que estos diplópodos avanzaban en su ciclo de vida, hacían transiciones de un estadio de desarrollo al siguiente. Cada vez que esto ocurría se adentraban en cámaras de muda (Fig. 33).

4.5.1 Elaboración de las cámaras de muda

Los juveniles (pre adultos) de *Chondrodesmus cf. riparius* elaboraban estas cámaras a partir de sus propias heces, durante un período de 5 a 7 días y las usaban como estructuras de resguardo. El mecanismo para su elaboración consistía en la apertura de sus valvas anales para proyectar el ano y de esta forma ir presionando

y uniendo pequeñas deposiciones de heces a manera de parches o bloques, formando una estructura redondeada (Fig. 34).

Iniciaban la elaboración de sus cámaras en sitios donde se sentían a gusto, en algunas ocasiones se observó que empezaban a elaborar sus cámaras y al cabo de los días las abandonaban, posiblemente debido a que el sitio inicial ya no les parecía propicio, por lo que reiniciaban la elaboración de otra cámara en otro lugar (Fig. 35a).

También se observaron algunos casos en los cuales ciertos juveniles reutilizaban cámaras abandonadas o cámaras de especímenes adultos que recién habían salido de estas, y procedían a culminar su elaboración (Fig. 35).

Regularmente los juveniles adaptados a las condiciones de los terrarios, elaboraban sus cámaras de muda en el momento que considerasen adecuado para continuar su desarrollo. Sin embargo, se observó que algunos juveniles elaboraban sus cámaras justo luego de ser recolectados en campo, a manera de un mecanismo de protección al ser introducidos en un nuevo hábitat.

Cabe destacar que la elaboración de cámaras de muda se lleva a cabo desde el primer estadio de desarrollo. Los milpiés luego de algunos días de haber eclosionado de los huevos comienzan automáticamente la elaboración de pequeñas cámaras de muda y así sucesivamente hasta llegar a la adultez (Fig. 33).

4.5.2 Forma de las cámaras de muda

Las cámaras de muda presentaban una forma redondeada, algunas se observaban con forma de esfera mientras que otras eran más aplanadas. Se obtuvo que miden en promedio 2.01 cm de altura, 2.62 cm de ancho y 2.79 cm de longitud (Cuadro 5). Tomando en cuenta estas mediciones se calculó el volumen de cada cámara y se obtuvo que el volumen mínimo registrado fue de 11.23 cm³ y el volumen máximo de 24.11 cm³ (Fig. 36); con un promedio de 14.92 cm³ (Cuadro 6).

Cuadro 5. Dimensiones de las cámaras de muda elaboradas por juveniles (pre adultos) de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Cámaras de muda	Altura (cm)	Ancho (cm)	Longitud (cm)
1	2.06	2.42	2.76
2	1.90	2.67	2.56
3	1.84	2.44	2.68
4	2.64	2.64	3.46
5	2.70	2.94	2.87
6	1.70	2.42	2.73
7	2.11	2.47	2.56
8	1.71	2.56	2.76
9	1.84	2.73	2.78
10	1.60	2.91	2.77
\bar{x}	2.01	2.62	2.79

Cuadro 6. Volumen de las cámaras de muda de juveniles (pre adultos) de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Cámaras de muda	Volumen (cm ³)
1	13.76
2	12.97
3	12.03
4	24.11
5	22.78
6	11.23
7	13.34
8	12.08
9	13.96
10	12.90
$\bar{x} \pm SD$	14.92 \pm 4.6

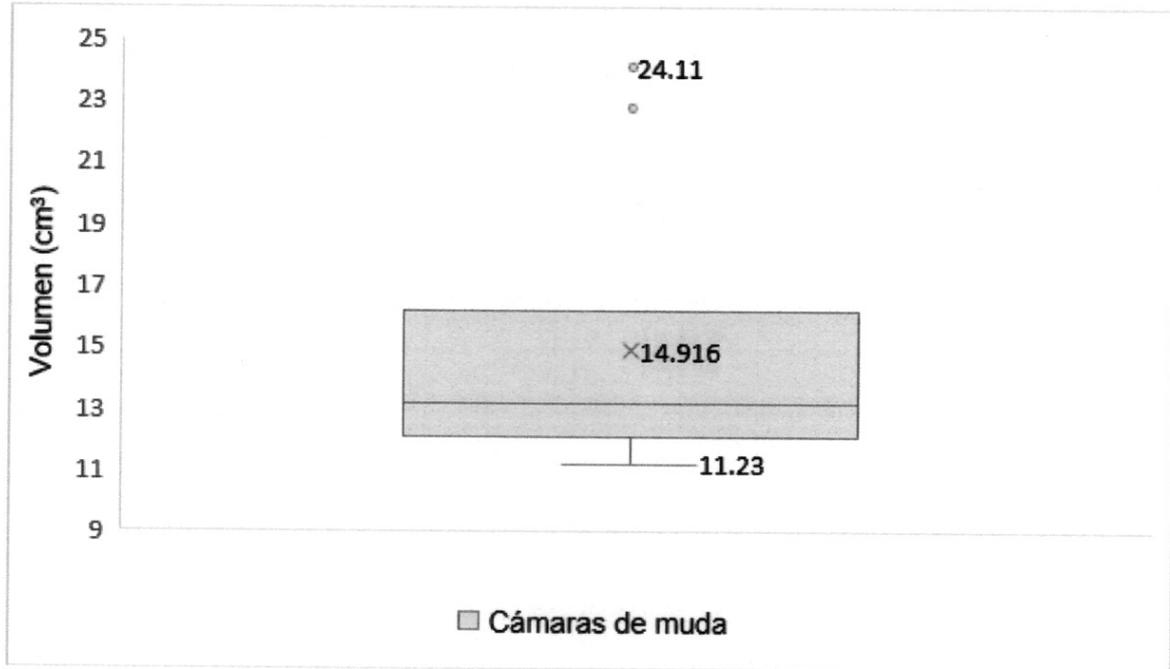


Figura 36. Volumen de las cámaras de muda de juveniles (pre adultos) de *Chondrodesmus cf. riparius*.

Las cámaras de menor volumen presentaban una forma más aplanada, mientras que las cámaras de mayor volumen lograban observarse casi esféricas (Fig. 37a, b). Las medidas biométricas de los juveniles pre adultos de esta especie, medían en promedio 3.3 cm de longitud. Conociendo esto se puede asegurar que el volumen promedio de las cámaras resultaba lo suficientemente espacioso para que permanecieran dentro y albergarlos una vez transicionaran a adultos y su cuerpo se tornara más grande finalmente.

Estas cámaras contaban casi en su mayoría con un orificio, el cual se consideraba que cumplía con la función de oxigenación dentro de la cámara. Este orificio podía estar alargado, reducido y escasas veces sellado (Fig. 37c,d,e).

4.5.3 Estructuras corporales desarrolladas y modificadas dentro de las cámaras de muda

En el tiempo que permanecían dentro de sus cámaras, estos juveniles mudaban principalmente su exoesqueleto. Esta muda ocurría desde la parte ventral de su cuerpo, ya que luego de que salían de estas cámaras, se observó que las mudas

abandonadas presentaban una abertura vertical a lo largo de todos los esternitos (Fig. 37f). Además de mudar su exoesqueleto, los juveniles también desarrollaban nuevos segmentos y estructuras corporales como antenómeros, estructuras reproductoras, ozoporos y pares de patas.

4.5.4 Pigmentación antes y después de adentrarse en la cámara de muda

Se observó que los ejemplares juveniles (pre adultos) de *Chondrodesmus* cf. *riparius* presentan una coloración rojiza en los prozonitos, una franja blanca en los metazonitos y las quillas de color amarillo, sus patas se observan de color rojo como en la adultez y sus antenas con completamente amarillas. Sin embargo, una vez salen de las cámaras de muda como adultos, su coloración es completamente translúcida, con los días se tornan de color rosado, luego rojizos hasta llegar a los tonos oscuros característicos de esta especie (Fig. 38). Este proceso de pigmentación les toma más de un mes.

4.6 Dieta

A los organismos en estudio se les proporcionó diferentes fuentes de alimento, con el fin de mantener una dieta estable, al igual que una población constante dentro de los terrarios.

4.6.1 Afinidad alimenticia

Para determinar la afinidad con cada fuente de alimento, se consideraron dos aspectos, la receptividad y el consumo con cada uno. Se registró una receptividad positiva con alimentos como materia en descomposición (hojarasca y troncos descompuestos), briófitos y plantas pequeñas; mientras que al proveerles hojas verdes de árboles frutales la receptividad fue negativa (Cuadro 7) (Fig. 39).

En cuanto al consumo, se registró un consumo abundante de materia orgánica en descomposición, consumo abundante a regular de briófitos, consumo regular a mínimo de plantas pequeñas y un consumo nulo de hojas verdes de árboles frutales (Cuadro 7).

Cuadro 7. Receptividad y nivel de consumo con relación a las diferentes fuentes de alimento proporcionadas.

Fuentes de alimento	Receptividad	Consumo
1. Materia en descomposición (hojarasca y troncos en descomposición)	Positiva	Abundante
2. Briófitos (musgos y hepáticas)	Positiva	Regular a abundante
3. Hojas de plantas pequeñas	Positiva	Mínimo a regular
4. Hojas verdes de árboles frutales sin nervadura	Negativa	Sin consumo

La materia orgánica en descomposición resultó muy favorable para estos organismos ya que su textura es suave y mucho más suelta, facilitando su trituración por las estructuras mandibulares de estos diplópodos, además de ser sumamente rica en nutrientes y de fácil disponibilidad.

En cuanto a filoides de briófitos, al ser de tamaño reducido, textura suave y presentar una característica muy conveniente que es el almacenamiento de agua, hicieron posible que el desprendimiento para consumirlos fuera mucho más fácil y doblemente beneficioso, ya que aparte de ser fuente de alimento también mantuvieron hidratados a los milpiés.

Las muestras de plantas pequeñas que se les proporcionó, abundan en gran cantidad en áreas donde estos diplópodos habitan, siendo también convenientes para su alimentación por su tamaño reducido y la blandura de sus hojas.

Con relación a las hojas verdes de árboles frutales, estas resultaron poco provechosas para los milpiés posiblemente por la rigidez y escasa humedad de las mismas, aunque solo se les haya proporcionado la parte más blanda de las hojas, seguían siendo un tipo de alimento mucho más grande y difícil de desprender o triturar por las mandíbulas de los especímenes.

Es importante resaltar que el consumo de briófitos y pequeñas plantas por parte de los diplópodos es un comportamiento que han llevado a cabo desde periodos antiguos (Martino & Greb, 2009), por lo que resulta natural que hayan presentado afinidad con estas fuentes de alimento.

4.6.2 Identificación de las especies vegetales proporcionadas

En colaboración con especialistas en el área de Biología Vegetal de la UNACHI, se llevó a cabo la identificación de algunas de las especies vegetales proporcionadas a estos diplópodos para su alimentación.

Dentro de las especies identificadas se registraron cinco especies de briófitos, divididos en cuatro musgos y una hepática. Los musgos correspondían a *Cyrt-hypnum sharpii*, *Thamnobryum fasciculatum*, *Sematophyllum galipense* y una especie perteneciente al género *Anomobryum* sp. (Fig. 40). En cuanto a la hepática, la especie pertenecía al género *Plagiochila* sp. (Fig. 41a). Las plantas pequeñas correspondían a la especie *Pilea microphylla* (Fig. 41b) y las hojas verdes de los árboles frutales pertenecían a dos especies *Mangifera indica* (Mango) y *Citrus × aurantifolia* (Limón) (Cuadro 8).

Cuadro 8. Especies vegetales proporcionadas para la alimentación de *Chondrodesmus* cf. *riparius*.

Materia vegetal	Especies identificadas
1. Briófitos (musgos)	<ul style="list-style-type: none"> ▪ <i>Cyrt-hypnum sharpii</i> ▪ <i>Thamnobryum fasciculatum</i> ▪ <i>Sematophyllum galipense</i> ▪ <i>Anomobryum</i> sp.
2. Briófitos (hepáticas)	<ul style="list-style-type: none"> ▪ <i>Plagiochila</i> sp.
3. Plantas pequeñas	<ul style="list-style-type: none"> ▪ <i>Pilea microphylla</i>
4. Árboles frutales	<ul style="list-style-type: none"> ▪ <i>Mangifera indica</i> ▪ <i>Citrus × aurantifolia</i>

Los briófitos, generalmente las hepáticas como las especies pertenecientes al género *Plagiochila*, se caracterizan por la presencia de aceites esenciales en sus

células (Pérez, Draper, Atauri & Bujalance, 2011). Es posible que estos diplópodos los hayan consumido debido a que contribuyen a una mejor digestión de los nutrientes que ingieren.

En cuanto a la especie *Pilea microphylla*, esta posee actividad antibacteriana y es rica en antioxidantes, los cuales retardan el deterioro de las células de estos milpiés (Modarresi Chahardehi, Ibrahim & Farisa Sulaiman, 2010).

Las especies *Mangifera indica* y *Citrus x aurantifolia* son plantas vasculares, la mismas poseen celulosa en su composición (Ramírez & Cocha, 2003), es muy probable que estos milpiés no presenten ningún mecanismo que los ayude a degradar la celulosa por sí mismos. Puede que esta haya sido la razón por la cual no consumieron estas hojas estando verdes.

4.6.3 Excreción y desplazamiento

Simultáneo a las pruebas de afinidad alimenticia, se llevó a cabo una observación tanto en el aspecto de las heces como en el desplazamiento de los especímenes, con el fin de descartar cualquier anomalía ocasionada por el consumo de las fuentes de alimento proporcionadas.

Se analizaron tres características principales en el aspecto de sus heces, color, textura y forma, tomando como referencia las heces observadas en campo. Al realizar la comparación entre las heces en campo y las heces en laboratorio, se obtuvo que ambas presentaban la misma apariencia (Fig. 41c,d). Como color predominante se registró el marrón oscuro, la textura observada fue semipastosa y la forma era redondeada, aplanada, con una línea divisora en el medio (Cuadro 9). Estas características aportaban una idea de que los alimentos consumidos estaban posiblemente siendo asimilados de manera correcta.

Cuadro 9. Aspectos de las heces en laboratorio en relación con cada fuente de alimento consumida.

Fuentes de alimento	Color	Textura	Forma
1. Materia en descomposición (hojarasca y troncos en descomposición)	Marrón oscuro	Semipastosa	Redondeada
2. Briófitos (musgos y hepáticas)	Marrón oscuro	Semipastosa	Redondeada
3. Hojas verdes de plantas pequeñas (<i>Pilea microphylla</i>)	Marrón oscuro	Semipastosa	Redondeada

En cuanto al desplazamiento, se observó que los organismos eran capaces de movilizarse alrededor de los terrarios, el movimiento era uniforme en cada una de sus patas y la velocidad con que se desplazaban era lenta más no sedentaria, considerado común en especies de diplópodos (Soto & Suriel, 2015).

4.6.4 Omnivoría

La especie *Chondrodesmus cf. riparius*, en condiciones determinadas, al igual que ciertas especies de diplópodos, puede alimentarse no solo de materia vegetal en descomposición sino también de restos animales descompuestos (Ribera *et al.*, 2015). Las pruebas de afinidad determinaron que esta especie es casi completamente de hábitos detritívoros; sin embargo, durante la investigación se suscitó un caso de omnivoría en juveniles.

Durante el tiempo que permanecen dentro de sus cámaras de muda, algunos milpiés morían dentro de las mismas. Fue de esta forma que, uno de los juveniles luego de haber muerto dentro de su cámara de muda empezó a descomponerse. Fue posible observar cómo al menos más de cinco juveniles rodeaban la cámara de muda y otros lograban alimentarse de los fluidos adheridos al exoesqueleto del juvenil descompuesto (Fig. 41f).

4.7 Mecanismos de defensa

Se registraron cuatro mecanismos de defensa empleados por la especie *Chondrodesmus cf. riparius* para su supervivencia. Algunos están propiamente integrados en su estructura corporal, mientras que otros son comportamientos en respuesta al peligro en caso de sentirse amenazados. Dentro de estos mecanismos estaban su exoesqueleto, defensa química, la capacidad de formar una espiral con su cuerpo y el camuflaje con su entorno.

