

Variación morfológica en *Heterophrynus boterorum* (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae)

Morphological variation in *Heterophrynus boterorum* (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae)

Sebastián Vásquez Palacios , Daniel Andrés Chiriví Joya , Andrea Lorena García Hernández , Hugo Mantilla-Meluk  y Jhon Deiber Torres Carrera 

Resumen

Se evaluó la variación morfológica de *Heterophrynus boterorum* con relación a su distribución geográfica, comparando poblaciones de las vertientes oriental y occidental de la cordillera Central y una población de la cordillera Oriental de los Andes, en los departamentos de Tolima y Quindío, Colombia. Mediante técnicas de estadística univariada y multivariada, (ACP, ANOVA y Kruskal-Wallis), se compararon poblaciones presentes en municipios de ambas vertientes y cordilleras. Se encontró variación entre poblaciones en 15 de 33 caracteres morfológicos examinados. La mayor variación se encontró en el tamaño de palpos, número de espinas y tubérculos. La población del municipio de Lérida se diferenció notablemente de las demás poblaciones del análisis. El resto de poblaciones formaron un grupo morfológico con amplia variabilidad, principalmente en tamaño. *Heterophrynus boterorum* podría considerarse como modelo de estudio para el efecto del gradiente ambiental y altitudinal de los Andes en la diversificación morfológica de los Amblypygi.

Palabras clave. Caracteres morfológicos. Poblaciones. Variabilidad ambiental. Variación fenotípica. Variación poblacional.

Abstract

We assessed the morphological variation of *Heterophrynus boterorum* in relation to its distribution, by comparing populations of the eastern and western slopes of the Central mountain range and a population of the Eastern Andes, in the departments of Tolima and Quindío, Colombia. Populations located in both slopes and mountain ranges were compared using univariate and multivariate statistical techniques (ACP, ANOVA, Kruskal-Wallis). Variation among populations was found in 15 out of 33 morphological characters examined. The greatest variation was in the size of palps, number of spines and tubers. The population of the municipality of Lérida differed notably from those of other populations in the analysis. The rest of the populations formed a morphological group with wide variability, particularly in size. *Heterophrynus boterorum* could be considered as a model species for studying the effect of the environmental and altitudinal gradient of the Andes in the morphological diversification of Amblypygi.

Keywords. Environmental variability. Morphological characters. Phenotypic variation. Population. Population variation.

Introducción

Los Amblypygi son un orden de Arachnida que se distribuye principalmente en la región tropical. Se caracterizan por presentar un cuerpo dorsoventralmente aplanado, pedipalpos ornamentados con espinas y un primer par de patas largas y delgadas (Weygoldt, 2000). En Colombia se han registrado las familias Charinidae (género *Charinus*) y Phrynidae (géneros *Heterophrynus*, *Phrynus*, *Paraphrynus*) (Armas *et al.*, 2012; Chiriví & Armas, 2012). La familia Phrynidae se distribuye ampliamente en Colombia, encontrándose especies desde zonas secas hasta bosques húmedos montañosos. Sin embargo, pocas especies son simpátricas (Giupponi & Kury, 2013; Viquez *et al.*, 2014; Álvarez-García *et al.*, 2015; Armas *et al.*, 2015). El género *Heterophrynus* está representado en Colombia por siete especies: *H. armiger* (Isla Gorgona), *H. batesii* (Amazonas y Meta), *H. caribensis* (Sucre), *H. cervinus* (Putumayo), *H. silviae* (Valle del Cauca), *H. yarigui* (Santander), y *H. boterorum*. *Heterophrynus boterorum* se distribuye en los Andes de Colombia, entre los departamentos del Quindío y Tolima, entre 900 y 1973 m s.n.m. (Armas *et al.*, 2013; Giupponi & Kury, 2013).

El sistema montañoso de los Andes se originó aproximadamente hace 10 millones de años. Por su altura y extensión, ha dado origen a una gran cantidad de hábitats con condiciones ambientales únicas, favoreciendo procesos de aislamiento y diversificación entre las especies (De-Silva *et al.*, 2017; Díaz *et al.*, 2014; Salgado-Roa *et al.*, 2018). Actualmente, no se tiene certeza sobre el efecto de la cordillera de los Andes en las poblaciones de *H. boterorum*; sin embargo, podría estar actuando como barrera para el flujo genético (Miller *et al.*, 2008). Se han documentado procesos de aislamiento que dan origen a la diversificación de otros géneros de ambliopígididos en sistemas de arenas en el desierto del Kalahari (*Damon*), y en sistemas de islas y cavernas del Caribe (*Phrynus*) (Esposito *et al.*, 2015; Futuyama, 1998; Prendini *et al.*, 2005; Punzo & Reeves, 2001; Quintero, 1981; Suzuki, 1974; Torres *et al.*, 2018). Los procesos de aislamiento genético también suelen estar acompañados de procesos de diferenciación morfológica (Hedin & Thomas, 2010). Bajo esta premisa,

en este estudio se caracterizó la variación morfológica presente en poblaciones de *H. boterorum* en diferentes localidades de los Andes de Colombia, utilizando la morfología como indicador de procesos de divergencia interespecífica.

Materiales y métodos

Zona de estudio. Los especímenes fueron categorizados, según su distribución, en regiones correspondientes a la cordillera Central y Oriental de los Andes de Colombia, en la región del Tolima (vertiente oriental de los Andes Centrales y vertiente occidental de los Andes Orientales) y la región del Quindío (vertiente occidental de los Andes Centrales). Las regiones presentan condiciones ambientales contrastantes en temperatura, precipitación y humedad (Gentry, 1982; van der Hammen, 1995; Lobo-Guerrero, 1999; Gómez-Cuervo *et al.*, 2015; Holdridge, 1947, 1967; Duran, 1956), ya que la región del Tolima tiene una mayor temperatura y ambientes más secos, mientras que la región del Quindío presenta mayor precipitación y humedad relativa (IDEAM, 2018).

