



CLASE CHILOPODA

Orden Scolopendromorpha

Gonzalo Giribet

Museum of Comparative Zoology, Department of Organismic and Evolutionary Biology,
Harvard University, 26 Oxford Street, Cambridge, MA 02138, USA
ggiribet@g.harvard.edu

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

1.1. Breve diagnosis

Quilópodos de cuerpo aplanado, y alargado, de coloración a veces estridente. Adultos de 9 mm a 30 cm de longitud. Antenas generalmente atenuadas gradualmente, con 14-34 (generalmente 17-21) artejos. Ojos formados por un grupo de cuatro ocelos, ocelo simple, o sin ojos. Con un número fijo de pares de patas marchadoras, 21 ó 23, con una excepción, *Scolopendropsis duplicata*, que tiene un número variable de pares de patas (39 o 43) (Chagas-Junior *et al.*, 2008; Minelli *et al.*, 2009).

1.2. Morfología

Quilópodos con el cuerpo dividido en dos regiones, cabeza y tronco. La cabeza a veces presenta ocelos, y siempre con un par de antenas inervadas por el deutocerebro. Ojos formando a cada lado de la placa cefálica un grupo de cuatro ocelos, ocelo simple, o ausentes. Antenas con 17 a 34 (generalmente 17-21) artejos. Con un par de mandíbulas, y dos pares de maxilas, que constituyen las piezas bucales. Labro con un único diente mediano. Epifaringe con una fila de sensilas en forma de bala en el borde entre la parte clipeal y la parte labral. Mandíbula con 4-5 dientes rígidos, con lamelas pectinadas múltiples, y un pulvilo dorsal; las cuatro láminas que constituyen la mandíbula intersectan en una sutura cruciforme. Artejo distal del telopodito de la primera maxila con el lado interno con setas formando flecos, con peciolos cortos y numerosas ramas en la parte distal curvada. Artejo distal del telopodito de la segunda maxila con un fleco formado por numerosas setas ("cepillo dorsal") a lo largo del lado dorsal. Margen anterior del coxosternito forcipular con un par de placas de dientes, a veces con proyecciones. Forcípulas a menudo con un proceso esclerotizado en la zona mesal del artejo basal, los otros artejos sin proyecciones. El tronco está dividido en numerosos segmentos de similar estructura, la mayoría pedígeros, con los apéndices unirrámeos. Un único terguito cubre el maxilipedo y el primer segmento pedígero, el resto de segmentos con heterotergia leve, definida en los segmentos anteriores del tronco. Espiráculos presentes en la zona pleural de los segmentos con terguitos largos, excepto *Plutonium* (que tiene espiráculos en todos los segmentos pedígeros excepto el último). Receptáculos espiraculares con musculatura anclada en la zona dorsal y ventral. Cavidad digestiva anterior alargada, diferenciada en "buche" y molleja. Patas terminales diferentes de las otras patas, con formas variadas. Ducto eyaculatorio izquierdo rudimentario o ausente.

Los ciempiés del orden Scolopendromorpha son, junto a los del orden Geophilomorpha, los únicos ciempiés que completan su segmentación durante embriogénesis, es decir, que eclosionan del huevo con el número final de segmentos—un tipo de desarrollo embrionario denominado epimorfosis, y que da nombre al clado Epimorpha. En el caso de Scolopendromorpha, hay un número de segmentos del tronco fijo de 21, 23, con la excepción de una especie que puede presentar 39 o 43 segmentos pedígeros, siendo no



Figura 1. A-C. *Comocephalus aurantiipes*. D. *Comocephalus hartmeyeri*.



Figura 2. A. *Ototismus* sp. Amazonas. B. *Cryptops punicus*.

sólo el único escolopendromorfo con más de 23 segmento pedígeros, sino además el único en ser polimórfico en cuanto al número de segmentos. Segmentos genitales retraídos encima del último esternito. Sin gonopodos en las hembras, presente en los machos de algunas especies. Con cuidado maternal de huevos y juveniles.

