



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Análisis filogenético del complejo de especies *occidentalis*
del género *Mesomexovis* González-Santillán y Prendini,
2013 (Scorpiones: Vaejovidae) basado en evidencia
morfológica

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JOSUÉ LÓPEZ GRANADOS

DIRECTOR DE TESIS:

DR. EDMUNDO GONZÁLEZ SANTILLÁN

Ciudad Universitaria Cd. Mx. 2019





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

López
Granados
Josué
5529-4325
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308292929

2. Datos del tutor

Dr.
Edmundo
González
Santillán

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Fernando
Álvarez
Padilla

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Ricardo
Paredes
León

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Francisco Javier
Salgueiro
Sepúlveda

6. Datos del sinodal 4

Ismael Alejandro
Hinojosa
Díaz

7. Datos del trabajo escrito

Análisis filogenético del complejo de especies *occidentalis* del género *Mesomexovis* González-Santillán y Prendini, 2013 (Scorpiones: Vaejoidea) basado en evidencia morfológica.
94 p.
2019

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias y la UNAM por brindarme un lugar, así como la oportunidad de lograr una formación académica.

A mi director de tesis y a los miembros de mi jurado por su apoyo con la revisión de esta tesis, sus comentarios y consejos.

Al Dr. Fernando Álvarez Padilla por brindarme un lugar en su laboratorio, así como apoyarme con sus valiosos conocimientos.

A los miembros del Laboratorio de Aracnología de la Facultad de Ciencias.

Al Dr. Oscar Francke curador de la Colección Nacional de Arácnidos por facilitarme el acceso a los ejemplares con que se realizó el presente trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres por bríndame todo su apoyo a lo largo de mi vida. Gracias Ma', por mostrarme a través de los años que la dedicación, el esfuerzo y las ganas de hacer las cosas son esenciales para alcanzar cualquier meta que me proponga. Gracias Viejo por brindarme tu ayuda siempre que lo necesite, por enseñarme que para lograr lo que uno quiere es necesario ser firme y algunos casos obstinado.

A mi familia que siempre estuvo dispuesta a ayudarme y brindarme su apoyo incondicional en todo momento.

A mi tutor Edmundo por tenerme paciencia inhumana, motivarme a concluir con lo que inicié y sobre todo por soportar cada chingadera con la que salí durante la elaboración de esta tesis. En verdad no tengo palabras para agradecerte lo mucho que me ayudaste y apoyaste durante todo este tiempo. ¡¡¡Muchísimas gracias!!!

A Susana (Susi) por estar conmigo en todo momento, por su apoyo y cariño, inspirarme a ser una mejor persona cada día y mostrarme que, aunque las cosas no siempre salgan como uno quiere hay que enfrentarlas y salir adelante. Muchas gracias corazón ¡Te amo Mapache!

A Gisela que más que una amiga es una hermana. Gracias por apoyarme durante todo este tiempo, por las risas y los regaños y sobre todo hacerme ver que la mayor parte de las pendejadas que se me ocurren tienen solución.

A todos aquellos que estuvieron a mi lado a lo largo de esta etapa de mi vida.



Contenido

Resumen.....	1
1. Introducción.....	1
1.1 Pesado de Caracteres en los Análisis Filogenéticos	3
1.2 Codificado de Caracteres Continuos	5
1.3 El Orden Scorpiones	6
1.3.1 Morfología y Anatomía Interna de los Escorpiones	6
1.3.2 Rasgos Ecológicos de los Escorpiones	18
1.3.3 Posición Filogenética del Orden Scorpiones en la Clase Arachnida	20
1.3.4 Relaciones Filogenéticas Dentro del Orden Scorpiones.....	21
2. Antecedentes	25
2.1 Historia Taxonómica de <i>Mesomexovis</i> González-Santillán & Prendini 2013.....	25
2.2. El Complejo <i>Mesomexovis occidentalis</i>	29
3. Justificación.....	31
4. Objetivos	31
5. Materiales y Métodos	32
5.1. Material Examinado.....	32
5.2. Muestreo Taxonómico.....	32
5.3. Caracteres Morfológicos	33
5.4. Análisis Filogenético.....	34
5.5. Remuestreo y Soporte de Clados	34
6. Resultados	35
7. Discusión.....	39
7.1. Hipótesis de las Relaciones en el Complejo <i>occidentalis</i>	39
7.1.1 Clado Coquimatlán y Chamela.....	41
7.1.2. Clado Colola y Zihuatanejo.....	41
7.1.3 Clado Ometepec, Copala y Acapulco.....	42

7.1.4. Clado Juchatengo.....	44
7.1.5 Clado Barra de la Cruz, Huatulco, Lagartero y Puerto Escondido	45
7.1.6 Clado Miahuatlán y Mitla (<i>M. oaxaca</i>)	46
7.1.7 Clado Nizanda, Marquez y Tehuantepec.	46
7.2 Sobre los Sistemas de Caracteres Empleados.....	47
7.3 Perdida de Información por Discretización y Estandarización.....	47
8. Conclusiones.....	48
9. Referencias	50
Anexo 1. Material Examinado.....	61
Anexo 2. Lista de Caracteres	64
Anexo 3. Lista de Apomorfias.....	73
Anexo 4. Cladogramas Obtenidos en cada Análisis	76

Lista de Figuras

- Figura 1.** *Androctonus australis* (Linnaeus, 1758) mostrando la metamerización primaria y apéndices presentes en los escorpiones. Vista dorsal (A) y vista ventral (B)..... 7
- Figura 2.** Vista dorsal del pedipalpo de *Tityus mongei* Lourenço, 1996 mostrando los principales artejos que lo conforman (A). Vista retrolateral de la pinza de *Thorellius intrepidus* (Thorell, 1876), se observa la disposición de la tibia (manus + dedo fijo) y el tarso (dedo móvil) (B). Vista dorsal del quelícero de *Brachistosternus pentheri* Mello-Leitão, 1931 (C) y vista ventral del quelícero de *Vaejovis* sp. (D) mostrando los principales artejos de un quelícero típico. 8
- Figura 3.** Segmentos 1-4 del metasoma de *Kuarapu purhepecha* Francke & Ponce-Saavedra, 2010 (A). Vista lateral del quinto segmento y telson de *Balsateres cisnerosi* (Ponce-Saavedra & Sissom, 2004) (B). Vista ventral de *Konetontli acapulco* (Armas & Martín-Frías, 2001) mostrando los peines y sus componentes (C). Abreviaciones: ac, acúleo; ves, vesícula; pb, pieza basal; lm, lamela marginal; lmd, lamela media; fc, fulcra; dp, dientes pectinales. 9
- Figura 4.** Representación esquemática de *Bothriurus bonariensis* (Koch, 1842) ilustrando la posición de los principales ganglios en el sistema nervioso de los escorpiones (A). Representación esquemática del sistema circulatorio en escorpiones (B). Abreviaciones: GSP, ganglio supraesofágico; GSB, ganglio subesofágico; ms, ganglio mesosomal; mt, ganglio metasomal; CO, corazón, ao, aorta; ac, arteria cardíaca; ap, aorta posterior 11
- Figura 5.** Vista dorsal (A) y retrolateral (B) de la pinza de *Kochius punctipalpi* (Wood, 1863) mostrando las quillas presentes en la subfamilia Syntropinae. Abreviaciones: dpl, dorsal prolateral; dps, prosubmedia dorsal; pld, prolateral dorsal; plm, prolateral media; pv, prolateral ventral; plvs, prolateral ventrosubmedia; rls, retrolateral subventral; rlsa, retrolateral subventral accesoria; vm, ventral media; vpl, ventral prolateral; vps, ventral prosubmedia; vrl, ventral retrolateral; vrs, ventral retrosubmedia. dm, dorsal media 12
- Figura 6.** Vista ventral (A) y prolateral (B) de la pinza de *Kochius punctipalpi* (Wood, 1863) mostrando las quillas presentes en la subfamilia Syntropinae. Abreviaciones: dpl, dorsal prolateral; dps, dorsal prosubmedia; pld, prolateral dorsal; plm, prolateral media; pv, prolateral ventral; plvs, prolateral ventrosubmedia; rls, retrolateral subventral; rlsa, retrolateral subventral accesoria; vm, ventral media; vpl, ventral prolateral; vps, ventral prosubmedia; vrl, ventral retrolateral; vrs, ventral retrosubmedia. 13

Figura 7. Fémur (A–D) y patela (E–H) del pedipalpo de *Kochius punctipalpi* (Wood, 1863) vistas: dorsal (A, E), retrolateral (B, F), ventral (C, G) prolateral (D, H) mostrando las carinas y tricobotrias de los artejos. Abreviaciones: dpl, dorsal prolateral; drl, dorsal retrolateral; plm, prolateral media; pls, prolateral subdorsal; pv, prolateral ventral; plvs, prolateral ventrosubmedia; rlds, retrolateral dorsosubmedia; rv, retrolateral ventral; vm, ventral media; vpl, ventral prolateral; vrl, ventral retrolateral; vrs, ventral retrosubmedia 14

Figura 8. Se ilustran los dos patrones generales existentes dentro del Orden. (A-D) Ovariútero característico del desarrollo apoicogénico presente en la mayoría de las familias. (B-C) Ovariútero característico del desarrollo catoicogénico. (A) Sistema reproductor femenino de *Scorpio maurus* Linnaeus, 1758. (B) Sistema reproductor femenino de *Parabuthus planicauda* (Pocock, 1889). (C) Sistema reproductor femenino de *Scorpio* sp. Linnaeus, 1758. (D) Sistema reproductor femenino de *Compsobuthus* sp. Vachon, 1949..... 16

Figura 9. Vista dorsal (A) y ventral (B) del hemiespermatóforo derecho de *Syntropis williamsi* Soleglad *et al.*, 2007 mostrando las partes que lo conforman. Tapón genital (C-F): vista ventral (C), vista mesal, (D), vista dorsal (E), detalle de margen de la barba sin espinas de *Stahnkeus deserticola* (Williams, 1970). Letras en las líneas delimitando partes del hemiespermatóforo: cápsula; L, lamina; C, Cápsula F, pie; T, tronco, DB, Barba distal, DBM, Margen de la barba distal. 17

Figura 10. Ejemplos de especies representando los ecomorfotipos en los alacranes A. Pelófilo *Diplocentrus taibeli* (Caporiacco, 1938); B. Psamófilo *Paravaejovis pumilis* (Williams, 1980); C. Arborícola *Centruroides schmidtii* Sissom, 1995; D. Lapidícola *Mesomexovis spadix* (Hoffmann, 1931); E. Litófilo *Syntropis macrura* Kraepelin, 1900; F. Troglobio *Alacran tartarus* Francke, 1982 16

Figura 11. Hipótesis filogenéticas de la clase Arachnida propuestas por: A. Wheeler *et al.*, 1998 y B. Shultz 2007 21

Figura 12. Comparación de las hipótesis históricas de las relaciones del orden Scorpiones A. Soleglad & Fet, 2003 B. Coddington *et al.*, 2004. C. Sharman *et al.*, 2014..... 24

Figura 13. Mapa de la costa del Pacífico mexicano donde se muestran los puntos de colecta donde se obtuvieron ejemplares del complejo *occidentalis* para este análisis 29

Figura 14. Fragmento de la filogenia de la subfamilia Syntropinae (González-Santillán, 2013) basado en cinco marcadores genéticos y morfología, mostrando las relaciones de las especies:

M. caxcan (no descrita), *M. occidentalis* y *M. oaxaca*. Como se puede apreciar *M. occidentalis* se recupera polifilética 30

Figura 15. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* González-Santillán & Prendini 2013 obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos originales usando pesos implicados con un valor de $k = 7$. Los cuadros bajo los nodos resumen los tratamientos bajos los cuales se llevaron a cabo los diferentes análisis. Los cuadros grises indican los tratamientos en los que el nodo fue recuperado, los cuadros blancos indican los tratamientos en los que no se recuperó el nodo. Abreviaciones: (CE) Análisis de datos cualitativos con pesos iguales, (CI) Análisis de datos cualitativos con pesos implicados, (QDE) Análisis de datos cuantitativos discretizados con pesos iguales, (QDI) Análisis de datos cuantitativos discretizados con pesos implicados, (QOE) Análisis de datos cuantitativos originales con pesos iguales, (QOI) Análisis de datos cuantitativos originales con pesos implicados, (QSE) Análisis de datos cuantitativos estandarizados con pesos iguales, (QSI) Análisis de datos cuantitativos estandarizados con pesos implicados, (TDE) Análisis de evidencia total usando datos discretizados con pesos iguales, (TDI) Análisis de evidencia total usando datos discretizados con pesos implicados, (TOE) Análisis de evidencia total usando datos originales con pesos iguales, (TOI) Análisis de evidencia total usando datos originales con pesos implicados, (TSE) Análisis de evidencia total usando datos estandarizados con pesos iguales, (TSI) Análisis de evidencia total usando datos estandarizados con pesos implicados..... 38

Figura 16. Filogenia del complejo *occidentalis* del Género *Mesomexovis* González-Santillán & Prendini 2013 obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos originales usando pesos implicados con un valor de $k = 7$. Los círculos negros indican estados apomórficos derivados únicos, los círculos blancos indican derivaciones paralelas de los estados apomórficos, los números sobre los círculos indican el carácter, los números por debajo indican el estado de carácter. Los valores de RBS se encuentran representados en azul. Los valores de remuestreo simétrico se representan en rojo..... 40

Figura 17. *Mesomexovis* aff. *occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Colola, Michoacán. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista retrolateral y (C) dorsal de la pinza derecha ♂. (D) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀ 42

Figura 18. *Mesomexovis occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Copala, Guerrero. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista retrolateral y (C) dorsal de la pinza derecha ♂. (D) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀ 43

Figura 19. *Mesomexovis aff. occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Juchatengo, Oaxaca. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista ventral de los segmentos 4-5 del metasoma. (C) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀..... 44

Figura 20. *Mesomexovis aff. occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Juchatengo, Oaxaca. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀. (C) Vista ventral de los segmentos 4-5 del metasoma ♀ 45

Figura A1. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos, con pesos iguales y consenso de mayoría (50%) obtenido con pesos implicados con valores de k=1-10..... 76

Figura A2. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 74 caracteres cuantitativos sin modificaciones. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de k=1-10 77

Figura A3. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 74 caracteres cuantitativos discretizados. (A) Consenso estricto de 6 topologías obtenidas mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de 12 topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de k=1-10..... 78

Figura A4. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 74 caracteres cuantitativos estandarizados. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de k=1-10..... 79

Figura A5 Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos sin modificaciones. (A) Consenso estricto de 2 topologías obtenidas mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de k=1-10..... 80

Figura A6. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos discretizados. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de k=1-10..... 81

Figura A7. Filogenia del complejo occidentalis del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos estandarizados. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de $k=1-10$ 82

Lista de Cuadros

Cuadro 1. Clasificación supragenérica del Orden Scorpiones propuesta por Sharma, <i>et al.</i> , (2015).....	23
Cuadro 2. Lista de géneros de la familia Vaejovidae reconocidos por Stockwell, 1992 (S92); Sissom, 2000 (S00); Soleglad & Fet, 2008 (SF08) y González-Santillán & Prendini, 2013 (GSP13). En azul se indica el género en el que los autores ubican a <i>M. occidentalis</i>	28
Cuadro 3. Valores promedio de remuestreo simétrico obtenidos para cada una de las matrices, tratadas bajo pesos iguales (PI) y pesos implicados con valores de $k = 1-10$. En rojo se indica el valor más alto correspondiente al análisis de evidencia total con pesos iguales	35
Cuadro 4. Resultados de los análisis separados y en conjunto (evidencia total) de caracteres cualitativos y cuantitativos del complejo de especies occidentalis del género Mesomexovis. Los caracteres cualitativos se presentan como originales, estandarizados y discretizados. Se muestran: el número de árboles más parsimoniosos (AMPs), el índice de consistencia (IC), índice de retención, adecuación (fit) y longitud de cada uno bajo un régimen de pesos iguales y pesos implicados con diferente constante de concavidad (k).....	36

Análisis filogenético del complejo de especies *occidentalis* del género *Mesomexovis* González-Santillán y Prendini, 2013 (Scorpiones: Vaejovidae) basado en evidencia morfológica

Resumen

Debido a su distribución desde Jalisco hasta Oaxaca se ha sugerido que las especies *M. occidentalis* y *M. oaxaca* pueden en realidad representar un complejo de especies (Sissom, 1989; González-Santillán, 2013; González-Santillán & Prendini, 2013; 2015). Se presenta el primer análisis filogenético realizado sobre este grupo utilizando caracteres morfológicos. Se codificaron 83 caracteres cualitativos y 74 cuantitativos que se analizaron de forma independiente y conjunta. Los análisis filogenéticos fueron realizados en TNT (Goloboff *et al.*, 2003) bajo el criterio de parsimonia usando pesos iguales e implicados. Se exploró además el impacto de la discretización y estandarización de los datos cuantitativos. Los resultados obtenidos indican que el complejo *occidentalis* está compuesto por al menos siete linajes discernibles morfológicamente. Sin embargo, hacen falta más estudios que permitan delimitar la distribución de éstos, así como análisis moleculares que den mayor soporte a los resultados obtenidos en el presente trabajo.

1. Introducción

Entender las relaciones históricas entre los organismos a través de un marco filogenético es el principal objetivo de la sistemática. Gran parte del conocimiento que se tiene sobre “El Árbol de la Vida” a todos los niveles jerárquicos se basa en estudios filogenéticos (Wiens, 2000a; Giribet, 2015). Ya sea moleculares o morfológicos, el objetivo principal de estos estudios es descubrir la relación ancestro-descendiente entre un grupo particular de organismos, mediante la identificación de sinapomorfias, que se definen como caracteres heredados a un grupo de organismos por su ancestro común inmediato (Hennig 1965). Estos caracteres inicialmente se proponen como hipótesis de homología, entendida como la relación histórica entre estructuras de diferentes organismos que fueron herencia de un ancestro común (de Luna & Mishler, 1996; Hennig 1965), es decir, la misma estructura en diferentes linajes sin importar su forma y función (Owen, 1848). que serán sometidas a prueba con la congruencia de otros caracteres mediante un análisis filogenético (de Pinna 1991).

Desde este punto de vista, el enfoque de la biología comparada cobra especial importancia ya que es una disciplina integrativa y proporciona datos para diferentes campos de investigación como la ecología, la biología evolutiva y la fisiología (Vogt *et al.*, 2010), además se apoya en un conjunto de métodos que permiten la obtención de datos anatómicos y estructurales de los organismos (Ziegler, 2012; Giribet, 2015).

Tradicionalmente la morfología ha jugado un papel fundamental en la inferencia filogenética de diversos grupos de arácnidos (Giribet, 2010; 2015). Existiendo múltiples trabajos como evidencia, por ejemplo, los realizados por Shultz (1990; 1998; 2007) quien con base en 202 caracteres morfológicos propuso una hipótesis filogenética de la Clase Arachnida y en trabajos posteriores una filogenia del Orden opiliones con base en 26 caracteres anatómicos. Para el Orden Araneae Griswold *et al.* (1999) propusieron la filogenia del clado Enteleginae usando 137 caracteres morfológicos. Y para el caso del Orden Scorpiones, Soleglad & Sissom (2001) analizaron una matriz de 89 caracteres anatómicos para la familia Euscorpiidae. En la actualidad y aun con el reciente desarrollo de técnicas moleculares sofisticadas, la morfología sigue siendo la base de estudios sistemáticos (por ejemplo, Giribet *et al.*, 2010; Lopardo *et al.*, 2011; Rota-Stabelli *et al.*, 2011; Legg *et al.*, 2013) y la razón es simple, no existe otra forma de comprender cómo es que los organismos se comportan y evolucionan junto con su ámbito ecológico, sin entender primero la forma y la función de las partes que los componen (Richter & Wirkner, 2014; Giribet, 2015).

El estudio morfológico representa una fuente de información única pues en muchos casos conduce al descubrimiento de especies nuevas, sirve para poner a prueba hipótesis moleculares y en conjunto con la información molecular permite proponer hipótesis de homología de estructuras corporales complejas (Giribet, 2015). Una de las principales ventajas de usar la morfología es que permite la inclusión de fósiles (Hillis & Wiens, 2000; Giribet, 2015) como parte de un análisis filogenético de evidencia total (Wiens, 2004; Pyron, 2011), lo que permite el reconocimiento correcto de caracteres plesiomórficos, simplesiomórficos y la posición correcta de los fósiles dentro de un árbol filogenético (Wiens, 2004).

El objetivo de la sistemática filogenética es el descubrimiento de grupos monofiléticos (con base en sinapomorfias), en relación, la taxonomía refleja esta historia evolutiva a través de clasificaciones, desde este punto de vista los estudios morfológicos cumplen un papel fundamental en la inferencia filogenética y la taxonomía, ya que la mayoría de las especies son descritas, identificadas y delimitadas con base en este tipo de caracteres; e incluso en los estudios sistemáticos moleculares se emplea la morfología para discernir entre especies o

unidades operacionales para sus análisis (Hillis & Wiens, 2000). El reciente desarrollo de nuevas tecnologías, así como el interés de algunos investigadores han dado lugar a una acelerada adquisición de datos anatómicos (Ziegler *et al.*, 2008; Ziegler & Menze, 2013; Giribet, 2015), sin embargo, aún hace falta un enfoque integrativo que permita un mayor aprovechamiento de este tipo de datos.

Aunque se propone que las filogenias moleculares son proveen mayor información que las filogenias morfológicas, principalmente por la gran cantidad de caracteres que se pueden adquirir con los marcadores moleculares (Hillis, 1987; Hillis & Wiens, 2000), se ha demostrado en algunos estudios (con alacranes en particular), que proporcionalmente las matrices morfológicas pueden tener un número comparable de caracteres informativos (Santibáñez-López *et al.*, 2014; González-Santillán & Prendini 2015; Ojanguren *et al.*, 2015). Por otro lado, la definición de homología con base en datos moleculares puede resultar ambigua (Hillis, 1994) ya que se sustenta en un alineamiento que puede variar de acuerdo con los algoritmos, por ejemplo, alineamientos progresivos, alineamientos globales, parámetros usados, penalización por apertura de gap, tipo de matrices de sustitución, etc. En contraste, las homologías primarias morfológicas pueden refinarse porque se basan en información empírica y no en programas computacionales. Además, los caracteres morfológicos son el resultado de la expresión de varios genes de forma simultánea (Hillis & Wiens, 2000).

1.1 Pesado de Caracteres en los Análisis Filogenéticos

El pesaje de caracteres ha sido un tema controversial dentro de la cladística, existen varios argumentos que han sido propuestos para su implementación: esquemas basados en pesados *a priori* y enfoques analíticos de pesado *a posteriori*. Ejemplos del primer caso son la compatibilidad de los caracteres (Penny & Hendy, 1985; Sharkey, 1989) y métodos que requieren de conocimiento previo sobre los caracteres como son la tasa de cambio del carácter entre otros. Sin embargo, su principal inconveniente es que incorporan ideas preconcebidas sobre la evolución de los grupos en sus codificaciones. Además, en el primer caso se sabe que la compatibilidad no siempre representa homología y en muchos casos caracteres con muy pocas incompatibilidades resultan mayormente homoplásicos; mientras que el segundo caso no es realmente aplicable en la práctica (Goloboff, 1993). Dentro del pesado de caracteres analítico *a posteriori* tenemos: el pesaje de caracteres en contra de la homoplasia, que ha sido el más aceptado debido a que es el único que puede ser justificado sin necesidad de realizar conjeturas *a priori* como sucede con los métodos antes mencionados. (Farris, 1969; Goloboff, 1993).