Material analizado. Se revisó material museológico, y se realizaron algunas recolecciones en campo, de individuos machos y hembras, entre octubre del 2010 y junio del 2015. De la vertiente oriental de la cordillera Central y la vertiente occidental de la cordillera Oriental (Tolima) se obtuvieron 17 individuos, entre los 591 y 1247 m s.n.m., distribuidos en las localidades de Chaparral [n= 7], Cunday [n= 3], Ibagué [n= 2] y Lérica [n= 5]; de la vertiente occidental de la cordillera Central (Quindío) se encontraron 23 individuos entre los 1457 y 1935 m s.n.m., en las localidades de Armenia [n= 5], Calarcá [n=4], Circasia [n=2], Córdoba [n= 5], Filandia [n= 2] y Salento [n= 5] (Figura 1).

El material fue preservado en etanol al 70 %. Los ejemplares se encuentran depositados en la Colección de Insectos de la Universidad del Quindío (CIUQ), Colección de Ictiología Universidad del Quindío

(IUQ) y en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN), Colección Aracnológica (Anexo 1).

Se incluyeron en el análisis ejemplares machos y hembras, aunque no existen diferencias determinadas por el sexo en las variables morfológicas analizadas. Se compararon machos y hembras en cada característica evaluada, utilizando pruebas T de Student, y Chi cuadrado ($p > 0.05$), dependiendo de si los datos presentaban o no variancias homogéneas; la homogeneidad de varianzas se evaluó utilizando el test de Levene.

La terminología de pedipalpos y patas usada en este trabajo sigue a Quintero (1981), con los cambios correspondientes a la nomenclatura de cada segmento según Schultz (1999). No se sigue la terminología propuesta por Weygoldt (2000), ya que no se presentan todos

los segmentos de los pedipalpos. Además, se sigue la numeración de espinas para algunos segmentos propuesta por Weygoldt (2000). Se examinaron solo ejemplares adultos, determinados como tal según el desarrollo gonadal.

Caracteres morfológicos. Se incluyeron medidas corporales reportadas en Weygoldt (1974) y en Giupponi & Kury (2013), como: longitud trocánter derecho e izquierdo (L_{tr_de} , L_{tr_iz}), longitud tibia derecha e izquierda (L_{Tb_de} , L_{Tb_iz}), ancho y largo del prosoma y opistosoma (A_{pro} , L_{pro} , A_{op} , L_{op}), longitud borde frontal del prosoma (B_{fr}), distancia entre el punto medio y los dos grupos de ojos laterales y el margen frontal (DOL), longitud ocular a la línea media (DOM), longitud línea ocular (Lin_O), longitud total del cuerpo (L_{to_cu}) y longitud del opérculo genital (L_{op_ge}) (Figura 2).

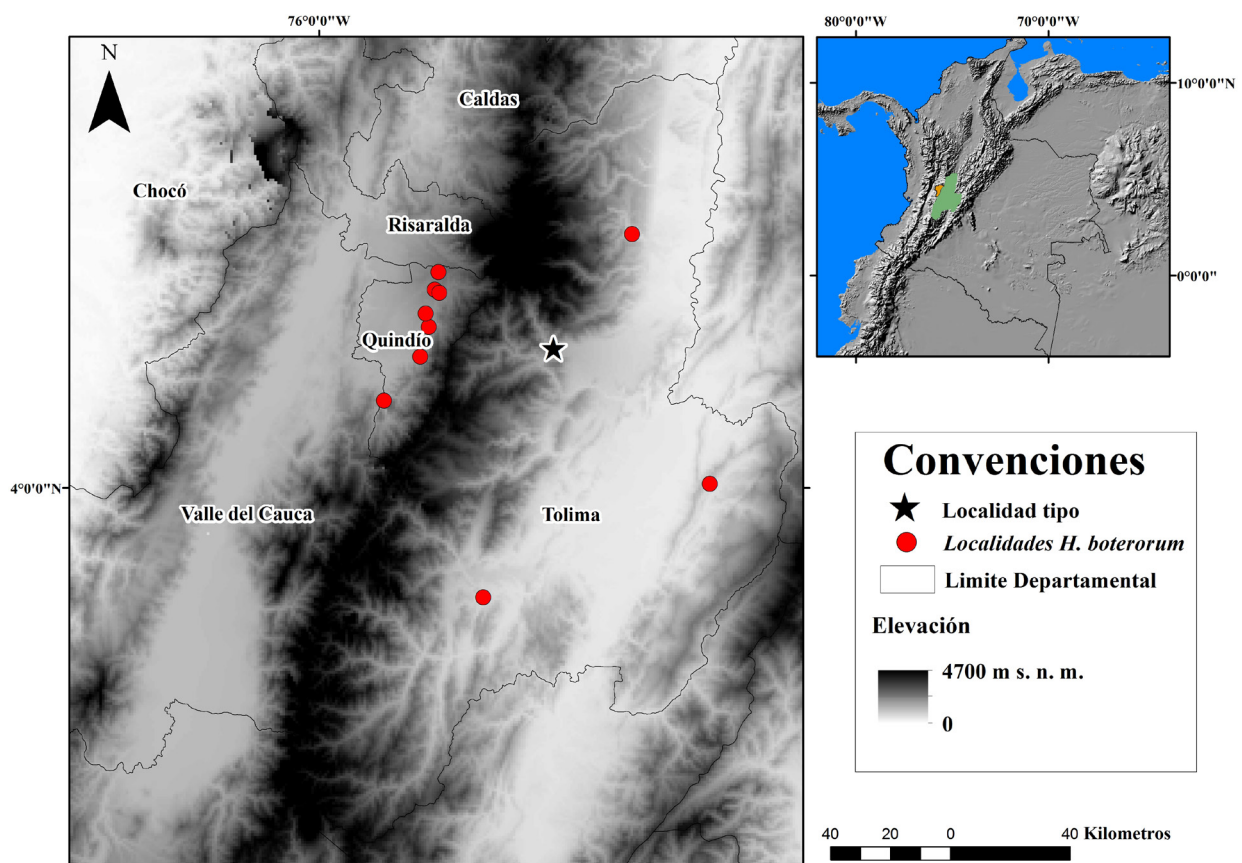


Figura 1. Área geográfica de registros poblacionales de *Heterophrynus boterorum* en Colombia.