Todos estos caracteres, tipo de forcípulas, antenas, ocelos (o su ausencia), número de segmentos pedígeros, placa dental del coxosternito forcipular o distribución y tipo de sedas de las piezas bucales, además del tipo, la posición y número de espiráculos, o la estructura de las patas terminales y los gonopodos son importante para distinguir especies de escolopendromorfos. En algunos grupos, especialmente de Cryptopidae, prácticamente todos los caracteres diagnósticos de especie se encuentran en las patas terminales, que suelen perder con facilidad.

1.3. Historia Natural

Los escolopendromorfos se encuentran generalmente en regiones templadas y tropicales, y son típicos tanto de zonas húmedas (por ejemplo, Cryptopidae) como áridas (muchos Scolopendridae). Las especies de zonas áridas suelen tener mayor capacidad de dispersión, y muchas se hallan distribuidas en numerosas islas, a menudo poco conectadas. Algunas de las especies, como *Plutonium zwierleini*, se pueden encontrar en la zona oscura de sistemas cavernícolas. Los Cryptopidae acostumbran encontrarse entre la hojarasca o en el interior de troncos podridos, y suelen salir a cazar por la noche, mientras que se esconden durante el día.



Figura 3. A. *Scolopendra morsitans*. B. *S. oraniensis* devorando *Cryptops* sp. C-D. *S. cingulata*.

Los escolopendromorfos se reproducen, como los restantes ciempiés, mediante un espermatóforo, que es transferido a la hembra, que incuba los huevos, en vez de depositarlos en el suelo, como es el caso de Scutigleromorpha y Lithobiomorpha. Los escolopendromorfos, al igual que los geofilomorfos, se caracterizan por el cuidado parental. En el caso de los escolopendromorfos, la madre incuba los huevos y cuida a las larvas enrollándose de forma que los huevos y larvas o juveniles quedan envueltos en la zona ventral (Figura 1D).

Todos los escolopendromorfos (y los quilópodos en general) son carnívoros (Figura 3B), y normalmente someten a la presa con el veneno mientras la sujetan con las forcípulas. Algunas especies son capaces de reducir presas de mucha más envergadura (Molinari *et al.*, 2005; Arsovski *et al.*, 2014).

1.4. Distribución

De distribución prácticamente global en todos los ecosistemas terrestres, sólo ausentes de las regiones más frías del planeta. El grupo alcanza su diversidad máxima en las regiones tropicales y subtropicales, con unas 700 especies en cinco familias, 34 géneros vivientes y cuatro géneros extintos.

1.5. Interés científico y aplicado

Los escolopendromorfos han fascinado a los humanos durante milenios, en parte por la presencia de potentes venenos que utilizan para someter a sus presas (Rates *et al.*, 2007; Malta *et al.*, 2008; Undheim & King, 2011; Liu *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2012, 2013; Kimura *et al.*, 2013), muchas veces mucho mayores que ellos (Molinari *et al.*, 2005; Edgecombe & Giribet, 2007; Srbek-Araujo *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2012; Arsovski *et al.*, 2014). El estudio de las propiedades de su veneno también tiene importancia biomédica en humanos, no sólo después del proceso de envenenamiento (Stankiewicz *et al.*, 1999; Bush *et*



Figura 4. A. *Theatops spinicaudus*. B. *Theatops* sp.

al., 2001; Ozsarac *et al.*, 2004), sino con posibles funciones terapéuticas (Yang *et al.*, 2013). Por su gran tamaño (algunos ciempiés escolopendromorfos se cuentan entre los artrópodos terrestres más grandes), y también por su interés para criadores y coleccionistas, los escolopendromorfos pueden tener también interés comercial.

1.6. Especies en situación de riesgo o peligro

Aunque no hay constancia de especies en peligro, *Plutonium zwierleini* es una especie rara con unas pocas citas en la provincia de Granada, además de las mejores conocidas de Italia (Shelley, 1997; Zapparoli, 2011) y que debería ser estudiada en la Península Ibérica para ver si se trata de una especie críptica.