Farris (1969) propuso el uso de pesos sucesivos, un método iterativo en el cual se obtiene un cladograma con pesos iguales, del cual se calculan los índices de consistencia, de retención y de consistencia reescalado de los caracteres. En el paso siguiente a cada carácter se le confiere un peso dependiendo del grado de homoplasia que presentó. Este paso se repite iterativamente utilizando un nuevo conjunto de pesos hasta obtener resultados estables (Goloboff, 1993; Hormiga & Giribet, 2004).

Con base en las ideas de Farris (1969), Goloboff (1993) propuso un segundo método de pesaje de caracteres el cual denominó pesos implicados. En contraste con el método de pesos sucesivos, el de pesos implicados no es un método iterativo, dado que el proceso no se repite hasta lograr estabilidad puesto que se lleva a cabo a la par de la búsqueda. El método de pesos implicados mide el ajuste de cada carácter a una topología, donde el peso está en función del ajuste, es decir, caracteres que presenten un mayor ajuste tendrán mayor peso en el análisis y por lo tanto tendrán un menor grado de homoplasia. El ajuste total del árbol se calcula sumando el ajuste de cada uno de los caracteres (Goloboff, 1993; 1995). En contraste con las ideas tradicionales de parsimonia, este método realiza la búsqueda de las topologías con valores de ajuste óptimos, por lo cual el árbol más parsimonioso será aquel que presente mayor ajuste y no necesariamente el árbol más corto (Hormiga & Giribet, 2004).

Metodológicamente, Goloboff (1993) considera a la homoplasia como una función cóncava en la cual el ajuste de un carácter se expresa como $f_i = k / (s_i + k)$, donde, f_i es el ajuste, k una constante de concavidad y s_i el número de pasos extra para el carácter. En esta función la constante k determina la severidad del peso, por lo que diferentes valores de k pueden producir diferentes topologías óptimas (Goloboff 1993).

Aunque existen posturas contrarias a la propuesta del pesado diferencial de caracteres (por ejemplo, Turner & Zandee, 1995; Kluge, 1997; 2005) que defienden las ideas tradicionales de parsimonia, el método de pesos implicados ha sido ampliamente implementado (Brother, 1999; Goloboff *et al.*, 2008; Paśnik & Weiner, 2017; Goloboff *et al.*, 2017). Goloboff (1997) y Goloboff *et al.* (2008) demostraron que por lo menos para bases de datos morfológicas la implementación de este método optimiza los estadísticos relacionados a la calidad de los resultados como son las diferentes medidas de soporte (Goloboff, 2013).

1.2 Codificado de Caracteres Continuos

En general los sistemas de caracteres que son empleados en los estudios filogenéticos pueden ser divididos en discretos y continuos. Comúnmente los caracteres discretos son mayormente empleados debido a que tanto su codificación como su polarización es más sencilla. En contraste los caracteres continuos han sido objeto de crítica por diversos autores (Disotell, 1994; Crowe, 1994; Crisp & Weston, 1987; Cranston & Humphries, 1988) debido a la dificultad en su selección, definición y delimitación. Sin embargo, ya que cumplen el criterio necesario para su uso en análisis filogenéticos no existen medios justificables para descartarlos de la sistemática filogenética (Rae, 1998). Aun así, su codificación sigue siendo uno de los principales temas de discusión entre diferentes autores (Thiele, 1993; Farris 1990, Rae 1998, Goloboff, 2006).

Una de las principales propuestas para el empleo de los caracteres continuos en los análisis filogenéticos ha sido la discretización, esto es, su transformación a caracteres con una delimitación tajante, para evitar el traslape de valores. Diversos métodos han sido propuestos (Mickevich & Johnson, 1976; Archie, 1985; Goldman, 1988; Thiele, 1993), en los cuales los caracteres continuos son divididos en intervalos y posteriormente codificados como discretos. Farris (1990) criticó esta práctica mencionando que: *“taxones con valores significativamente diferentes pueden asignarse al mismo estado, y/o taxones con diferencias no significativas pueden asignarse a diferentes estados”*.

Goloboff *et. al.* (2006), propusieron el análisis de los caracteres continuos como tal, sin implementar ningún método de codificación. Los autores proponen el uso del programa de parsimonia TNT (Goloboff *et al.*, 2003), en el cual se implementan algoritmos desarrollados para este tipo de análisis. Cuando el rango de los caracteres continuos es muy extenso entre ellos, por ejemplo 0-1 vs 0-100, su uso como tal puede provocar que la señal filogenética del segundo domine la estructura de la topología resultante. Para eliminar este efecto, Goloboff y colaboradores, sugieren utilizar los valores mínimo y máximo multiplicado cada uno por uno o dos errores estándar, lo que permite estandarizar los valores a una escala de entre cero y uno (Goloboff *et al.*, 2006). Este método permite reducir el rango de los caracteres continuos al escalarlos mediante métodos estadísticos, por lo cual la integridad del carácter informativo no se ve afectado (González-Santillán & Prendini, 2015).

1.3 El Orden Escorpiones

El Orden Escorpiones es un grupo de arácnidos bien caracterizado y morfológicamente muy conservado (Lourenço & Sissom, 2000; Santibáñez-López *et al.*, 2016). Comprende en la actualidad, aproximadamente 2385 especies (Rein-Oven, 2017) distribuidas en 208 géneros y 20 familias (Santibáñez-López *et al.*, 2016). A pesar de ser el quinto Orden más diverso de arácnidos (Janion-Scheepers *et al.* 2015) no se conoce bien su diversidad y sus relaciones filogenéticas aún son inciertas en todos los niveles taxonómicos.

Los escorpiones son considerados uno de los grupos de artrópodos terrestres más antiguos (Lourenço & Sissom, 2000), presentan una amplia distribución geográfica y se encuentran en casi todos los continentes excepto el Antártico. Se distribuyen en todos los hábitats no boreales y en algunas islas, pero su mayor diversidad se encuentra en las áreas subtropicales y desérticas (Polis, 1990b), por ejemplo, *Orobothriurus huascaran* Ochoa *et al.*, 2011 habita en los Andes a 4910 m de altura (Ochoa *et al.*, 2011). Otras especies son troglobias, como *Alacran tartarus* Francke, 1982 que se encuentra en cavernas a 812 m bajo la superficie (Francke, 1982).

Aunque la escorpiofauna de América del Norte es una de las más estudiadas a nivel mundial, especialmente en la península de Baja California (Williams, 1980), el conocimiento de la diversidad de este grupo en otras áreas de México aún es pobre (Lourenço & Sissom, 2000). Las relaciones filogenéticas de la fauna ya conocida todavía son inciertas en muchos casos y la existencia de especies crípticas da lugar a complejos de especies, lo que dificulta aún más el estudio de su diversidad y taxonomía.

1.3.1 Morfología y Anatomía Interna de los Escorpiones

En los escorpiones como en el resto los arácnidos (excepto por los ácaros y opiliones) el cuerpo se encuentra dividido en prosoma y opistosoma (Figura 1). El prosoma se encuentra cubierto dorsalmente por un caparazón fuertemente esclerosado, este presenta diferentes texturas y patrones de granulación que resultan de importancia taxonómica para algunos grupos (González-Santillán, 2001). La parte media del caparazón puede o no presentar un par de ocelos medios y en el borde latero-frontal de cero a cinco pares. El prosoma está formado por seis segmentos fusionados que dan origen a los quelíceros, pedipalpos, y los cuatro pares de patas (Figura 1) más el acron, un séptimo segmento que desaparece durante el desarrollo embrionario (Hjelle, 1990).

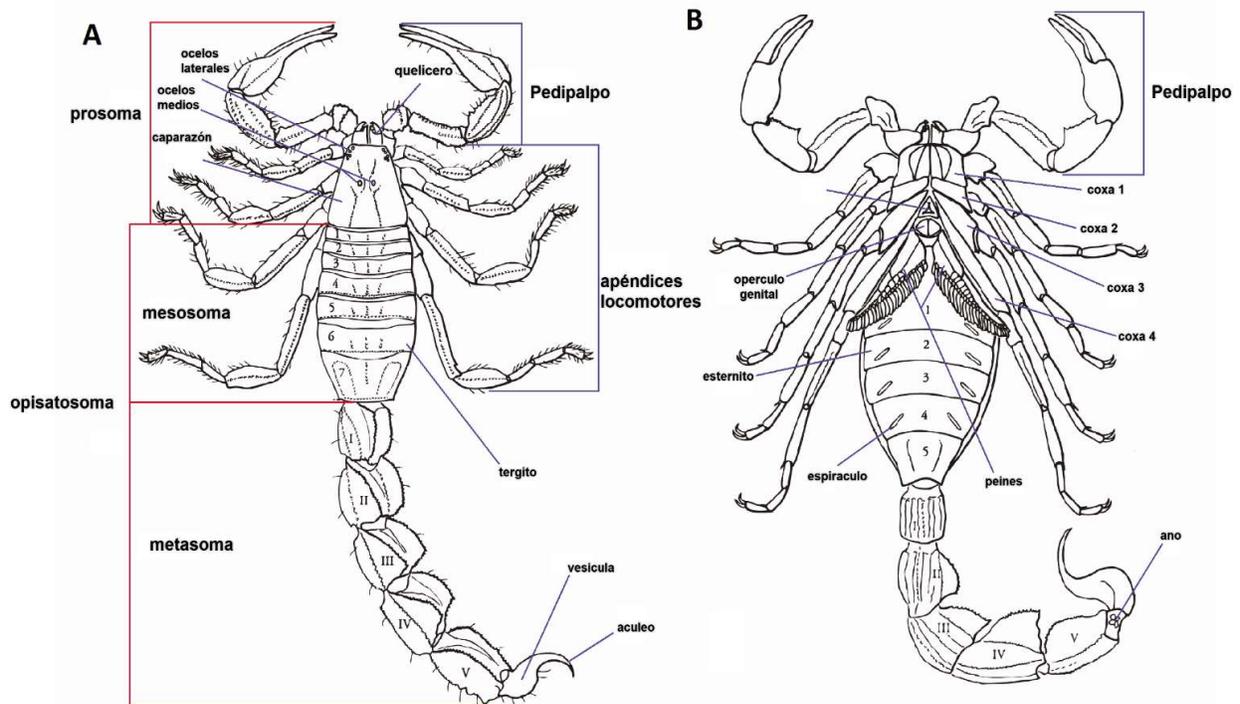


Figura 1. *Androctonus australis* (Linnaeus, 1758) mostrando la metamerización primaria y apéndices presentes en los escorpiones. Vista dorsal (A) y vista ventral (B) [Modificado de Stockmann & Ythier., 2010].

Los quelíceros son el primer par de apéndices del prosoma y están compuestos por tres segmentos (coxa, tibia y tarso) organizados como una pinza (Figura 2-C y 2-D). Los dedos fijo y móvil de los quelíceros cuentan con dentículos y gránulos usados para triturar tejidos duros (Hjelle, 1990). La presencia, tamaño y forma de estos dentículos son de considerable importancia taxonómica a nivel de familia (Vachon, 1963).

Los pedipalpos (Figura 2-A) son el segundo y más notable par de apéndices en los escorpiones, constan de seis artejos (coxa, trocánter, fémur, patela, tibia y tarso); al igual que en los quelíceros, la tibia y el tarso están dispuestos a modo de pinza (Figura 2-B). Los dedos, fijo (tibia) y móvil (tarso), están dotados en su margen interno por series de gránulos dispuestos en diferentes patrones que varían entre los grupos. Los pedipalpos también presentan un tipo de sedas sensoriales llamadas tricobotrias, cuyo número y disposición es de relevancia taxonómica (Vachon, 1963; Hjelle, 1990); de igual manera la forma, dimensiones y textura de la pinza y los artejos varían entre familias, géneros y especies. Las carinas o quillas de la pinza del pedipalpo son de gran importancia taxonómica pues la presencia, posición, textura y nivel de desarrollo permite discernir entre especies, géneros y familias. González-Santillán & Prendini (2013)

establecieron la nomenclatura de las quillas presentes en los pedipalpos para la subfamilia Syntropinae (Figuras 5 – 7) con base en estudios basados en la morfología de todo el Orden.

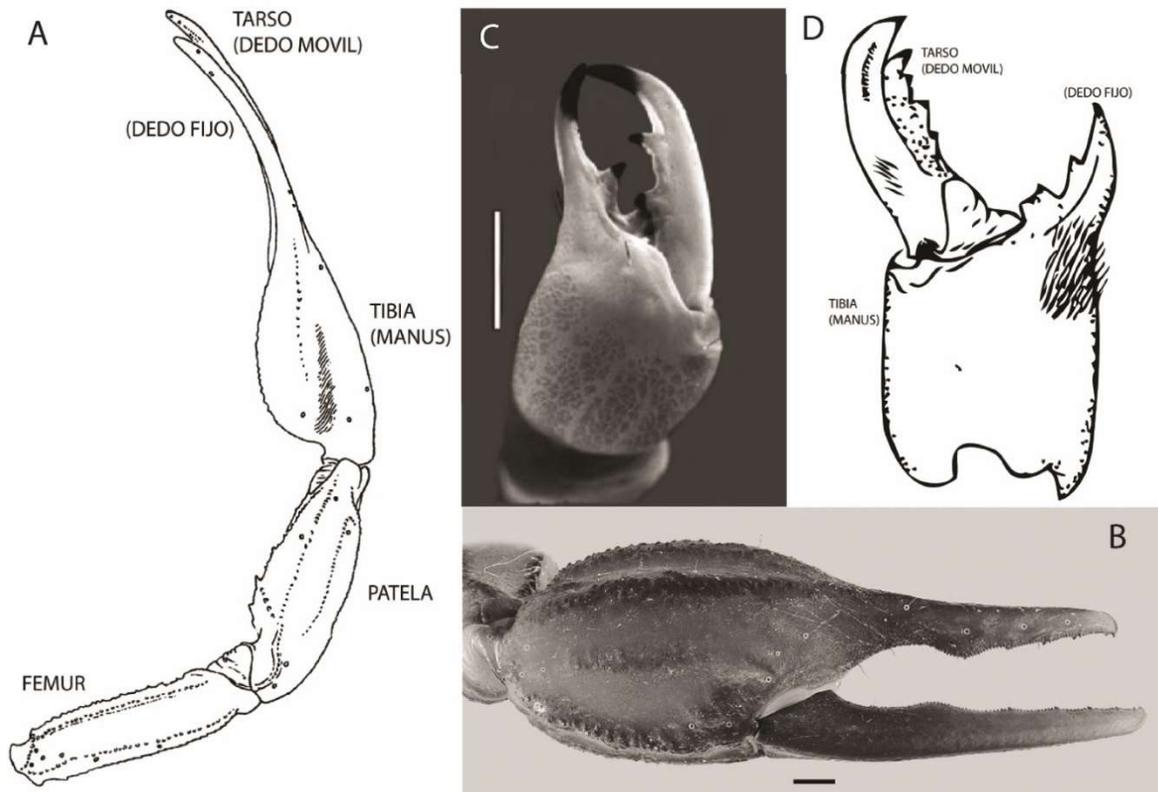


Figura 2. Vista dorsal del pedipalpo de *Tityus mongei* Lourenço, 1996 mostrando los principales artejos que lo conforman (A). Vista retrolateral de la pinza de *Thorellius intrepidus* (Thorell, 1876), se observa la disposición de la tibia (manus + dedo fijo) y el tarso (dedo móvil) (B). Vista dorsal del quelícero de *Brachistosternus pantheri* Mello-Leitão, 1931 (C) y vista ventral del quelícero de *Vaejovis* sp. (D) mostrando los principales artejos de un quelícero típico. [A. Modificado de Lourenço, 1996; B. Tomado de González-Santillán & Prendini, 2013; C. Tomado de Carrera *et al.*, 2009; D. Modificado de Stockwell, 1992]

Las patas o apéndices locomotores, al igual que los pedipalpos, están conformadas por seis artejos: coxa, trocánter, fémur, patela, tibia y tarso (subdividido en basitarso y telotarso), al final del cual se presenta un par de uñas tarsales. Su función principal es la locomoción (Hjelle, 1990) y pueden presentar adaptaciones para distintos substratos, por ejemplo, escorpiones psamófilos como *Paravaejovis pumilis* (Williams, 1980) presentan alargamiento en las sedas de las patas, conocido como peines de sedas, que le permiten desplazarse fácilmente en la arena. En escorpiones pelófilos las patas son cortas y robustas al igual que las uñas tarsales (Polis, 1990c) y las sedas son espiniformes, las cuales usan como herramienta para cavar en suelos relativamente compactos.

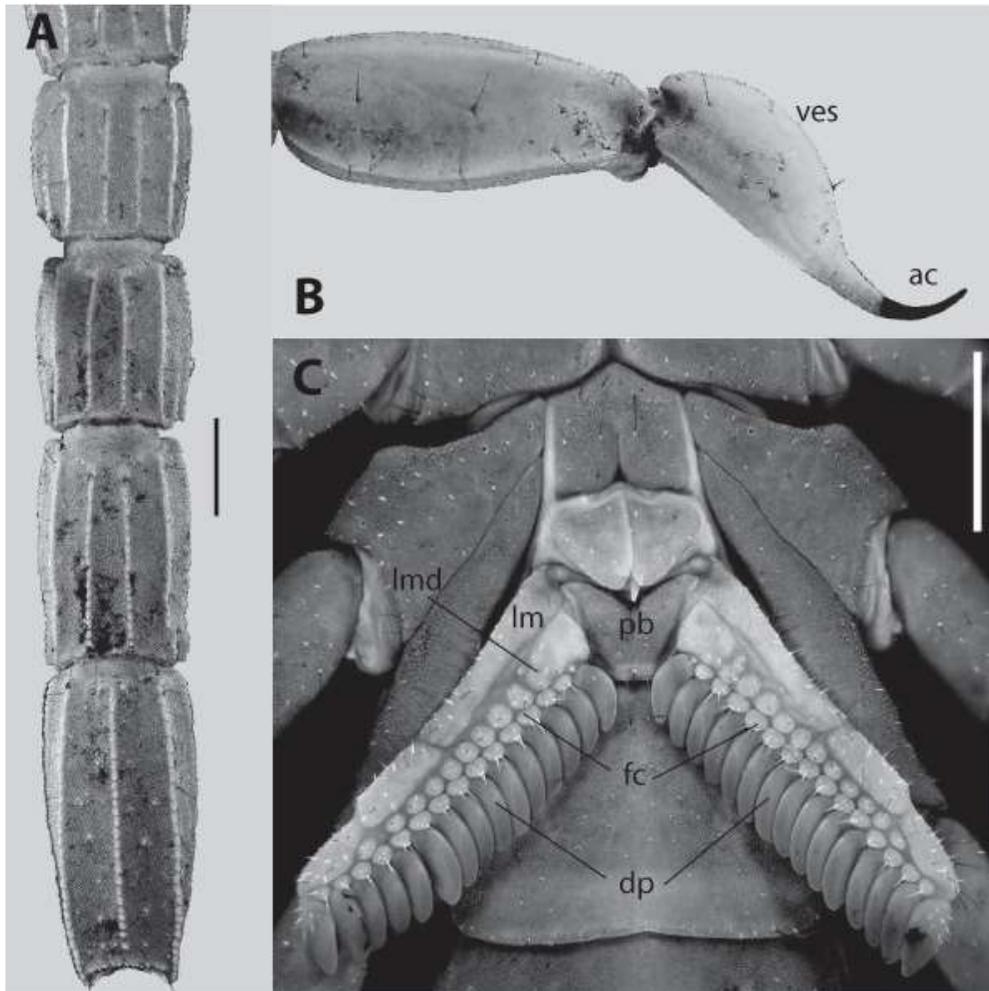


Figura 3. Segmentos 1-4 del metasoma de *Kuarapu purhepecha* Francke & Ponce-Saavedra, 2010 (A). Vista lateral del quinto segmento y telson de *Balsateres cisnerosi* (Ponce-Saavedra & Sissom, 2004) (B). Vista ventral de *Konetontli acapulco* (Armas & Martín-Frías, 2001) mostrando los peines y sus componentes (C). Abreviaciones: ac, acúleo; ves, vesícula; pb, pieza basal; lm, lamela marginal; lmd, lamela media; fc, fulcra; dp, dientes pectinales. [A-B Modificado de González Santillán & Prendini, 2013; C Modificado de González-Santillán & Prendini 2015b].

El opistosoma o abdomen se encuentra dividido en dos subtagmas, el mesosoma que se encuentra fusionado con el prosoma y el metasoma que se prolonga en forma de cola (Polis, 1990a). El mesosoma está formado por siete segmentos dorsalmente cubiertos por gruesas placas esclerosadas llamadas terguitos. Ventralmente, el primer segmento da origen a las dos piezas del opérculo genital que cubren el gonoporo; del segundo segmento deriva un par de apéndices modificados que se consideran una sinapomorfía para el Orden, llamados peines (Figura 3-C). Los peines se encuentran formados por la pieza basal, la lamela marginal, la lamela media, la fulcra y los dientes pectinales en los cuales se ubican microestructuras sensoriales conocidas como “peg sensilas” (clavijas sensoriales) con funciones mecano y quimiorreceptoras (Hjelle, 1990). Del tercer al sexto segmento, se ubican los estigmas que se internalizan a través

de los espiráculos y llegan a los libros pulmonares, las estructuras respiratorias en los escorpiones. El séptimo segmento no posee apéndices y funge como pieza de anclaje del metasoma (Figura 1).

El metasoma está integrado por cinco segmentos cilíndricos, esclerosados y sin terguitos o esternitos evidentes (Figuras 1 y 3-A) (Hjelle, 1990); sin embargo, poseen en muchos casos, carinas y sedas de importancia taxonómica (Yahia & Sissom 1996). Haradon (1983; 1984a; 1984b; 1985) en su revisión del género *Paruroctonus* Werner, 1934 encontró que el número y posición de las macrosedas en el pedipalpo y el metasoma resultan taxonómicamente informativos. González-Santillán (2013) y González-Santillán & Prendini (2013; 2015) fueron los primeros en utilizar este tipo de caracteres con un enfoque filogenético en el análisis cladístico de la subfamilia Syntropinae, como resultado obtuvieron que para ocho de los 11 géneros que integran esta subfamilia el conteo de macrosedas fue altamente informativo.

De forma general los segmentos del metasoma aumentan progresivamente en longitud en dirección distal, siendo el quinto segmento siempre más largo que el resto (Figura 3-A) y en el cual se encuentra el ano (Hjelle, 1990). Al final se encuentra el telson que deriva del quinto segmento y no es considerado un segmento como tal por su posición postanal. El telson consta de dos partes: la vesícula y el acúleo o aguijón (Figura 3-B). La vesícula contiene las glándulas de veneno, que son sacos pareados formados por una capa simple de epitelio secretor rodeado por tejidos conjuntivo y muscular en medio de la cual abre un lumen (Hjelle, 1990). El acúleo es una estructura esclerosada que internamente posee canales que conectan a las vesículas con el exterior y permiten el tránsito del veneno al momento de la picadura.