Para todas las mediciones se utilizó un calibrador digital Stanley y la unidad de medida fue el milímetro (mm) (Electronic Digital Calliper, error ± 0.02 mm).

Igualmente, se incluyeron caracteres discretos del tipo conteos, como: número de tubérculos ventrales y dorsales en el trocánter derecho e izquierdo (**Tr_vde**, **Tr_viz**, **Tr_dde**, **Tr_diz**), número de espinas ventrales y dorsales en fémur derecho e izquierdo (**Fd_de**, **Fd_iz**, **Fv_de**, **Fv_iz**), número de espinas ventrales y dorsales en patela derecha e izquierda (**Pd_de**, **Pd_iz**, **Pv_de**, **Pv_iz**), número de dentículos en el quelícero móvil (**Den_CheMov**). Estos caracteres son frecuentemente usados en descripciones de especies, y suelen presentar

variación (Quintero, 1981; Weygoldt, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2013) (Figura 2 y Anexo 2). Todos los caracteres morfológicos se observaron bajo un estereoscopio Zeiss modelo STEMI DV4 32Z de 4X a 40X.

Análisis de datos

Variabilidad morfológica.

Con la finalidad de explorar la variación en caracteres morfológicos e identificar potenciales patrones fenotípicos por localidad, se realizó un Análisis de Componentes

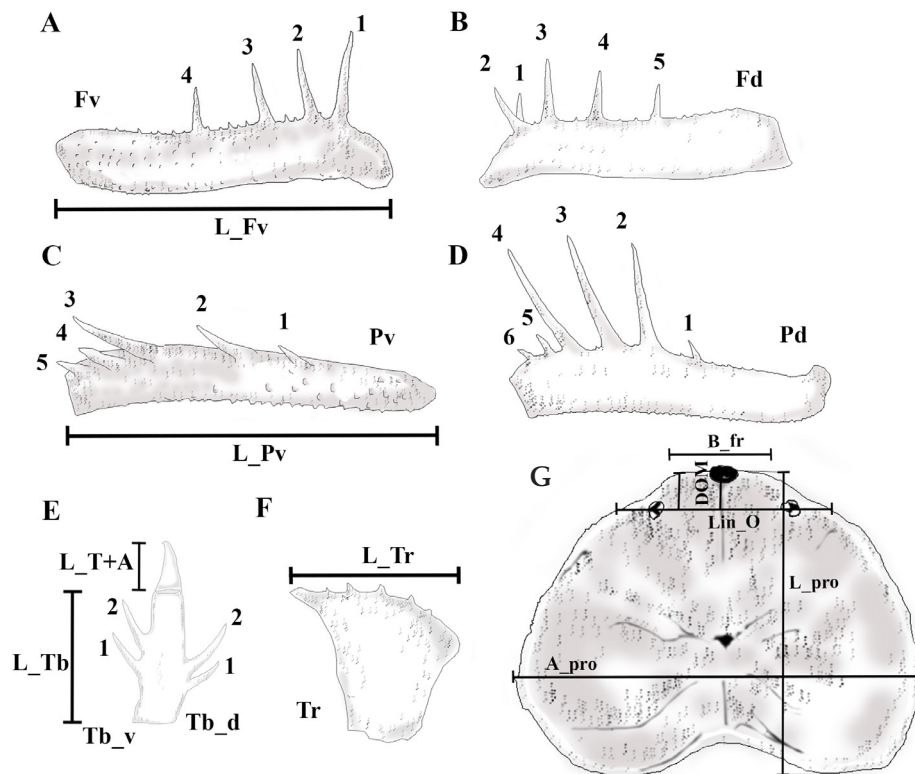


Figura 2. Mediciones realizadas sobre los ejemplares de *Heterophrynus boterorum*: A, longitud del fémur, vista ventral. B, fémur, vista dorsal. C, longitud de la patela, vista ventral. D, patela, vista dorsal. E, longitud tibia, vista ventral, longitud tarsos más apórtete. F, longitud trocánter, vista ventral. G, dimensiones del prosoma: ancho, largo, longitud línea ocular, longitud borde frontal del prosoma, longitud ocular a la línea media. Se sigue la numeración en espinas de basal a distal, puesto que en otros géneros de Phryniidae se cuenta de esta manera.

Principales (ACP), evaluando la variación morfológica entre municipios de muestreo (Williams, 2011; Fox, 2016). A partir de este, se tomaron las variables morfológicas que presentaron mayor variación, aplicando análisis de varianza y comparación de medias (ANOVA, t-test) en caso de distribuciones normales y Kruskal-Wallis (Wilcoxon) en casos contrarios (Hollander & Wolfe, 1973; Fox & Weisberg, 2011), para así detectar variaciones morfológicas entre poblaciones ($\alpha = 0.05$). Todos los datos se analizaron con ayuda del software R, utilizando los paquetes "cmdr, Vegan y ggplot2 (Fox, 2016; Oksanen, 2013; Wickham, 2016; R Development Core Team, 2015). Para el análisis morfológico no se incluyeron el número de segmentos en el primer par de patas y cerdas en el sternum, ya que es normal que se produzca aumento o disminución considerable cuando se rompe y posteriormente se regenera el exoesqueleto (Igelmund, 1987).

Resultados

En el morfoespacio del ACP, se encontró que entre el primer y segundo componente se acumula el 68.9% de la varianza en los datos morfológicos (Figura 3). En general, se encontraron altas correlaciones entre las variables morfológicas, como longitudes corporales, pero baja correlación de estas con variables discretas, como el número de espinas y tubérculos. Por otra parte, los ejemplares de Lérida (Figura 3) se agruparon en relación a variables del tipo conteos (caracteres discretos).

Las variables morfológicas que tuvieron mayor variación en el CP1 y CP2 para *H. boterorum* fueron: número de tubérculos ventrales y dorsales en el trocánter derecho e izquierdo, longitud fémur derecho e izquierdo, longitud patela derecha e izquierda, largo del opistosoma, ancho del prosoma y longitud total del cuerpo (Tabla 1). Estos caracteres morfológicos fueron importantes en la diferenciación de *H. boterorum* en Lérida (Figura 3).