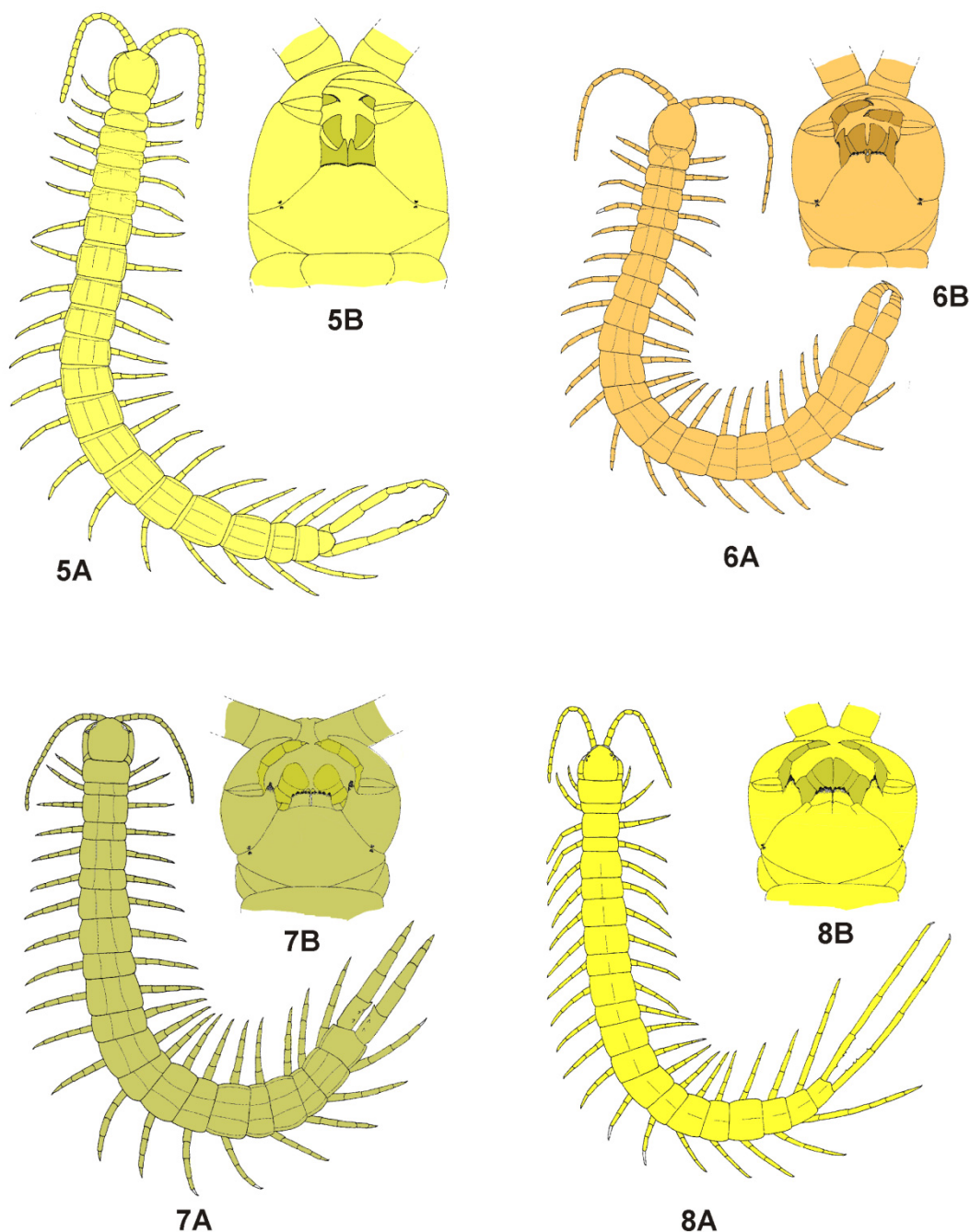


Figura 5-8. Scolopendromorpha. **A.** Hábitus. **B.** Cabeza, ventral. **5.** Cryptopidae: *Cryptops hortensis*. **6.** Plutoniumidae: *Plutonium zwierleini*. **7.** Scolopendridae, Scolopendrinae: *Scolopendra cingulata*. **8.** Scolopendridae, Otostigminae: *Rhysida afra*. Modificado de Edgecombe & Bonato en Minelli (2011), con autorización.