4.7.1 Exoesqueleto

El principal mecanismo de defensa de esta especie es su exoesqueleto, este mecanismo propio en su morfología, es la capa externa que recubre todo su cuerpo (Shelley, 1999). La misma se encuentra endurecida, siendo lo suficientemente resistente para protegerlos contra posibles depredadores, al igual que contra la deshidratación, durante la estación seca del año (Fig.42a).

4.7.2 Defensa química

Los diplópodos a diferencia de los chilópodos, carecen de estructuras capaces de inyectar veneno (Bueno, 2012). Sin embargo, esta especie presenta otro mecanismo de defensa que emplea componentes químicos para su protección, la excreción de sustancias repelentes. Estas sustancias poseen un olor y sabor desagradable y son excretadas a través de los ozoporos localizados a lo largo de su cuerpo (Fig. 42b).

Son sintetizadas en unas glándulas denominadas glándulas odoríferas o repugnatorias y pueden consistir en irritantes tópicos, repelentes, o en el caso del orden Polydesmida, poseer cianuro de hidrógeno (HCN), el cual resulta fatal para otros artrópodos o incluso pequeños vertebrados (Shear, 2015).

4.7.3 Forma en espiral

La capacidad de formar una espiral en la especie *Chondrodesmus cf. riparius*, resulta muy conveniente como mecanismo de defensa. Este les proporciona una protección de la región cefálica, al igual que del área ventral de su cuerpo, la cual

es ligeramente menos rígida que la parte dorsal, haciéndola vulnerable ante posibles ataques por depredadores.

Generalmente el mecanismo consiste en colocar su cabeza en el punto central de la espiral, rodeándola por la mayor parte de su cuerpo. Lo que destaca de esta especie es que a diferencia de especímenes pertenecientes a otros órdenes como Glomeridae, Spirobolida o Spirostreptida; los adultos no forman una espiral completa. Debido a su cuerpo dorsoventralmente aplanado, crean una especie de semiespiral, en la cual enrollan su cuerpo hasta la mitad del tronco y el resto del mismo permanece anclado al suelo.

Se observó cómo utilizan este mecanismo de defensa durante diferentes circunstancias a lo largo de su ciclo de vida. En juveniles, debido a que corren mayor riesgo de ser depredados por su tamaño menor al de un espécimen adulto; en organismos recién salidos de su cámara de muda, ya que les toma algunos días endurecer su exoesqueleto por completo, y en adultos, como una respuesta ante un estímulo en caso de sentirse amenazados (Fig. 42c,d).

4.7.4 Camuflaje con su entorno

La especie *Chondrodesmus cf. riparius* presenta una coloración que va desde tonos translúcidos en juveniles y organismos que recién mudan su exoesqueleto, hasta tonos rojizos, marrones y finalmente tonos oscuros, una vez alcanzan la madurez reproductiva. Estos colores les proporcionan a los especímenes la capacidad de pasar desapercibidos en los sitios donde regularmente habitan, bajo rocas, entre madera en descomposición u hojarasca, etc. (Fig. 42e).

4.8 Condiciones de manejo *ex situ*

Se implementó el manejo de una población de *Chondrodesmus cf. riparius* en condiciones *ex situ*, para analizar a detalle sus características y comportamientos biológicos, donde la observación *in situ* resultaba insuficiente.

4.8.1 Comportamiento biológico diurno y nocturno

El comportamiento observado consistió básicamente en las mismas actividades durante ambos periodos del día, el único cambio registrado fue una conducta

ligeramente más dinámica en horas de la noche (Fig. 43a,b). Dentro de las actividades registradas estaban el desplazamiento de forma no tan acelerada alrededor del terrario, alimentación e hidratación y acicalamiento de sus patas o el dorso de su cuerpo. Además, una de las actividades más notoria fue la elaboración de agujeros con el fin de enterrarse bajo tierra.

En las zonas tropicales de Panamá, específicamente en la provincia de Chiriquí, ciudad de David, las variaciones de temperatura durante el día y la noche son muy marcadas, donde las temperaturas diurnas alcanzan los 32 °C, mientras que las nocturnas descienden a 23 °C (ETESA, 2019). Previo al establecimiento de los especímenes en el laboratorio, se registraron las temperaturas de su hábitat original, las cuales oscilaban alrededor de los 26°C.

La especie en estudio *Chondrodesmus* cf. *riparius*, pertenece al Orden Polydesmida, una característica distintiva de este orden es la ausencia de ojos (ojos compuestos u ocelos) (Enghoff *et al.*, 2015). Para compensar esta desventaja biológica, estos organismos presentan estructuras complementarias, como el órgano de Tomösvary. Se desconoce su función exacta, pero se considera que presenta algún tipo de función quimiorreceptora o detectora de vibraciones y de humedad (Brusca & Brusca, 2005).

Es posible que los cambios de temperatura hayan sido percibidos por los especímenes a través del órgano de Tomösvary, influenciando su comportamiento biológico, dando como resultado el dinamismo observado en horas nocturnas, debido a la semejanza con la temperatura promedio de su hábitat original.

En cuanto al desplazamiento, los quelodésmidos (Familia Chelodesmidae), a diferencia de los restantes grupos de diplópodos, tienen apreciable movilidad (Soto & Suriel, 2015). Lo que implica que la velocidad con la que se desplazan no es tan lenta pero tampoco tan acelerada, en comparación con otros grupos de miriápodos como los chilópodos, los cuales tienden a desplazarse con mucha rapidez (Fig. 44a).

La mayor parte del tiempo era invertido en alimentación e hidratación, comportamientos considerados habituales (Fig. 43c,d). Sin embargo, un comportamiento interesante de observar fue el acicalamiento, ya que no solo se limitaba a sus apéndices locomotores, sino que también se extendía hasta su dorso, específicamente a la mitad de su cuerpo. En donde los especímenes utilizaban sus mandíbulas para retirar rastros de tierra adherida a sus estructuras corporales, probablemente con el fin de que estas no estorbasen durante su desplazamiento (Fig. 44b,c).

La gran mayoría de las especies de diplópodos viven en el suelo y tienen la facilidad de excavar (Bueno, 2012). De ahí que una de las actividades que llamó la atención mayormente fue la elaboración de agujeros en la tierra, ya que esta respalda la importancia que tienen estas especies dentro de los ecosistemas. Estos agujeros permiten la oxigenación de la tierra y el paso del agua, que a su vez incrementa el intercambio de nutrientes en el suelo y ayuda a evitar la erosión (Fig. 44d).

4.8.2 Adaptación a los terrarios

Para conocer la capacidad de adaptación de *Chondrodesmus cf. riparius* se analizó el comportamiento de los especímenes al ser colocados en terrarios seminaturales, con el fin de observar si la respuesta al cambio de hábitat sería positiva o negativa, considerando la adaptación, como una respuesta positiva, y la muerte del espécimen, como negativa.

Las respuestas positivas resultaron predominantes, las mismas ocurrieron progresivamente, en donde durante las primeras horas de haber colocado a los especímenes dentro de los terrarios, estos se mostraban un tanto desconcertados por el cambio de hábitat y el espacio reducido, haciendo que la conducta observada fuese un desplazamiento continuo, de forma acelerada alrededor de las paredes de los terrarios. A medida que la investigación avanzaba la conducta observada era un desplazamiento menos acelerado, en algunos casos permaneciendo bajo tierra, en sitios húmedos y frescos o también agrupados entre sí (Fig. 45a).

Sin embargo, aun teniendo todos los cuidados posibles y semejanzas a su hábitat original, se observó que ciertos individuos no lograron adaptarse en su totalidad a los terrarios, dando como resultado en mínimas ocasiones, respuestas negativas donde el comportamiento observado era el desplazamiento extremadamente lento y en algunos casos nulo, la carencia anímica por alimentarse y el aislamiento del resto de los especímenes hasta llegar al estado de morir (Fig. 45b).

Se puede asegurar que los especímenes de *Chondrodesmus cf. riparius* cuyas respuestas fueron positivas, son organismos capaces de lograr una muy buena y fácil adaptación ante un determinado cambio. Al contrario de aquellos especímenes que presentaron respuestas negativas, el comportamiento observado puede considerarse una muestra de cómo la selección natural actúa dejando atrás a los organismos que no son capaces de adaptarse a los cambios, dando paso a la evolución en las especies.

4.8.3 Inconvenientes en condiciones de laboratorio

El principal inconveniente de esta investigación fue la contaminación por hongos dentro de los terrarios. En colaboración con el departamento de Microbiología de la UNACHI se realizó la identificación del hongo contaminante, finalmente identificándolo como una especie perteneciente al género *Fusarium*.

La muestra analizada se tomó de la parte exterior de las cámaras de muda de los especímenes, donde podía observarse el micelio del hongo abundantemente. Este presentaba tonos blancos y una apariencia "afelpada" (Fig. 45c). Otra de las características utilizadas durante la identificación fue la forma que presentaban sus esporas, las mismas se observaban de forma oval, sin septos, ligeramente redondeadas hacia los extremos (Fig. 45d).

La presencia de este hongo en los terrarios provocó la deshidratación constante del sustrato y de las cámaras de muda, afectando indirectamente a los diplópodos al deteriorar su hábitat y su alimento. Como consecuencia, las cámaras de muda se volvieron frágiles y muy poco resistentes para mantener a los diplópodos dentro de

las mismas por el tiempo necesario y el sustrato se tornó demasiado seco y rígido para poder ser ingerido por los especímenes (Fig. 45e).

También fue posible observar la contaminación por hongos en los nidos, en donde debido a la falta de humedad, los huevos se tornaron de un color oscuro y una apariencia reseca, dando como resultado la pérdida de los embriones los cuales no eclosionaron (Fig. 45f).

Es posible que haya ocurrido debido a una contaminación cruzada, ya que el laboratorio donde permanecían los terrarios se encuentra próximo a un área de docencia muy concurrida. En este sitio, la entrada y salida de personas representa una vía para el aumento de partículas tanto en el suelo como suspendidas en el aire y probablemente de esta forma se propagaron las esporas de hongos.

Sin embargo, la contaminación fue controlada trasladando los terrarios a un área del laboratorio donde la concurrencia de personas fuese mínima. En cuanto al sustrato, éste fue reemplazado semanalmente, se le roció agua regularmente para evitar la desecación y se combinó con briófitos, ya que el crecimiento de algunos hongos es inhibido por briófitos, por lo que es posible considerar que estos presentan importantes propiedades antifúngicas (Glime, 2007).

CONCLUSIONES

En base a la información obtenida mediante observaciones, registros y análisis estadísticos se concluye lo siguiente:

- Los ejemplares de *Chondrodesmus cf. riparius* son completamente ciegos y usan sus antenas para orientarse. En su etapa adulta presentan 20 segmentos corporales, los cuales tienen un tono generalmente oscuro con quillas de contrastante coloración amarilla. Cada segmento corporal cuenta con ozoporos, espiráculos y patas marchadoras, 31 pares en hembras y 30 pares en machos.
- Las hembras presentan cuerpos más elongados, anchos y pesados que los machos. Su cuerpo es más convexo en comparación al cuerpo dorsoventralmente aplanado de los machos y durante su adultez presentan tonos marrones oscuros y una apariencia ligeramente opaca; mientras que, los machos se caracterizan por presentar un color negro fuertemente marcado con un ligero brillo.
- Los machos utilizan los gonópodos para transferir el contenido espermático a los cifópodos de las hembras durante la cópula. Se observan como una modificación en el primer par de patas del séptimo segmento corporal y se componen de una gonocoxa y un telopodito, cuya forma, curvatura y proyecciones se pueden utilizar para la determinación de la especie.
- Esta especie emplea en ciertas ocasiones un mecanismo de cortejo previo a la cópula, el cual consiste en perseguir a la hembra hasta atraparla, moverse constantemente a los costados de la parte posterior a la parte anterior del cuerpo de esta, hasta quedar acoplados uno frente al otro. En ciertas ocasiones, el macho acicala a la hembra en la cabeza con sus mandíbulas.
- La cópula puede durar en promedio 54 segundos y en parejas donde los machos emplean mecanismos de cortejo, las hembras se observan mayormente receptivas.
- Tienen fecundación interna, las hembras pueden ovopositar más de 300 huevos por nido y carecen de cuidado parental.

- Los juveniles de esta especie eclosionan de los huevos con 7 segmentos corporales y tres pares de patas. Posteriormente adicionan más segmentos con mudas, las cuales llevan a cabo en cámaras de muda.
- Las cámaras de muda son elaboradas a partir de sus propias heces, presentan un volumen promedio de 14.92 cm³, las de menor volumen presentan una forma aplanada y las de mayor volumen presentan una forma casi esférica.
- En condiciones de laboratorio (manejo *ex situ*) presentan mayor afinidad con alimentos como materia orgánica en descomposición y briófitos, de los cuales consumieron especies como *Cyrto-hypnum sharpii*, *Thamnobryum fasciculatum*, *Sematophyllum galipense*, *Anomobryum* sp. y *Plagiochila* sp. aunque también pueden consumir moderadamente ciertas plantas pequeñas como *Pilea microphylla* y bajo determinadas circunstancias ingerir restos animales.
- Cuentan con cuatro mecanismos de defensa, su exoesqueleto, sustancias químicas que expulsan a través de sus ozoporos, la capacidad de formar una espiral con su cuerpo y el camuflaje con su entorno.
- El comportamiento biológico de esta especie en condiciones *ex situ* consistió en actividades como el desplazamiento de forma no tan acelerada alrededor del terrario, alimentación e hidratación, acicalamiento de sus patas o el dorso de su cuerpo y la elaboración de agujeros con el fin de enterrarse bajo tierra, con un ligero dinamismo en horas de la noche. Son organismos capaces de lograr una muy buena y fácil adaptación a los terrarios.

RECOMENDACIONES

Mantener comunicación con expertos en el área de estudio, a nivel nacional e internacional, cuyos aportes en la biología de miriápodos puedan ampliar los conocimientos y aportar avances en futuras investigaciones.

Considerar la aplicación de análisis genético a ejemplares de miriápodos para determinar con exactitud las especies existentes en Panamá.

Registrar datos de los factores abióticos del área de estudio durante cada muestreo, donde se incluya temperatura ambiente, temperatura del suelo, pH y humedad y tomarlos como base para mantener las condiciones adecuadas dentro de los terrarios en el laboratorio.

Implementar el uso de higrotermómetros en condiciones de laboratorio, para determinar aspectos como temperatura y humedad en el sitio donde se encuentren los terrarios, y de cámaras digitales para estudios de comportamiento biológico nocturno.

Utilizar terrarios con dimensiones reducidas, ya que resulta conveniente a la hora del manejo y mantenimiento de los mismos.

Mantener a los especímenes en pocas cantidades por terrario para evitar estrés y lograr un óptimo rendimiento del alimento.

Se recomienda dar seguimiento a esta investigación, incorporando nuevos datos sobre la biología de estos diplópodos para conocer cómo influyen en el mejoramiento de suelos dirigidos principalmente a la ganadería. Por ejemplo, realizar investigaciones sobre el contenido nutricional de las excretas comparándolas con los desechos metabólicos de lombrices de tierra.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alagesan, P. (2016). Millipedes: Diversity, Distribution and Ecology. In *Arthropod Diversity and Conservation in the Tropics and Sub-tropics* (pp. 119-137). Springer, Singapore.
- Almond, J.E. (1985). The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 309, 227-237.
- Arana, C., Téllez, P., Jaramillo, A., Tabares, L., Parada, S., Osorio, J., Quintero, E., & Romero, N. (2014). Miriápodofauna (Diplópoda y Chilopoda) del Jardín Botánico del Quindío. En C. De la Torre, J. Rodríguez. (Ed.), *41° Congreso Sociedad Colombiana de Entomología* (pp. 88). Calí, Colombia: Universidad del Quindío.
- Ashwini, K. M., & Sridhar, K. R. (2005). Leaf litter preference and conversion by a saprophagous tropical pill millipede, *Arthrosphaera magna* Attems. *Pedobiologia*, 49(4), 307-316.
- Barrientos, J. A. (Ed.). (2004). *Curso práctico de entomología* (Vol. 41). Univ. Autónoma de Barcelona.
- Brewer, M. S., Sierwald, P., & Bond, J. E. (2012). Millipede taxonomy after 250 years: classification and taxonomic practices in a mega-diverse yet understudied arthropod group. *PLoS One*, 7(5), e37240.
- Brusca, R. C., & Brusca, G. J. (2005). *Invertebrados* (No. Sirsi) i9788448602468). Madrid: McGraw-Hill.
- Bueno-Villegas, J. (2012). Diplópodos: los desconocidos formadores de suelo. *Biodiversitas*, 102, 2-5.
- Butticaz, R. J. (1996). Ecología y aspectos funcionales de la biodiversidad en el suelo. *Agricultura Ecológica y Desarrollo Rural*, 225.