En el análisis de varianza o Kruskal-Wallis, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en 15 caracteres morfológicos relacionados con conteos (11 caracteres discretos) y mediciones corporales (cuatro caracteres continuos), al comparar las poblaciones de cada localidad (Tabla 2). Se observó que en el número de espinas en el fémur y patela, la población de Lérida se diferencia del resto, presentando siempre una espina más en estos segmentos en vista dorsal y ventral (Tabla 2). En el caso del número de denticulos en el segmento móvil queliceral, las poblaciones de Cunday, Lérida e Ibagué presentan un denticulo más que la mayoría de los especímenes, diferenciándose de las poblaciones de Calarcá, Circasia y Filandia, pero compartiendo esta misma condición con algunos individuos de poblaciones de Armenia, Chaparral, Córdoba y Salento.

En cuanto a la longitud del trocánter, se encontró que los individuos de Cunday se diferenciaron del resto de individuos en la cordillera Central por su mayor tamaño (Tabla 2). La distancia ocular a la línea media de los individuos de las poblaciones de Armenia, Chaparral, Lérida y Salento fue mayor que la del resto de los individuos analizados. Igualmente, se observó en la distancia entre el punto medio y los dos grupos de ojos laterales y el margen frontal, que los individuos de las poblaciones de Calarcá, Filandia, Ibagué, Lérida y Salento fueron significativamente diferentes del resto de individuos, por presentar longitudes mayores. El número de tubérculos en el trocánter dorsal derecho fue mayor en los individuos de Calarcá, Cunday, Filandia y Salento. Finalmente, el número de tubérculos en el trocánter dorsal izquierdo de los individuos de Armenia, Calarcá, Chaparral, Cunday, Ibagué y Lérida fue mayor que en el resto de poblaciones (Tabla 2).

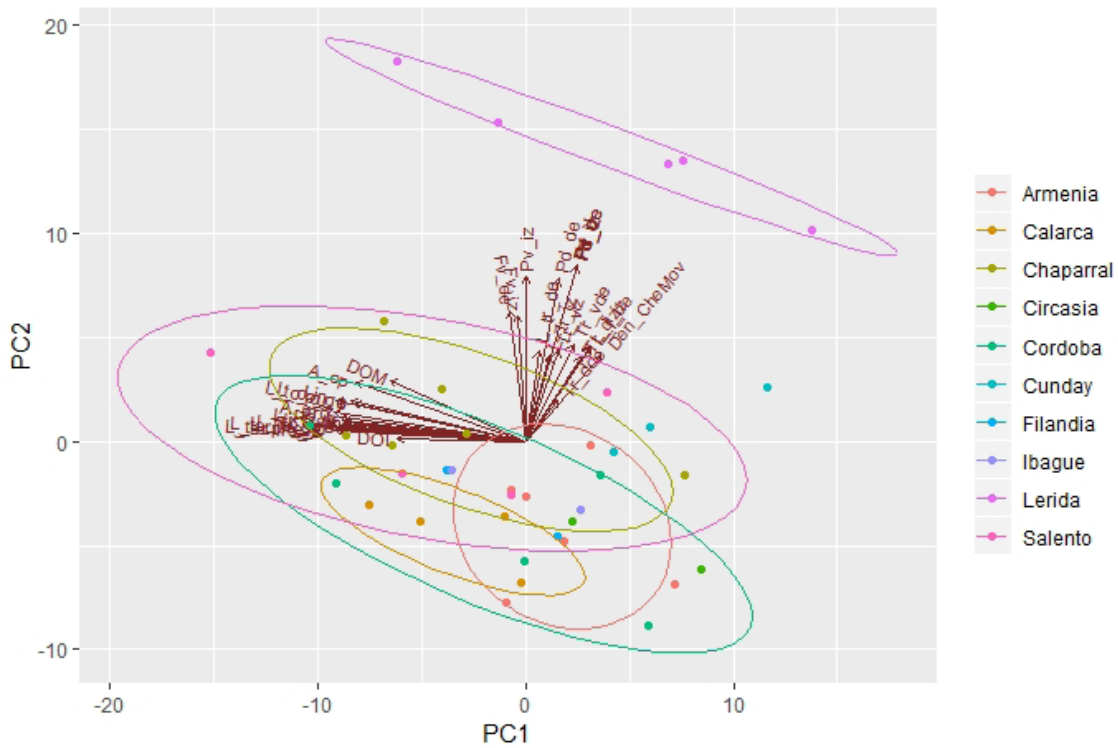


Figura 3. Análisis de componentes principales de variables morfológicas en *Heterophrynus boterorum* en los Andes de Colombia. Los puntos de colores representan los individuos de cada población (Anexo 2 y Tabla 1).

Tabla 1. Vectores principales en el ACP que presentaron valores altos para las variables morfológicas en *Heterophrynus boterorum* en los Andes de Colombia.

VARIABLES MORFOLÓGICAS	COMPONENTE PRINCIPAL 1	COMPONENTE PRINCIPAL 2
Número de tubérculos trocánter ventrales derecho (Tr_vde)	0.26488271	0.31220694
Número de tubérculos trocánter dorsales derecho (Tr_dde)	0.60779911	-0.49484576
Número de tubérculos trocánter ventrales izquierdo (Tr_viz)	0.18518286	0.36493584
Número de tubérculos trocánter dorsales izquierdo (Tr_diz)	0.64409682	-0.03877196
Longitud fémur derecho (L_f_de)	0.20895956	0.2111349
Longitud fémur izquierdo (L_f_iz)	0.20959092	0.20156864
Longitud patela derecha (L_P_de)	-0.07269415	-0.37930208
Longitud patela izquierda (L_P_iz)	-0.07427034	-0.38269358
Ancho del prosoma (A_pro)	-0.03467562	-0.11854248
Longitud del opitosoma (L_op)	-0.04032487	-0.17409056
Longitud total del cuerpo (L_to_cu)	-0.03695075	-0.23974435

Tabla 2. Caracteres morfológicos de *Heterophrynus boterorum* en los Andes de Colombia que presentaron diferencias significativas, por municipio. Arm, Armenia; Cal, Calarcá; Chap, Chaparral; Cir, Circasia; Cor, Córdoba; Cun, Cunday; Fil, Filandia; Iba, Ibagué; Ler, Lérica; Sal, Salento. Est, estadístico.