El sistema nervioso de los escorpiones se encuentra integrado por un ganglio supraesofágico, un ganglio subesofágico, tres ganglios mesosomales y cuatro ganglios metasomales. El cerebro o ganglio supraesofágico inerva hacia los ocelos medios, ocelos laterales, quelíceros, esófago y parte frontal y posterior del caparazón. El ganglio subesofágico se extiende hacia los pedipalpos, los cuatro apéndices locomotores y da origen a cuatro cordones nerviosos que se dirigen a la región genital, peines y los dos primeros pares de libros pulmonares (Hjelle, 1990; Horn, & Achaval, 2002). Los primeros dos ganglios mesosomales inervan el tercer y cuarto par de libros pulmonares respectivamente para luego extenderse hacia la parte visceral. El tercer ganglio que posee un mayor número de células que el resto, despliega un par de cordones nerviosos en el séptimo segmento que se hipotetiza actúan durante el reflejo del alacrán al momento de picar con su acúleo (Hjelle, 1990; Yellamma *et al.*, 1982). Los cuatro ganglios metasomales se ubican hacia la parte distal de los segmentos uno a cuatro; el cuarto ganglio corresponde a la fusión de

los ganglios pertenecientes a los segmentos cuarto y quinto. éste posee un par de cordones nerviosos en la parte posterior que inervan el quinto segmento y el telson. Los cordones que inervan el telson controlan su movimiento y se conectan con los nervios de los pedipalpos y las patas para coordinar los movimientos durante un ataque o defensa (Figura 4) (Babu, 1985; Hjelle, 1990).

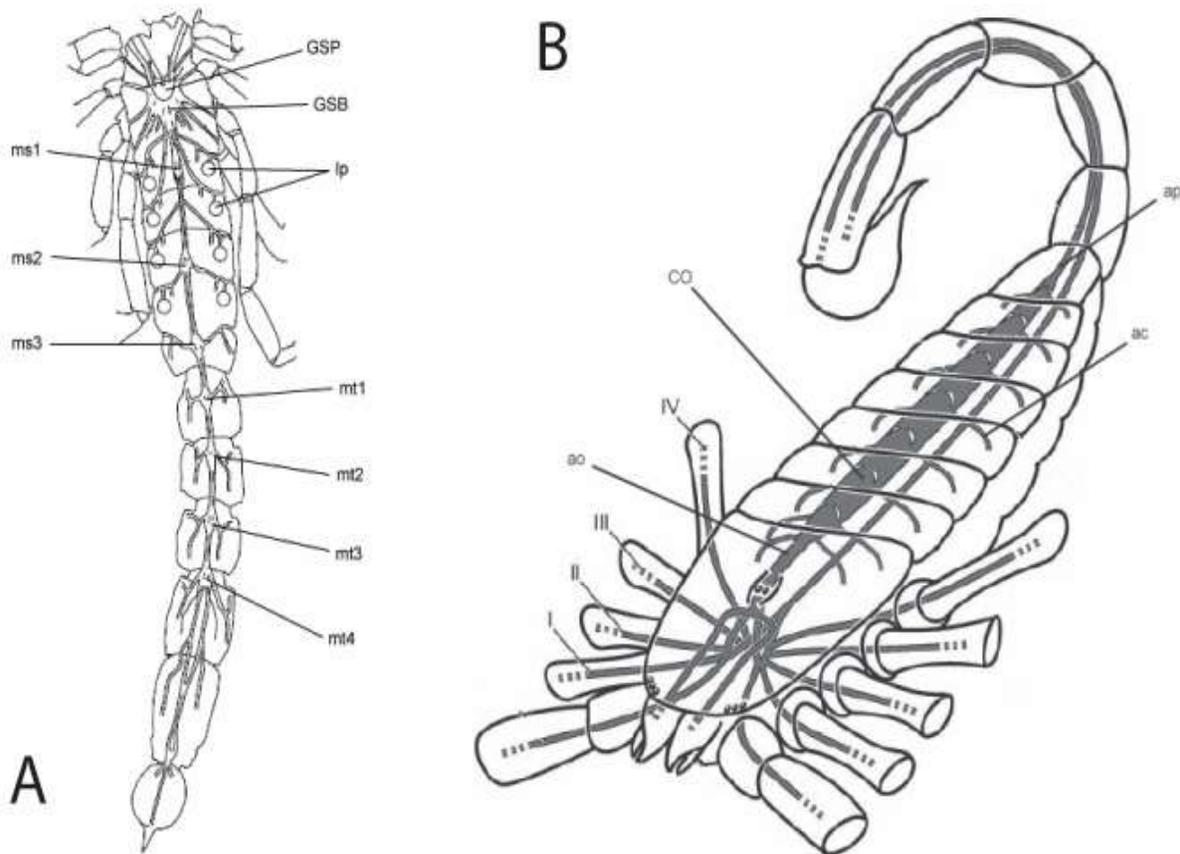


Figura 4. Representación esquemática de (A) *Bothriurus bonariensis* (Koch, 1842) ilustrando la posición de los principales ganglios en el sistema nervioso de los escorpiones. (B) Representación del sistema circulatorio en escorpiones. Abreviaciones: GSP, ganglio supraesofágico; GSB, ganglio subesofágico; ms, ganglio mesosomal; mt, ganglio metasomal; CO, corazón; ao, aorta; ac, arteria cardíaca; ap, aorta posterior. [A. Modificado de Horn & Achaval, 2002; B. Modificado de Wirkner *et al.*, 2007].

El sistema respiratorio consta de cuatro pares de libros pulmonares ubicados en los segmentos tercero a sexto del mesosoma y que abren al exterior a través de aperturas en los esternitos llamadas espiráculos, la forma de los espiráculos es de importancia taxonómica. Los libros pulmonares se encuentran formados por dos cámaras: atrial y pulmonar. La cámara atrial se encuentra conectada al espiráculo; la cámara pulmonar a su vez posee una serie de lamelas que son extensiones tubulares del epitelio posterior de la cámara. El espacio entre cada lamela se

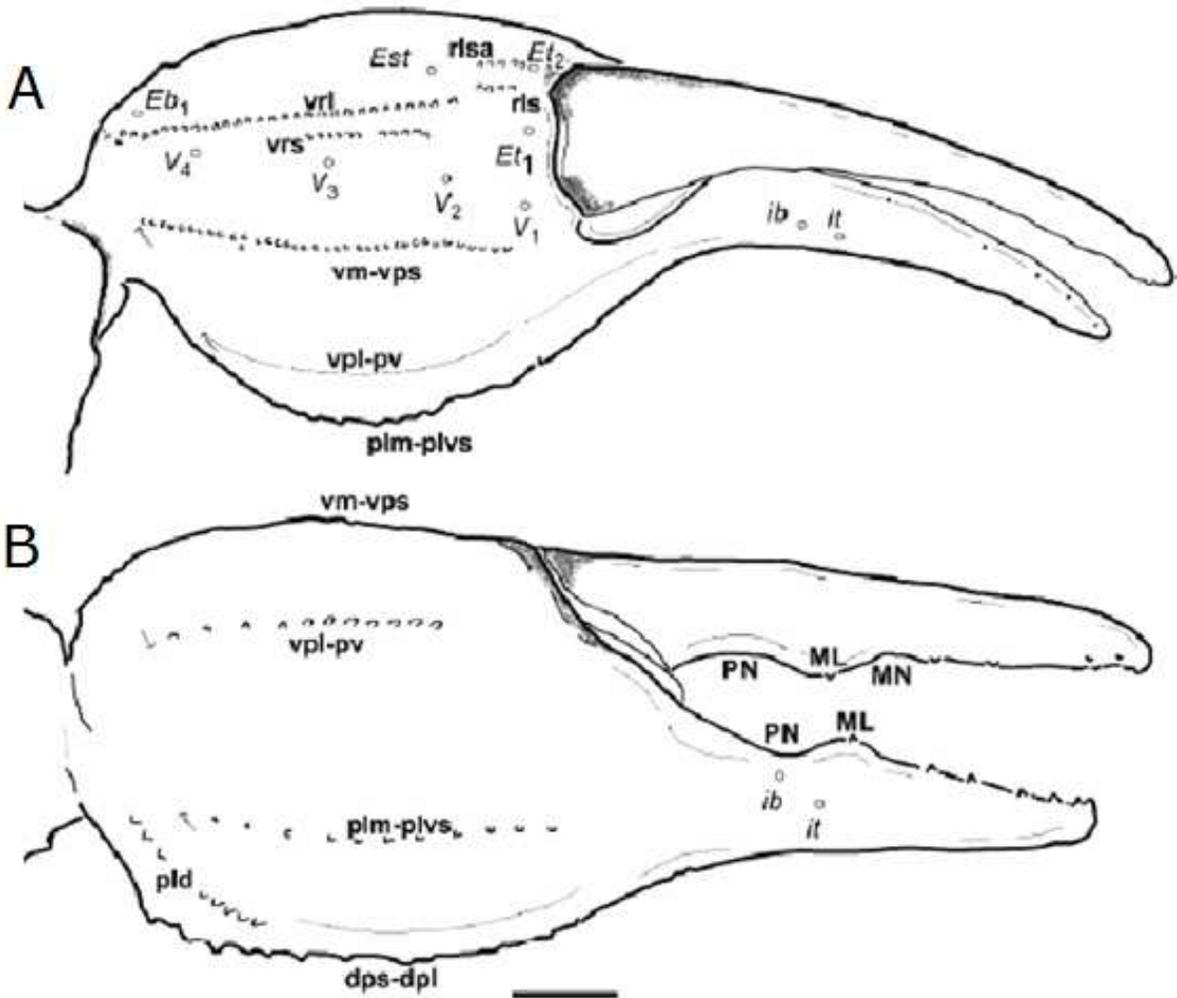


Figura 6. Vista ventral (A) y prolateral (B) de la pinza de *Kochius punctipalpi* (Wood, 1863) mostrando las quillas presentes en la subfamilia Syntropinae. Abreviaciones: dpl, dorsal prolateral; dps, dorsal prosubmedia; pld, prolateral dorsal; plm, prolateral media; pv, prolateral ventral; plvs, prolateral ventrosubmedia; rls, retrolateral subventral; rlsa, retrolateral subventral accesoria; vm, ventral media; vpl, ventral prolateral; vps, ventral prosubmedia; vrl, ventral retrolateral; vrs, ventral retrosubmedia. [Tomada de González-Santillán & Prendini, 2013].

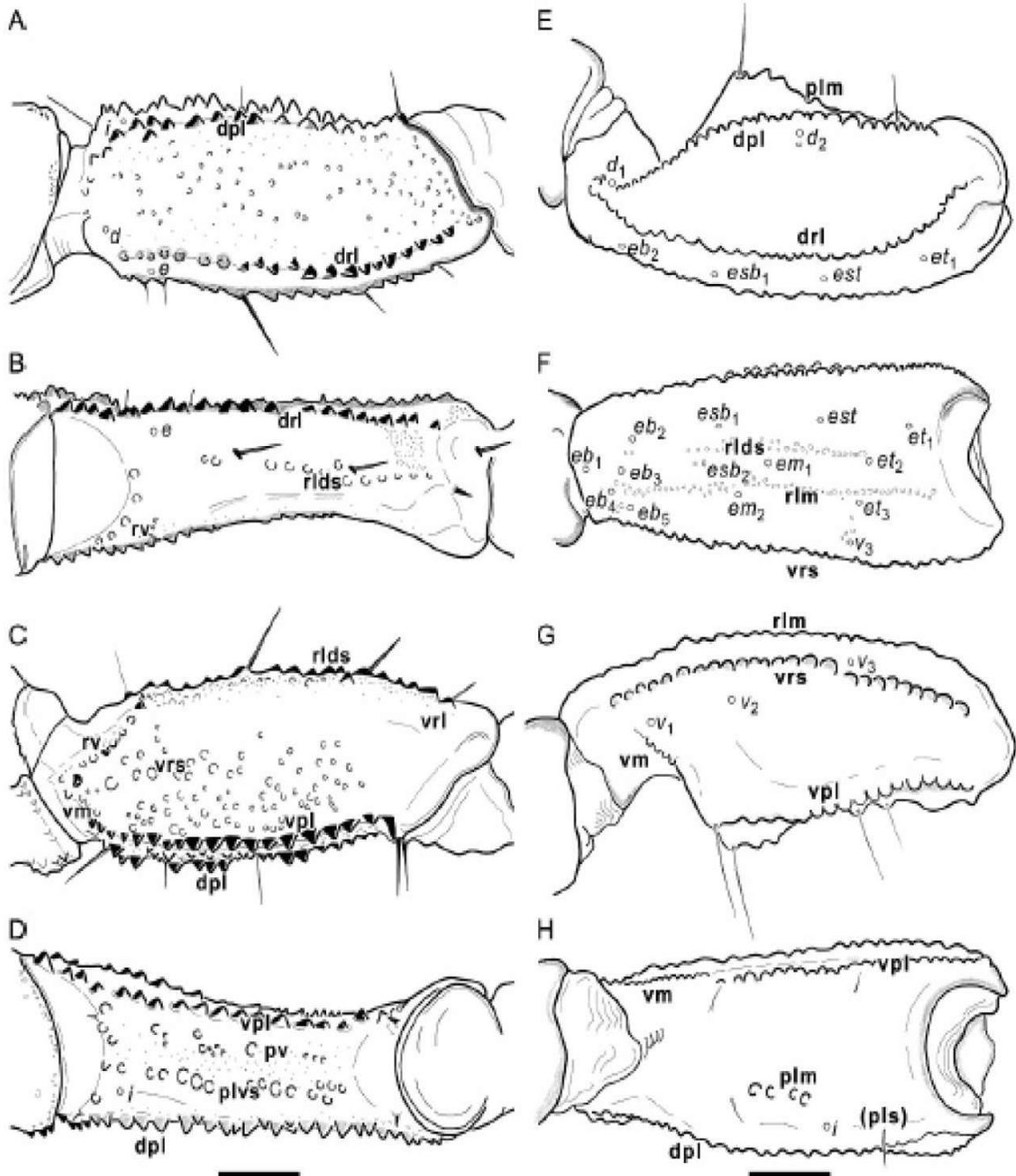


Figura 7. Fémur (A–D) y patela (E–H) del pedipalpo de *Kochius punctipalpi* (Wood, 1863), vistas dorsal (A, E), retrolateral (B, F), ventral (C, G) prolateral (D, H) mostrando las carinas y tricobotrias de los artejos. Abreviaciones: dpl, dorsal prolateral; drl, dorsal retrolateral; plm, prolateral media; pls, prolateral subdorsal; pv, prolateral ventral; plvs, prolateral ventrosubmedia; rlds, retrolateral dorsosubmedia; rv, retrolateral ventral; vm, ventral media; vpl, ventral prolateral; vrl, ventral retrolateral; vrs, ventral retrosubmedia. [Tomada de González-Santillán & Prendini, 2013].

El sistema circulatorio en los escorpiones, como en otros arácnidos, se considera “parcialmente cerrado” (Wirkner *et al.*, 2007). Está constituido por un complejo sistema de arterias que se extienden por todo el cuerpo y que conducen la hemocianina. Esta molécula es similar a la hemoglobina de los vertebrados ya que transporta oxígeno. La hemocianina es irrigada en los tejidos por venas que la colectan en la parte dorsal del mesosoma y la conducen hacia los libros pulmonares y el corazón ubicado dorsalmente (Brownell & Polis, 2001).

El sistema digestivo es un tubo simple conformado por tres partes: estomodeo, mesenterón y proctodeo. El estomodeo se compone de la boca, la faringe y el esófago. La boca se encuentra en la cavidad preoral formada lateralmente por las coxas de los pedipalpos, dorsalmente por los quelíceros y ventralmente por la primera y segunda coxapófisis. La boca conduce hacia la faringe, una pequeña cámara asociada a un gran número de músculos en forma de pera cuya función es la succión de alimento. El esófago es un tubo dilatado que se extiende desde la faringe hasta la base de la cuarta coxa (Hjelle, 1990). El mesenterón se encuentra conformado por el estómago, las glándulas estomacales, el intestino y el hepatopáncreas, este último es una glándula digestiva que ocupa casi el total de la cavidad mesosomal llegando hasta el primer segmento del metasoma. El hepatopáncreas posee células digestivas y células que absorben los nutrientes y los liberan en el intestino, lo que le permite actuar como un órgano de almacenamiento para soportar largos periodos de ayuno (Hjelle, 1990). El proctodeo se encuentra formado por el intestino posterior que corre a lo largo del metasoma hasta el ano. El ano está asociado a estructuras quitinosas llamadas papilas anales y que se encuentran en la parte distal del quinto segmento (Hjelle, 1990).

El sistema reproductor femenino se encuentra formado por el ovariútero, formado por un sistema reticular de túbulos ováricos que emergen de un atrio genital y en los cuales se encuentran los folículos ováricos. La red se encuentra formada por túbulos transversales que se unen a túbulos longitudinales formando numerosas celdas cuyo número es característico a nivel familia (Volschenk *et al.* 2008).

La forma del sistema reproductor femenino se encuentra fuertemente ligada al tipo de desarrollo embrionario (Sissom, 1990). En los escorpiones es posible distinguir dos patrones generales del desarrollo de los folículos. El primero se denomina apoicogénico y se distingue por presentar ovocitos de gran tamaño con mucho vitelo, además de que los embriones se desarrollan en el lumen del ovariútero rodeados de una membrana embrionaria. Este tipo de desarrollo se presenta en la mayoría de las familias. El segundo se conoce como catoicogénico y se caracteriza por exhibir ovocitos pequeños con poco vitelo, los embriones no presentan

membrana embrionaria y se desarrollan en divertículos que se originan a partir del ovariútero (Figura 8). Este desarrollo es distintivo de la superfamilia Scorpionoidea (Hjelle, 1990; Sissom, 1990; Warburg, 2010; Sharma *et al.* 2015).

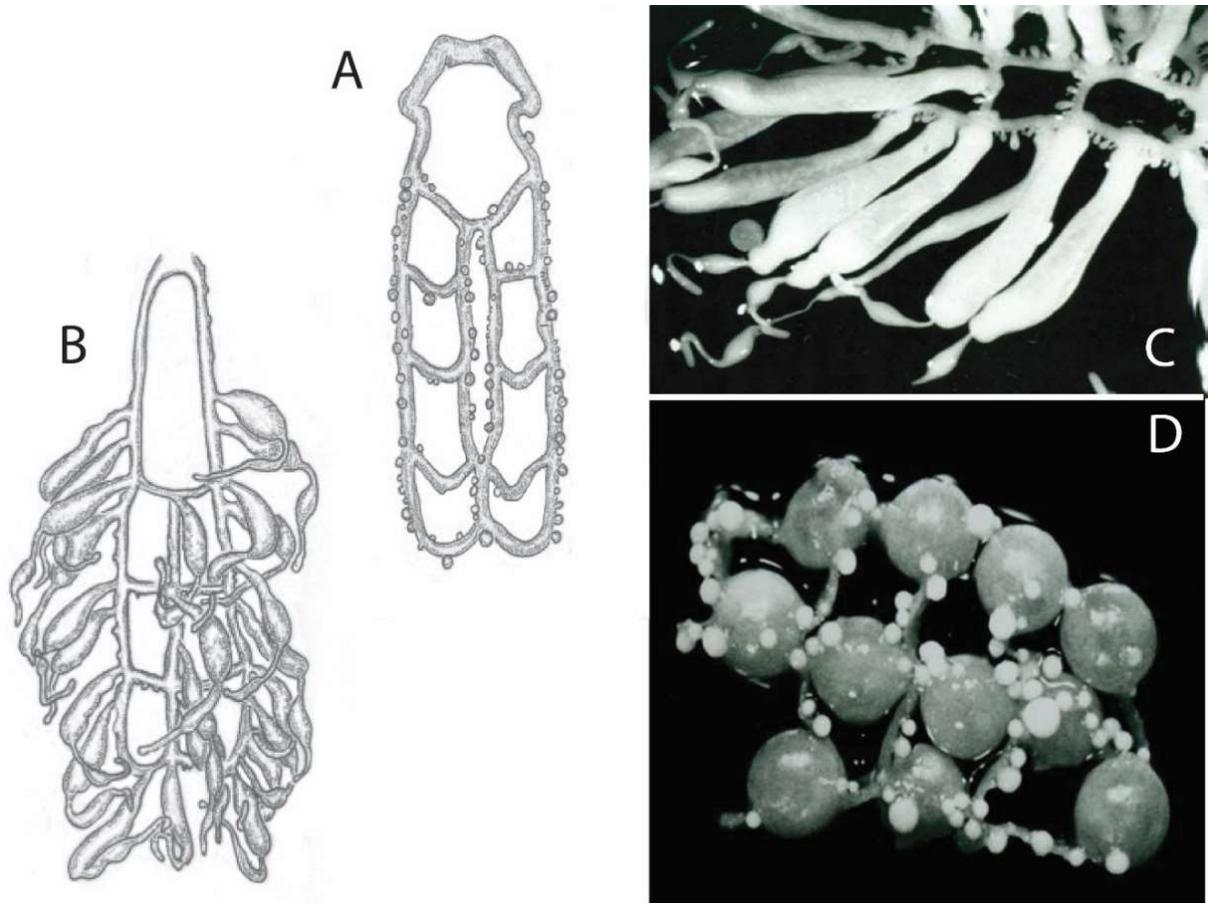


Figura 8. Patrones de desarrollo de los folículos en el Orden Scorpiones: Ovariútero característico del desarrollo apocigénico presente en la mayoría de las familias (A-D). Ovariútero característico del desarrollo catoicogénico (B-C). Sistema reproductor femenino de *Scorpio maurus* Linnaeus, 1758 (A). Sistema reproductor femenino de *Parabuthus planicauda* (Pocock, 1889) (B). Sistema reproductor femenino de *Scorpio* sp. Linnaeus, 1758. (C). Sistema reproductor femenino de *Compsobuthus* sp. Vachon, 1949 (D) [A. Tomado de Polis, 1990; C y D. Tomadas de Warburg, 2010]

El sistema reproductor masculino se compone de un par de testículos formados por cuatro túbulos longitudinales que se unen transversalmente. Hacia la parte anterolateral de cada testículo se forman los vasos deferentes en los cuales se unen un par de glándulas accesorias y las vesículas seminales, detrás de las cuales se ubica un saco eyaculatorio que junto con la vesícula seminal y las glándulas accesorias forman el órgano paraxial asociado a cada testículo. Cada órgano paraxial produce un hemiespermatóforo que al salir por el opérculo genital se unen

formando el espermatóforo (Hjelle, 1990). El espermatóforo (Figura 9) se encuentra formado por el pedicelo, el tronco, la cápsula (que contiene el líquido seminal) y una lamela o flagelo dependiendo de la familia. El espermatóforo representa una fuente de información de suma importancia en la taxonomía de los escorpiones, a nivel supragenérico suelen ser muy informativos, pero a nivel específico son poco o nada informativos (Mattoni *et al.*, 2011; González-Santillán & Prendini, 2013; 2015; González-Santillán & Álvarez-Padilla, 2015).