- Cassini, M. H. (1999). Importancia de la etología en la Conservación. *Etología*, 7, 69-75.
- Cooper, M. I. (2017). Size matters in myriapod copulation. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(2), 207-208.
- Cooper, M. (2019a). Size dimorphism in six juliform millipedes. *Arthropods*, 8 (4): accepted De Lisle SP, Rowe L. 2013. Correlated Evolution of Allometry and Sexual Dimorphism across Higher Taxa. *The American Naturalist*, 182(5), 630-639.
- Cooper, M. (2019b). Non-significant intersexual differences in millipede mass. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 7(3).
- Drago, L., Fusco, G., Garollo, E., & Minelli, A. (2011). Structural aspects of leg-to-gonopod metamorphosis in male helminthomorph millipedes (Diplopoda). *Frontiers in zoology*, 8(1), 19.
- Duffey, S. S., & Blum, M. S. (1977). Phenol and guaiacol: Biosynthesis, detoxication, and function in a polydesmid millipede, *Oxidus gracilis*. *Insect Biochemistry*, 7(1), 57-65.
- Eisner, T., Alsop, D., Hicks, K., & Meinwald, J. (1978). Defensive secretions of millipeds. In *Arthropod venoms* (pp. 41-72). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Enghoff, H., Golovatch, S., Short, M., Stoev, P., & Wesener, T. (2015). Diplopoda-taxonomic overview. In *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda*, Volume 2 (pp. 363-453). Brill.
- Enghoff, H., Jensen, L. M., & Mikhaljova, E. V. (2018). "Open access" growth histories in millipedes (Diplopoda). *Arthropod structure & development*, 47(1), 104-116.
- ETESA. (2019). Hidrometeorología de ETESA. Recuperado el 12 de junio del 2019: www.hidromet.com.pa

- Frederiksen, S. B., Petersen, G., & Enghoff, H. (2012). How many species are there of *Pachyiulus*? A contribution to the taxonomy of Europe's largest millipedes (Diplopoda: Julida: Julidae). *Journal of Natural History*, 46(9-10), 599-611.
- García, A. (2006). El suelo como hábitat. Consultado el 12 de junio de 2019, de Universidad de Extremadura. Sitio web: <http://www.eweb.unex.es/eweb/edafo/ECAP/ECAL6FArtrMiriapodos.htm>
- Garzón, M. (2018). La capacidad dinámica de aprendizaje. *Desarrollo Gerencial*, 10 (1), 29-47. DOI: <https://doi.org/10.17081/dege.10.1.3009>.
- Ghiselin, M. T. (1969). *The triumph of the Darwinian method*. Univ of California Press.
- Glime, J. M. (2007). Economic and ethnic uses of bryophytes. *Flora of North America*, 27, 14-41.
- Golovatch, S. I., & Kime, R. D. (2009). Millipede (Diplopoda) distributions: A review. *Soil Organisms*, 81(3), 565-597.
- Gómez, T., & Pitty, D. (2013). Inventario e identificación ornitológica en la Hacienda Ranatoro durante estación seca, Los Limones, Distrito de Alanje, Provincia de Chiriquí, 2013. Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma de Chiriquí.
- Hoffman, R. L. (1980). *Classification of the Diplopoda*. (Muséum d, Histoire Naturelle: Geneva, Switzerland).
- Hopkin, S. P., & Read, H. J. (1992). *The biology of millipedes*.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. (2000). The different roles of social learning in vocal communication. *Animal behaviour*, 60(1), 1-11.
- Krebs, C. J. (1996). Population cycles revisited. *Journal of mammalogy*, 77(1), 8-24.
- Loomis, H.F. (1964). *The Millipedes of Panama*. En *The Millipedes of Panama* (160). United States: Chicago Natural History Museum Press.

- Martínez-Delclòs, X. (1996). El registro fósil de los insectos. Boletín de la Asociación española de Entomología, 20(1-2), 9-30.
- Martino, R. L., & Greb, S. F. (2009). Walking trails of the giant terrestrial arthropod *Arthropleura* from the upper Carboniferous of Kentucky. *Journal of Paleontology*, 83(1), 140-146.
- Mesibov, R. (2005). A new genus of millipede (Diplopoda: Polydesmida: Dalodesmidae) from Tasmania with a pseudo-articulated gonopod telopodite. *Zootaxa*, 1064(1), 39-49.
- Mesibov, R. (2019a). External Anatomy of Polydesmida. 26 de septiembre de 2019, de West Ulverstone, Tasmania, Australia Sitio web: <https://myriapodology.org/polydesmida/index.html>
- Mesibov, R. (2019b). A new and cryptic species of *Lissodesmus* Chamberlin, 1920 (Diplopoda, Polydesmida, Dalodesmidae) from Tasmania, Australia. *ZooKeys*, 846, 31.
- Modarresi Chahardehi, A., Ibrahim, D., & Fariza Sulaiman, S. (2010). Antioxidant, antimicrobial activity and toxicity test of *Pilea microphylla*. *International journal of microbiology*, 2010.
- Ômura, H., Kuwahara, Y., & Tanabe, T. (2002). 1-Octen-3-ol together with geosmin: new secretion compounds from a polydesmid millipede, *Niponia nodulosa*. *Journal of chemical ecology*, 28(12), 2601-2612.
- Orozco, M., Rosso S., Torres L., Di Nucci D., & Delfino G. (2015). Aspectos básicos y recomendaciones para el manejo *ex situ* de aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*). En Orozco, María Marcela, Gonzalez Ciccía, Paula y Soler, Lucía, *Estado de conservación del aguará guazú (Chrysocyon brachyurus) en la Argentina*. (1a.ed., pp. 151-171) Buenos Aires (Argentina): Fundación de Historia Natural Félix de Azara Depar.

- Palacios-Vargas, J. G., Mejía-Recamier, B. E., & De Oyarzabal, A. (2014). Guía ilustrada para los artrópodos edáficos. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Pashanasi, B. (2001). Estudio cuantitativo de la macrofauna del suelo en diferentes sistemas de uso de la tierra en la Amazonia Peruana. *Folia Amazónica*, 12(1-2), 75.
- Perez-Asso, A. R. (1995). A new milliped genus of the family Chelodesmidae (Diplopoda: Polydesmida) from Cuba. *Insecta Mundi*, 156.
- Pérez-Asso, A. R. (2010). Especie nueva de *Cyrtaphe* (Diplopoda: Polydesmida: Chelodesmidae) para la República Dominicana. *Novitates Caribaea*, (3), 1-5.
- Pérez, B. E., Draper, I., de Atauri, D., & Bujalance, R. M. (2011). Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Biodiversidad*, 19.
- Ramírez, P., & Cocha, J. M. (2003). Degradación enzimática de celulosa por actinomicetos termófilos: aislamiento, caracterización y determinación de la actividad celulolítica. *Revista Peruana de Biología*, 10(1), 67-77.
- RR, S. L., Suranse, V., & Sunagar, K. (2018). Arthropod venoms: Biochemistry, ecology and evolution. *Toxicon*.
- Ribera, I., Melic, A., & Torralba, A. (2015). Introducción y guía visual de los artrópodos. *Revista IDE@-SEA*, (2), 1-30.
- Schubart O. (1955). Materiais para uma fauna do estado de São Paulo, os Leptodesmidae. *Arquivos do Museu Nacional* 42: 507–540.
- Shear, W. A. (1998). The fossil record and evolution of the Myriapoda. In *Arthropod relationships* (pp. 211-219). Springer, Dordrecht.
- Shear, W. A. (2015). The chemical defenses of millipedes (Diplopoda): biochemistry, physiology and ecology. *Biochemical Systematics and Ecology*, 61, 78-117.

- Shear, W. A., & Edgecombe, G. D. (2010). The geological record and phylogeny of the Myriapoda. *Arthropod Structure & Development*, 39(2-3), 174-190.
- Shelley, R. M. (1999). Los ciempiés y milpiés, con énfasis en la fauna de América del Norte. Traducción Jose G. Palacios-Vargas. *The Kansas School Naturalist*, 2(3), 10.
- Shelley, R. M., & Golovatch, S. I. (2011). Atlas of myriapod biogeography. I. Indigenous ordinal and supra-ordinal distributions in the Diplopoda: Perspectives on taxon origins and ages, and a hypothesis on the origin and early evolution of the class.
- Soto, K. R., & Suriel, C. (2015). Estudio comparativo de las comunidades de milpiés (Arthropoda: Diplopoda) presentes en la sabana de pajón, el pinar y el bosque latifoliado del Parque Nacional Valle Nuevo, República Dominicana. *Novitates Caribaea*, (8), 50-60.
- Stoev, P., Zapparoli, M., Golovatch, S., Enghoff, H., Akkari, N., & Barber, A. (2010). Myriapods (Myriapoda) Chapter 7.2. *BioRisk: Biodiversity & Ecosystem Risk Assessment*, 4(1).
- Vilela, E.F. & T.M.C. Della Lucia, 2001. *Feromônio de insetos: biologia, química e aplicação*. 2. ed. Holos, 206 p.
- Webb, P. I., & Telford, S. R. (1995). Energy and water balance in the large subtropical millipede *Alloporus bilobatus* (Diplopoda: Spirostreptidae). *Journal of Insect Physiology*, 41(5), 389-393.
- Wright, J. C. (2001). *Myriapoda (Including Centipedes and Millipedes)*. e LS.
- Zironi, M. C., Pinheiro, T. G., & Fontanetti, C. S. (2013). Ovarian morphology and oogenesis of *Leptodesmus dentellus* (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae). *Animal Biology*, 63(2), 169-184.

ANEXOS

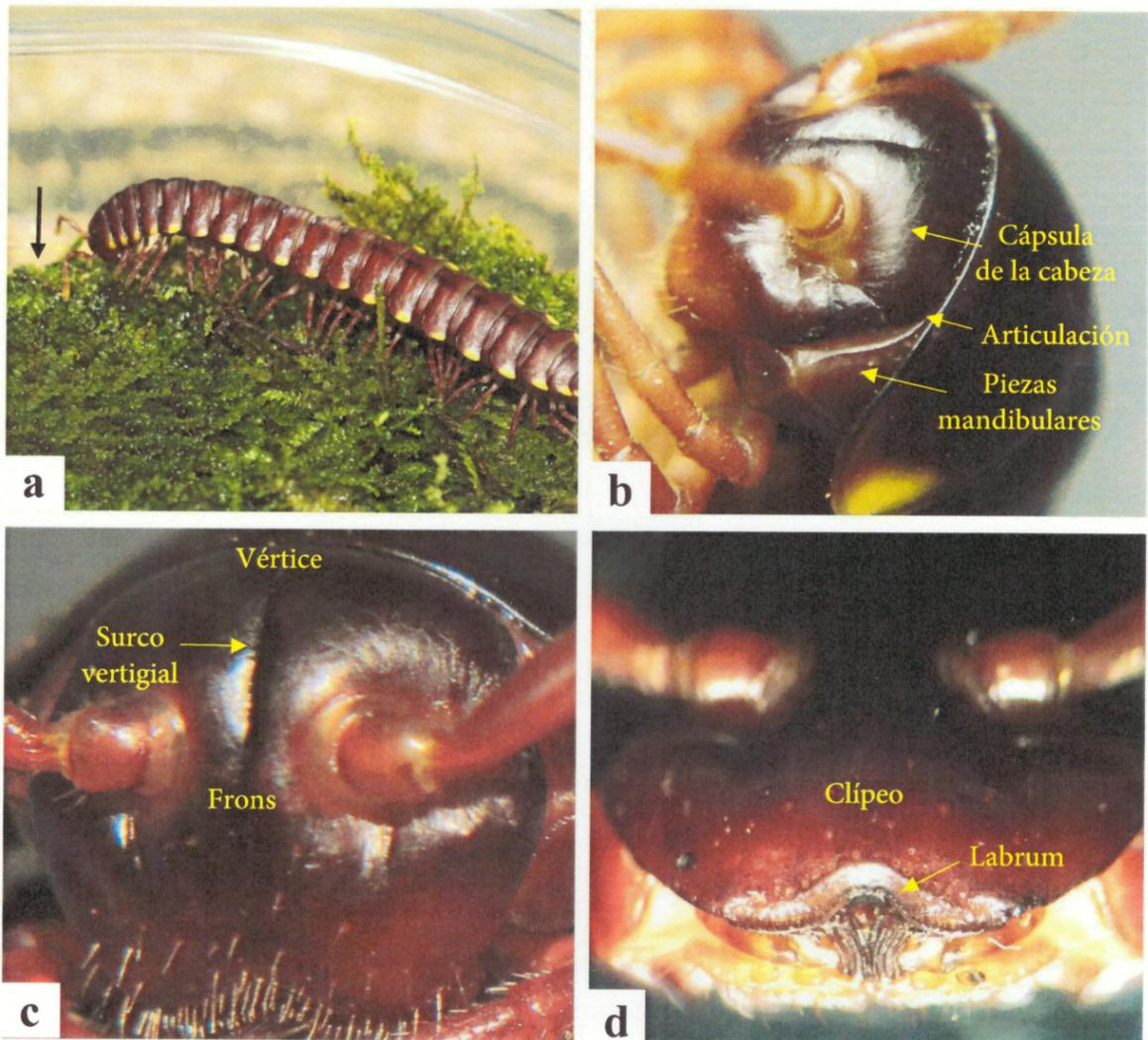


Figura 15. Región cefálica: a. Región cefálica de *Chondrodesmus cf. riparius* con dirección hacia el suelo b. Partes de la cabeza c. Partes de la cápsula de la cabeza d. Borde inferior de la cápsula de la cabeza.

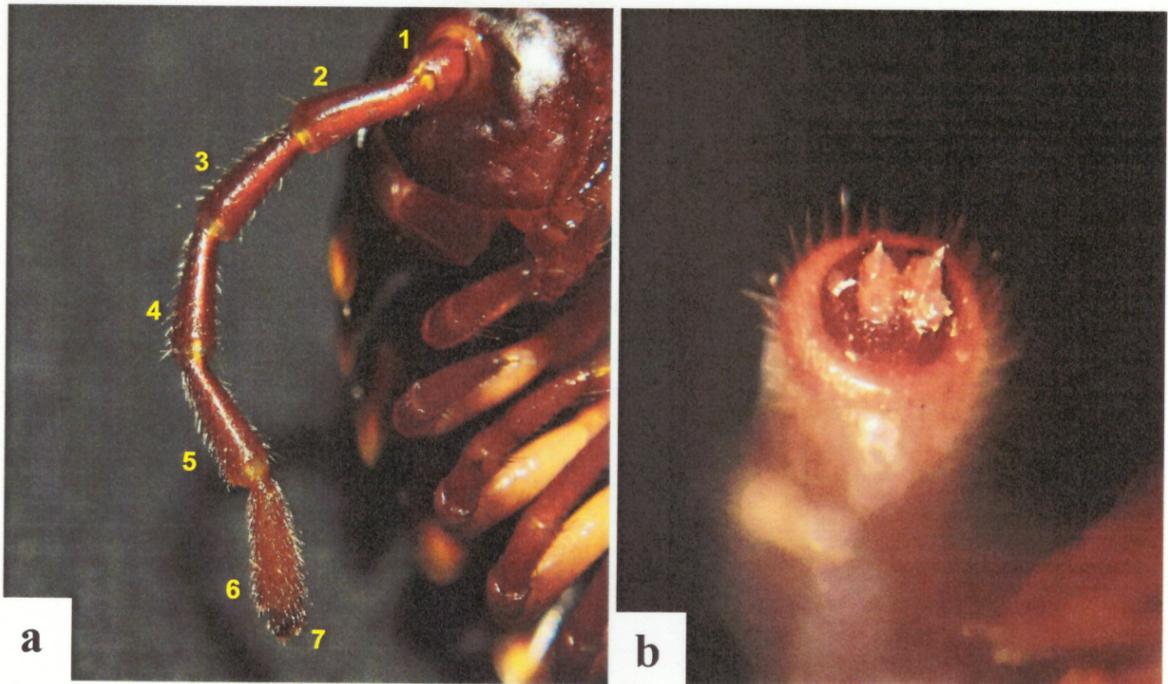


Figura 16. Antenas: a. Antenómeros b. Conos apicales.