Carácteres morfológicos	Método	Arm.	Cal.	Chap.	Cir.	Cor.	Cun.	Fil.	Iba.	Ler.	Sal.	Est.	Valor p
Número de dentículos en el quelícero móvil	Kruskal-Wallis	5.5	5	5	5	5	6	5.5	6	6	6	16.6	0.05
Número de espinas dorsales fémur derecho	Kruskal-Wallis	5	5	5	5	5	5	5	5	6	5	39	0.00001
Número de espinas dorsales fémur izquierdo	Kruskal-Wallis	5	5	5	5	5	5	5	5	6	5	39	0.00001
Número de espinas ventrales fémur derecho	Kruskal-Wallis	4	4	5	4	4	4	4	4	5	4	24	0.004
Número de espinas ventrales fémur izquierdo	Kruskal-Wallis	4	4	5	4	4	4	4	4	5	4	30.3	0.0003
Número de espinas dorsales patela derecha	Kruskal-Wallis	6	6	6	6	6	6	6	6	7	6	32.4	0.0001
Número de espinas dorsales patela izquierda	Kruskal-Wallis	6	6	6	6	6	6	6	6	7	6	39	0.00001
Número de espinas ventrales patela izquierda	Kruskal-Wallis	5	5	5	5	5	5	5	5	6	5	39	0.00001
Número de espinas ventrales patela derecha	Kruskal-Wallis	5	5	5	5	5	5	5	5	6	5	24.2	0.003
Número de tuberculos trocanter dorsal derecho	ANOVA	26.5	15.7	25.1	19.5	21.2	51.6	33.5	36.5	27.4	29.2	10.2	0.000000506
Número de tuberculos trocanter dorsal izquierdo	ANOVA	22	19	30	21	25.4	50.6	20	42	32.8	25.7	13.6	2.24E-08
Longitud trocánter derecho	ANOVA	2.9	2.4	3.9	2.3	2.9	4.9	3.2	3.1	3.4	3.8	4.3	0.00107
Longitud trocánter izquierdo	ANOVA	2.8	2.3	3.8	2.3	2.9	4.9	3.2	3.1	3.4	3.8	6	0.000128
Longitud ocular a la línea media	ANOVA	1.6	1.8	1.6	1.4	1.7	1.5	1.6	1.4	1.8	2.6	2.5	0.0241
Distancia intraocular	ANOVA	1.7	2.1	2.6	1.9	2.3	1.9	2.3	2	1.8	1.7	4.2	0.00121

Discusión

Los análisis estadísticos mostraron variaciones morfológicas relacionadas con el número de tubérculos en el trocánter, número de espinas y longitudes en los palpos, indicando que la población de Lérida es un grupo morfológico diferente del resto de poblaciones del análisis. Esta variación está expresada en el aumento en los conteos de espinas del fémur y de la patela, lo que claramente los diferencia del resto de poblaciones. Los individuos de las demás poblaciones se comportaron como un grupo similar morfológicamente, que presenta amplia variabilidad en su tamaño, pero que se solapa morfológicamente entre ellos. En general no se encontraron diferencias entre las cordilleras Central y Oriental de los Andes, ni entre vertientes para las variables analizadas; sin embargo sí se observan diferencias al comparar las poblaciones por municipio donde fueron recolectados.

Hasta el momento se han recolectado pocos individuos de *H. boterorum* en Colombia. Sin embargo, las diferencias morfológicas encontradas entre localidades son evidentes y probablemente se relacionan con el gradiente altitudinal al que están expuestas las poblaciones localmente (<https://colombiasa.com/geografia/geografia.html>). Las altas elevaciones en la cordillera Central actúan como barrera para las poblaciones en algunos grupos de animales que se distribuyen en las cordilleras de los Andes (Díaz *et al.*, 2014; Mills *et al.*, 2007; Salgado-Roa *et al.*, 2018), y en el caso de la población de Lérida, su diferenciación morfológica podría estar asociada a que se encuentra ubicada al norte de la vertiente oriental de los Andes Centrales. Es importante resaltar que también las poblaciones de Cunday y Chaparral presentaron diferencias con el resto de poblaciones, que pueden estar relacionadas con las condiciones de aislamiento y distribución que presentan actualmente estas poblaciones, al ser las que presentan mayor distanciamiento geográfico de la localidad tipo en Ibagué, Tolima.

El ACP muestra agrupaciones de variación por localidad, pese a que solo se encontraron dos patrones

morfológicos claramente diferenciables. Esto permite pensar que la variación morfológica podría estar influenciada por la variabilidad de ambientes en los cuales se distribuye *H. boterorum* (Torres *et al.*, 2018), tanto en términos de humedad (muy secos a muy húmedos), como de elevación (500-1900 m s.n.m.) y distanciamiento geográfico (70-100 km).

Hasta el momento no ha sido posible evaluar el aislamiento reproductivo y la estructura genética en *H. boterorum*, lo cual sería clave en el entendimiento de los procesos de diversificación y especiación del grupo (Futuyma, 1998). Sin embargo, este estudio muestra fuertes indicios de procesos de diferenciación morfológica, principalmente en la población de Lérida, lo cual indica que también pueden estar sufriendo procesos de diferenciación genética. Algunos estudios en *Amblypygi* han mostrado que los sistemas ecológicos de islas y cavernas promueven la diversificación del grupo, debido al bajo flujo génico que se da entre poblaciones del interior y el exterior de cavernas, y entre islas (Quintero, 1981; Kraus, 2000; Prendini, 2001; Esposito *et al.*, 2015). Por otra parte, se sabe que los Andes de Colombia son fuente de variaciones fenotípicas y actúan como barrera del flujo genético entre poblaciones de algunos grupos de animales (De-Silva *et al.*, 2017; Díaz *et al.*, 2014; Ferretti *et al.*, 2011; Román-Valencia *et al.*, 2009; Ruiz-C *et al.*, 2011; Salgado-Roa *et al.*, 2018), por lo que los resultados encontrados en este trabajo, sugieren que los Andes también promueven procesos de diversificación en los amblypíidos de Colombia.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las personas que brindaron apoyo logístico, humano y facilitaron la recolección de muestras en áreas de especial interés para este trabajo, a la Universidad del Quindío, al Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, a sus colecciones científicas (CIUQ, IUQ, ICN) y curadores por la ayuda prestada. Finalmente, a los revisores anónimos por los comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar el manuscrito.