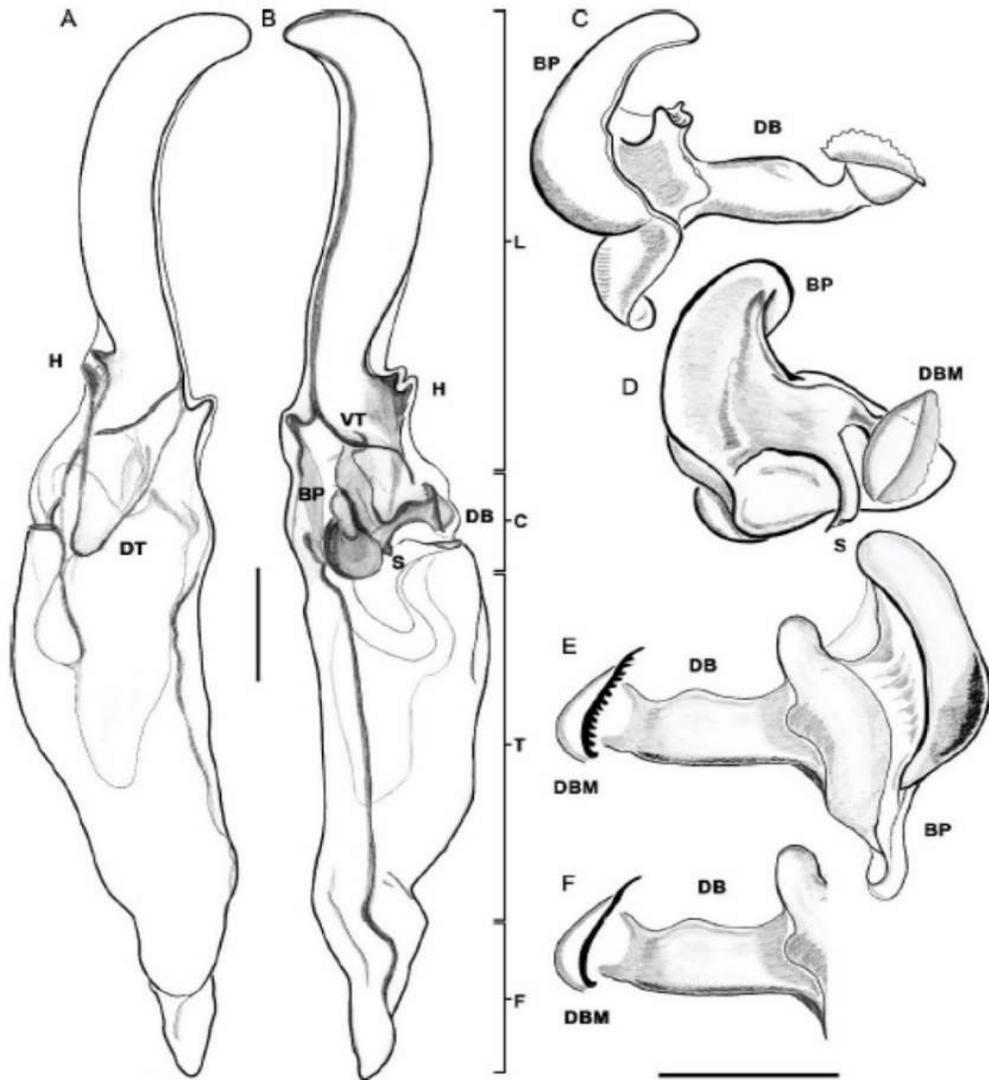


Figura 9. Vista dorsal (A) y ventral (B) del hemiespermatóforo derecho de *Syntropis williamsi* Soleglad *et al.* 2007 mostrando las partes que lo conforman: Tapón genital (C-F): vista ventral (C), vista mesal, (D), vista dorsal (E), detalle de margen de la barba sin espinas de *Stahnkeus deserticola* (Williams, 1970). Letras en las líneas delimitando partes del hemiespermatóforo: L, lamina; C, Cápsula; F, pie; T, tronco; DB, Barba distal; DBM, Margen de la barba distal. [Tomado de González-Santillán & Prendini 2013].

1.3.2 Rasgos Ecológicos de los Escorpiones

Los escorpiones se distribuyen en diversos hábitats y en muchos casos las adaptaciones que presentan a estos limitan su distribución, en otros casos las adaptaciones que presentan son más generalistas permitiéndoles ocupar más de un hábitat.

Polis (1990c) definió los ecomorfotipos como patrones de adaptación morfológica y conductual a los distintos hábitats. El tipo de sustrato en el que los escorpiones viven predispone la especialización de algunas especies ya que su supervivencia depende de factores como la dureza, textura y composición del sustrato (Prendini, 2001a; González-Santillán, 2004b). por lo que las diferentes presiones de selección que presentan los diferentes sustratos derivan en el desarrollo de adaptaciones ecomorfológicas especializadas (Prendini, 2001a). Desde este punto de vista es posible asociar estas adaptaciones ecomorfológicas a un tipo de sustrato y predecir la existencia de ciertos grupos de escorpiones a ciertos hábitats (González-Santillán, 2004b).

Prendini (2001a) definió cinco ecomorfotipos con base en las adaptaciones morfológicas a los sustratos en los que habitan: (1) el ecomorfotipo psamófilo o arenícola (Figura 10-B) despliega un rango de adaptaciones que optimizan la locomoción en arena, son escorpiones generalmente estilizados, con quillas lisas u obsoletas, presentan uñas alargadas y grupos de largas macrosetas en la tibia y el tarso de las patas que les facilitan el desplazamiento y la habilidad de construir galerías en lugares arenosos (Polis, 1990c; Prendini, 2001a). (2) Los escorpiones pelófilos o fosoriales (Figura 10-A) habitan en galerías que construyen en suelos compactados, se caracterizan por exhibir quelíceros generalmente alargados y las pinzas de los pedipalpos robustos, así como patas cortas y robustas con espinas gruesas en el telotarso (Prendini, 2001a; González-Santillán, 2004b). (3) Los escorpiones con ecomorfotipo litófilo (Figura 10-E) habitan en grietas estrechas y espacios entre las rocas, se distinguen por presentar compresión dorsoventral, así como cierto grado de alargamiento en el metasoma y los pedipalpos, presencia de gruesas macrosetas espiniformes y uñas tarsales curvas que permiten mayor agarre a las rocas (Polis, 1990c; Prendini, 2001a). (4) Los alacranes lapidícolas (Figura 10-D) habitan en oquedades bajo las rocas u otros objetos en el suelo, no presentan modificaciones notables y solo algunos grupos presentan cierto alargamiento en los pedipalpos (Prendini, 2001a; González-Santillán, 2004a). Polis (1990c) reconoció un quinto ecomorfotipo que denomina como errante dentro del cual ubica a los escorpiones cortícolas y lapidícolas, sin embargo, Prendini (2001a) redefinió estos ecomorfotipos reconociéndolos de forma individual: (5) en el ecomorfotipo cortícola los escorpiones se caracterizan por habitar en agujeros en los troncos de árboles o bajo la corteza semi desprendida de éstos (González-Santillán, 2004b). En general presentan uñas

tarsales fuertemente curvadas, elongación en los pedipalpos, metasoma y patas en algunos grupos, así como compresión dorsoventral del metasoma (Prendini, 2001a).



Figura 10. Ejemplos de especies que presentan los ecomorfotipos presentes en los alacranes: (A) Pelófilo *Diplocentrus taibeli* (Caporiacco, 1938); (B) Psamófilo *Paravaejovis pumilis* (Williams, 1980); (C) Arborícola *Centruroides schmidti* Sissom, 1995; (D) Lapidícola *Mesomexovis spadix* (Hoffmann, 1931); (E) Litófilo *Syntropis macrura* Kraepelin, 1900; (F) Troglóbio *Alacran tartarus* Francke, 1982.

Adicionalmente, se reconocen otros dos ecomorfotipos: el arborícola (Figura 10-C) que presenta las mismas adaptaciones que el cortícola, pero lleva todo su ciclo de vida sobre el dosel de los árboles y plantas epifitas y el troglóbio (Figura 10-F) que habita en ambientes hipogeos y

se caracteriza por la pérdida de pigmentación, alargamiento de apéndices y en algunos casos pérdida de ocelos (González-Santillán, 2004b).

Con base en los postulados de Vrba (1980), Prendini (2001a) propuso que los ecomorfotipos estenotópicos, especies con adaptaciones extremas como los escorpiones pelófilos y psamófilos presentan patrones de vicarianza particulares y tasas de especiación más rápidas debido a que el flujo genético entre poblaciones se puede ver fácilmente interrumpido dada la alta especificidad que poseen a un tipo particular de sustrato. En contraste escorpiones euritópicos tienen tasas más lentas dado que poseen una baja afinidad a un cierto tipo de sustrato y pueden subsistir en varios tipos.

1.3.3 Posición Filogenética del Orden Scorpiones en la Clase Arachnida

El Orden Scorpiones es, indudablemente, un grupo monofilético soportado por 11 sinapomorfias, entre las cuales se encuentran la presencia de peines, metasoma formado por cinco segmentos y telson con glándulas de veneno internas que termina en un acúleo (Coddington *et al.*, 2004).

La posición filogenética del Orden dentro la Clase Arachnida ha sido muy inestable a lo largo del tiempo. Schultz (1990) propuso una hipótesis basada en análisis morfológicos en la cual el Orden Scorpiones se situaba dentro del clado denominado Novogenuata compuesto por Opiliones, Pseudoscorpiones, Solifugae y Scorpiones (Figura 11). Schultz encontró que Novogenuata estaba sustentado por la presencia de pedipalpos quelados, modificaciones en la unión patelotibial, coxas fijas y espermatóforo truncado. Wheeler *et al.* (1998) y Giribet *et al.* (2002) presentaron una hipótesis basada en evidencias moleculares y morfológicas reafirmando la relación con Haplocnemata. Posteriormente, Schultz (2007) reanalizó una versión extendida de su matriz morfológica y concluyó que el Orden Scorpiones es grupo hermano del Orden Opiliones (Figura 11). Aunque la posición del Orden sigue siendo incierta, el análisis más reciente (Sharma *et al.*, 2014), basado en supermatrices de genes ortólogos, propusieron que el Orden Scorpiones se ubica dentro del clado Arachnopulmonata como el grupo hermano del clado Tetrapulmonata integrado por Araneae, Amblypygi, y Uropygi.

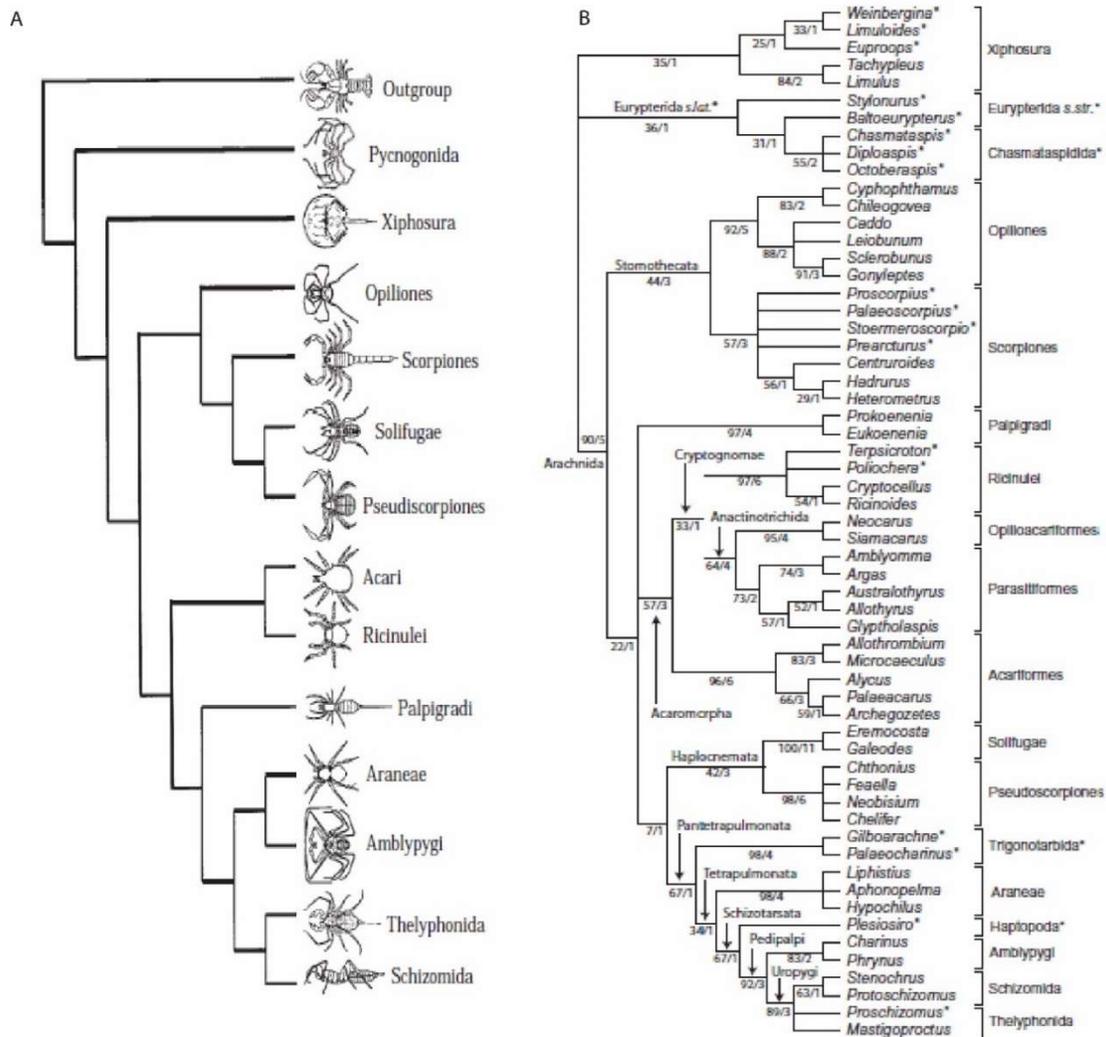


Figura 11. Hipótesis filogenéticas de la Clase Arachnida propuestas por: (A) Wheeler et. al. (1998) y (B) Shultz (2007).

1.3.4 Relaciones Filogenéticas Dentro del Orden Scorpiones

Stockwell (1989) llevó a cabo el primer análisis cladístico usando métodos cuantitativos computarizados, de las familias del Orden Scorpiones, excepto por Buthidae. Uno de los resultados de ese análisis fue que recuperó las superfamilias Chactoidea, Scorpionoidea y Vaejovoidea como monofiléticas (Coddington *et al.*, 2004) y reconoció trece familias (Coddington *et al.*, 2004; Sharma *et al.*, 2015). Cabe destacar que los resultados de este análisis, parte de su tesis doctoral, fueron parcialmente publicados en una clasificación (Stockwell, 1992), pero el análisis filogenético nunca se publicó. Prendini (2000) reinterpretó los caracteres, reanalizó la superfamilia Scorpionoidea y reconoció varios problemas metodológicos lo cual llevó a poner en duda los resultados y clasificación de la tesis de Stockwell (Prendini & Wheeler, 2005).

Soleglad & Fet (2003) llevaron a cabo un reanálisis cladístico del trabajo seminal de Stockwell, basado en evidencia morfológica y molecular (Figura 12-A), resultando en una clasificación supragenérica completamente diferente a las previas. En dicho trabajo propusieron:

- Cuatro Parvordenes (Buthida, Chaerilida, Pseudochactida y Iurida)
- Seis superfamilias (Buthoidea, Chactoidea, Chaeriloidea, Iuroidea, Pseudochactoidea, y Scorpionoidea)
- Catorce familias (Bothriuridae, Buthidae, Caraboctonidae, Chactidae, Chaerilidae, Euscorpidae, Iuridae, Liochelidae, Microcharmidae, Pseudochactidae, Scorpionidae, Superstitioniidae, Urodacidae y Vaejovidae).

Prendini & Wheeler (2005) respondieron fuertemente al trabajo de Soleglad & Fet (2003) argumentando que en ese trabajo se llevaron a cabo cambios taxonómicos injustificados, análisis separados que nunca se conjuntaron en un análisis de evidencia total, muestreo taxonómico deficiente, información morfológica descartada o fusionada, uso de taxones supraespecíficos, homologías primarias preconcebidas, entre otras anomalías. Esto llevó a rechazar los cambios taxonómicos de Soleglad & Fet (2003) y regresar a la clasificación de Stockwell (1992), sinonimizando los cuatro Parvordenes con el Orden Escorpiones y reconociendo dieciocho familias.

Más recientemente, Sharma *et al.* (2015) publicaron un análisis filogenómico (Figura 12-C) con un máximo de 5025 genes ortólogos, del cual resultó en la clasificación que se observa en el Cuadro 1. Los Parvordenes Iurida Soleglad & Fet 2003 y Buthida Soleglad & Fet 2003, se recuperaron monofiléticos y con buen soporte, por lo tanto, se revalidaron y reconocieron siete superfamilias, 19 familias actuales y una familia extinta (Levy, 2007).

A pesar de todos estos estudios, la clasificación supragenérica del Orden Escorpiones aún es controversial y se ha sugerido que se requiere un enfoque más integrativo de la evidencia que se usa en los análisis filogenéticos (Giribet, 2010). Si bien, las relaciones entre algunos grupos han sido resueltas (por ejemplo, la subfamilia Syntropinae por González-Santillán & Prendini 2013) aún falta mucho trabajo para resolver las relaciones en otros niveles taxonómicos.

Cuadro 1. Clasificación de las familias del Orden Scorpiones propuesta por Sharma et. al. (2015).

Orden Scorpiones Koch, 1837

Suborden Neoscorpionina Thorell & Lindström, 1885

Infraorden Orthosterni Pocock, 1911

Parvorden Buthida Soleglad & Fet 2003

Superfamilia Buthoidea Koch, 1837

Familia Buthidae Koch, 1837

Superfamilia Chaeriloidea Pocock, 1893

Familia Chaerilidae Pocock, 1893

Superfamilia Pseudochactoidea Gromov, 1998

Familia Pseudochactidae Gromov, 1998

Parvorden Iurida Soleglad & Fet 2003

Superfamilia Iuroidea Thorell, 1876

Familia Iuridae Thorell, 1876

Superfamilia Bothriuroidea Simon, 1880

Familia Bothriuridae Simon, 1880

Superfamilia Chactoidea Pocock, 1893

Familia Caraboctonidae Kraepelin, 1905

Familia Chactidae Pocock, 1893

Familia Euscorpidae Laurie, 1896

Familia Scorpipidae Kraepelin, 1905

Familia Superstitioniidae Stahnke, 1940

Familia Troglotayosicidae Lourenço, 1998

Familia Typhlochactidae Mitchell, 1971

Familia Vaejovidae Thorell, 1876

Superfamilia Scorpionoidea Latreille, 1802

Familia Diplocentridae Karsch, 1880

Familia Hemiscorpiidae Pocock, 1893

Familia Heteroscorpionidae Kraepelin, 1905

Familia Hormuridae Laurie, 1896

Familia Scorpionidae Latreille, 1802

Familia Urodacidae Pocock, 1893

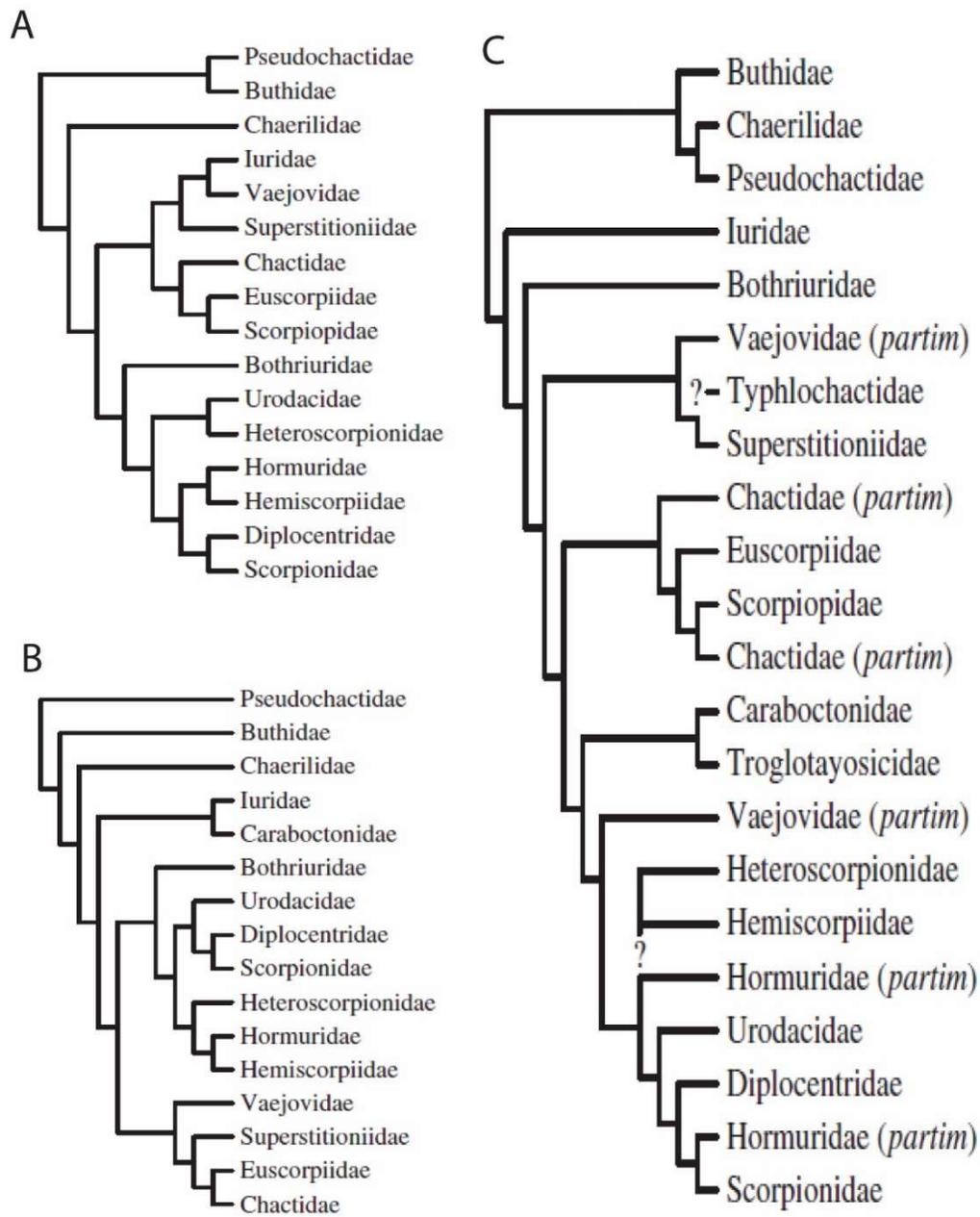


Figura 12. Comparación de las hipótesis históricas de las relaciones del Orden Scorpiones A. Soleglad & Fet (2003) B. Coddington et. al. (2004). C. Sharma et. al. (2014).

2. Antecedentes

2.1 Historia Taxonómica de *Mesomexovis* González-Santillán & Prendini 2013

La familia Vaejovidae Thorell, 1876 es la más diversa de Norteamérica (Sissom, 2000), pero su diversidad y filogenia están aún incompletas. El género *Vaejovis* Koch 1836 en particular, se encuentra en un estado taxonómico poco estable y es considerado un grupo no monofilético (Stockwell, 1992; Lourenço & Sissom, 2000; Sissom, 2000; Hughes, 2011, Sharma et. al. 2015).

Karsch en 1879 realizó una de las primeras descripciones de vejóvidos donde describió a *V. punctatus* Karsch 1879. Pocock (1898) hizo una revisión sobre el género *Vaejovis*, en la cual describió una considerable cantidad de especies, muchas válidas aun en la actualidad y entre las cuales se encontraban *V. subcristatus* Pocock 1898 y *V. variegatus* Pocock 1898.

En 1931 Hoffmann publicó su monografía de los escorpiones de México en donde incluyó a la familia Vaejovidae. En ese trabajo describió un gran número de especies para el género *Vaejovis* y lo dividió en tres secciones con base en el desarrollo de las quillas ventrosubmedias del metasoma, el tamaño corporal y el desarrollo de quillas en los pedipalpos, incluyendo en su segunda sección a los siguientes taxa: *V. intrepidus intrepidus* Thorell, 1879, *V. intrepidus cristimanus* Pocock, 1898, *V. intrepidus atrox* Hoffmann, 1931, *V. subcristatus subcristatus* Pocock, 1898 y *V. subcristatus occidentalis* (Hoffmann, 1931), caracterizadas por presentar en los primeros tres segmentos del metasoma las carinas ventrosubmedias desarrolladas y granulares.