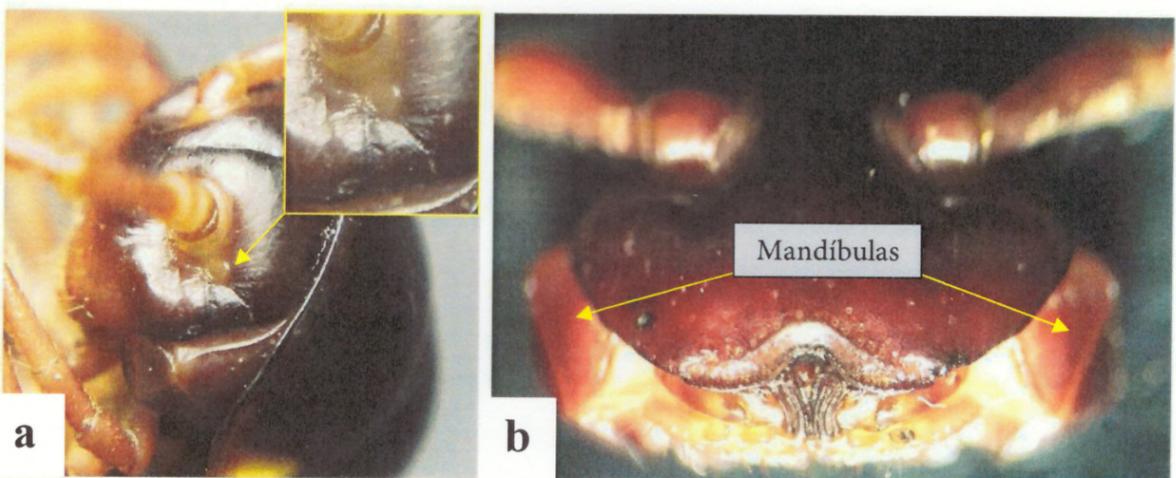


Figura 17. Órgano de Tomösvary y mandíbulas: a. Localización del Órgano de Tomösvary b. Localización de las mandíbulas.

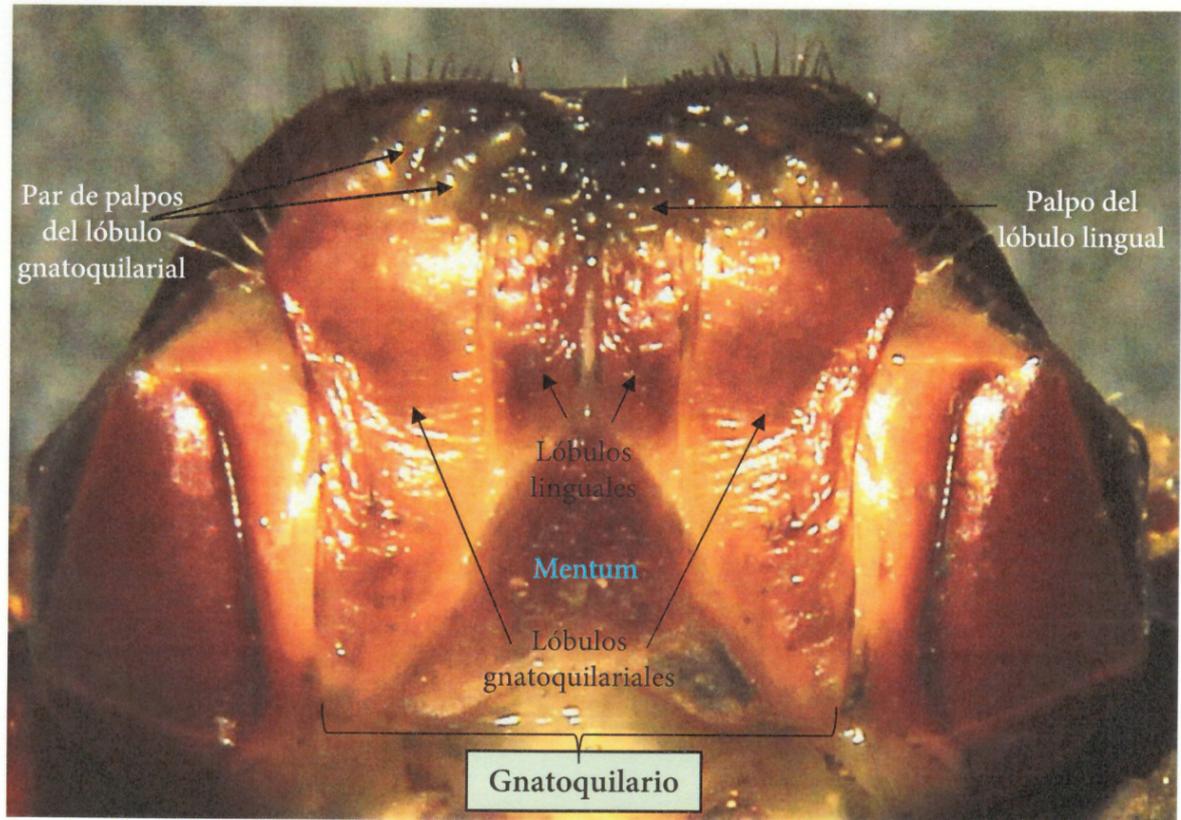


Figura 18. Gnatoquilario y sus partes.

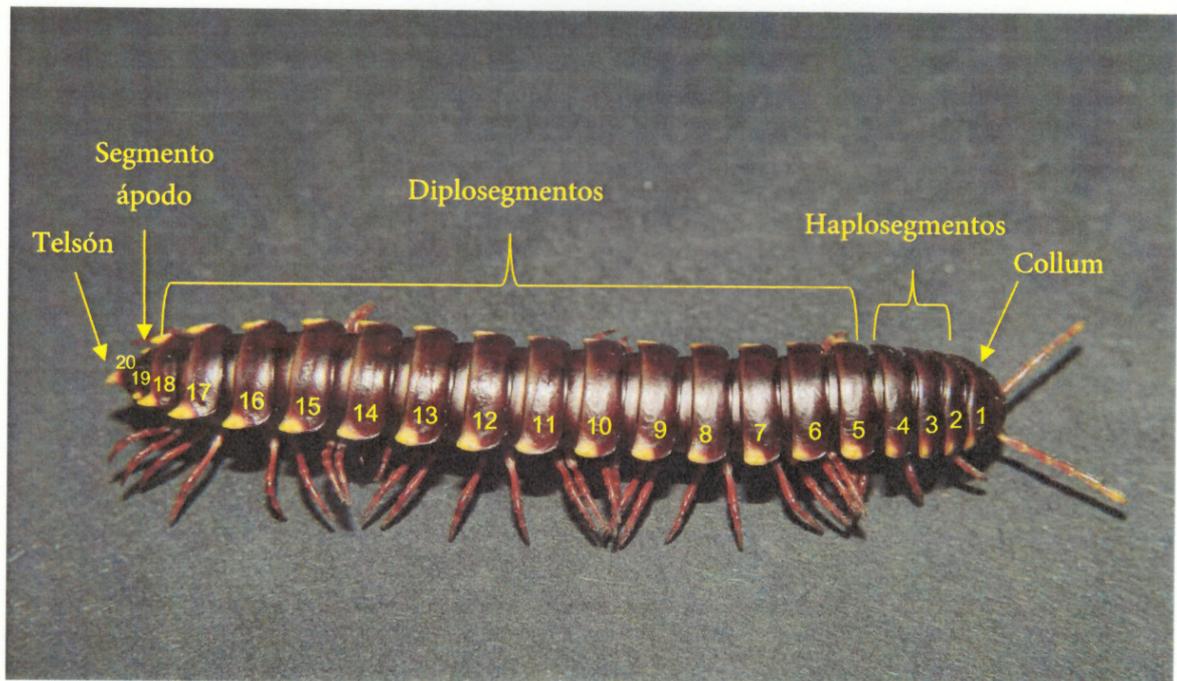


Figura 19. Región del tronco y sus partes.



Figura 20. Adulto de *Chondrodesmus* cf. *riparius* dejando a la vista el collum al desplazarse con la cabeza hacia abajo.

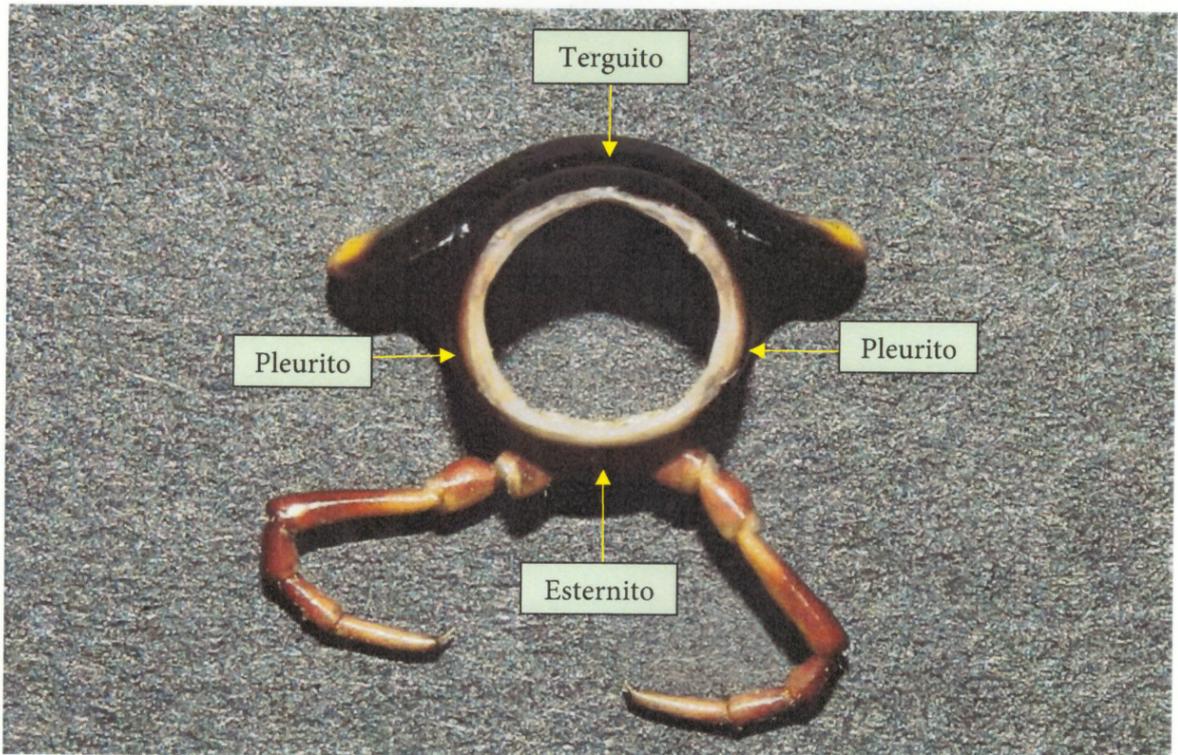


Figura 21. Placas fusionadas que conforman un segmento corporal de un ejemplar adulto de *Chondrodesmus* cf. *riparius*.

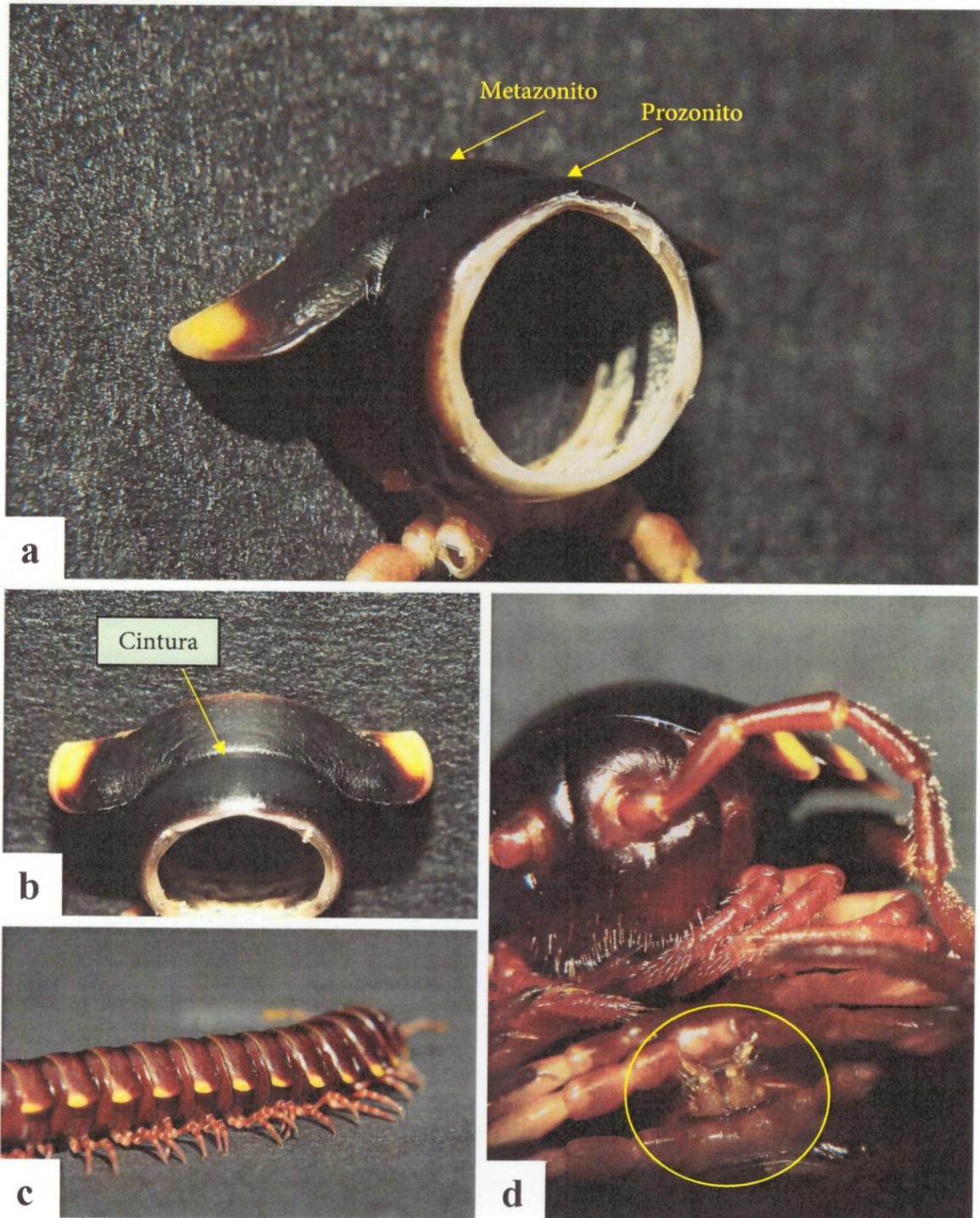
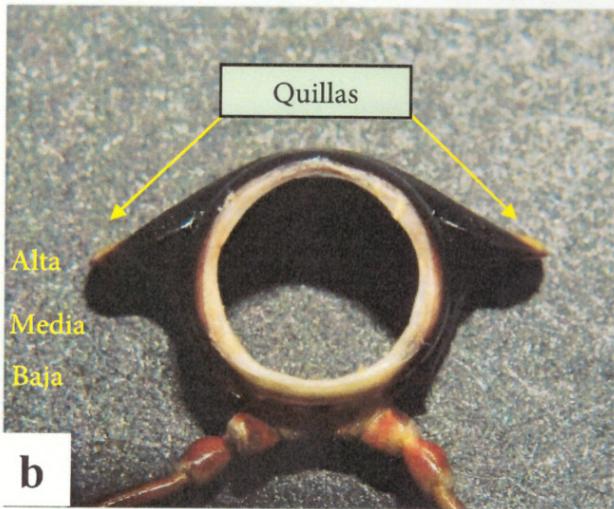


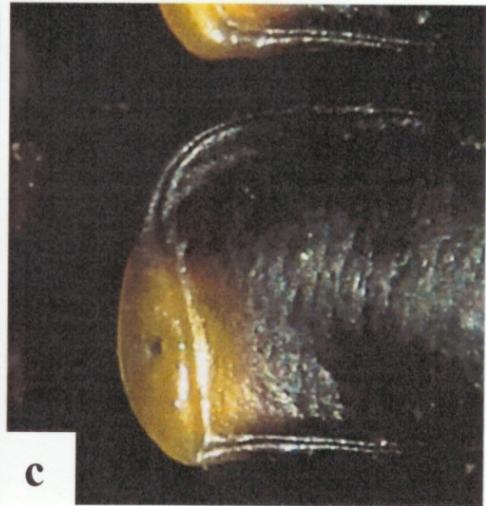
Figura 22. Diplosegmentos: a. Segmentos que componen un diplosegmento b. Cintura que une ambos segmentos c. Diplosegmentos con dos pares de patas cada uno d. Diplosegmento en machos con el primer par de patas modificadas para la reproducción.



a



b



c

Figura 23. Coloración de los segmentos y estructuras relacionadas a estos: a. Coloración de los segmentos de un adulto de *Chondrodesmus cf. riparius* b. Localización de las quillas o paranota en relación al segmento c. Ozoporo en el borde de la quilla.