1.7. Principales caracteres diagnósticos para la separación de familias

- **Cryptopidae** (fig. 5): Sin ojos. Con 21 segmentos pedígeros; patas terminales elongadas, no engrosadas. Representada en la Península, Canarias, Madeira y Azores por un único género, *Cryptops*.
- **Mimopidae**: Con un único ocelo a cada lado de la placa cefálica, placas coxosternales forcipulares sin dientes. Con 21 segmentos pedígeros; patas terminales con numerosas pequeñas espinas. Familia monotípica de China, no representada en la Península Ibérica ni Canarias.
- **Plutoniumidae** (Fig. 6): Con marcas oculares despigmentadas. Con 21 segmentos pedígeros; último terguito casi el doble de largo que el del penúltimo segmento, y con las patas terminales engrosadas. Representada en la Península por dos géneros, *Plutonium* y *Theatops*.
- **Scolopocryptopidae**: Sin ojos. Con 23 segmentos pedígeros. No representado en la Península Ibérica ni Canarias.

• **Scolopendridae** (Fig. 7 y 8): Ojos generalmente presentes, formando un rombo de cuatro ocelos. Arterios basales de la antena densamente setosos. Con 21 segmentos pedígeros (excepto en *Scolopendropsis*). Representada en la Península Ibérica por el género *Scolopendra* y en Canarias por dos géneros, *Scolopendra* y *Otostigmus*.

2. Sistemática interna

Scolopendromorpha se divide actualmente en dos clados principales, uno que incluye a todos los escolopendromorfos ciegos (familias Cryptopidae, Plutoniumidae y Scolopocryptopidae) y otro que incluye a los miembros de la familia Scolopendridae (Vahtera *et al.*, 2012a, 2013). Scolopocryptopidae se divide a su vez en Scolopocryptopinae y Newportiinae. Scolopendridae incluye Otostigminae y Scolopendrinae. El grupo ha sido estudiado morfológicamente en detalle, especialmente debido al trabajo filogenético y de anatomía comparada de Gregory D. Edgecombe y colaboradores (Edgecombe & Koch, 2008, 2009; Koch *et al.*, 2009, 2010; Edgecombe *et al.*, 2012; Vahtera *et al.*, 2012b).

La tabla I resume estos datos:

Tabla I. Número de familias, géneros y especies mundiales de Scolopendromorpha

Orden Scolopendromorpha Pocock, 1895 (5 familias)	Géneros	Especies
Familia Cryptopidae Kohlrausch, 1881	2	ca. 170
Familia Mimopidae Lewis, 2006	1	1
Familia Plutoniumidae Bollman, 1893	2	7
Familia Scolopendridae Leach, 1814	21	ca. 420
Familia Scolopocryptopidae Pocock, 1896	8	ca. 80

3. Diversidad del grupo

Los escolopendromorfos constituyen un grupo principalmente tropical con unas 700 especies descritas en cinco familias (Edgecombe & Bonato, 2011). La fauna nacional es típica de zonas templadas, con tan sólo unas pocas especies, 11 en la Península y seis en Canarias (dos especies de *Cryptops* compartidas con la Península), para un total de 15 especies. El género más diverso es *Cryptops* (Cryptopidae) con siete especies ibéricas y 4 en Canarias; *Scolopendra* (Scolopendridae, Scolopendrinae), con dos especies ibéricas y una canaria es el siguiente, y *Otostigmus* (Scolopendridae, Otostigminae; una especie en Canarias), *Plutonium* (Plutoniumidae; una especie ibérica) y *Theatops* (Plutoniumidae; una especie ibérica) componen el resto de la fauna española.

Otras dos familias, Scolopocryptopidae y Mimopidae no están representadas en Europa.