Williams (1970a, 1970b, 1971), basado parcialmente en los trabajos de Hoffmann, propuso cuatro grupos de especies dentro del género *Vaejovis*: *eusthenura*, *pumilis*, *punctipalpi* y *wupatkiensis* con base en el tamaño y forma de la quela del pedipalpo, dentición de los dedos de la quela, el desarrollo de las quillas del pedipalpo y de las quillas dorsolaterales, ventrosubmedias y ventrolaterales del metasoma. En sus trabajos Williams sólo estudió los alacranes del norte de México y sur de Estados Unidos, por lo que la segunda sección de Hoffmann (1931) no fue revisada. En 1973 Soleglad diagnosticó y propuso formalmente el reconocimiento del grupo *mexicanus* en el cual incluye a las especies ubicadas anteriormente en la tercera sección de Hoffmann (1931), así como otras especies presentes en Arizona y Nuevo México. Sissom & Francke (1985) establecieron el grupo *nitidulus* en el cual se ubicaron cinco especies previamente ubicadas en las secciones primera y segunda de Hoffmann. En 1989 Sissom redescubrió a *V.*

occidentalis (inicialmente descrita como una subespecie de *V. subcristatus* por Hoffmann) elevándola a rango de especie y renombró la segunda sección de Hoffmann (1931) como el grupo *intrepidus*, en el cual incluyó a *V. subcristatus* y *V. occidentalis*.

Stockwell (1989) realizó el primer análisis cladístico para la familia Vaejovidae en el cual el género *Vaejovis* fue representado por los grupos *eusthenura*, *intrepidus*, *mexicanus*, *nitidulus* y *punctipalpi*, para entonces, otros grupos de especies como *pumilis* y *wupatkiensis* propuestos por Williams, se habían definido como géneros independientes. En sus trabajos, Stockwell (1989; 1992) reconoció inconsistencias en las relaciones entre los grupos del género *Vaejovis*. El principal problema que identificó fueron las diferencias en el hemiespermatóforo, el cual presentaba una amplia variación en la ornamentación del tapón genital producido por los machos. Stockwell observó específicamente, la presencia de espinas en el margen distal de la barba (Figuras 7E, F) y propuso una relación filogenética que reflejó en una clasificación supragenérica de la familia (Stockwell, 1992). Posteriormente Lourenço & Sissom (2000) y Sissom (2000) hicieron un recuento de la historia taxonómica del género *Vaejovis* remarcando la falta de sinapomorfias para el género, pero reconocieron los mismos grupos de especies que Stockwell (1992) los cuales fueron la base para los trabajos posteriores que darían origen a varios de los géneros reconocidos actualmente.

Entre los estudios sistemáticos más recientes para la familia Vaejovidae se puede resaltar el trabajo de Soleglad & Fet (2008), quienes establecieron las subfamilias: Smeringurinae Soleglad & Fet, 2008, Vaejovinae Thorell, 1876 y Syntropinae Kraepelin, 1905 con base en el resultado de un análisis morfológico. Dentro de Syntropinae crearon las tribus Syntropini y Stahnkeini. A su vez, dentro de Syntropini describieron las subtribus Syntropina y Thorellina. Dentro de la subtribu Syntropina, se incluyeron los géneros *Hoffmannius*, anteriormente reconocido como el grupo de especies *eusthenura* y el género *Syntropis*. Dentro de la subtribu Thorellina, establecieron los géneros: *Kochius* y *Thorellius*, que pertenecían a los grupos de especies *punctipalpi* e *intrepidus* respectivamente. Dentro de *Thorellius*, incluyeron a *T. occidentalis* y elevaron a nivel de especie a *T. cristimanus* y *T. atrox*.

A pesar de que el trabajo de Soleglad & Fet representa uno de los primeros trabajos detallados de la familia Vaejovidae, el problema de las relaciones filogenéticas permaneció sin solución. Los autores no llevaron a cabo análisis cuantitativos para probar la monofilia de los géneros creados, lo cual enfatiza que la pertenencia de las especies a cada género no posee una base evolutiva sólida (González-Santillán & Prendini, 2015).

Posteriormente, González-Santillán & Prendini (2013; 2015) realizaron un análisis filogenético con base en caracteres morfológicos y moleculares de la subfamilia Syntropinae. Desde el punto de vista taxonómico, los resultados de los análisis permitieron a los autores redefinir a la subfamilia. Los autores describieron seis géneros nuevos, invalidaron todas las tribus y subtribus reconocidas por Soleglad & Fet (2008) y sinonimizaron el género *Hoffmannius* con *Vaejovis*. Este trabajo es uno de los más importantes ya que proporciona una visión clara de la estructura de esta subfamilia con base en la monofilia de los grupos taxonómicos establecidos. Uno de los resultados, de relevancia para el desarrollo de este trabajo, es que se redefinieron las especies pertenecientes al género *Mesomexovis* al que se transfirieron siete especies anteriormente asignadas a los géneros: *Hoffmannius*, *Kochius* y *Thorellius* establecidos por Soleglad & Fet (2008).

El género *Mesomexovis* actualmente comprende siete especies: *M. atenango* (Francke & González-Santillán, 2006), *M. oaxaca* (Santibáñez-López & Sissom, 2010), *M. punctatus*, *M. spadix* (Hoffmann, 1931), *M. variegatus*, *M. occidentalis* y *M. subcristatus*, sin embargo el conocimiento acerca de la diversidad del género aun es incompleto y se considera que existen complejos de especies sin delimitar, por lo que estudios a nivel poblacional y específico son de fundamental importancia.

Dentro de este contexto, *M. occidentalis* fue descrito originalmente dentro del género *Vaejovis*, posteriormente se transfirió al género *Thorellius* y en la actualidad se encuentra bien establecido dentro del género *Mesomexovis* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Lista de géneros la familia Vaejovidae reconocidos por Stockwell, 1992 (S92); Sissom, 2000 (S00); Soleglad & Fet, 2008 (SF08) y González-Santillán & Prendini, 2013 (GSP13). En azul se indica el género en el que los autores ubican a *M. occidentalis*.

	S92	S00	SF08	GSP13
<i>Balsateres</i> González-Santillán & Prendini, 2013				X
<i>Chihuahuanus</i> González-Santillán & Prendini, 2013				X
<i>Franckeus</i> Soleglad & Fet, 2005			X	X
<i>Gertschius</i> Graham & Soleglad, 2007			X	X
<i>Hoffmannius</i> Soleglad & Fet, 2008			X	
<i>Kochius</i> Soleglad and Fet, 2008			X	X
<i>Konetontli</i> González-Santillán & Prendini, 2013				X
<i>Kuarapu</i> Francke and Ponce-Saavedra, 2010				X
<i>Maaykuyak</i> González-Santillán & Prendini, 2013				X
<i>Mesomexovis</i> González-Santillán & Prendini, 2013				X
<i>Paravaejovis</i> Williams, 1980	X	X	X	X
<i>Paruroctonus</i> Werner, 1934	X	X	X	X
<i>Pseudouroctonus</i> Stahnke, 1974	X	X	X	X
<i>Serradigitus</i> Stahnke, 1974	X	X	X	X
<i>Smeringurus</i> Haradon, 1983	X	X	X	X
<i>Stahnkeus</i> Soleglad and Fet, 2008			X	X
<i>Syntropis</i> Kraepelin, 1900	X	X	X	X
<i>Thorellius</i> Soleglad and Fet, 2008			X	X
<i>Uroctonites</i> Williams & Savary, 1991	X	X	X	X
<i>Uroctonus</i> Thorell, 1876	X	X		
<i>Vaejovis</i> C.L. Koch, 1836	X	X	X	X
<i>Vejovoidus</i> Stahnke, 1974	X	X	X	X
<i>Vizcaino</i> González-Santillán & Prendini, 2013				X
<i>Wernerius</i> Soleglad & Fet, 2008			X	X
Total de géneros	10	10	16	22
Total de especies		146	173	224

2.2. El Complejo *Mesomexovis occidentalis*

Cuando Hoffmann (1931) describió *V. occidentalis* (ahora *M. occidentalis*) como una subespecie de *V. subcristatus* (ahora *M. subcristatus*) designó como localidad tipo Acapulco, Guerrero sin mencionar su presencia en localidades aledañas. Ésta primera descripción además de ser ambigua carecía de caracteres diagnósticos, y en su mayoría podría ser usada para caracterizar al género *Mesomexovis* de acuerdo con González-Santillán y Prendini (2013). Esto pudo deberse a que fueron pocos ejemplares utilizados en su trabajo, solo tres hembras adultas y un juvenil todos procedentes de Acapulco, lo cual no cubrió la variación poblacional además de que Hoffmann no tuvo disponibles ejemplares machos adultos para su comparación con otras especies. Posteriormente, Williams (1986) reportó a *M. occidentalis* en Chamela, Jalisco, extendiendo su distribución al norte de la localidad tipo. Sissom (1989) redescubrió a *V. occidentalis* con base en ocho hembras, cuatro machos y dos juveniles, y proporcionó una diagnosis más robusta de la especie. En el mismo trabajo Sissom amplió su distribución a Puerto Escondido en el estado de Oaxaca y a las localidades de Técpan de Galeana y Chilpancingo en Guerrero (Figura 13), donde inicialmente había sido identificado como *V. punctatus* por Díaz-Nájera (1964; 1975).

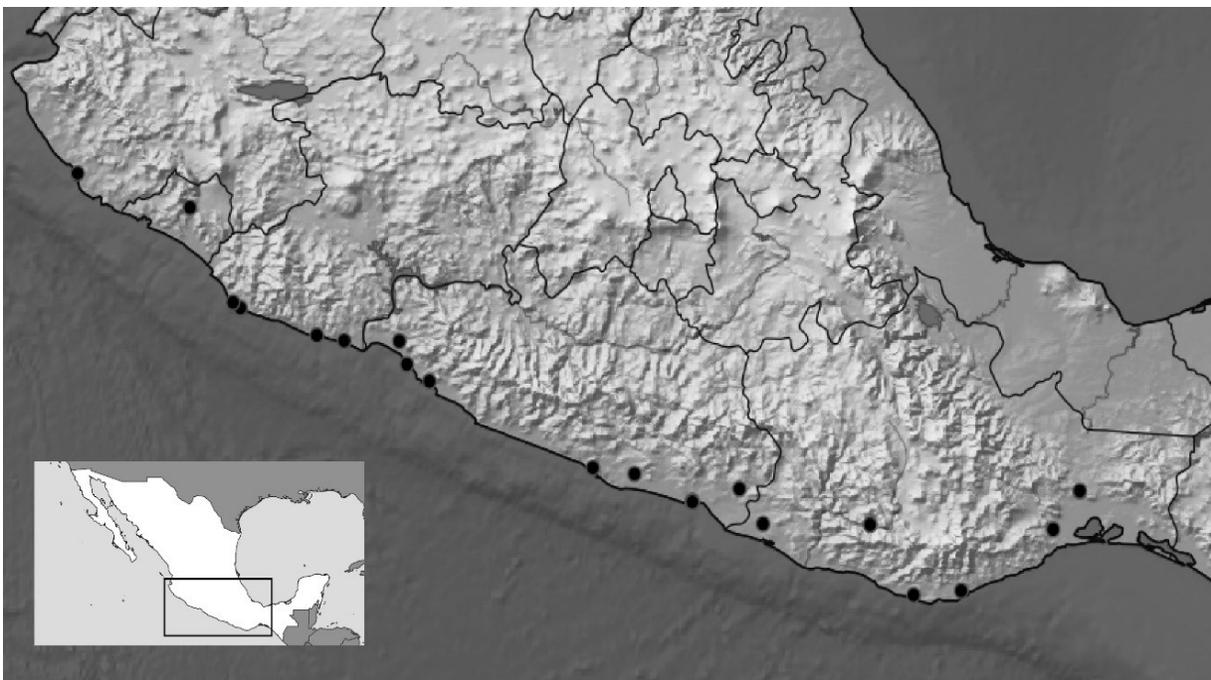


Figura 13. Mapa de la costa del Pacífico mexicano donde se muestran los puntos de recolección donde se obtuvieron ejemplares del complejo *Mesomexovis occidentalis* para este análisis.

En el mismo trabajo, Sissom concluyó que los ejemplares recolectados por Williams (1986), presentaban diferencias morfométricas con respecto a los ejemplares típicos de *M. occidentalis*, lo cual sugería que se trata de otra especie cercanamente relacionada (González-Santillán, 2004a).

Más recientemente, Ponce Saavedra (2005) presentó un listado de las especies de escorpiones para el estado de Michoacán, en donde registró a *M. occidentalis* para las localidades de Morelia, Lázaro Cárdenas, Faro de Bucerías y Colola.

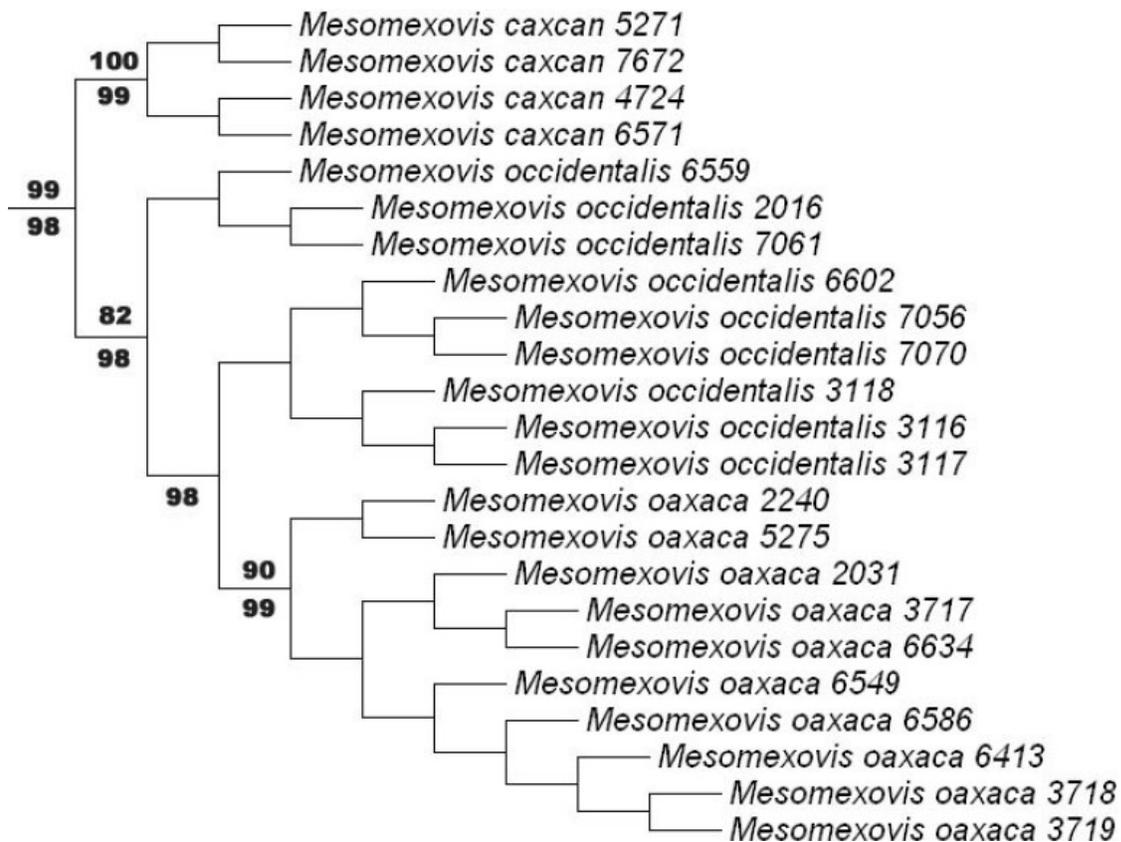


Figura 14. Fragmento de la filogenia de la subfamilia Syntropinae (González-Santillán, 2013) basado en cinco marcadores genéticos y morfología, mostrando las relaciones de las especies: *M. caxcan* (no descrita), *M. occidentalis* y *M. oaxaca*. Como se puede apreciar *M. occidentalis* se recupera polifilética.

González-Santillán (2013) y González-Santillán & Prendini (2013) registraron a *M. occidentalis* para el estado de Oaxaca en los municipios de Huatulco, Puerto Escondido y San Pedro Juchatengo, así como para varias localidades en el estado de Guerrero y Michoacán. En su trabajo González-Santillán (2013) indicó que las poblaciones de *M. occidentalis* originarias del estado de Michoacán posiblemente pertenecían a otro linaje, sin embargo, remarcó que no encontró caracteres que permitan su diagnosis y sugiere más estudios sobre el tema. Si bien el

género *Mesomexovis* es indudablemente monofilético (González-Santillán & Prendini, 2015), es probable que *M. occidentalis* forme un complejo de especies (Figura 14) que se distribuye a lo largo de la costa del Pacífico desde Jalisco hasta el sudoeste de Chiapas (Figura 13). Sin embargo, nunca se ha llevado a cabo un análisis de las poblaciones que se reconocen dentro de este complejo de especies (González-Santillán, 2013).

3. Justificación

Mesomexovis occidentalis es una especie de alacrán de hábitos lapidícolas que se distribuye a lo largo de la costa del Pacífico desde Jalisco hasta Oaxaca (Williams, 1986; Sissom, 2000). Es una especie poco conocida, desde su redescrición (Sissom, 1989), no existen más trabajos sobre ella. La variación morfológica que presentan las poblaciones de *M. occidentalis* muestra evidencias de que puede ser un complejo de especies (Sissom, 1989; González-Santillán, 2013), pero nunca se ha llevado a cabo un estudio de la variación morfológica de las poblaciones.

Por lo anterior es importante realizar un estudio filogenético utilizando la evidencia morfológica disponible que permita discernir de forma clara si *M. occidentalis* forma parte de un complejo de especies, y de ser así que permita delimitar los diferentes linajes que componen el complejo como también sus distribuciones reales.

4. Objetivos

General

- Determinar mediante un análisis filogenético usando caracteres morfológicos si *M. occidentalis* es en realidad un complejo de especies o si las diferencias morfológicas que presentan las poblaciones corresponden a un tipo de variación intraespecífica.

Particulares

- Hacer una revisión bibliográfica para ubicar los sistemas de caracteres que se ha usado en estudios filogenéticos previos.
- Evaluar críticamente el uso de dichos sistemas de caracteres y proponer nuevos, en su caso, para ensamblar una matriz morfológica con caracteres cuantitativos y cualitativos.

- Llevar a cabo análisis filogenéticos usando métodos cladísticos con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003).
- Explorar el impacto del peso de caracteres en contra de la homoplasia con valores de concavidad de 1–10 y con pesos iguales, así como el efecto de la discretización y estandarización de los caracteres cuantitativos.

5. Materiales y Métodos

5.1. Material Examinado

Se revisaron especímenes pertenecientes a las siguientes colecciones:

- Colección Nacional de Arácnidos (CNAN)
- Colección Aracnológica de la Facultad de Ciencias, UNAM (CAFC-UNAM)
- California Academy of Science (CAS)
- American Museum of Natural History (AMNH)

Se examinaron muestras de *M. occidentalis* provenientes de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca. Adicionalmente se revisaron muestras pertenecientes a todas las especies descritas para el género *Mesomexovis* (Anexo 1).

La revisión de los ejemplares se llevó a cabo en el Laboratorio de Aracnología de la Facultad de Ciencias, UNAM con ayuda de un microscopio estereoscópico Nikon ZM1000. Las Muestras fueron revisadas bajo luz blanca con el propósito de observar caracteres relativos a la coloración y morfometría de los organismos. También fueron observados bajo luz ultravioleta para estudiar topología y ornamentación de la superficie cuticular de cuerpo de los organismos, y para facilitar la obtención de caracteres cuantitativos como el conteo de macrosedas.

5.2. Muestreo Taxonómico

Siguiendo la clasificación y filogenia propuesta por González-Santillán & Prendini (2013; 2015) se seleccionaron como grupo externo las especies a *M. atenango*, *M. punctatus*, *M. spadix*, *M. subcristatus* y *M. variegatus*, ya que representan las especies hermanas de *M. occidentalis* y potencialmente poseen sinapomorfias más inclusivas para el género, lo cual facilita la

polarización de los caracteres dentro del grupo interno (Nixon & Carpenter, 1993). Como grupo interno se utilizaron ejemplares identificados como *M. occidentalis* provenientes de casi todo el rango de distribución de la especie y ejemplares de *M. oaxaca* para investigar las relaciones filogenéticas entre ambas especies (Anexo 1). Cada uno de los terminales representó una población que podría o no ser una especie diferente.

5.3. Caracteres Morfológicos

Los caracteres morfológicos fueron codificados a través de la observación directa de ejemplares adultos ya que en este estado de desarrollo se observan los caracteres informativos en escorpiones (Polis, 1990a). Para este trabajo se obtuvieron un total de 157 caracteres, 74 cuantitativos y 83 cualitativos. Los sistemas de caracteres cualitativos incluyeron coloración del cuerpo, forma, ornamentación y desarrollo de carinas; divididos en 26 caracteres binarios y 57 multiestado. Los 74 caracteres cuantitativos incluyeron: (1) conteo de macrosetas de las quillas del metasoma y pedipalpo (Figuras 3-5; modificado de González-Santillán & Prendini, 2013) y (2) medidas (mm) de caparazón, artejos del pedipalpo, segmentos del mesosoma, metasoma y telson (Sissom, 1990 modificado de González-Santillán & Álvarez-Padilla, 2015). Las medidas de los ejemplares se obtuvieron a través de imágenes digitales con ayuda de los programas tpsUtil v.1.60 (Rohlf, 2013) y tpsDig2 v.2.27 (Rohlf, 2015).

Para la matriz filogenética se incorporaron 59 caracteres tomados y modificados de análisis previos (Stockwell, 1989; Prendini, 2000; Fet *et al.*, 2001; Soleglad & Sissom, 2001, Soleglad & Fet, 2003; Francke & Prendini, 2008; González-Santillán & Prendini, 2013).

Los caracteres cualitativos fueron tratados como no aditivos, mientras que los caracteres cuantitativos fueron tratados como continuos (Goloboff *et al.*, 2006) y aditivos. Los caracteres cuantitativos se transformaron bajo dos tratamientos para su análisis: se discretizaron, convirtiendo cada carácter a binario usando el script “discrt.run” del programa TNT (Goloboff *et al.*, 2006) con argumento dos, que representa el número de estados de carácter por cada carácter. El segundo criterio fue la estandarización, que escala los caracteres de forma que se eliminan las diferencias numéricas entre ellos y para ello se usó el script “stand.run” con argumento dos (González-Santillán, 2013; González-Santillán & Prendini, 2015).

5.4. Análisis Filogenético

Los análisis filogenéticos se realizaron con el programa TNT - Tree Analysis using New Technology (Goloboff *et al.*, 2003), bajo el criterio de optimización de parsimonia. Los caracteres cuantitativos y cualitativos fueron analizados con pesos iguales y pesos implicados con valores de concavidad (k) entre 1–10, para explorar el efecto del pesado en contra de la homoplasia. Las submatrices de caracteres, cuantitativos y cualitativos, también fue analizado por separado y en conjunto.

Siguiendo la metodología propuesta por González-Santillán & Prendini (2015) la construcción y búsqueda de cladogramas se llevó a cabo través del comando “piwe=x; hold 1200 xmult= level 10”, donde “piwe” establece el uso de pesos implicados para el análisis; “x” el valor de la constante k; “hold” indica el número de árboles subóptimos a retener en memoria y “xmult= level 10” la estrategia de búsqueda heurística utilizando algoritmos de nueva tecnología con el nivel de búsqueda más rigurosa.