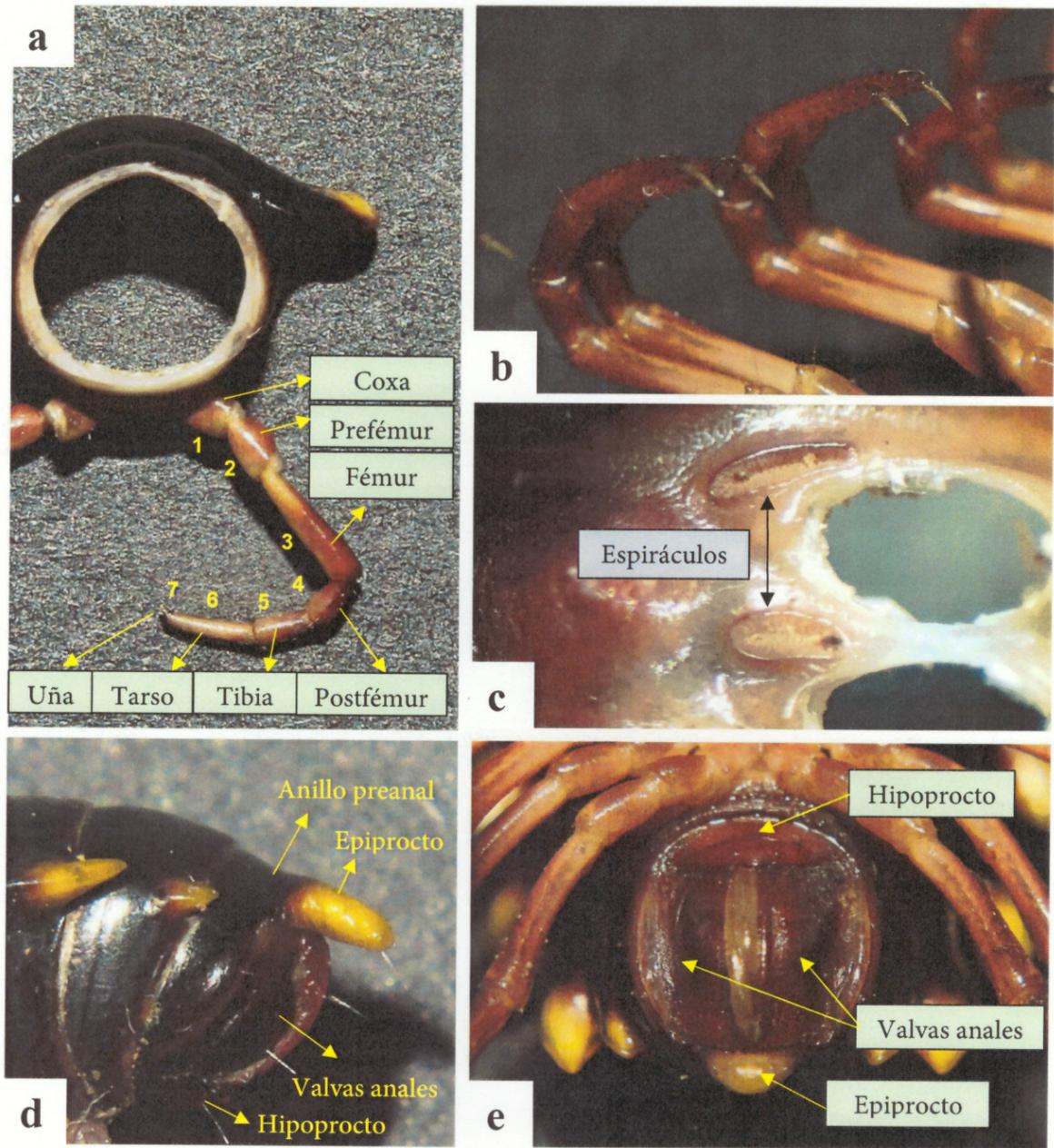


Figura 24. Estructuras relacionadas a los segmentos corporales: a. Unión de un par de patas al esternito y podómeros b. Séptimo podómero "uña" c. Localización de los espiráculos (anteriores a cada par de patas) d. Vista lateral del Telsón y partes e. Partes del Telsón.

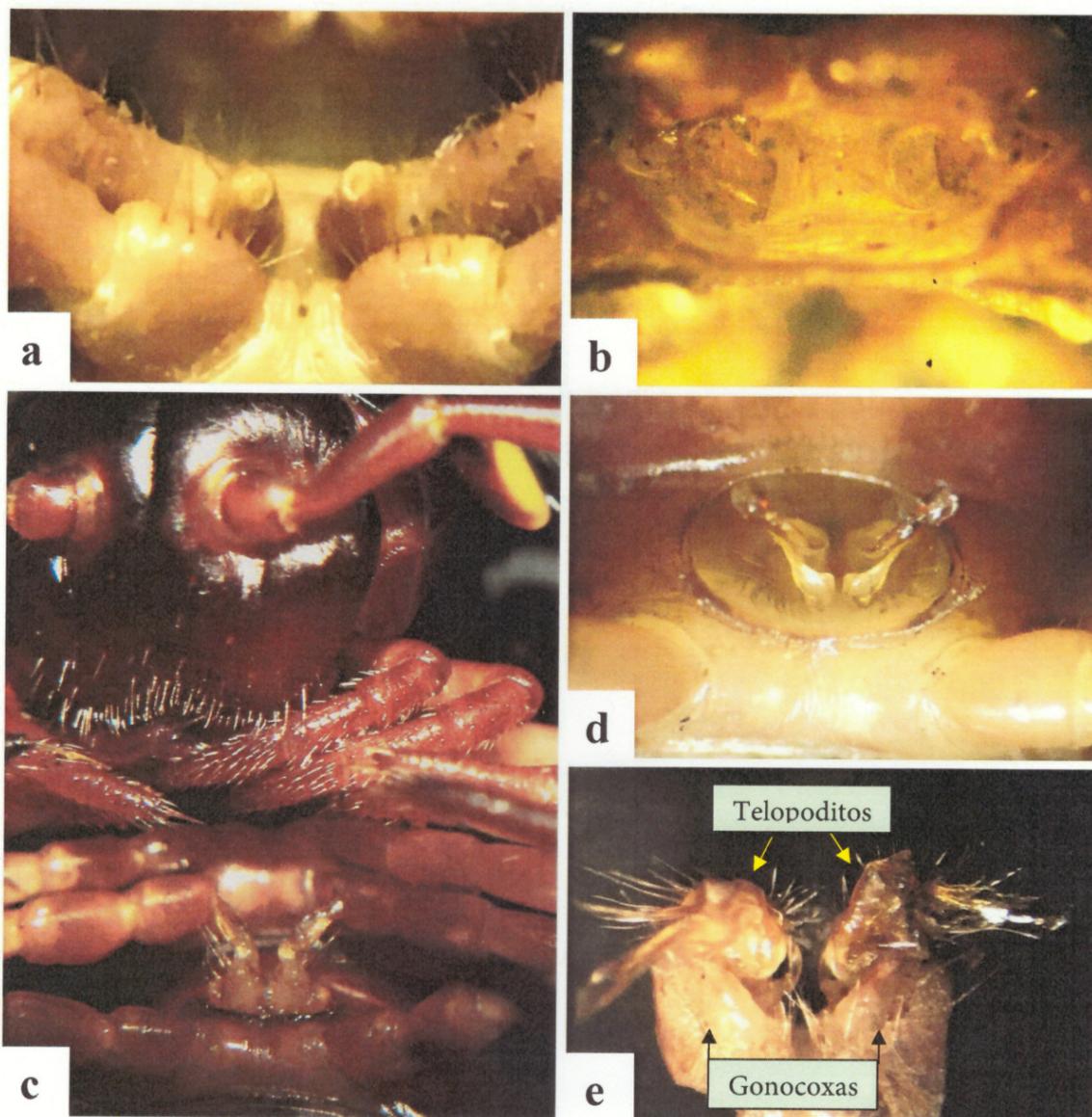


Figura 28. Gonoporos y gonópodos: a. Aspecto de los gonoporos en los machos b. Aspecto de los gonoporos en las hembras (cifópodos) c. Localización de los gonópodos en los machos d. Abertura de los gonópodos e. Partes del gonópodo.

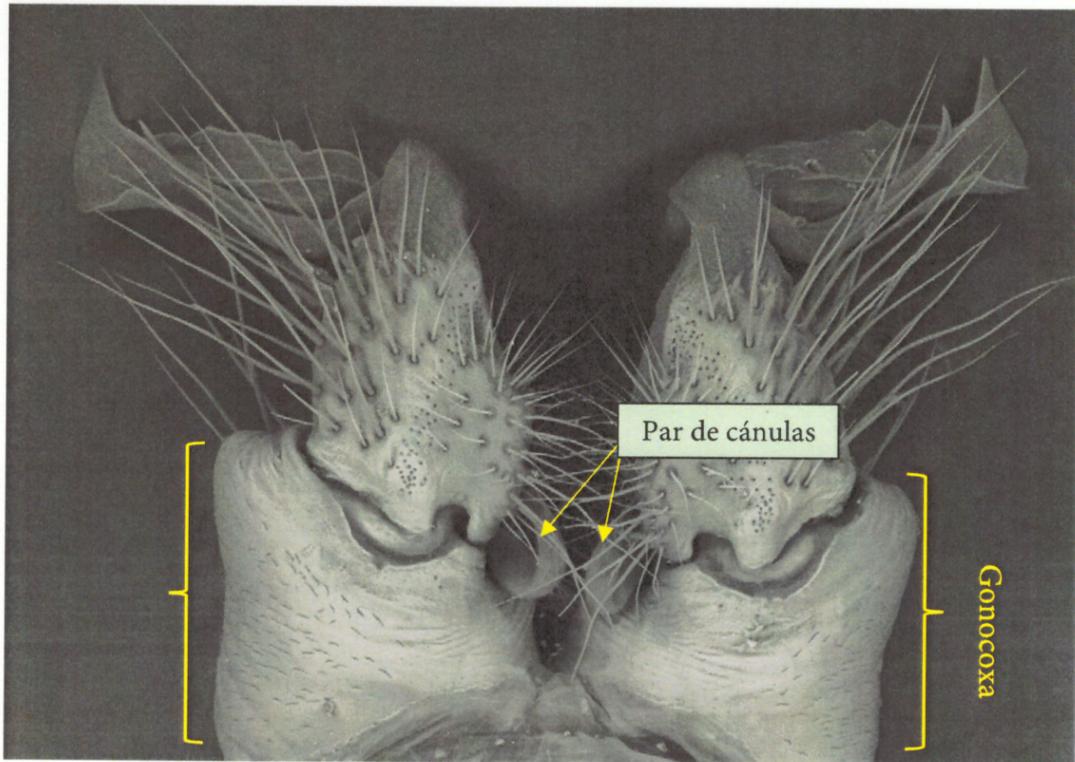


Figura 29. Aspecto de las gonocoxas.

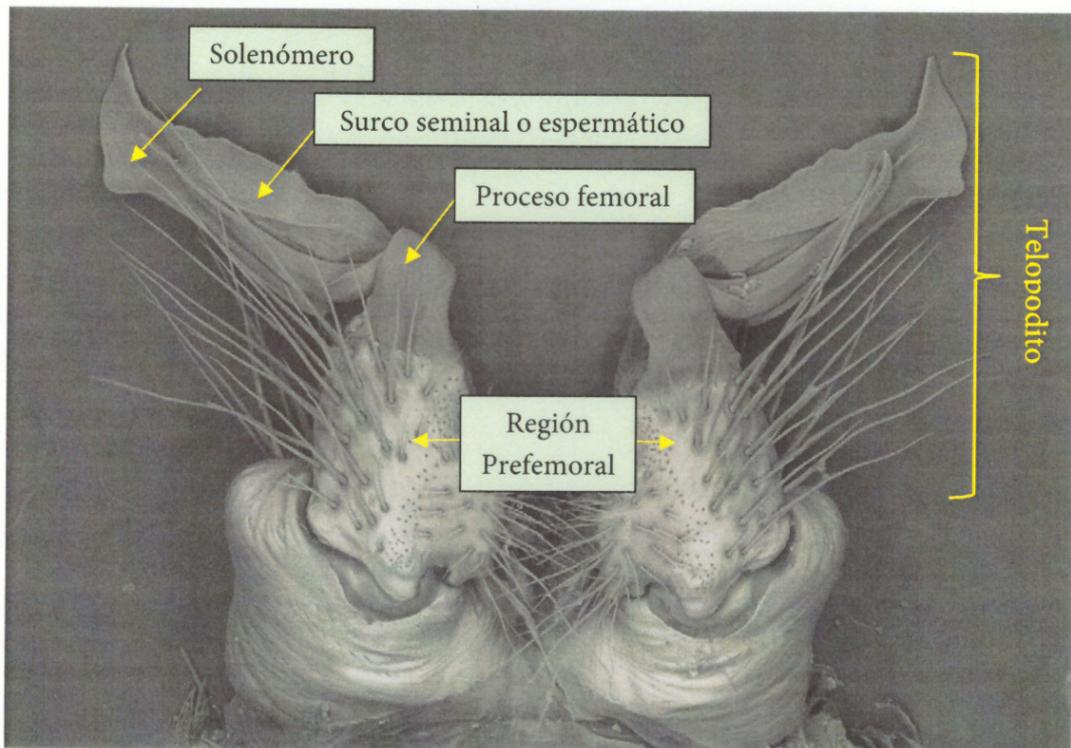


Figura 30. Telopoditos y sus partes.