Referencias

- Álvarez-García, D. M., Armas, L. F. & Díaz-Pérez, J. A. (2015). Una especie nueva de *Heterophrynus* (Amblypygi: Phrynidae) del nordeste de Colombia. *Revista Ibérica de Aracnología*, 27, 45-49.
- Armas, L. F., Chiriví-Joya, D., Botero-Trujillo, R., Camacho-Cortés, G. P. & García, S. (2012). Presencia en Colombia de la familia Charinidae (Arachnida: Amblypygi). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 50, 321-322.
- Armas, L. F., Delgado-Santa, L. & García-Cárdenas, D. R. (2013). Primer registro de *Heterophrynus boterorum* Giupponi & Kury, 2013 (Amblypygi: Phrynidae) para el departamento de Quindío, Colombia. *Revista Ibérica de Aracnología*, 23, 115-116.
- Armas, L. F., Torres-Contreras, R. & Álvarez-García, D. M. (2015). Nueva especie de *Heterophrynus* (Amblypygi: Phrynidae) del Caribe Colombiano. *Revista Ibérica de Aracnología*, 26, 69-73.
- Carrillo, P. & Ivveth, K. (2012). *Variación morfológica y genética de Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae) en los estados de Colima, Nuevo León, Tamaulipas y Michoacán, México. (Tesis de grado). Nuevo León, México: Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Chiriví, D. A. & Armas, L. F. (2012). La subfamilia Phryninae (Amblypygi: Phrynidae) en Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 50, 395-402.
- De-Silva, D. L., Chazot, N., Silva, K. L., Lamas, G., Mallet, J., Willmott, K. R. & Elias, M. (2017). Origen del norte de los Andes y diversificación del género más grande de mariposa Ithomiine. *Informes científicos*, 745966.
- Díaz, S., Panzera, F., Jaramillo-O, N., Pérez, R., Fernández, R., Vallejo, G. & Gómez-Palacio, A. (2014). Genetic, cytogenetic and morphological trends in the evolution of the *Rhodnius* (Triatominae: Rhodniini) trans-Andean group. *PLoS One*, 9(2), e87493. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087493>
- Duran, L. G. (1956). Historia geológica de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 43, 137-191.
- Esposito, L. A., Bloom, T., Caicedo-Quiroga, L., Alicea-Serrano, A. M., Sánchez-Ruíz, J. A., May-Collado, L. J., Binford, G. J. & Agnarsson, I. (2015). Islands within islands: Diversification of tailless whip spiders (Amblypygi, Phrynus) in Caribbean caves. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 107-117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.005>
- Ferretti, N., González, A. & Pérez-Miles, F. (2011). Historical biogeography of the genus *Cyriocosmus* (Araneae: Theraphosidae) in the Neotropics according to an event-based method and spatial analysis of vicariance. *Zoological Studies*, 51(4), 526-535.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression*. Second edition. Thousand Oaks, USA: Sage Publications Inc.
- Fox, J. (2016). *Using the R Commander: A Point-and-Click Interface for R*. Ontario, Canadá: Chapman and Hall/CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315380537>
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary Biology*. Third Edition. New York: SUNY, Stony Brook.
- Gentry, A. (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuation or an ancient of the Andean orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557-593. <https://doi.org/10.2307/2399084>
- Giupponi, A. L. P. & Kury, A. B. (2013). Two new species of *Heterophrynus* Pocock, 1894 from Colombia with distribution notes and a new synonymy (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae). *Zootaxa*, 3647(2), 329-342. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3647.2.5>
- Gómez-Cuervo, A., Pérez-Consuegra, N. & Lamus-Ochoa, F. (2015). Levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos. *Hipótesis, Apuntes Científicos Uniandinos*, 19, 66-73.
- Hedin, M. & Thomas, S. M. (2010). Molecular systematics of eastern North American Phalangodidae (Arachnida: Opiliones: Laniatores), demonstrating convergent morphological evolution in caves. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1), 107-121. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.020>
- Heiberger, R. M., Freeny, A. E. & Chambers, J. M. (2017). Analysis of variance; designed experiments. En Chambers, J. M. & Hastie, T. J. (Eds). *Statistical models in S*. Pp. 145-193. Londres, Inglaterra: Routledge. <https://doi.org/10.1201/9780203738535-5>
- Hollander, M. & Wolfe, D. A. (1973). *Nonparametric Statistical Methods*. Second edition. New York: John Wiley & Sons.