Los datos cuantitativos fueron analizados bajo tres condiciones: originales, estandarizados y discretizados con el objetivo de comparar los resultados antes y después de la transformación de los caracteres. También se llevaron a cabo análisis de evidencia total bajo las tres condiciones antes indicadas incluyendo el grupo de caracteres cualitativos para explorar su impacto en la topología de los cladogramas.

Las longitudes de los árboles y ajuste se obtuvieron directamente en la línea de comandos, mientras que el índice de retención (IR) y el índice de consistencia (IC) fueron calculados usando solo caracteres informativos a través del script “stats.run”.

5.5. Remuestreo y Soporte de Clados

Para estimar los soportes de todos los análisis (67 contando cada partición y evidencia total) se calculó el remuestreo simétrico bajo las diferentes transformaciones de los caracteres cuantitativos. Se utilizaron los comandos “sect: slack 200” para otorgar una cantidad de memoria suficiente al algoritmo “sectorial analysis” y posteriormente se usó “resample sym replications 200 [xmult= level 5]” donde “resample sym” indica el tipo de prueba, en este caso remuestreo simétrico; “replications” el número de réplicas y “xmult= level 5” la rigurosidad con que se llevó a cabo el análisis.

Para el cladograma utilizado en la discusión de los resultados, el cladograma preferido, se calcularon el soporte de Bremer absoluto (Bremer, 1994) y relativo (RBS) (Goloboff & Farris, 2001) con hasta 10 pasos adicionales. El cálculo sucesivo de árboles subóptimos con un paso adicional por cada 1000 árboles en memoria se llevó a cabo por medio del comando “sub x hold 1000; bb = tbr fillonly” donde “x” representa el número de pasos adicionales para cada sucesión de árboles generando un total de 10000 para este estudio (González-Santillán & Prendini, 2015).

6. Resultados

Se realizaron 77 análisis obteniendo un total de 85 árboles filogenéticos, los estadísticos obtenidos para cada una de las topologías se resumen en el Cuadro 4; los valores de soporte que presento cada uno de los análisis se presentan en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Valores promedio de remuestreo simétrico obtenidos para cada una de las matrices tratadas bajo pesos iguales (PI) y pesos implicados con valores de k = 1-10. En rojo se indican los valores más altos para cada juego de datos.

Matrices	PI	k= 1	k= 2	k= 3	k= 4	k= 5	k= 6	k= 7	k= 8	k= 9	k= 10
Cualitativos	35.8	30.4	34.2	36.1	37.3	37.5	37.2	36.9	37.0	36.4	36.3
Cuantitativos originales	55.0	35.1	43.0	47.5	48.0	48.1	48.0	47.8	48.6	49.5	50.0
Cuantitativos discretizados	44.8	22.2	27.1	34.4	39.6	42.8	44.6	45.2	46.1	46.8	46.6
Cuantitativos estandarizados	53.1	42.6	47.7	48.8	48.9	50.5	50.0	50.0	50.5	50.3	51.0
Evidencia total originales	66	42.6	44.8	50.8	55.6	59.7	60.4	62.1	61.9	61.5	61.2
Evidencia total discretizados	48.9	39.0	49.5	51.0	50.7	50.6	51.0	52.1	51.5	51.8	52.2
Evidencia total estandarizados	52.2	49.2	52.1	52.7	52.5	53.3	51.8	51.6	52.1	52.0	51.9

Los resultados de los análisis independientes con caracteres cualitativos en general presentaron valores bajos de soporte. Para los análisis independientes de caracteres continuos y de evidencia total los valores más bajos de soporte en la mayoría de los casos se obtuvieron con la submatriz de datos cuantitativos discretizados. Al igual que con los análisis de evidencia total los análisis con la matriz de datos continuos obtuvieron mejor soporte usando los datos

originales. Para ambas matrices las topologías mejor soportadas se obtuvieron bajo pesos iguales.

Cuadro 4. Resultados de los análisis separados y en conjunto (evidencia total) de caracteres cualitativos y cuantitativos del complejo occidentalis del género *Mesomexovis*. Los caracteres cualitativos se presentan como originales, estandarizados y discretizados. Se presenta en cada columna el número de árboles más parsimoniosos (AMPs), el índice de consistencia (IC), índice de retención, adecuación (fit) y longitud de cada topología bajo un régimen de pesos iguales y pesos implicados con diferente constante de concavidad (k).

Matrices	Pesado	AMPs	IC	IR	fit	Longitud
Cualitativos	PI	1	0.447	0.646	24.23	264
	k= 1-2	1	0.425	0.629	24.2	266
	k= 3	1	0.428	0.633	24.13	264
	k= 4	1	0.435	0.643	24.2	260
	k= 5-10	1	0.436	0.646	24.23	259
Cuantitativos Discretizados	PI	6	0.335	0.588	25.11-25.19	209
	k= 1	1	0.307	0.531	25.92	228
	k= 2	3	0.332	0.582	25.14	211
	k= 3	1	0.3332	0.582	25.1	211
	k= 4-10	1	0.335	0.588	25.11	209
Cuantitativos Originales	PI	1	0.573	0.693	22.1	329.791
	k= 1-5	1	0.555	0.67	21.46	340.601
	k= 6-10	1	0.561	0.677	21.56	337.281
Cuantitativos Estandarizados	PI	1	0.526	0.564	20.88	206.873
	k= 1-3	1	0.567	0.631	17.86	191.696
	k= 4-6	1	0.57	0.635	17.86	190.886
	k= 7-10	1	0.573	0.641	17.98	189.636
Evidencia total Originales	PI	2	0.485	0.632	50.74-50.54	622.681
	k= 1	1	0.459	0.591	50.6	658.591
	k= 2-3	1	0.478	0.621	49.95	632.411
	k= 4, 6-10	1	0.481	0.626	49.97	628.111
	k= 5	1	0.48	0.624	48.98	629.311
Evidencia total Discretizados	PI	1	0.365	0.575	53.99	501
	k= 1	1	0.359	0.563	53.78	510
	k= 2	1	0.361	0.567	53.64	507
	k= 3	1	0.362	0.570	53.6	505
	k= 4	1	0.363	0.571	53.62	504
	k= 5-10	1	0.365	0.574	53.7	502
Evidencia total Estandarizados	PI	1	0.472	0.611	46.51	469.873
	k= 1-2	1	0.468	0.604	45.76	473.849
	k= 3-10	1	0.470	0.608	45.75	471.627

Para todos los análisis realizados la especie *M. occidentalis* resultó no monofilética. En el Anexo 4 se muestra las topologías obtenidas de cada matriz bajo los diferentes tratamientos. Las dos topologías con mejores valores de soporte se obtuvieron con la matriz de evidencia total con datos originales bajo pesos iguales y usando pesos implicados con concavidad de siete ($k = 7$), ambas topologías difieren en la posición de *M. subcristatus* (Anexo 4 Figura A5) y muestran a *M. occidentalis* como un grupo polifilético y parafilético respectivamente. El árbol óptimo usado en el presente trabajo es el recuperado bajo pesos implicados con un valor de concavidad de siete.

En más de la mitad de los análisis realizados se presentan de forma constante siete clados, de los cuales “Coquimatlán y Chamela” y “Mitla y Miahuatlán” son recobrados en todos los análisis. El grupo formado por las poblaciones de “Copala, Acapulco y Ometepec” es recuperado para todos los análisis de datos continuos y de evidencia total al igual que el clado formado por las poblaciones oaxaqueñas de “Barra de Cruz, Lagartero, Huatulco y Puerto Escondido”. Los clados recuperados con menor frecuencia fueron el clado “Zihuatanejo y Colola”, “Tehuantepec, Nizanda y Marquez” y “Juchatengo”, en los tres casos los clados no fueron recobrados durante los análisis independientes de datos cuantitativos y en el caso del clado “Juchatengo” este apareció mayormente relacionado a las poblaciones de Colola y a la especie *M. subcristatus*. Los clados recuperados para cada uno de los análisis se resumen en la Figura 15.

En todos los análisis realizados la especie *M. oaxaca* representada por las poblaciones de Miahuatlán, Mitla y Tehuantepec, resulta como una especie polifilética, en la cual la población perteneciente a Tehuantepec se relaciona principalmente con las poblaciones de *M. occidentalis* de las localidades de Nizanda y Marquez; y en menor frecuencia con las pertenecientes al suroeste de Oaxaca.

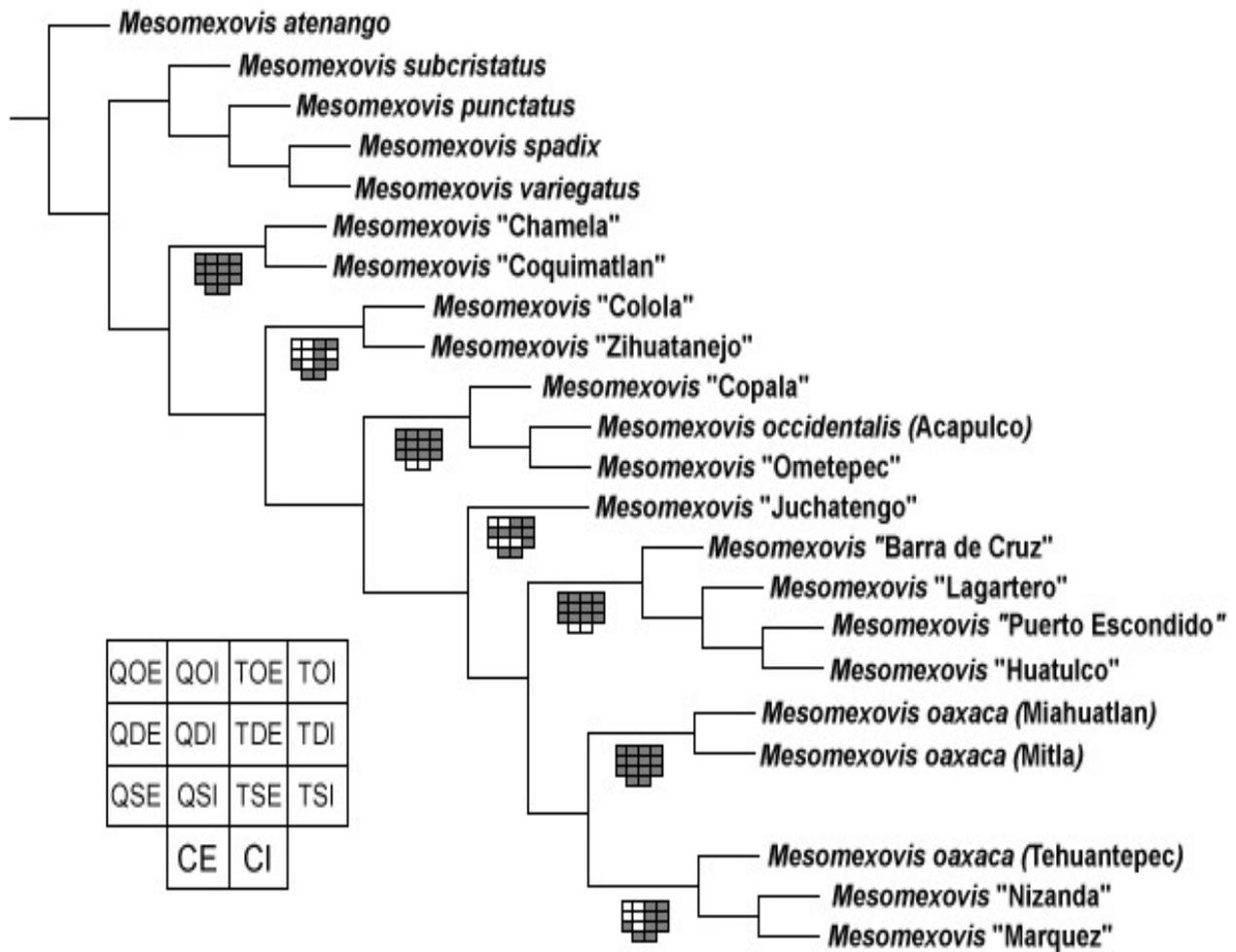


Figura 15. Filogenia del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* González-Santillán & Prendini 2013 obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos originales usando pesos implicados con un valor de $k = 7$. Los cuadros bajo los nodos resumen los tratamientos bajo los cuales se llevaron a cabo los diferentes análisis. Los cuadros grises indican los tratamientos en los que el nodo fue recuperado, los cuadros blancos indican los tratamientos en los que no se recuperó el nodo. Abreviaciones: (CE) Análisis de datos cualitativos con pesos iguales, (CI) Análisis de datos cualitativos con pesos implicados, (QDE) Análisis de datos cuantitativos discretizados con pesos iguales, (QDI) Análisis de datos cuantitativos discretizados con pesos implicados, (QOE) Análisis de datos cuantitativos originales con pesos iguales, (QOI) Análisis de datos cuantitativos originales con pesos implicados, (QSE) Análisis de datos cuantitativos estandarizados con pesos iguales, (QSI) Análisis de datos cuantitativos estandarizados con pesos implicados, (TDE) Análisis de evidencia total usando datos discretizados con pesos iguales, (TDI) Análisis de evidencia total usando datos discretizados con pesos implicados, (TOE) Análisis de evidencia total usando datos originales con pesos iguales, (TOI) Análisis de evidencia total usando datos originales con pesos implicados, (TSE) Análisis de evidencia total usando datos estandarizados con pesos iguales, (TSI) Análisis de evidencia total usando datos estandarizados con pesos implicados.

7. Discusión

7.1. Hipótesis de las Relaciones en el Complejo *occidentalis*

Farris (1982; 1983) demostró que el árbol más parsimonioso es el que mejor explica los datos biológicos, lo que sugiere que el criterio para seleccionar la mejor hipótesis no necesariamente es el escoger el árbol con la cantidad menor de pasos o bien con el mayor soporte, sino aquel que explique mejor las relaciones filogenéticas entre los terminales del grupo de estudio (Goloboff, 1993). Con base en este criterio, en el presente trabajo la topología que mejor explica las homologías primarias de la matriz y que presenta el mayor soporte fue la obtenida con evidencia total con caracteres cuantitativos originales y pesos implicados de $k = 7$ (Figura 20).

Las topologías en las que se recuperó monofilético el complejo *occidentalis* fue en el resultado de los análisis de evidencia total con caracteres continuos originales con pesos implicados de $k = 2-10$ y en el árbol de consenso de los diez pesos implicados. Aunque en la mayoría de los análisis obtenidos en el presente trabajo no se recupera la monofila del complejo *occidentalis*, si se recuperaron consistentemente siete nodos (Figura 20). Estos grupos están conformados por las poblaciones de:

- 1) Coquimatlán y Chamela
- 2) Colola y Zihuatanejo
- 3) Acapulco, Ometepepec y Copala
- 4) Puerto Escondido, Barra de Cruz, Lagartero y Huatulco
- 5) Juchatengo
- 6) Nizanda, Tehuantepec y Marquez
- 7) Mitla y Miahuatlán

A continuación, se analiza cada clado de forma consecutiva del más antiguo al más reciente.

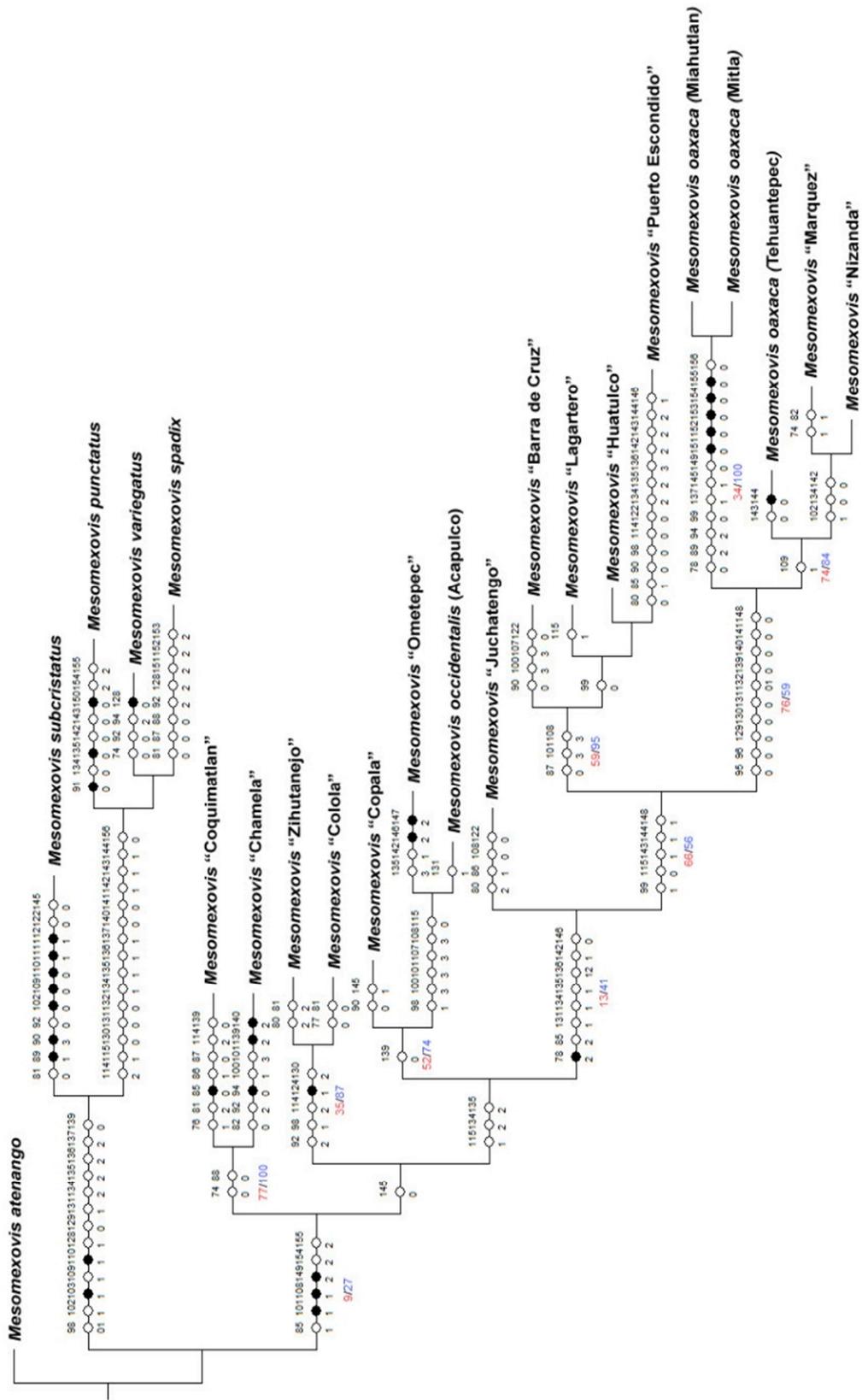


Figura 16. Filogenia del complejo *Mesomexovis* del género *Mesomexovis* González-Santillán & Prendini 2013 obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos originales usando pesos implicados con un valor de $k = 7$. Los círculos negros indican estados apomórficos derivados únicos, los círculos blancos indican derivaciones paralelas de los estados apomórficos, los números sobre los círculos indican el carácter, los números por debajo indican el estado de carácter. Los valores de RBS se encuentran representados en rojo. Los valores de remuestreo simétrico se representan en azul.

7.1.1 Clado Coquimatlán y Chamela

El clado Coquimatlán y Chamela es el más antiguo dentro del complejo, fue recuperado en todos los análisis (Figura 15) y en la hipótesis seleccionada con un RBS de 77 y un remuestreo simétrico de 100 (Figura 16). Williams (1986) identificó los ejemplares capturados en Chamela como *M. occidentalis*; Sissom (1989) sugirió que podrían pertenecer a otro linaje. Estas poblaciones se caracterizaron por conteos bajos de macrocedas en las quillas de los pedipalpos respecto a las otras poblaciones, además de presentar quillas lisas bien desarrolladas en las pinzas de los pedipalpos y la parte ventral de los primeros tres segmentos del metasoma. Corroborando las observaciones de Sissom (1989), se encontró que la relación: largo/ancho de los segmentos metasomales y de la quela del pedipalpo es mayor que la de los ejemplares de las otras poblaciones (Anexo 1). Este linaje se distribuye en Jalisco y Colima, sin embargo, su distribución aún no está bien delimitada.

7.1.2. Clado Colola y Zihuatanejo

El clado siguiente presentó valores de RBS de 35 y de remuestreo simétrico de 74 en la topología preferida (Figura 16). A diferencia de otras poblaciones del complejo, éstas se caracterizaron principalmente por presentar las quillas ventrolaterales granuladas en los segmentos uno y dos del metasoma, así como la superficie intercarinal lisa y quelas con quillas de lisas a obsoletas (Figura 17).

González-Santillán (2013) reconoció inconsistencias entre las poblaciones de *M. occidentalis* pertenecientes a la costa de Michoacán y mencionó la probabilidad de que pertenecían a otro linaje. Los resultados del presente trabajo corroboran esa hipótesis y muestran que las poblaciones de Colola, Michoacán están más cercanamente relacionadas con las de Zihuatanejo y que no se agrupan con las de Acapulco y el sudeste del estado de Guerrero las cuales se ubican el clado hermano. La distribución de este linaje aun no es clara hacia ninguno de sus extremos.

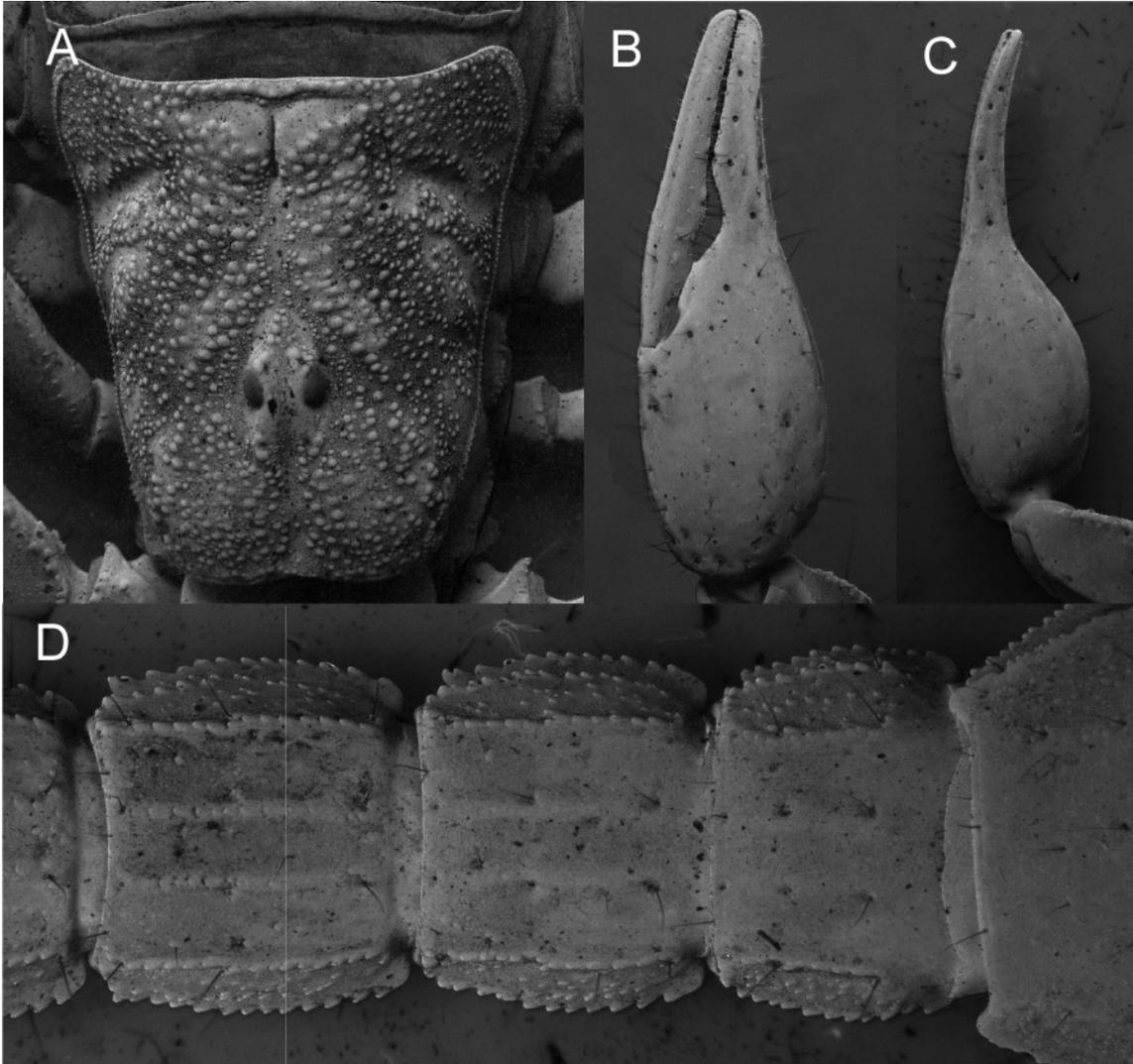


Figura 17. *Mesomexovis* aff. *occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Colola, Michoacán. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista retrolateral y (C) dorsal de la pinza derecha ♂. (D) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀.