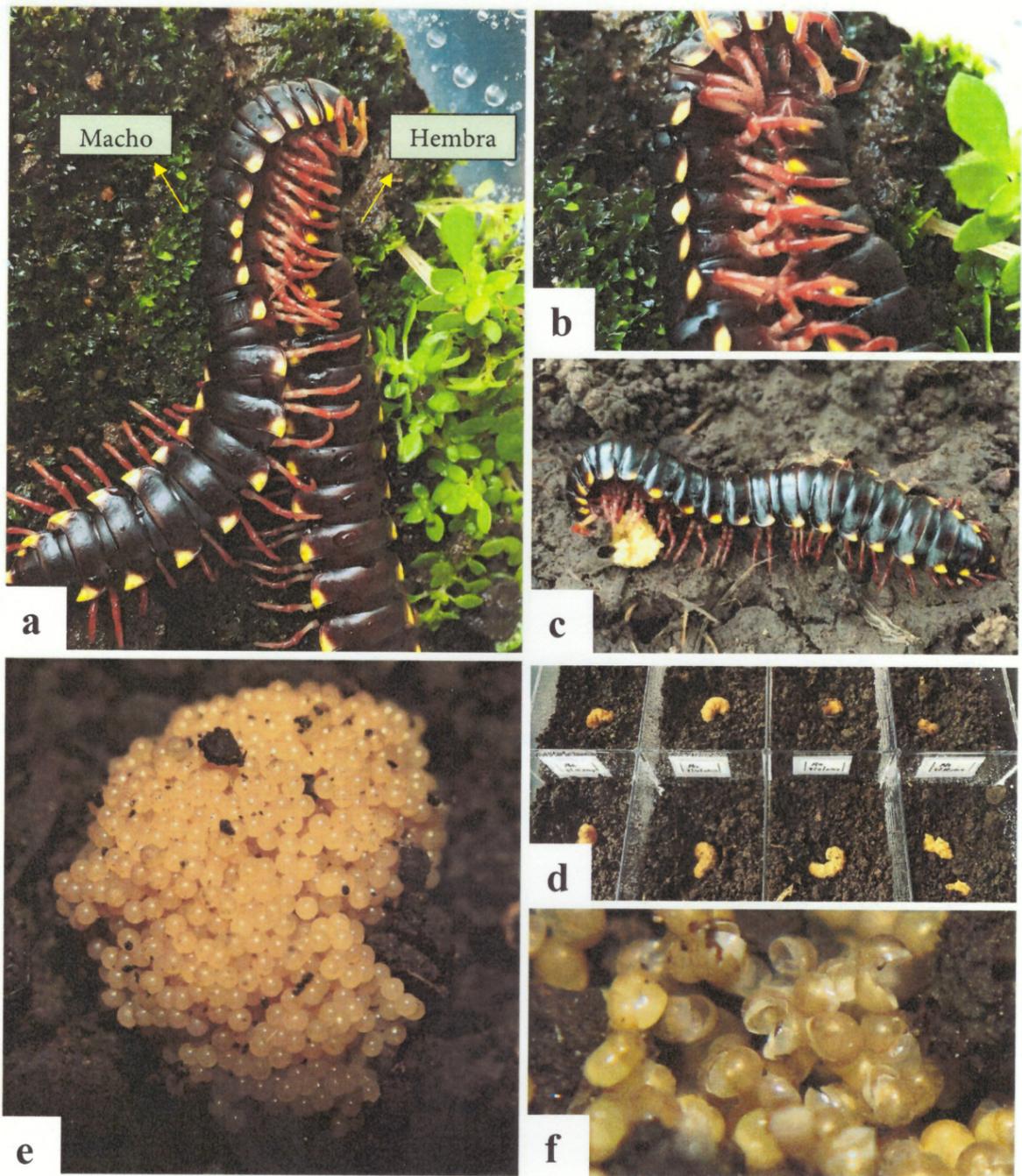


Figura 31. Comportamiento reproductivo: a. Hembra acoplada al macho b. Macho acicalando a la hembra en la cabeza con sus mandíbulas c. Hembra ovopositando un nido en la superficie del suelo d. Forma de los nidos e. Aspecto de los huevos f. Capas de los huevos eclosionados.

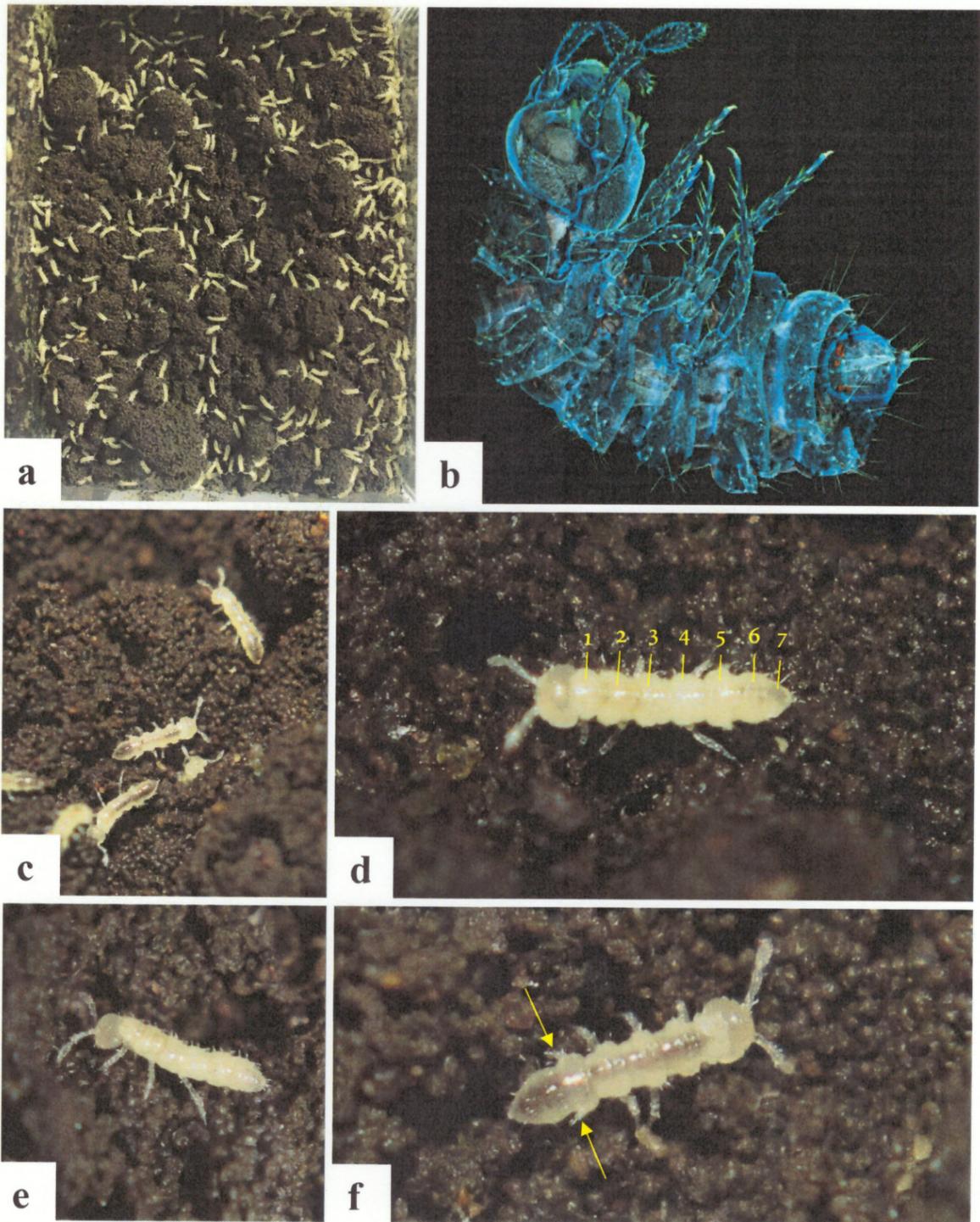


Figura 32. Desarrollo postembrionario: a. Nido recién eclosionado b. Primer estadio de desarrollo de *Chondrodesmus* cf. *riparius* observado a través de microscopía de fluorescencia c. Juveniles d. Segmentos corporales de un juvenil recién eclosionado e. Pares de patas de un juvenil recién eclosionado f. Aspecto de los ozoporos en el primer estadio de desarrollo.

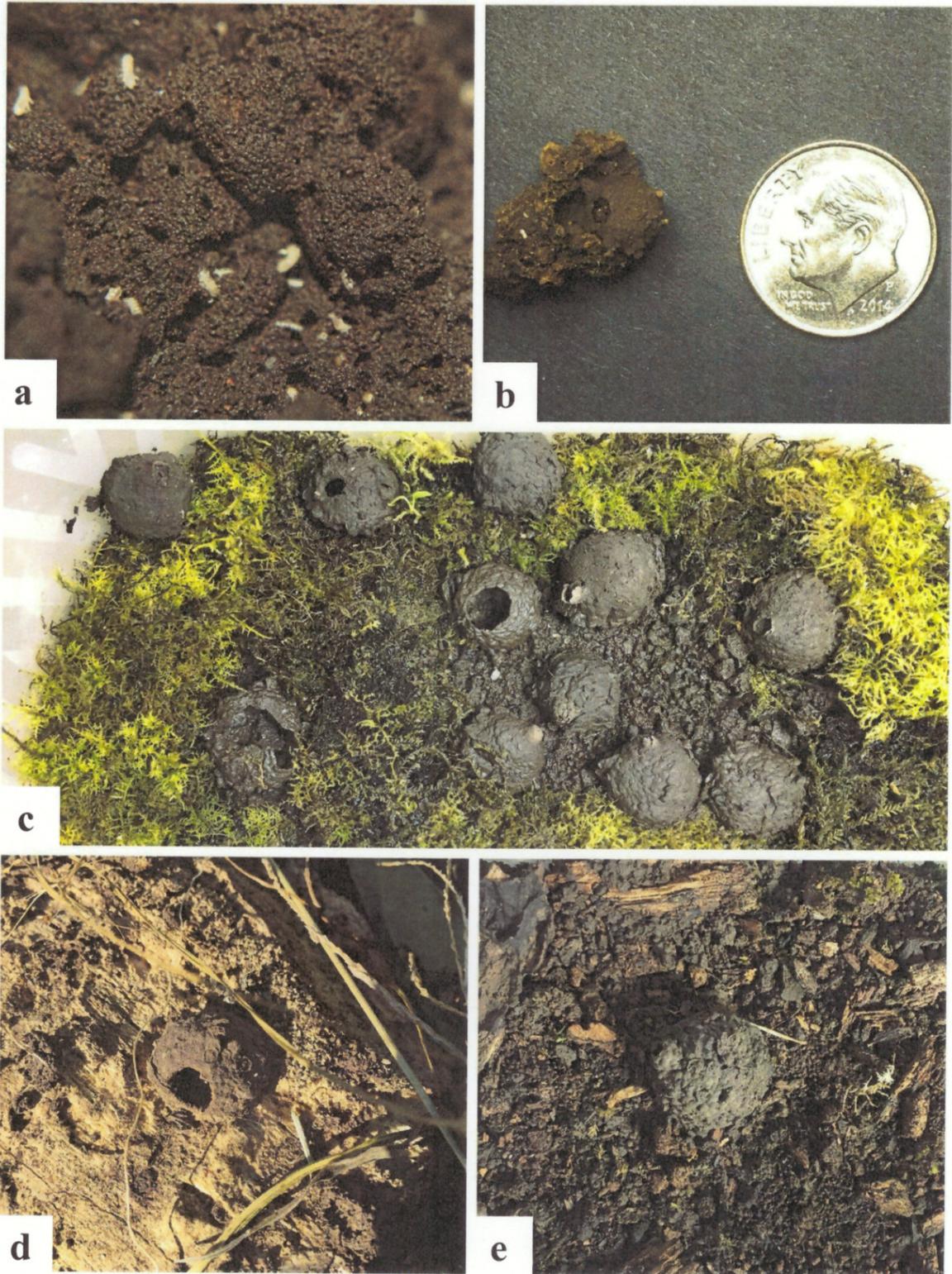


Figura 33. Cámaras de muda: a. Cámaras de especímenes recién eclosionados b. Cámara de un juvenil c. Cámaras de juveniles (pre-adultos) d. Cámaras de muda en campo e. Cámara de muda en condiciones de laboratorio.

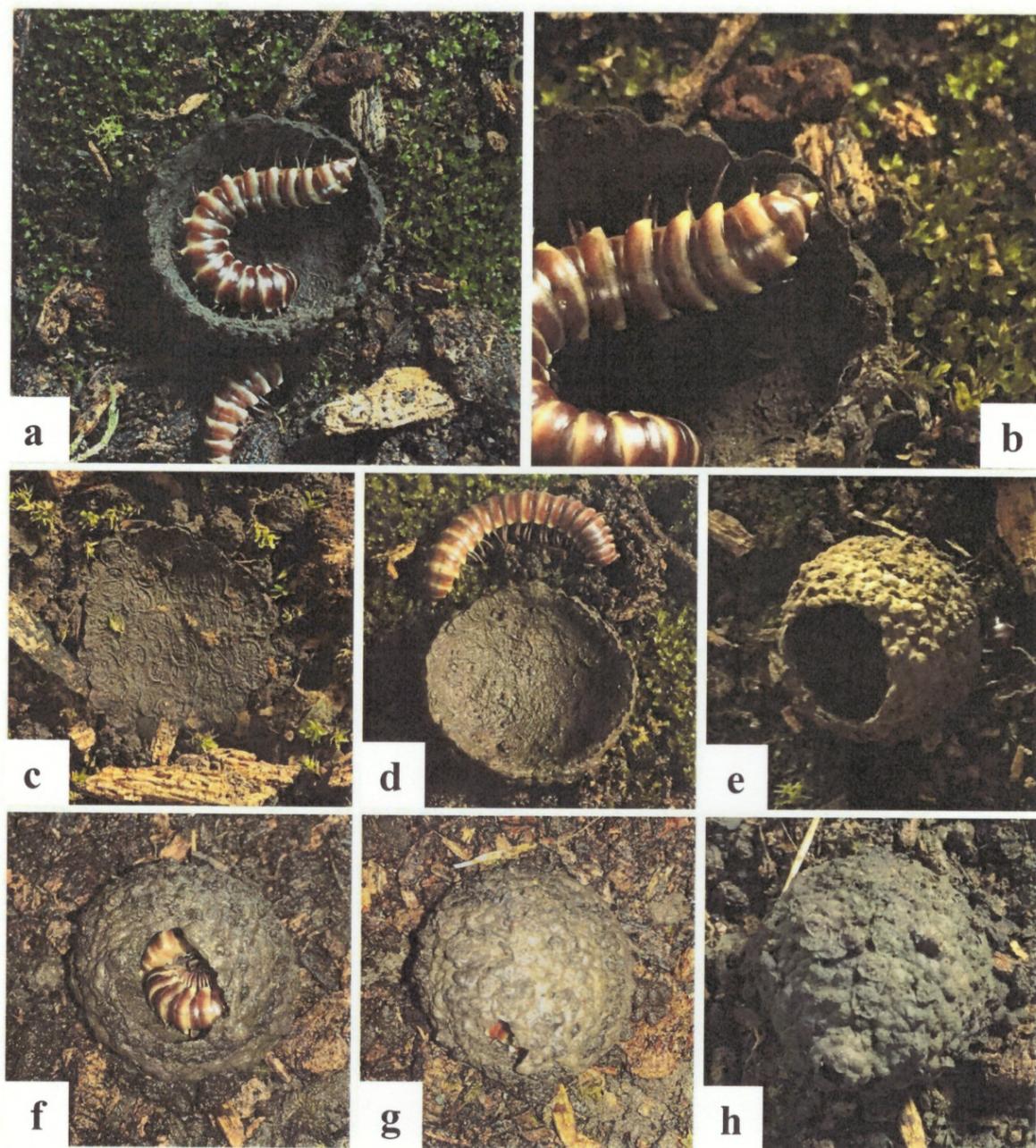


Figura 34. Elaboración de las cámaras de muda: a. Juvenil pre-adulto elaborando su cámara de muda b. Juvenil uniendo pequeñas deposiciones de heces c. Día 1 d. Día 2 e. Día 3 f. Día 4 g. Día 5 h. Día 6.