La Tabla II resume los datos disponibles:

Tabla II. Fauna de Scolopendromorpha ibérica y macaronésica

Familia Especie	P. Ibérica	Canarias	Azores	Madeira
Familia Cryptopidae	7	4	1	1
<i>Cryptops anomalans</i> Newport, 1844	•	–	–	–
<i>Cryptops canariensis</i> Latzel, 1895	–	•	–	–
<i>Cryptops hispanus</i> Brolemann, 1920	•	–	–	–
<i>Cryptops hortensis</i> (Donovan, 1810) (Fig. 5)	•	•	•	•
<i>Cryptops longicornis</i> Ribaut, 1915	•	–	–	–
<i>Cryptops parisi</i> Brolemann, 1920	•	–	–	–
<i>Cryptops similis</i> Machado, 1953	•	–	–	–
<i>Cryptops trisulcatus</i> Brolemann, 1902	•	•	–	–
<i>Cryptops vulcanicus</i> Zapparoli, 1990	–	•	–	–
Familia Plutoniumidae	2	0	0	0
<i>Plutonium zwierleinii</i> Cavanna, 1881 (Fig. 6)	•	–	–	–
<i>Theatops erythrocephala</i> (C.L.Koch, 1847)	•	–	–	–
Familia Scolopendridae	2	2	0	0
<i>Otostigmus spinicauda</i> (Newport, 1844)	–	•	–	–
<i>Scolopendra cingulata</i> Latreille, 1789 (Fig. 7).	•	–	–	–
<i>Scolopendra oraniensis</i> H. Lucas, 1846	•	–	–	–
<i>Scolopendra valida</i> H. Lucas, 1840	–	•	–	–
TOTALES	11	6	1	1

4. Estado actual del conocimiento

Tanto la taxonomía como la anatomía y comportamiento de Scolopendromorpha han recibido atención desde tiempos inmemorables, debido al tamaño, veneno e íntima relación con muchas poblaciones humanas. Sin embargo, hasta tiempos recientes, la taxonomía del grupo carecía de un marco filogenético. Recientemente el grupo ha recibido atención desde el punto de vista filogenético utilizando morfología y secuencias de DNA, y ha mostrado que numerosos taxones, especialmente géneros, no son monofiléticos y que el grupo requiere la revisión de muchos clados, especialmente a nivel de tribu y género (Vahtera *et al.*, 2013).

5. Principales fuentes de información disponibles

- **Chilobase** (Minelli *et al.*, 2006 en adelante) es la base de datos más actualizada sobre la taxonomía de quilópodos en general, y está disponible online en <http://chilobase.bio.unipd.it>. Esta base de datos en inglés permite obtener información taxonómica de cualquier especie de quilópodo. Además permite búsquedas geográficas e incluye varios listados taxonómicos. Es el recurso más importante para los quilopodólogos.

- *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda. Volume 1*, Editado por Alessandro Minelli (Brill, Leiden, 2011). Este volumen de la nueva serie del antiguo *Treatise*, incluye las generalidades de miriápodos y todas las secciones de Chilopoda, incluidos los capítulos taxonómicos. El capítulo de Scolopendromorpha (Edgecombe & Bonato, 2011) es una excelente fuente para la taxonomía del grupo.

- *International Journal of Myriapodology*: <http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/>