- Holdridge, L. R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105(2727), 367-368. <https://doi.org/10.1126/science.105.2727.367>
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Igelmund, P. (1987). Morphology, sense organs, and regeneration of the forelegs (whips) of the whip spider *Heterophrynus elaphus* (Arachnida, Amblypygi). *Journal of Morphology*, 193(1), 75-89. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051930108>
- Kraus, O. (2000). Why no subspecies in spiders? *European Arachnology*, 2000, 303-314.
- Lobo-Guerrero, A. (1999). Infraestructura de Colombia. En Memorias V Congreso Colombiano de Geotecnia y Medio Ambiente. Bogotá, D.C.
- Miller, M. J., Bermingham, E., Klicka, J., Escalante, P., Do Amaral, F. S. R., Weir, J. T. & Winker, K. (2008). Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1639), 1133-1142. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0015>
- Mills, S., Lunt, D. H. & Gómez, A. (2007). Global isolation by distance despite strong regional phylogeography in a small metazoan. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 225. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-225>
- Oksanen, J. (2013). *Vegan: ecological diversity*. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf> (consultado 12 de agosto 2019).
- Prendini L., (2001). Substratum specialization and speciation in Southern African scorpions: the Effect Hypothesis revisited. En: Fet V. and Selden P. A. (eds.). *Scorpions 2001*. In Memoriam Gary A. Polis (pp. 113-138). Inglaterra: British Arachnological Society, Burnham Beeches, Bucks.
- Prendini, L., Weygoldt, P. & Wheeler, W. C. (2005). Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA. *Organisms, Diversity & Evolution*, 5(3), 203-236. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.12.004>
- Punzo, F. & Reeves, C. (2001). Geographical variation in male courtship behaviour of the giant whipscorpion *Mastigoproctus giganteus* (Lucas) (Arachnida, Uropygi). *Bulletin British Arachnological Society*, 12(2), 93-96.
- Quintero, D. (1981). The amblypygid genus *Phrynus* in the Americas (Amblypygi, Phrynidae). *Journal Arachnology*, 9(2), 117-166.
- R Development Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Internet: <http://www.R-project.org>.
- Rix, M. G. & Harvey, M. S. (2011). Phylogeny and historical biogeography of ancient assassin spiders (Araneae: Archaeidae) in the Australian mesic zone: Evidence for Miocene speciation within Tertiary refugia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 375-396. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.009>
- Rodríguez-Vera, B. H. (2012). *Caracterización morfológica y distribución geográfica de Heterophrynus batesii* (Butler, 1873) (Amblypygi: Phrynidae) en Colombia. (Tesis de grado). Bogotá, D. C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Román-Valencia, C., Arcila-Mesa, D. K. & Hurtado-T. H. (2009). Variación morfológica de los peces *Hemibrycon boquiae* y *Hemibrycon rafaelse* (Characiformes: Characidae) en el Río Cauca, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 541-556. <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5474>
- Ruiz-C., R. I., Román-Valencia, C., Herrera-M., B. E., Peláez, O. E. & Ermakova-A., A. (2011). Variación morfológica de las especies de *Astyanax*, subgénero *Zygogaster* (Teleostei, Characidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 34(1), 47-66.
- Salgado-Roa, F. C., Pardo-Díaz, C., Lasso, E., Arias, C. F., Solferini, V. N. & Salazar, C. (2018). Gene flow and Andean uplift shape the diversification of *Gasteracantha cancriformis* (Araneae: Araneidae) in Northern South America. *Ecology and Evolution*, 8(14), 7131-7142. <https://doi.org/10.1002/ece3.4237>
- Shultz, J. W. (1999). Muscular anatomy of a whipspider *Phrynus longipes* (Pocock) (Arachnida: Amblypygi), and its evolutionary significance. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 126(1), 81-116. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb00608.x>
- Suzuki, S. (1974). The Japanese species of the genus *Sabacon* (Arachnida, Opiliones, Ischyropsalididae). *Journal of science of the Hiroshima University, Series B, Division 1, Zoology*, 25, 83-108.

- Torres, R. A., Atencia, P. L. & Liria, J. (2018). Morphogeometric variation in *Phrynus barbadensis* (Pocock, 1893) (Amblypyghi: Phrynidae) from Colombia. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 77(1), 18-23. <https://doi.org/10.25085/rsea.770103>
- van Der Hammen, T. (1995). Global change, biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. En Churchill, S. P., H. Balslev y E. Forero. (Eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests: proceedings of the Neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium*. Pp: 702. New York: The New York Botanical Garden.
- Vasconcelos, A. C. O., Giupponi, A. D. L. & Ferreira, R. L. (2013). A new species of *Charinus* Simon, 1892 from northeastern Brazil with comments on the potential distribution of the genus in Central and South Americas (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). *Zootaxa*, 3737(4), 488-500. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3737.4.9>
- Viquez, C., Chiriví-Joya, D. A., Moreno-González, J. A. & Christensen, J. A. (2014). *Heterophrynus armiger* Pocock, 1902 (Amblypygi: Phrynidae): First record from Colombia, with notes on its historic distribution records and natural history. *Check List*, 10(2), 457-460. <https://doi.org/10.15560/10.2.457>
- Weygoldt, P. (1974). Comparative studies on two *Heterophrynus* (*Admetus*) species, *Heterophrynus longicornis* Butler and *Heterophrynus batesii* Butler (Arachnida, Amblypygi, Tarantulidae). *Zoologischer Anzeiger, Journal of Comparative Zoology*, 192(2), 175-191.
- Weygoldt, P. (2000). *Whip spider* (Chelicerata: Amblypygi). Their Biology, Morfology and Systematics. Denmark: Apollo Books.
- Wickham, H. (2016). *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Williams, G. (2011). *Data mining with Rattle and R: The art of excavating data for knowledge discovery*. Sydney, Australia: Springer Science & Business Media.

Anexo 1. Material examinado de *Heterophrynus boterorum* en los análisis estadísticos. H= hembra, M= macho.