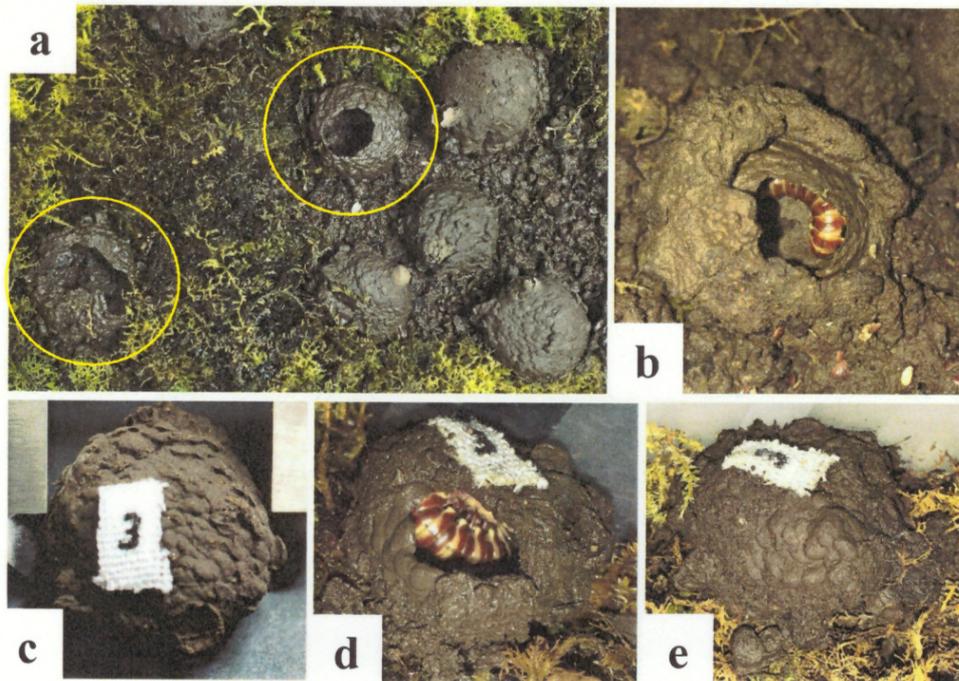


Figura 35. Cámaras abandonadas y reutilizadas: a. Cámaras abandonadas b. Cámara abandonada y reutilizada c. Cámara inicial de un juvenil pre-adulto d. Juvenil reutilizando la cámara f. Cámara completamente reutilizada.

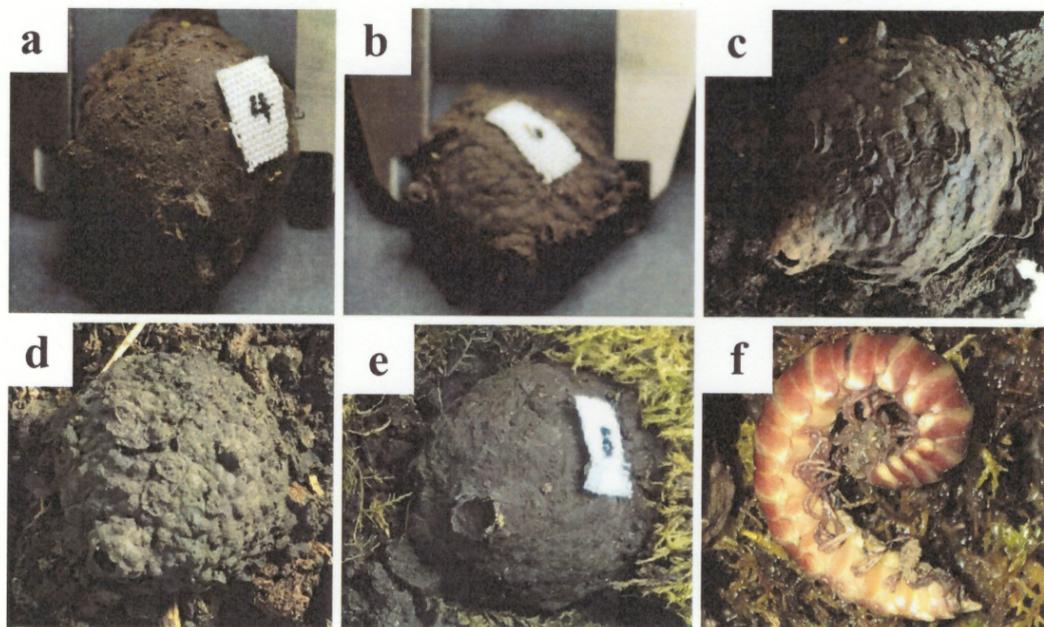


Figura 37. Forma de las cámaras de muda: a. Cámara con forma casi esférica b. Cámara aplanada c. Orificio para la oxigenación alargado d. Orificio reducido e. Orificio sellado f. Muda de un juvenil pre-adulto con abertura vertical a lo largo de todos los esternitos.

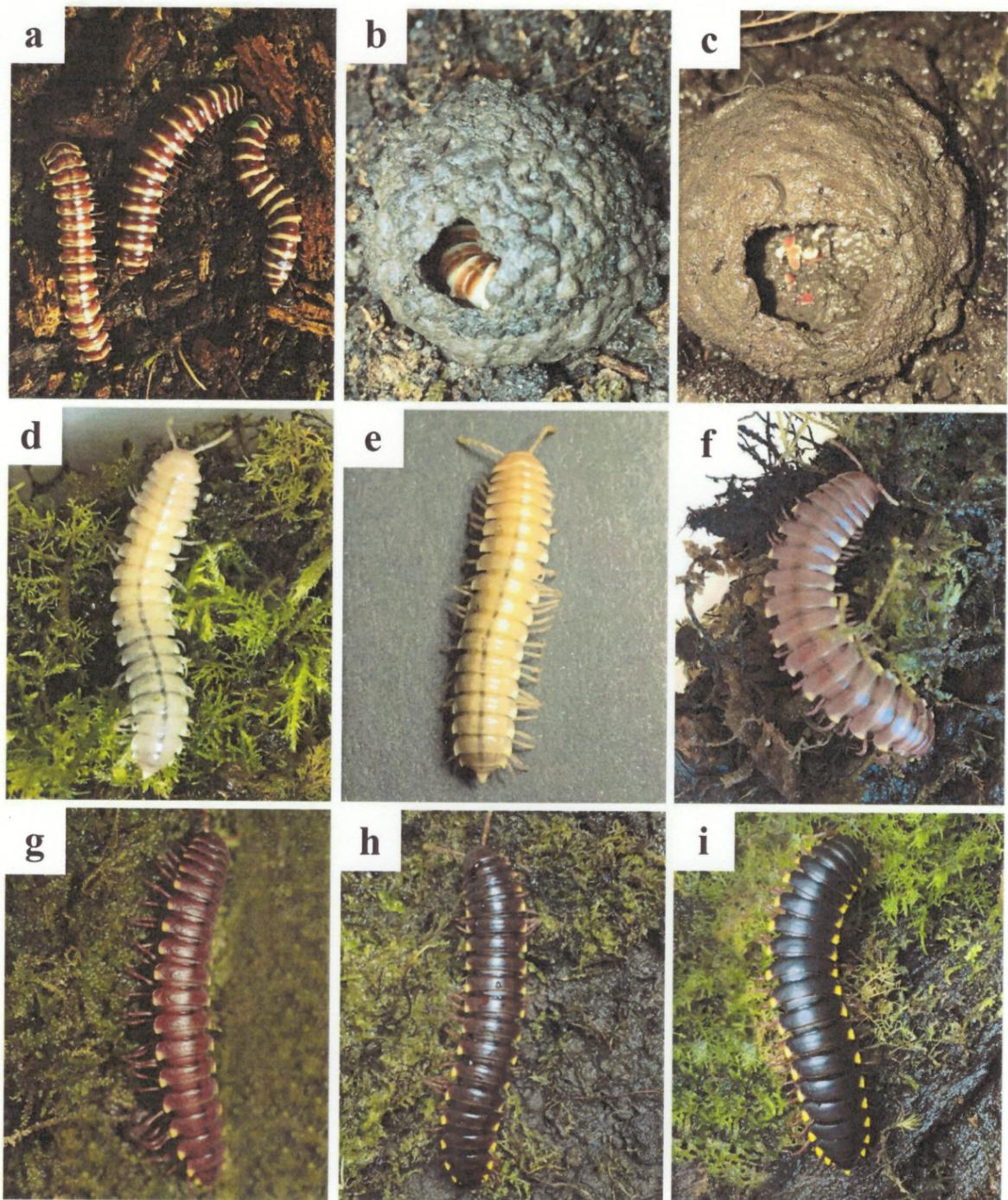


Figura 38. Proceso de pigmentación: a. Juveniles pre adultos b. Juvenil adentrándose en la cámara de muda c. Cámara con rastros del exoesqueleto mudado d. Coloración inicial de un adulto (translúcido) e. Coloración a los 3 días (Inicia la pigmentación) f. Coloración a los 8 días (tono rosado) g. Coloración a los 15 días (tono rojizo) h. Coloración a los 41 días (tono marrón) i. Coloración final (tonos oscuros).

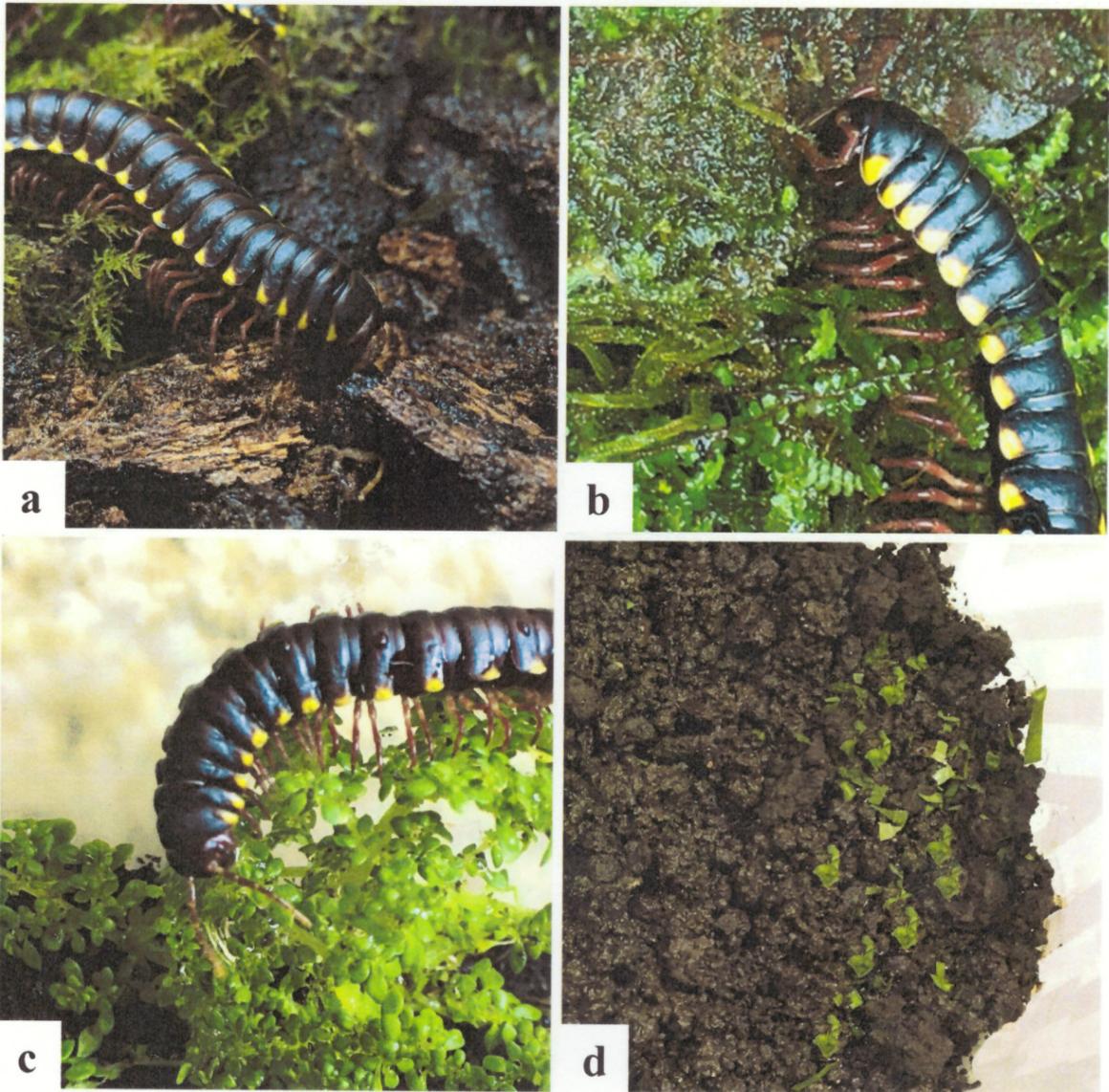


Figura 39. Receptividad con las diferentes fuentes de alimento proporcionadas: a. Materia orgánica en descomposición b. Briófitos c. Plantas pequeñas d. Hojas verdes de árboles frutales.

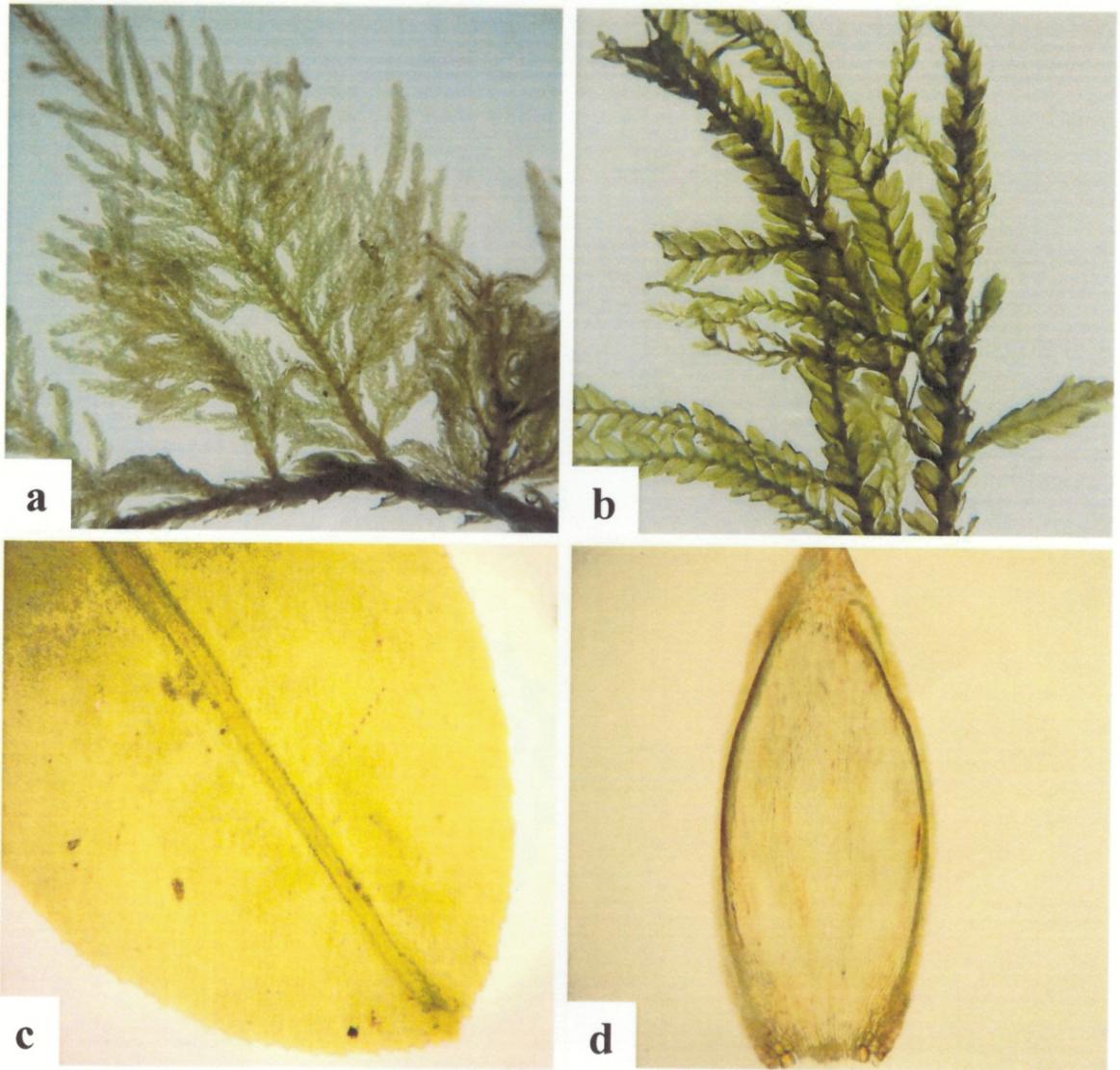


Figura 40. Gametófitos y filoides de briófitos consumidos: a. Gametófito de *Cyrtophyllum sharpie* b. Gametófito de *Thamnobryum fasciculatum* c. Filoide de *Sematophyllum galipense* d. Filoide de *Anomobryum* sp.