7.1.3 Clado Ometepec, Copala y Acapulco

Las poblaciones de Ometepec, Copala, y Acapulco conforma un linaje limitado en su distribución al sudeste de Guerrero. Este clado se recuperó en todos análisis de evidencia total (Figura 15) y presento valores de RBS de 52 y de 74 en el remuestreo simétrico para la hipótesis seleccionada (Figura 16). Las poblaciones de *M. occidentalis* se distinguieron por presentar, en machos, las quillas de las quelas finamente granuladas, las quillas ventrolaterales lisas en el segmento uno y de lisas a granulares en los segmentos dos a tres (Figura 18). Hoffmann (1931)

utilizo ejemplares de este linaje para su descripción, sin embargo, la ambigüedad en su trabajo provocó errores de identificación. Aunque hay evidencias de que este linaje se distribuye en el sudeste de Guerrero, su límite hacia el sudoeste no se conoce bien.

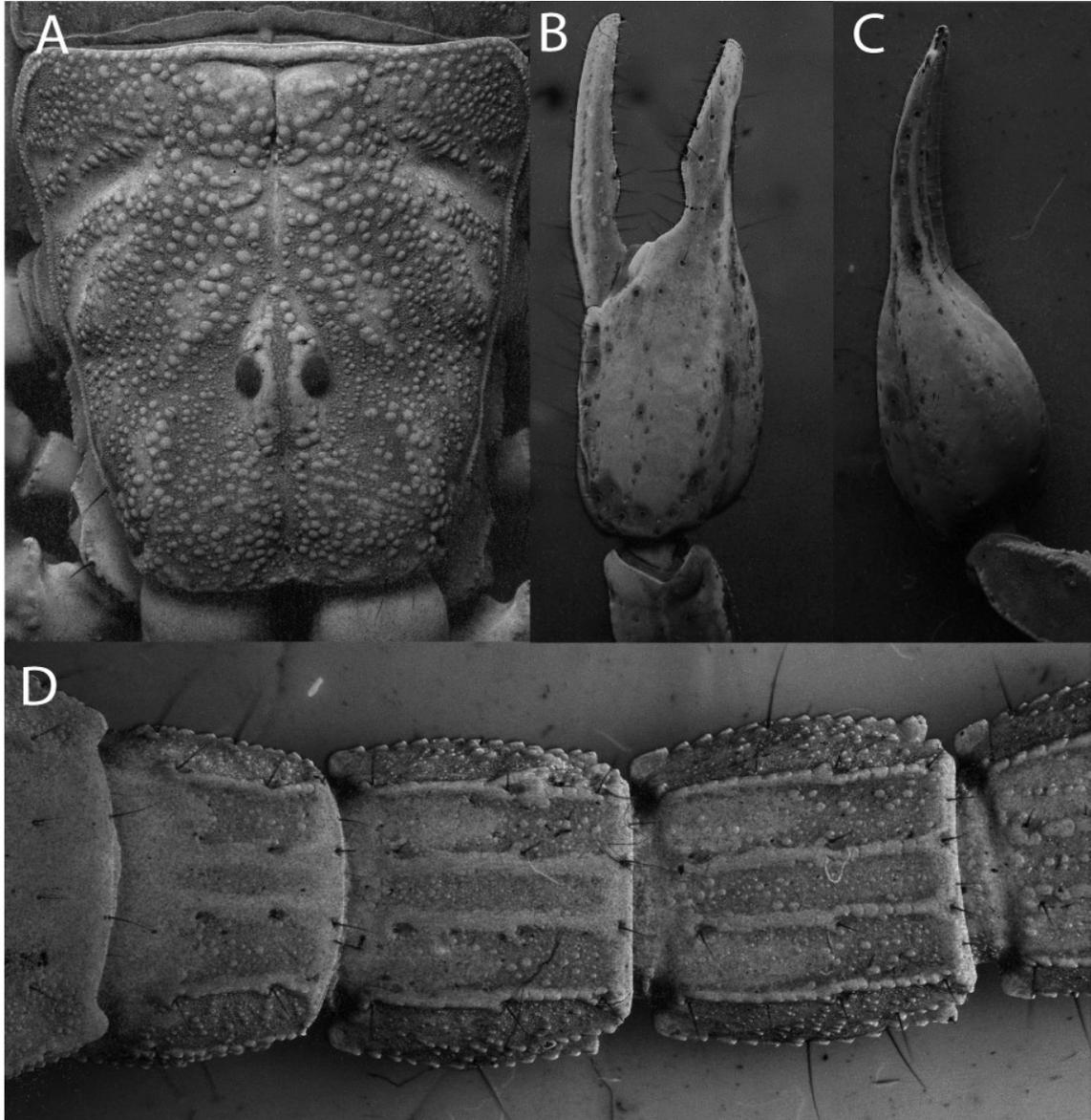


Figura 18. *Mesomexovis occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Copala, Guerrero. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista retrolateral y (C) dorsal de la pinza derecha ♂. (D) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀.

7.1.4. Clado Juchatengo

La población de San Pedro Juchatengo se presenta como un linaje independiente en todos los análisis. Ubicados en la Sierra de Miahuatlán, los ejemplares de esta localidad se registraron una altura de 845 m, la mayor entre todas las muestras revisadas

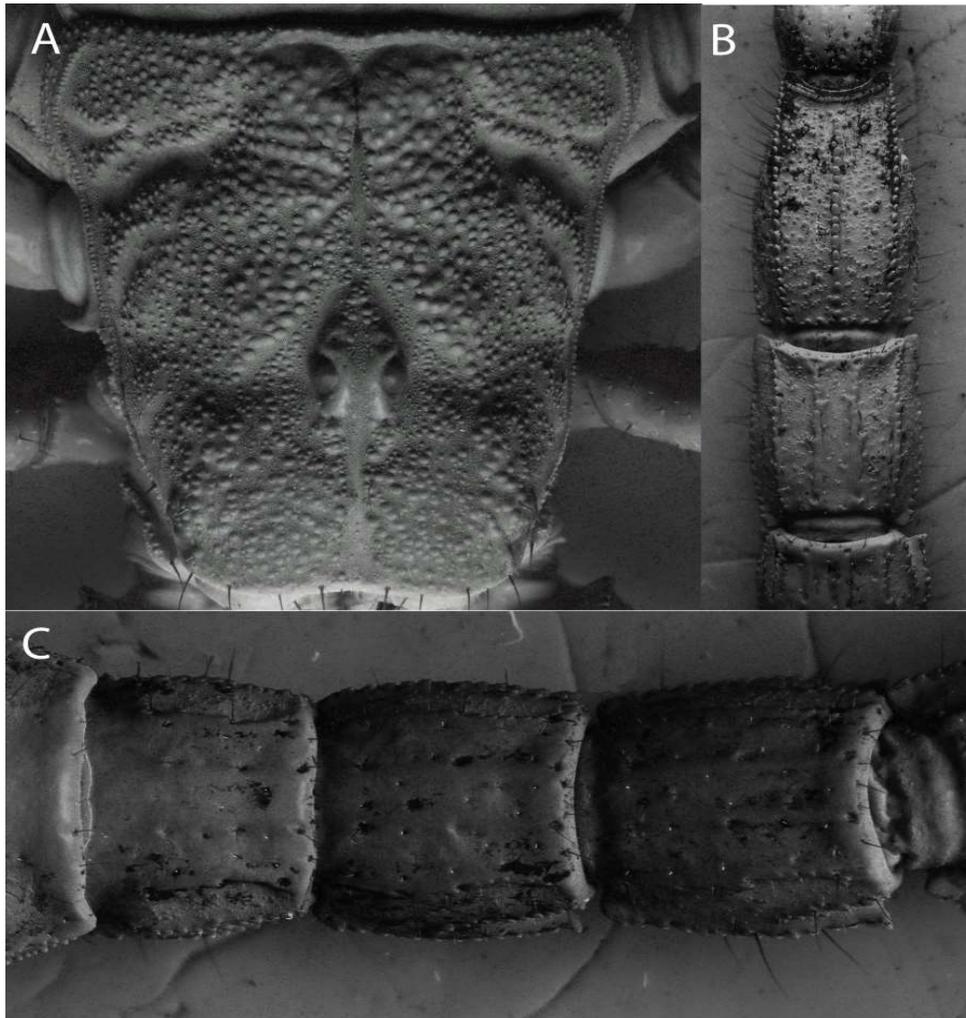


Figura 19. *Mesomexovis* aff. *occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Juchatengo, Oaxaca. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista ventral de los segmentos 4-5 del metasoma. (C) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀.

Los ejemplares de esta localidad se caracterizaron por presentar las quillas ventrales del metasoma lisas y bien definidas de los segmentos uno a cuatro, además de quillas ventrolaterales de lisas a granuladas en los segmentos uno a tres y granuladas en los segmentos cuatro y cinco; diferente a las poblaciones contiguas de *M. oaxaca*, Nizanda, El Marquez y Tehuantepec, las pinzas son más estilizadas y poseen quillas lisas pero definidas (Figura 19); además de presentar

un conteo de macrosedas en la superficie ventral del metasoma menor al de otras poblaciones geográficamente cercanas. En este trabajo solo se contaron con individuos pertenecientes a una única localidad por lo que hace falta mayor esfuerzo de muestreo para poder delimitar de forma más clara la distribución de este linaje.

7.1.5 Clado Barra de la Cruz, Huatulco, Lagartero y Puerto Escondido

El clado compuesto por las poblaciones de Barra de la Cruz, Huatulco, Lagartero y Puerto Escondido fue recuperado en todos los análisis con valores de 59 para RBS y 95 para remuestreo simétrico en la hipótesis preferida.

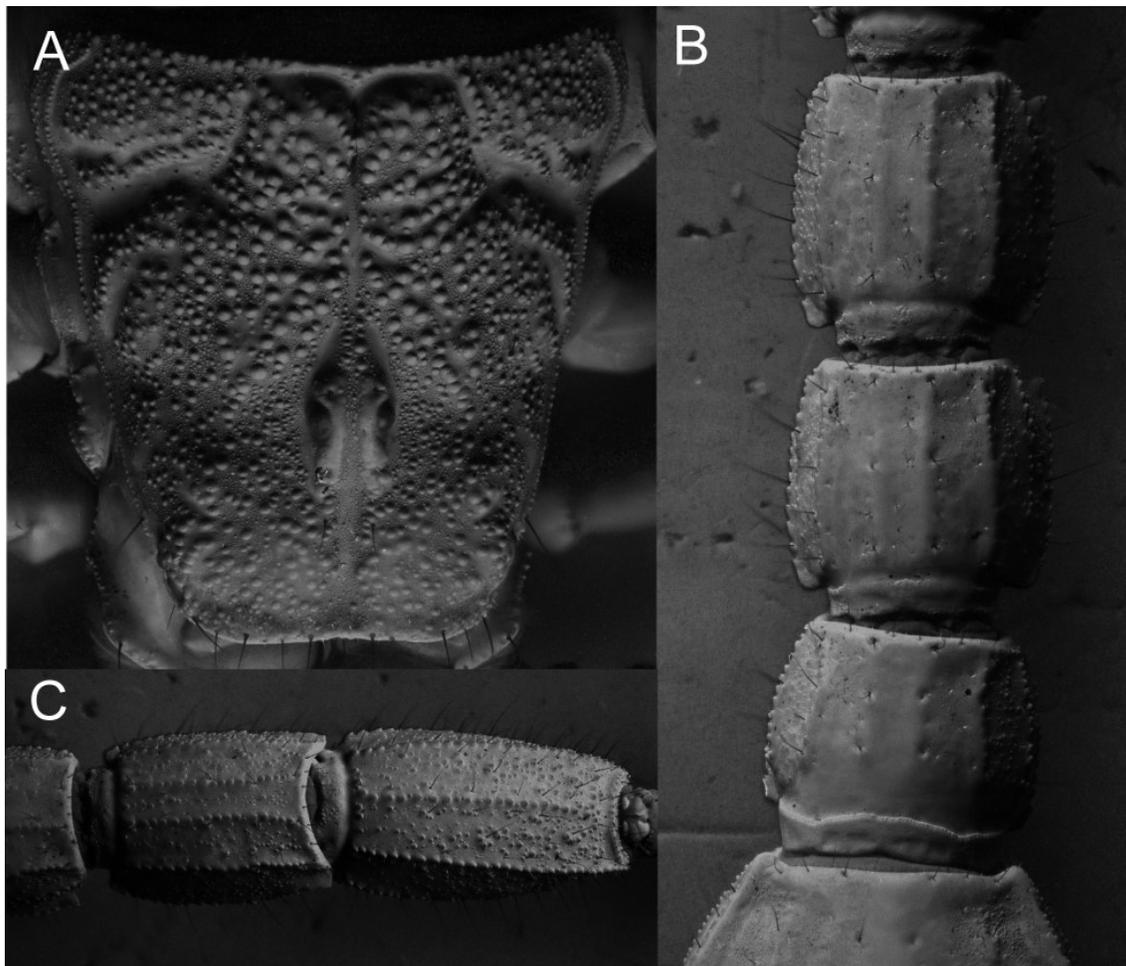


Figura 20. *Mesomexovis* aff. *occidentalis* (Hoffman, 1931) ejemplar proveniente de la localidad de Lagartero, Oaxaca. (A) Vista dorsal caparazón ♀. (B) Vista ventral de los segmentos 1-3 del metasoma ♀. (C) Vista ventral de los segmentos 4-5 del metasoma ♀.

Este clado presenta una distribución bien delimitada entre los límites con el estado de Guerrero y el istmo de Tehuantepec. Estos especímenes se caracterizaron por presentar pigmentación tanto en el caparazón como en el mesosoma más densa y oscura comparado con los ejemplares de los otros clados. Los dedos de la quela del pedipalpo presentan una pigmentación intensa y el manus desprovisto de pigmento, exceptuando por los juveniles. Además de tener las quillas ventrolaterales del metasoma de lisas a granuladas en los segmentos uno a tres, las quillas ventrosubmedias del segmento uno obsoletas, lisas en el segmento dos y de lisas a granulares en el segmento tres (Figura 20).

7.1.6 Clado Miahuatlán y Mitla (*M. oaxaca*)

Sissom & Santibáñez-López (2010) describieron a *M. oaxaca* con una distribución desde el valle central de Oaxaca, el istmo de Tehuantepec y hasta la costa de Chiapas. Sin embargo, los paratipos provenientes de Tehuantepec, estudiados aquí, se relacionaron más cercanamente con las poblaciones de *M. occidentalis* en casi todos los análisis, lo anterior pone en duda la delimitación y definición de *M. oaxaca*. Aunque las poblaciones de Nizanda, el Marquez y Tehuantepec presentan gran semejanza a *M. oaxaca* del valle central, existen varias diferencias en especial en el conteo de sedas. A pesar de que Sissom & Santibáñez-López (2010) mencionaron la importancia de la sedación para la taxonomía del grupo, la variación en el conteo de sedas que registraron solo fue para el valle de Oaxaca y exceptuando por el metasoma, los conteos de las sedas en pedipalpos son limitados y poco informativos ya que toman en cuenta unas pocas carinas de la patela y del fémur. Por lo anterior es importante realizar un estudio integral complementario al presente trabajo y que permita delimitar de forma más precisa la distribución de esta especie.

7.1.7 Clado Nizanda, Marquez y Tehuantepec.

Las poblaciones de Nizanda, El Marquez y Tehuantepec en Oaxaca forman un clado que se recuperó de forma general en la mayoría de los análisis realizados, este clado presento valores de 74 y 84 para RBS y remuestreo simétrico respectivamente. Como se mencionó, estas poblaciones son muy semejantes a las poblaciones de *M. oaxaca* encontradas en el valle de Oaxaca, sin embargo, presentan diferencias notables en el conteo de macrosedas, además de tener pinzas comparativamente más estilizadas que las especies del valle de Oaxaca, y presentar las carinas ventrosubmedias del metasoma ligeramente más desarrolladas.

7.2 Sobre los Sistemas de Caracteres Empleados

Solo dos clados fueron recuperados en todos los análisis: “Chamela y Coquimatlán” y “Miahuatlán y Mitla”; como se observa en la Figura 15 estos clados fueron claramente discernibles bajo los dos sistemas de caracteres (discreto y continuo) empleados en el presente trabajo, presentándose de forma constante en todos los cladogramas, en contraste los demás grupos se presentaron intermitentemente en los diferentes análisis dependiendo de la matriz de datos utilizada. Para los clados “Copala, Acapulco y Ometepepec” y “Barra de Cruz, Lagartero, Huatulco y Puerto Escondido” la señal filogenética se pierde cuando se emplean únicamente el juego de datos cualitativos indicando que la mayor parte de las sinapomorfias que agrupan a las poblaciones para ambos clados se ubican en la matriz de datos cuantitativos. En el caso de los clados “Zihuatanejo y Colola”, “Tehuantepec, Nizanda y Marquez” y “Juchatengo” la matriz de datos cuantitativos y sus diferentes tratamientos resultaron poco informativos recuperando estos grupos en uno o dos tratamientos (Figura 15).

Las relaciones con mayor sentido biológico que presentan los clados se presentan en el análisis de evidencia total usando los datos originales y pesos implicados indicando que, aunque los clados se encuentran definidos ya sea por uno u otro juego de datos, las relaciones que presentan entre ellos se resuelven a través de ambas matrices.

Como se observa en diversos estudios cladísticos (Soleglad & Sissom 2001; Prendini *et al.*, 2003; Santibáñez-López *et al.*, 2014) los sistemas de caracteres usados son generalmente discretos (cualitativos), esto se debe a que sistemas continuos son generalmente difíciles de codificar, sin embargo, como Haradon (1983; 1984a; 1984b; 1985), Ojanguren & Ramírez (2009), Prendini & Esposito (2010), Mattoni *et. al.* (2012) entre otros han demostrado, la información filogenética que contienen estos sistemas de caracteres puede ser invaluablemente útil.

Como González-Santillán (2013) y González-Santillán & Prendini (2015) demostraron la mayor parte de las sinapomorfias morfológicas presentes para el género *Mesomexovis* son de naturaleza cuantitativa. En el presente trabajo más de la mitad de los taxa recuperados se presentaron en los análisis de los de datos cuantitativos.

7.3 Perdida de Información por Discretización y Estandarización

Como se mencionó anteriormente los análisis realizados con la matriz de datos discretizados mostro en general los valores de soporte más bajos para cada juego de datos (Cuadro 3),

mostrando al complejo *occidentalis* como polifilético en la mayoría de los análisis realizados con este tratamiento (Anexo 4 Figuras A3 y A6). Tal como sugiere Goloboff (2006) la señal filogenética se ve limitada por la categorización tajante de los datos continuos, al discretizar los datos en una matriz binaria se presenta el problema de que es posible asignar estados diferentes a valores del carácter que no resultan realmente significativos, o en el caso contrario asignar el mismo estado a valores que presentan diferencias significativas (Farris, 1990; Goloboff, 2006) lo cual puede explicar el hecho de la pérdida de parte de la información filogenética en los análisis realizados.

Para los análisis independientes de datos cuantitativos con pesos implicados los mejores valores de soporte se obtuvieron con la estandarización de los datos, en los análisis de evidencia total los análisis con este tratamiento resultaron ser los segundos óptimos (Cuadro 3). En estudios previos enfocados en la subfamilia Syntropinae (González-Santillán, 2013; González-Santillán & Prendini, 2013; González Santillán & Prendini, 2015) la estandarización de los datos continuos permitió reducir el rango de variación presente en la subfamilia escalándolo a valores más sencillos de comparar. En el presente trabajo sin embargo la estandarización de los datos continuos no resultó ser la mejor opción para su análisis, esto debido a que la variación existente en el complejo *M. occidentalis* es evidentemente menor a la que presenta la subfamilia Syntropinae. El escalado de los datos continuos provocó pérdida de parte de la señal filogenética al reducir la variación existente, esto queda en evidencia al analizar las topologías obtenidas bajo este tratamiento (Anexo 4 Figuras A4 y A7), aunque en general presentaron valores de soporte altos estas topologías no son capaces de explicar los datos biológicos.

8. Conclusiones

El presente trabajo representa el primer análisis filogenético de las poblaciones del complejo *M. occidentalis*, particularmente utilizando evidencia morfológica, con el fin de conocer sus relaciones y que en el futuro se puedan delimitar las especies que lo conforman.

El complejo *occidentalis* se compone de siete grupos discernibles morfológicamente. Los posibles linajes sugeridos por Sissom (1989) y González-Santillán (2013) se presentan como nodos independientes de la población tipo de *M. occidentalis* (Acapulco).

Es necesario hacer una revisión detallada de las poblaciones de *M. oaxaca*, como se observó en la mayor parte de los análisis realizados las poblaciones que se ubican en el istmo de Tehuantepec se relacionan en su mayor parte con las de *M. occidentalis* que se encuentran en

esta zona, lo cual sugiere que *M. oaxaca* en realidad se encuentra formada por más de una especie.

Hace falta un mayor esfuerzo de muestreo para poder delimitar espacialmente las poblaciones, así como estudios moleculares que, en conjunto con los datos morfológicos, permitan vislumbrar con mayor claridad la estructura y relaciones entre las posibles especies que componen el complejo.

En relación con los diferentes tratamientos realizados, la discretización de los datos continuos efectivamente conlleva a la pérdida de la señal filogenética al no poder hacer una distinción entre datos estadísticamente significativos al categorizar la distribución de los datos. Para la estandarización de datos, si bien ayuda a analizar matrices con gran variación en grupos con poca variación al escalar los datos se pierde gran parte de la información que se encuentra en los detalles.