6. Referencias

- ARSOVSKI, D., R. AJTIC, A. GOLUBOVIC, I. TRAJCESKA, S. DORDEVIC, M. ANDELKOVIC, X. BONNET & L. TOMOVIC 2014. Two fangs good, a hundred legs better: juvenile viper devoured by an adult centipede it had ingested. *Ecological Montenegrina*, **1**: 6-8.
- BRÖLEMANN, H. W. 1930. *Éléments d'une Faune des Myriapodes de France: Chilopodes*. Imprimerie Toulousaine.
- BUSH, S. P., B. O. KING, R. L. NORRIS & S. A. STOCKWELL 2001. Centipede envenomation. *Wilderness and Environmental Medicine*, **12**: 93-99.
- CHAGAS-JUNIOR, A., G. D. EDGECOMBE & A. MINELLI 2008. Variability in trunk segmentation in the centipede order Scolopendromorpha: a remarkable new species of Scolopendropsis Brandt (Chilopoda: Scolopendridae) from Brazil. *Zootaxa*, **1888**: 36-46.
- EDGECOMBE, G. D. & L. BONATO 2011. Chilopoda - Taxonomic overview. Order Scolopendromorpha. In: Minelli, A. (Ed.) *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1*. Brill, pp. 392-407.
- EDGECOMBE, G. D. & G. GIRIBET 2007. Evolutionary biology of centipedes (Myriapoda: Chilopoda). *Annual Review of Entomology*, **52**: 151-170.
- EDGECOMBE, G. D. & M. KOCH 2008. Phylogeny of scolopendromorph centipedes (Chilopoda): morphological analysis featuring characters from the peristomatic area. *Cladistics*, **24**: 872-901.
- EDGECOMBE, G. D. & M. KOCH 2009. The contribution of preoral chamber and foregut morphology to the phylogenetics of Scolopendromorpha (Chilopoda). *Soil Organisms*, **81**: 295-318.
- EDGECOMBE, G. D., V. VAHTERA, S. R. STOCK, A. KALLONEN, X. XIAO, A. RACK & G. GIRIBET 2012. A scolopocryptopid centipede (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Mexican amber: synchrotron microtomography and phylogenetic placement using a combined morphological and molecular dataset. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **166**: 768-786.
- KIMURA, L. F., J. P. PREZOTTO-NETO, B. D. C. L. FERNANDES TÁVORA, M. M. ANTONIAZZI, I. KNYSAK, S. P. GIÓIA GUIZZE, M. L. SANTORO & K. C. BARBARO 2013. Local inflammatory reaction induced by Scolopendra viridicornis centipede venom in mice. *Toxicon*, **76**: 239-246.
- KOCH, M., G. D. EDGECOMBE & R. M. SHELLEY 2010. Anatomy of Ectonocryptoides (Scolopocryptopidae: Ectonocryptopinae) and the phylogeny of blind Scolopendromorpha (Chilopoda). *International Journal of Myriapodology*, **3**: 51-81.
- KOCH, M., S. PÄRSCHKE & G. D. EDGECOMBE 2009. Phylogenetic implications of gizzard morphology in scolopendromorph centipedes (Chilopoda). *Zool. Scripta*, **38**: 269-288.
- LEWIS, J. G. E. 2010. A key and annotated list of the Scolopendra species of the Old World with a reappraisal of Arthrurhabdus (Chilopoda: Scolopendromorpha: Scolopendridae). *International Journal of Myriapodology*, **3**: 83-122.
- LIU, W. H., F. LUO, J. HE, Z. J. CAO & L. X. MIAO 2012. Molecular cloning and characterization of a new cDNA sequence encoding a venom peptide from the centipede Scolopendra subspinipes mutilans. *Molecular Biology*, **46**: 508-513.
- MALTA, M. B., M. S. LIRA, S. L. SOARES, G. C. ROCHA, I. KNYSAK, R. MARTINS, S. P. G. GUIZZE, M. L. SANTORO & K. C. BARBARO 2008. Toxic activities of Brazilian centipede venoms. *Toxicon*, **52**: 255-263.
- MINELLI, A. (Ed.) 2011. *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda*, Volume 1. Brill.