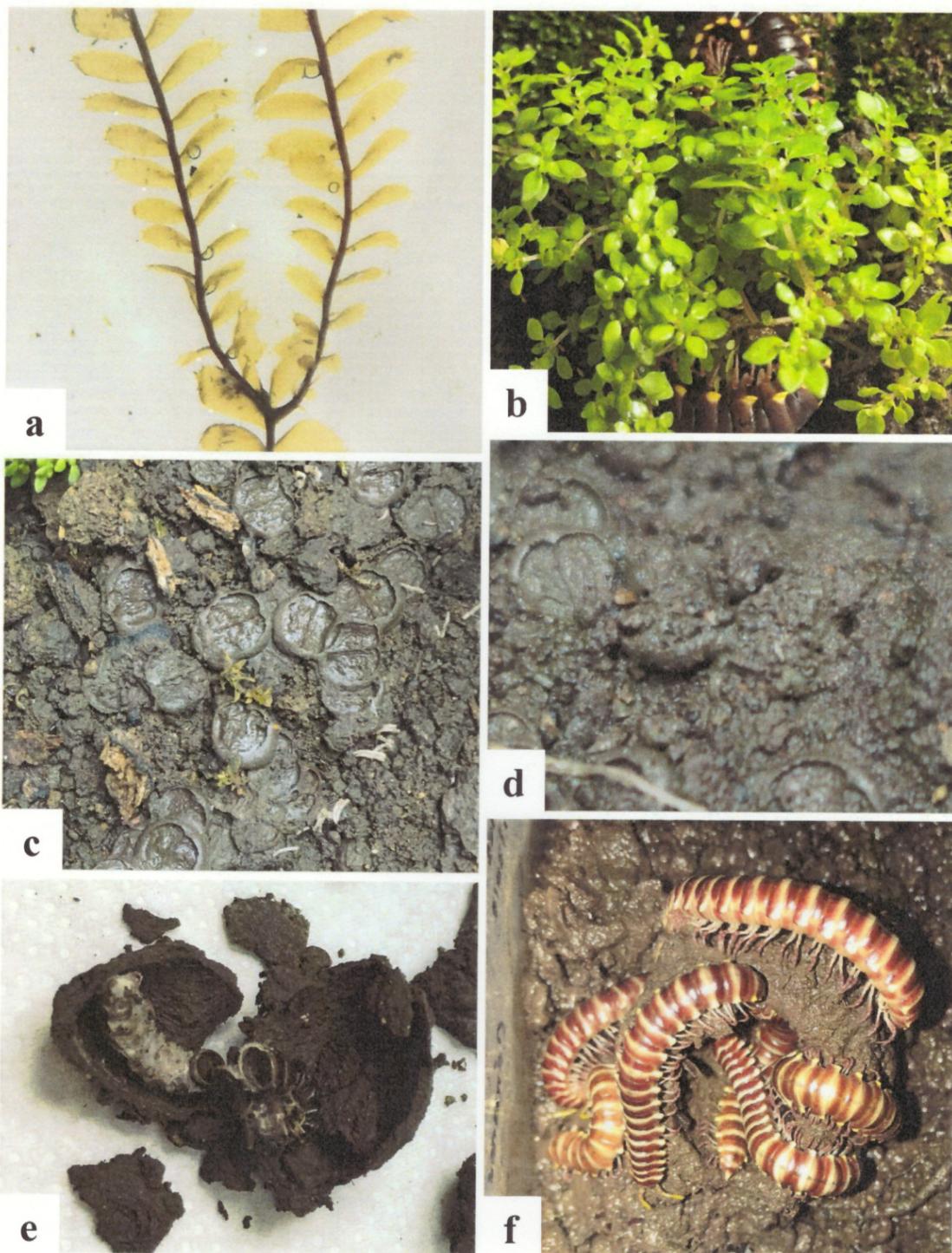


Figura 41. a. Gametófito de *Plagiochila* sp. b. *Pilea microphylla* c. Heces en condiciones de laboratorio d. Heces en campo e. Ejemplar muerto dentro de su cámara de muda f. Juveniles pre adultos rodeando la cámara.

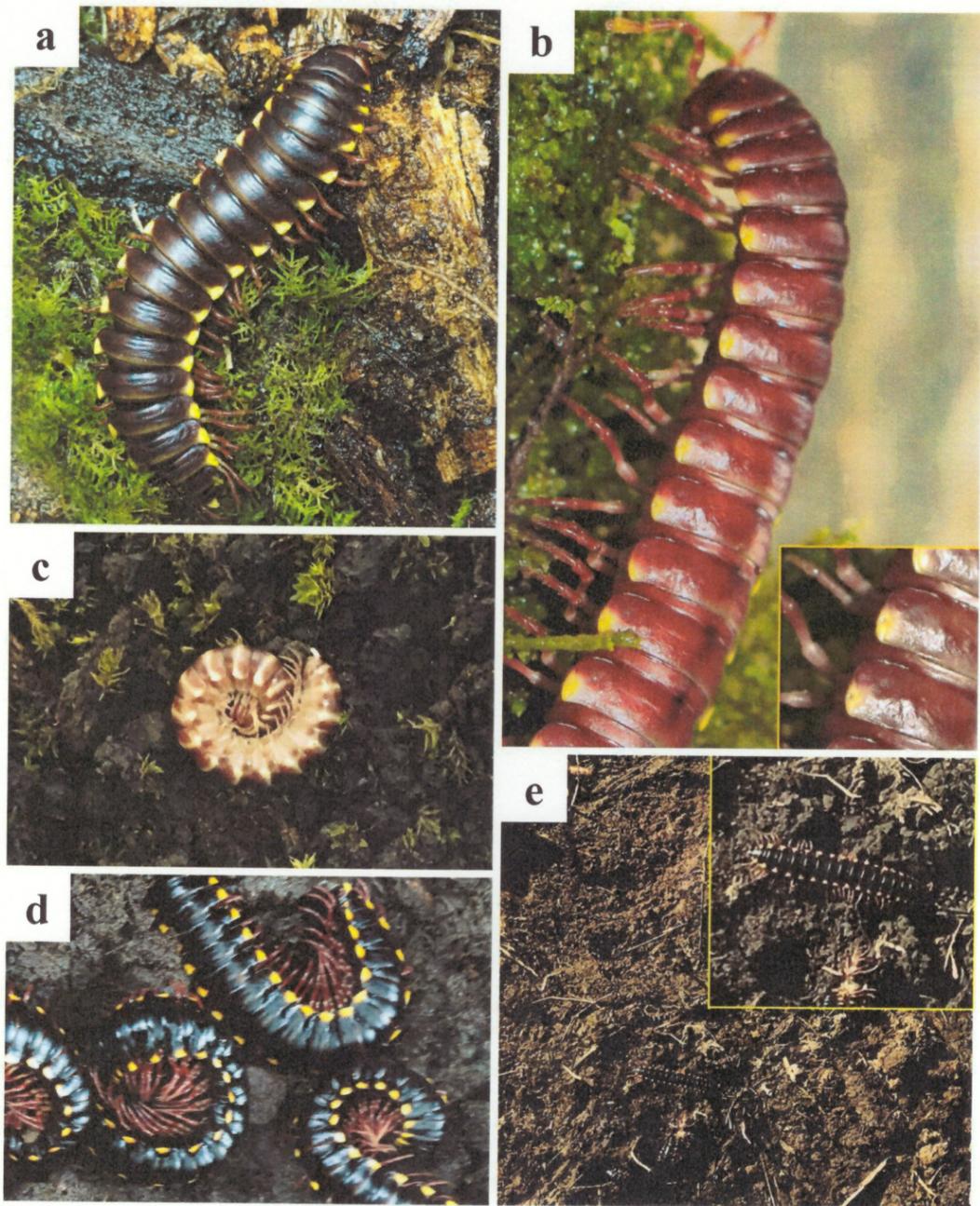


Figura 42. Mecanismos de defensa: a. Exoesqueleto b. Ozoporos c. Espiral en juveniles pre adultos d. Espiral en adultos e. Camuflaje con su entorno.



Figura 43. Comportamiento biológico: a. Comportamiento biológico diurno b. Comportamiento biológico nocturno c. Alimentación d. Hidratación.

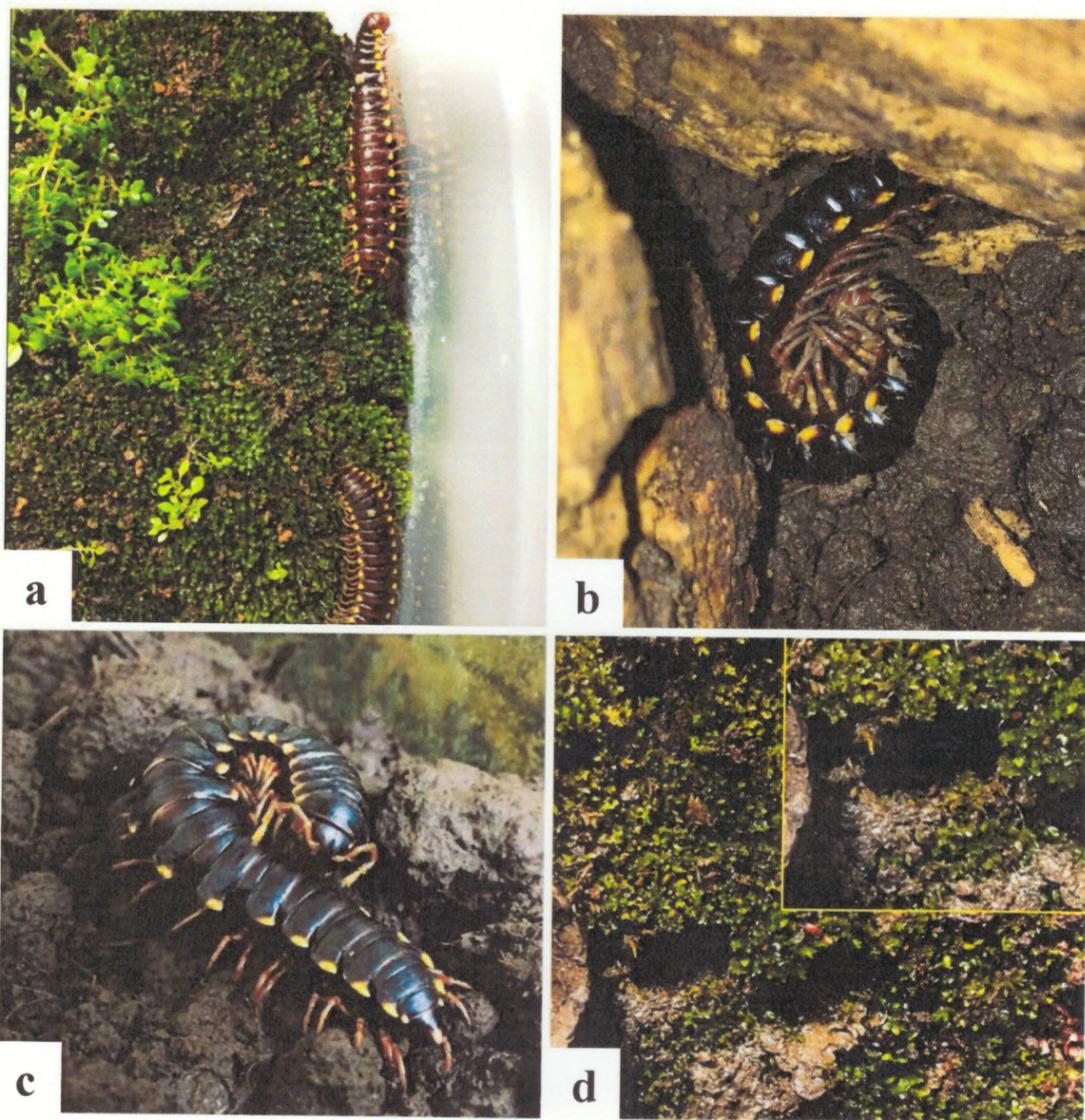


Figura 44. Comportamiento biológico: a. Desplazamiento alrededor de las paredes de los terrarios b. Acicalamiento de las patas c. Acicalamiento del dorso de su cuerpo d. Elaboración de huecos en la tierra.

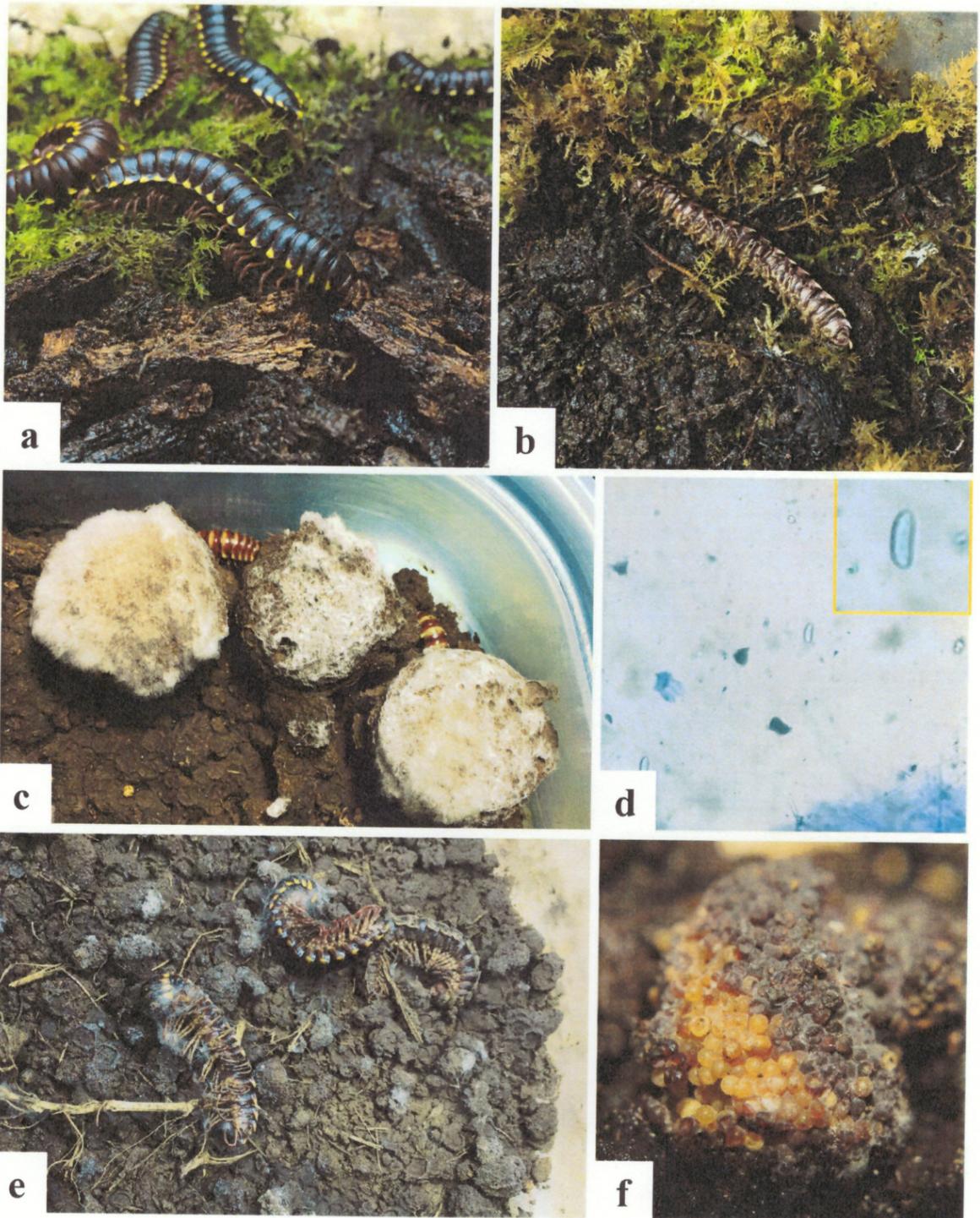


Figura 45. Adaptación e Inconvenientes en condiciones de laboratorio: a. Adaptación positiva b. Adaptación negativa c. Micelio del hongo contaminante sobre las cámaras de muda de juveniles (pre adultos) d. Esporas de *Fusarium* sp. e. Sustrato deshidratado y exoesqueleto de especímenes contaminados f. Nido contaminado.