Código colección	País	Depart.	Municipio	Coordenadas geográficas	Elevación (m s.n.m.)	Fecha recolección	Número de individuos	Sexo	Recolector
CIUQ888-4HB2, 8864-HB8	Colombia	Quindío	Calarcá	4° 30' 57" N - 75° 38' 13" O	1495	25 mayo 2014	5	M=3 H= 2	Vásquez-P., S.
CIUQ8871-HB3, CIUQ8872-HB4	Colombia	Quindío	Circasia	4° 37' 34" N - 75° 37' 55" O	1743	29 febrero 2014	2	M=3 H= 0	Vásquez-P., S.
CIUQ 8866-HB11, CIUQ8877-HB21	Colombia	Quindío	Filandia	4° 40' 4" N - 75° 39' 47" O	1418	29 abril 2014	2	M=? sin ge- nital H= 1	Vásquez-P., S.
CIUQ8886-HB17, CIUQ5124-HB42	Colombia	Quindío	Armenia	4° 33' 14,1" N - 75° 39' 40,8" O	1549	nov. 2013	5	M=2 H= 3	Betancourt, J., Ríos, J., Díaz, B. S, Delgado-S., L., Paniagua, K
CIUQ8889-HB24, HB36	Colombia	Quindío	Córdoba	4° 25' 2" N - 75° 40' 40" O	1700	23 junio 2014	5	M=3 H= 2	Vásquez-P., S.
CIUQ 8879-HB25, CIUQ8876-HB29	Colombia	Quindío	Salento,	4° 38' 44,2" N - 75° 35' 3,1" O	1857	22 febrero 2014	5	M=1 H= 3	Vásquez-P., S.
IUQ 305 - 310	Colombia	Tolima	Lérida	4° 48' 32,6" N - 74° 59' 43,3" O	665	28 julio 2015	5		Vásquez-P., S.
CIUQ-	Colombia	Tolima	Chaparral				7	M=3 H= 4	Delgado-S., L.
ICN.AM-072	Colombia	Tolima	Cunday	4° 00' 43,1" N - 74° 45' 18,5" O	475	6 de febrero 2010	3	M=1 H= 2	Pérez, A., Benavidez, L., Luna, D.
ICN. TIPOS	Colombia	Tolima	Ibagué			agosto 2006	2	M=1 H= 1	Giupponi, A.

Anexo 2. Promedios de medidas y conteos realizados en ejemplares de *Heterophrynus boterorum* para las poblaciones de las localidades en los Andes de Colombia; Quindío= Armenia, Calarcá, Circasia, Córdoba, Filandia y Salento.

Caracteres morfológicos	Quindío n= 23	Chaparral n= 7	Ibagué Holótipo n= 2	Lérida n= 5	Cunday n= 3
Longitud Total Cuerpo(L_to_cu)	23.31	26.36	23.51	24.59	30.39
Prosoma:					
Ancho (A_pro)	10.05	11.96	10.98	11.44	13.83
Largo (L_pro)	8.84	10.07	9.10	9.69	11.15
Línea ocular (Lin_O)	6.84	7.64	7.34	7.96	8.81

Borde frontal del prosoma (B_fr)	4.0	4.45	4.13	4.01	5.32
Distancia entre el punto medio entre los dos grupos de ojos laterales y el margen frontal (DOL)	1.61	1.73	2.45	1.59	2.90
Longitud ocular a la línea media (DOM)	2.05	2.64	2.05	1.88	1.9
Opistosoma:					
Ancho (A_Op)	8.19	9.35	9.01	8.67	10.53
Largo (L_Op)	15.21	17.89	14.86	15.07	18.51
Longitud opérculo genital (L_op_ge)	5.01	5.46	5.37	5.35	5.96
Pedipalpo:					
Longitud trocánter izquierdo (L_tr_iz)	2.94	3.82	3.18	3.42	4.98
Longitud trocánter derecho (L_tr_de)	2.98	3.9	3.15	3.47	4.99
Longitud fémur izquierdo (L_f_iz)	11.83	14.67	12.06	15.73	19.81
Longitud fémur derecho (L_f_de)	11.9	14.33	11.92	15.79	19.85
Longitud patela izquierda (L_p_iz)	12.4	15.3	12.76	16.17	20
Longitud patela derecha (L_p_de)	12.4	15.28	12.75	16.22	19.99
Longitud tibia izquierda (L_Tb_I)	5.35	6.54	5.26	5.66	8.36
Longitud tibia derecha (L_Tb_de)	5.4	6.61	5.21	5.66	8.38
Longitud tarso+apotele izquierda (L_tar.pre_IZ)	3.81	4.88	3.7	4.12	5.26
Longitud tarso+apotele derecha (L_tar.pre_D)	4.16	4.87	3.7	4.14	5.23
Quelíceros:					
Número de denticulos segmento móvil (Den_CheMov)	5.39	5.42	6	6	6
Pedipalpo:					
Número de espinas dorsal y ventral fémur derecho (Fd_de,Fv_de)	4 5	5 5	4 5	5 6	4 5
Número de espinas dorsal y ventral fémur izquierdo (Fd_iz,Fv_diz)	4 5	5 5	4 5	5 6	4 5
Número de espinas dorsal y ventral patela derecha (Pd_de,Pv_de)	5 6	5 6	5 6	6 7	5 6
Número de espinas dorsal y ventral patela izquierda (Pd_iz,Pv_iz)	5 6	5 6	5 6	6 7	5 6
Número de tubérculos dorsal y ventral derecho (Tr_vde,Trdde)	29.34/23.95	27.85/25.14	25/36.5	34.2/27.4	37.3/51.6
Número de tubérculos dorsal y ventral izquierdo (Tr_viz,Trdiz)	30.73/22.60	28.42/30	27.5/42	35/32.8	34.3/50.6

Sebastián Vásquez Palacios

Universidad del Quindío
Armenia, Colombia
svazquezp@uqvirtual.edu.co
<https://orcid.org/0000-0001-5635-2791>

Daniel Andrés Chiriví Joya

Universidad de Sao Paulo
Sao Paulo, Brasil
fdhipnosodin@hotmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-1198-782X>

Andrea Lorena García Hernández

Universidad del Quindío
Armenia, Colombia
algarciiah@uniquindio.edu.co
<https://orcid.org/0000-0003-1670-2018>

Hugo Mantilla-Meluk

Universidad del Quindío
Armenia, Colombia
hugo.mantillameluk@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-8134-3694>

Jhon Deiber Torres Carrera

Universidad del Quindío
Armenia, Colombia
jhondeiber20@yahoo.es
<https://orcid.org/0000-0001-9987-8072>

**Variación morfológica en *Heterophrynus boterorum*
(Arachnida: Amblypygi: Phrynidae)**

Citación del artículo: : Vásquez, S., Chiriví, D.A., García, A.L., Mantilla-Meluk, H. & Torres, J.D. (2019). Variación morfológica en *Heterophrynus boterorum* (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae). *Biota Colombiana*, 20(2), 32-45. DOI: [10.21068/c2019.v20n02a03](https://doi.org/10.21068/c2019.v20n02a03).

Recibido: 29 de mayo de 2018

Aceptado: 15 de agosto de 2019