- MINELLI, A., L. BONATO, R. DIOGUARDI, J. A. CHAGAS, G. D. EDGECOMBE, J. G. E. LEWIS, L. A. PEREIRA, R. M. SHELLEY, P. STOEY, M. ULIANA & M. ZAPPAROLI 2006 and onwards. *CHILOBASE. A web resource for Chilopoda taxonomy*. Accesible en: <http://chilobase.bio.unipd.it>
- MINELLI, A., A. CHAGAS-JÚNIOR & G. D. EDGECOMBE 2009. Saltational evolution of trunk segment number in centipedes. *Evol. Dev.*, **11**: 318-322.
- MOLINARI, J., E. E. GUTIÉRREZ, A. A. DE ASCENÇÃO, J. M. NASSAR, A. ARENDS & R. J. MÁRQUEZ 2005. Predation by giant centipedes, *Scolopendra gigantea*, on three species of bats in a Venezuelan cave. *Caribbean Journal of Science*, **41**: 340-346.
- OZSARAC, M., O. KARCIOGLU, C. AYRIK, F. SOMUNCU & S. GUMRUKCU 2004. Acute coronary ischemia following centipede envenomation: case report and review of the literature. *Wilderness Environ. Med.*, **15**: 109-112.
- RATES, B., M. P. BEMQUERER, M. RICHARDSON, M. H. BORGES, R. A. V. MORALES, M. E. DE LIMA, A. M. C. PIMENTA 2007. Venomic analyses of *Scolopendra viridicornis nigra* and *Scolopendra angulata* (Centipede, Scolopendromorpha): Shedding light on venoms from a neglected group. *Toxicon*, **49**: 810-826.
- SERRA, A. 1983. Els "Scolopendrinae" i els "Theatopsinae" "(Chilopoda: Scolopendromorpha)" de la península ibèrica. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, **49**.
- SHELLEY, R. M. 1997. The Holarctic centipede subfamily Plutoninae (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) (nomen correctum ex subfamily Plutoniinae Bollman, 1893). *Brimleyana*, **24**: 51-113.
- SRBEK-ARAUJO, A. C., M. RODRIGUES NOGUEIRA, I. PASSOS DE LIMA & A. L. PERACCHI 2012. Predation by the centipede *Scolopendra viridicornis* (Scolopendromorpha, Scolopendridae) on roof-roosting bats in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Chiroptera Neotropical*, **18**: 1128-1131.
- STANKIEWICZ, M., A. HAMON, R. BENKHALIFA, W. KADZIELA, B. HUE, S. LUCAS, D. MEBS & M. PELHATE 1999. Effects of a centipede venom fraction on insect nervous system, a native *Xenopus* oocyte receptor and on an expressed *Drosophila muscarinic* receptor. *Toxicon*, **37**: 1431-1445.
- UNDHEIM, E. A. B. & G. F. KING 2011. On the venom system of centipedes (Chilopoda), a neglected group of venomous animals. *Toxicon*, **57**: 512-524.
- VAHTERA, V., G. D. EDGECOMBE & G. GIRIBET 2012a. Evolution of blindness in scolopendromorph centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha): insight from an expanded sampling of molecular data. *Cladistics*, **28**: 4-20.
- VAHTERA, V., G. D. EDGECOMBE & G. GIRIBET 2012b. Spiracle structure in scolopendromorph centipedes (Chilopoda: Scolopendromorpha) and its contribution to phylogenetics. *Zoomorphology*, **131**: 225-248.
- VAHTERA, V., G. D. EDGECOMBE & G. GIRIBET 2013. Phylogenetics of scolopendromorph centipedes: Can denser taxon sampling improve an artificial classification? *Invertebr. Syst.*, **27**: 578-602.
- YANG, S., Z. LIU, Y. XIAO, Y. LI, M. RONG, S. LIANG, Z. ZHANG, H. YU, G. F. KING & R. LAI 2012. Chemical punch packed in venoms makes centipedes excellent predators. *Molecular & cellular proteomics : MCP*, **11**: 640-650.
- YANG, S., Y. XIAO, D. KANG, J. LIU, Y. LI, E. A. UNDHEIM, J. K. KLINT, M. RONG, R. LAI & G. F. KING 2013. Discovery of a selective NaV1.7 inhibitor from centipede venom with analgesic efficacy exceeding morphine in rodent pain models. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, **110**: 17534-17539.
- ZAPPAROLI, M. 2011. New records and remarks on the centipede fauna of endogean habitats of Sardinia (Chilopoda). *Conservazione Habitat Invertebrati*, **5**: 223-242.