9. Referencias

- Archie, J. (1985). Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Systematic Zoology*, 34: 326–345.
- Babu, K. S. (1965). Anatomy of the central nervous system of arachnids. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 82:1–154
- Bremer, K. (1994). Branch Support and Tree Stability. *Cladistics*, 10: 295–304.
- Brothers, D. J. (1999). Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 233-250.
- Brownell, P. & Polis, G. A. (2001). *Scorpion biology and research*. New York: Oxford University Press.
- Carrera, P. C., Mattoni, C. I., Peretti, A. V. (2009). Chelicerae as male grasping organs in scorpions: sexual dimorphism and associated behavior. *Zoology*, 112(5): 332-350.
- Coddington, J. A., Giribet, G., Harvey, M. S., Prendini, L. & Walter, D. E. (2004). Arachnida. *En: Cracraft, J. & Donoghe, M. J. (eds.). Assembling the Tree of Life* (pp 296-318). Oxford University Press
- Cranston, P. & Humphries, C. (1988). Cladistics and computers: A chironomid conundrum? *Cladistics*, 4: 72-92.
- Crisp, M. D. & Weston, P. H. (1987). Cladistics and legume systematics, with an analysis of Bossiaeeae, Brongniartieae and Mirbelieae (Papilionoideae, Leguminosae). *En: Stirton, C. H. (ed.). Advances in legume systematics part 3* (pp 65–130). Surrey: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Crowe, T. (1994). Morphometrics, phylogenetic models and cladistics: Means to an end or much to do about nothing? *Cladistics*, 10: 77-84.
- dePinna, M. G. G. (1991). Concepts and test of Homology in the Cladistic Paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.
- Díaz-Nájera, A. (1964). Alacranes de la República Mexicana: Identificación de ejemplares capturados en 235 localidades. *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales*, 24: 15-30.

- Díaz-Nájera, A. (1975). Lista y datos de distribución geográfica de los alacranes de México. *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales*, 35:1-36.
- Disotell, T. (1994). Generic level relationships of the Papionini (Cercopithecoidea). *American Journal of Physical Anthropology*, 94: 47-57.
- Farris J. S. (1969). A Successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18: 374-385.
- Farris J. S. (1982) Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology*, 31: 413-444.
- Farris J. S. (1983) The logical basis of phylogenetic analysis. *En: Platnick, N. & Funk V. (eds.). Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society* (pp. 7-36). Advances in Cladistics 2. New York: Columbia University Press.
- Farris J. S. (1990). Phenetics in camouflage. *Cladistics*, 6: 91–100.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D., Wheeler, W. C. & Babbitt, C. (2002). Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics*, 18: 5–70.
- Giribet, G. (2010). A new dimension in combining data? The use of morphology and phylogenomic data in metazoan systematics. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 91: 11–19
- Giribet, G. (2015). Morphology should not be forgotten in the era of genomics-a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger*, 256: 96-103
- Goldman, N. (1988). Methods of discrete coding of morphological characters for numerical analysis. *Cladistics*, 4: 59–71.
- González-Santillán, E. (2001). *Catálogo de escorpiones de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN)*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- González-Santillán, E. (2004a). Diversidad, taxonomía y hábitat de alacranes. *En: García-Aldrete A. N. & Ayala R. (eds.) Artrópodos de Chamela* (pp. 25-35). México: Instituto de Biología, UNAM.
- González-Santillán, E. (2004b). *Escorpiofauna del Estado de México*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

- González-Santillán, E. & Prendini, L. (2013). Redefinition and generic revision of the North American vaejovoid scorpion subfamily Syntropinae Kraepelin, 1905, with descriptions of six new genera. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 382: 1–71.
- González-Santillán, E. & Prendini, L. (2015). Phylogeny of the North American vaejovoid scorpion subfamily Syntropinae Kraepelin, 1905, based on morphology, mitochondrial and nuclear DNA. *Cladistics*, 31: 341–405.
- González-Santillán, E. & Álvarez-Padilla, F. (2015). The male of *Megacormus granosus* (Gervais, 1844) with comments on its hemispermaphore (Scorpiones, Euscorpidae). *Zookeys*, 504: 75-91.
- Griswold, C. E., Coddington, J. A., Platnick, N. I. & Forster, R. R. (1999). Towards a Phylogeny of Entelegyne spiders (Araneae, Araneomorphae, Entelegynae). *Journal of Arachnology*, 27: 53-63.
- Goloboff, P. A. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83–91.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K. C. (2003). T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation available from the authors and at www.zmuc.dk/public/phylogeny
- Goloboff, P. A., Mattoni, C. A. & Quinteros, A. S. (2006). Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22: 1–13.
- Goloboff, P. A., Carpenter, J. M., Arias, J. S. & Miranda-Esquivel, D. R. (2008). Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24: 758-773.
- Goloboff, P. A., Torres, A., & Arias, J. S. (2017). Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. *Cladistics*, 34(4): 407-437.
- Haradon, R. M. (1983). *Smeringurus*, a new subgenus of *Paruroctonus* Werner (Scorpiones, Vaejovidae). *Journal of Arachnology*, 11(2): 251–270.
- Haradon, R. M. (1984a). New and redefined species belonging to the *Paruroctonus baergi* group (Scorpiones, Vaejovidae). *Journal of Arachnology*, 12(2): 205–221.

- Haradon, R. M. (1984b). New and redefined species belonging to the *Paruroctonus borregoensis* group (Scorpiones, Vaejovidae). *Journal of Arachnology*, 12(3): 317-339.
- Haradon, R. M. (1985). New groups and species belonging to the nominate subgenus *Paruroctonus* (Scorpiones, Vaejovidae). *Journal of Arachnology*, 13(1): 19-42.
- Hennig W. (1965). Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*, 10(1): 97-116.
- Hillis, D. M. & Wiens, J. J. (2000). Molecules versus Morphology in Systematics: Conflicts Artifacts and Misconceptions. *En: Wiens, J. J. (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data* (pp. 1-19). Washington D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Hillis, D. M. (1987). Molecular versus morphological approaches to Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 23-42.
- Hillis, D. M. (1994). Homology in Molecular Biology. *En: Hall, B. K. (ed.). Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology* (pp. 339-368). San Diego, CA: Academic Press.
- Hjelle, J. T. (1990). Anatomy and Morphology. *En: Polis, G. A. (ed.). The Biology of Scorpions* (pp. 9-63). Stanford, CA: Stanford University Press.
- Hoffmann, C. C. (1931). Monografías para la entomología médica de México. Monografía Núm. 2, Los escorpiones de México. Primera parte: Diplocentridae, Chactidae, Vaejovidae. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México*, 2: 291-408.
- Hoffmann, C. C. (1932). Monografías para la entomología médica de México. Monografía Núm. 2, Los escorpiones de México. Segunda parte: Buthidae. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México*, 3: 243-282; 4: 283-361.
- Horn, A. C. M. & Achaval, M. (2002). The gross anatomy of the nervous system of *Bothriurus bonariensis* (L. C. Koch, 1842) (Scorpiones, Bothriuridae). *Brazilian Journal of Biology*, 62(2): 253-262.
- Höralandl, E. & Stuessy, T. F. (2010). Paraphyletic Groups as Natural Units of Biological Classification. *Taxon*, 59(6): 1641-1653.
- Hughes, G. B. (2011). Morphological analysis of montane scorpions of the genus *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) in Arizona with revised diagnoses and description of a new species. *Journal of Arachnology*, 39: 420–438.

- Janion-Scheeper, C., Measey, J., Braschler, B., Chown, S. L., Coetzee, L., Colville, J. F., Dames, J., Davies, A. B., Davies, S.J., Davis, A. L. V., Dippenaar-Schoeman, A. S., Duffy G. A., Fourie D., Griffiths C., Haddad C. R., Hamer M., Herbert D. G., Hugo-Coetzee E. A., Jacobs A., Jacobs K., van Rensburg C. J., Lamani S., Lotz L. N., Louw S., Lyle R., Malan A. P., Marais M., Neethling J. A., Nxele T. C., Plisko D.J., Prendini L., Rink A. N., Swart A., Theron P., Truter M., Ueckermann E., Uys V. M., Villet M. H., Willows-Munro S., Wilson J. R. U. (2015). Soil biota in a megadiverse country: Current knowledge and future research directions in South Africa. *Pedobiology - International Journal of Soil Biology*, 59(3): 129-174.
- Jenner, R. A. (2004). Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology*, 53: 333–342.
- Legg, D. A., Sutton, M. D., Edgecombe, G. D. (2013). Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. *Nature Communications*, 4(2485): 1-7.
- Levy, G. (2007). The first troglobite scorpion from Israel and a new chactoid family (Arachnida: Scorpiones). *Zoology in the Middle East*, 40(1): 91-96.
- Lopardo, L., Giribet, G. & Hormiga, G. (2011). Morphology to the rescue: molecular data and the signal of morphological characters in combined phylogenetic analyses—a case study from mysmenid spiders (Araneae, Mysmenidae), with comments on the evolution of web architecture. *Cladistics*, 27(3): 278-330.
- Lourenço, W. R., & Cuellar, O. (1995). Scorpions, Scorpionism, Life History Strategies and Parthenogenesis. *Journal of Venomous Animals and Toxins*, 1(2): 51-62.
- Lourenço, W. R. & Sissom, W. D. (2000). Scorpiones. *En: Llorente, B., González E. & Papavero N. (eds.). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento* (pp. 115-135). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mattoni, C. I., Ochoa, J. A., Ojanguren, A. A. & Prendini, L. (2011). *Orobothriurus* (Scorpiones: Bothriuridae) phylogeny, Andean biogeography, and the relative importance of genitalic and somatic characters. *Zoologica Scripta*, 41(2): 160-176.
- Mickevich, M. & Johnson, M. (1976). Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. *Systematic Zoology*, 25: 260–270.

- Nelson, G. (1989). Species and Taxa: Systematics and Evolution. *En*: Otte, D. & Endler, J. A. (eds.). Speciation and its Consequences (pp. 60-81). Sunderland: Sinauer Associates.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. (1993) On Outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- Ochoa J. A., Ojanguren, A. A., Mattoni, C. I. & Prendini, L. (2011). Systematic revision of the Andean scorpion genus *Orobothriurus* Maury, 1976 (Bothriuridae), with discussion of the altitude record for scorpions. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 359: 1–90.
- Owen, R. (1848). *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. London: John van Voorst.
- Ojanguren, A. A., Mattoni, C. I., Ochoa, J. A., Ramírez, M. J., Ceccarelli, F. S. & Prendini, L. (2015). Phylogeny, species delimitation and convergence in the South American bothriurid scorpion genus *Brachistosternus* Pocock 1893: Integrating morphology, nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94: 159-170.
- Paśnik, G. & Weiner, W. M. (2017). First phylogenetic analysis of the tribe Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) inferred from morphological data, with implications for generic classification. *Organisms Diversity & Evolution*, 17(3): 619-631.
- Penny, D. & Hendy, M. (1985). Testing methods of evolutionary tree construction. *Cladistics*, 1: 266-278.
- Polis, G. A. (1990a). *The Biology of Scorpions*. Stanford, CA: Stanford University Press.
- Polis, G. A. (1990b). Introduction. *En*: Polis, G. A. (Ed.). *The Biology of Scorpions* (pp. 1-8). Stanford, CA: Stanford University Press.
- Polis, G. A. (1990c). Ecology. *En*: Polis G. A. (Ed.). *The Biology of Scorpions* (pp. 247-293). Stanford, CA: Stanford University Press.
- Polis, G. A. & Sissom, W. D. (1990). Life history. *En*: Polis G.A. (Ed.). *The Biology of Scorpions* (pp. 161-223). Stanford, CA: Stanford University Press.
- Ponce-Saavedra, J. (2005). Insectos y Arácnidos. *En*: Villaseñor, G. L. E. (Ed.). *La biodiversidad en Michoacán: estudio de Estado* (pp. 90-94). Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, Secretaria de Urbanismo y Medio Ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo.

- Prendini, L. (2000). Phylogeny and Classification of the Superfamily Scorpionoidea Latreille, 1802 (Chelicerata, Scorpiones): An Exemplar Approach. *Cladistics*, 16:1-78.
- Prendini, L. (2001a). Substratum specialization and speciation in southern African scorpions: The Effect Hypothesis revised. *En: Fet, V. & Selden, P. A. (Eds.). Scorpions 2001 In Memoriam Gary A. Polis* (pp. 113-139). British Arachnological Society.
- Prendini, L. (2001b). Two new species of *Hadogenes* (Scorpiones, Ischnuridae) from South Africa, with a redescription of *Hadogenes bicolor* and a discussion on the phylogenetic position of *Hadogenes*. *Journal of Arachnology*, 29: 146–172.
- Prendini, L. & Wheeler, W. C. (2005). Scorpion higher phylogeny and classification, taxonomic anarchy, and standards for peer review in online publishing. *Cladistics*, 21: 446–494.
- Prendini, L., Francke, O. F. & Vignoli V. (2010). Troglomorphism, trichobothriotaxy and typhlochactid phylogeny (Scorpiones, Chactoidea): more evidence that troglobitism is not an evolutionary dead-end, *Cladistics*, 26: 117–142.
- Pyron, R. A. (2011). Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology*, 60: 466–481.
- Rae T. (1998). The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics*, 14: 221–228.
- Rein-Ove, J. (2017). Scorpion Files. Trondheim. Norwegian University of Science and Technology. Available online: <http://www.ntnu.no/ub/scorpion-files> (consultado el 2 abril de 2017).
- Richter, S. & Wirkner, C. S. (2014). A research program for Evolutionary Morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 52: 338–350.
- Rota-Stabelli, O., Campbell, L., Brinkmann, H., Edgecombe, G. D., Longhorn, S. J., Peterson, K. J., Pisani, D., Philippe, H. & Telford, M. J. (2011). A congruent solution to arthropod phylogeny: phylogenomics, microRNAs and morphology support monophyletic Mandibulata. *Proceedings of the Royal Society B Biological Science*, 278:298–306.
- Santibáñez-López, C. E., Francke, O. F. & Prendini, L. (2014). Phylogeny of the North American scorpion genus *Diplocentrus* Peters, 1861 (Scorpiones: Diplocentridae) based on morphology, nuclear and mitochondrial DNA. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 72 (3): 257 – 279.

- Santibáñez-López, C. E., Francke, O. F., Ureta, C., & Possani, L. D. (2016). Scorpions from Mexico: From Species Diversity to Venom Complexity. *Toxins*, 8(1): 2.
- Schols, P., Dhondt, C., Geuten, K., Merckx, V., Janssens, S. & Smets, E., (2004). MorphoCode: coding quantitative data for phylogenetic analysis. *Phyloinformatics*, 1: 4.
- Sharkey, M. (1989). A hypothesis-independent method of character weighting. *Cladistics* 5: 63-86
- Sharma, P.P., Kaluziak, S. T., Pérez-Porro, A. R., González, V. L., Hormiga, G., Wheeler, W. C. & Giribet, G. (2014). Phylogenomic Interrogation of Arachnida Reveals Systemic Conflicts in Phylogenetic Signal. *Molecular Biology and Evolution*, 31: 2963-2948.
- Sharma, P. P., Fernández, R., Esposito, L. A., González-Santillán, E. & Monod, L. (2015). Phylogenomic resolution of scorpions reveals multilevel discordance with morphological phylogenetic signal. *Proceedings of the Royal Society B*, 282: 20142953.
- Shultz, J. W. (2007). A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological journal of the Linnean Society*, 150: 221-265.
- Shultz, J. W. (1990). Evolutionary Morphology and Phylogeny of Arachnida. *Cladistics*, 6: 1-38.
- Shultz, J. W. (1998). Phylogeny of Opiliones (Arachnida): an assessment of the Cyphopalpatores concept. *Journal of Arachnology*, 26(3): 257–272.
- Sissom, W. D. & Francke, O. E. (1985). Redescriptions of some poorly known species of the *nitidulus* group of the genus *Vaejovis* (Scorpiones, Vaejovidae). *Journal of Arachnology*, 13(2): 243-266.
- Sissom, W. D. (1989). Redescription of *Vaejovis occidentalis* Hoffmann with a revised diagnosis for *Vaejovis subcristatus* Pocock (Scorpiones: Vaejovidae). *Revue Arachnologique*, 8: 179-187.
- Sissom, W. D. (1990). Systematics, Biogeography, and Paleontology. *En: Polis G.A. (Ed.). The Biology of Scorpions* (pp. 64-160). Stanford, CA: Stanford University Press.
- Sissom, W. D., Polis, G. A., Watt, D. D., (1990). Field and Laboratory Methods. *En: Polis G.A. (Ed.). The Biology of Scorpions* (pp. 445-461). Stanford, CA: Stanford University Press.
- Sissom, W. D. (2000). Family Vaejovidae. *En: Fet, V., Sissom, W. D., Lowe, G. & Braunwalder, M. E. (Eds.). Catalog of the Scorpions of the World (1758-1998)* (pp. 503-553). New York: The New York Entomological Society.

- Soleglad, M. E. & Fet, V. (2003). High-level systematics and phylogeny of the extant scorpions (Scorpiones: Orthosterni). *Euscorpius*, 11: 1-175
- Soleglad, M. E., Fet, V., (2008). Contributions to scorpion systematics III. Subfamilies Smeringurinae and Syntropinae (Scorpiones: Vaejovidae). *Euscorpius*, 71: 1–115.
- Soleglad, M. E. & Sissom, W. D. (2001). Phylogeny of the family Euscorpiidae Laurie, 1896: a major revision. *En: Fet V. & Selden P. A. (eds.) Scorpions 2001. In memoriam Gary A. Polis* (pp 25-111). British Arachnological Society.
- Soleglad, M.E. (1973). Scorpions of the *Mexicanus* Group of the Genus *Vejovis* (Scorpionida, Vaejovidae). *The Wasmann Journal of Biology*, 31: 351–373.
- Stockmann, R. & Ythier E. (2010). *Scorpions of the World*. France: N.A.P. Editions.
- Stockwell, S. A. (1992). Systematic observations on North American Scorpionida with a key and checklist of the families and genera. *Journal of Medical Entomology*, 29: 407–422.
- Stockwell, S. A. (1989). *Revision of the phylogeny and higher classification of scorpions (Chelicerata)*. Ph.D. thesis, University of California, Berkeley.
- Thiele, K. (1993). The Holy Grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9: 275–304.
- Towler, W. I., Ponce-Saavedra, J., Gantenbein, B. & Fet, V. (2001). Mitochondrial DNA reveals a Divergent Phylogeny in Tropical Centruroides (Scorpiones: Buthidae) from Mexico. *Biogeographica*, 77(4): 157-172.
- Vachon, M. (1963). De l'utilité, en systématique, d'une nomenclature des dents des chélicères chez les Scorpions. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 35: 161-166.
- Vignoli, V. & Prendini, L. (2009). Systematic Revision of the Troglomorphic North American scorpions Family Typhlochactidae (Scorpiones: Chactoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 326: 1–94.
- Villaseñor, G. L. E. (2005). *La biodiversidad en Michoacán: estudio de Estado. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad*. Secretaria de Urbanismo y Medio Ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo.
- Vogt, L., Bartolomaeus, T. & Giribet, G., (2010). The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics*, 26: 301–325.

- Volschenk, E. S., Mattoni, C. I. & Prendini, L. (2008). Comparative anatomy of the mesosomal organs of scorpions (Chelicerata, Scorpiones), with implications for the phylogeny of the order. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154(4): 651-675.
- Vrba, E. S. (1980). Evolution, species and fossils: How does life evolve? *South Africa Journal of Science*, 76(2): 61-84.
- Warburg, M. R. (2010). Reproductive System of Female Scorpion: A Partial Review. *The Anatomical Record*, 293(10): 1738-1754.
- Wheeler, W. C. & Hayashi, C. Y. (1998). The phylogeny of the extant chelicerate orders. *Cladistics*, 14: 173-192
- Wiens, J. J. (2000a). Preface. *En: Wiens J. J. (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data* (pp ix-x). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Wiens J. J. (2000b). Coding morphological variation for phylogenetic analysis: Polymorphism and interspecific variation in higher taxa. *En: Wiens J. J. (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data* (pp i115-145). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Wiens, J. J. (2004). The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology*, 53: 653-661
- Williams, S. C., (1986). A new species of *Vaejovis* from Jalisco, Mexico (Scorpiones: Vaejovidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 62(4): 355-358.
- Williams, S. C. (1987). Scorpion bionomics. *Annual Review of Entomology*, 32: 275-295.
- Williams, S. C. (1970a). New scorpions belonging to the *eusthenura* group of *Vejovis* from Baja California, Mexico (Scorpionida: Vejovidae). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 37(4): 395-417.
- Williams, S. C. (1970b). A new species of scorpion belonging to the *pumilis* group of the genus *Vejovis* (Scorpionida, Vejovidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 46: 181-183.
- Williams, S. C. (1971). New and little-known scorpions belonging to the *punctipalpi* group of the genus *Vaejovis* from Baja California, Mexico, and adjacent area (Scorpionida, Vaejovidae). *Wasmann Journal of Biology*, 29: 37-63.
- Williams, S. C. (1980). Scorpions of Baja California, Mexico, and adjacent islands. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 132: 1-127.

- Yahia, N. & Sissom, W.D. (1996) Studies on the systematics and distribution of the scorpion *Vaejovis bilineatus* Pocock (Vaejovidae). *Journal of Arachnology*, 24: 81–88.
- Yellamma K., Subhashini K., Mohan P. M. & Babu K. S. (1982). Microanatomy of the 7th Abdominal-Ganglion and it's Peripheral-Nerves in the scorpion *Heterometrus fulvipes*. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences – Animal Sciences*, 91(3): 225-234.
- Ziegler, A., Faber, C., Mueller, S. & Bartolomaeus, T., (2008). Systematic comparison and reconstruction of sea urchin (Echinoidea) internal anatomy: a novel approach using magnetic resonance imaging. *Biomed Central Biology*, 6: 33.
- Ziegler, A. & Menze, B. H. (2013). Accelerated acquisition, visualization, and analysis of zoo-anatomical data. pp. 233–260. *En: Zander, J., Mosterman, P.J. (Eds.). Computation for Humanity: Information Technology to Advance Society*. Boca Raton: CRC Press.
- Ziegler, A. (2012). Broad application of non-invasive imaging techniques to echinoids and other echinoderm taxa. *Zoosymposia*, 7: 53–70.

Anexo 1. Material Examinado

Grupo externo

***Mesomexovis atenango* (Francke & González-Santillán, 2006): MÉXICO: Guerrero:** Municipio de Tepecoacuilco de Trujano: Cerro de la Coronilla 18.01628° -99.52875°, 855 m, T. López, C. Quijano, A. Valdez, x.2009, (CNAN).

***Mesomexovis subcristatus* (Pocock, 1898): MÉXICO: Oaxaca:** Municipio San Juan Atepec: Rio Grande 17.43195° -96.57108°, 1327 m, O. Francke, A. Quijano, C. Santibáñez-López, 3.vii.2008, (CNAN).

***Mesomexovis spadix* (Hoffmann, 1931): MÉXICO: Guanajuato:** Municipio San Miguel de Allende: El Charco del Ingenio 20°55'21.07" -100°43'36.86", 2033 m, E. González, O. Delgado, A. Galán, A. Lira, J. López, L. Escobedo, J. M. Ruíz, 17.vii.2015, (ITESI).

***Mesomexovis punctatus* (Karsch, 1879): MÉXICO: Estado de México:** Municipio de Otumba: Santiago Tolman, Cerro Gordo, S. Reynaud, E. González, 26.ix.2002, (CNAN).

***Mesomexovis variegatus* (Pocock, 1898): MÉXICO: Guerrero:** Municipio de Tepecoacuilco de Trujano: Cerro de la Coronilla 18.01628° -99.52875, T. López, C. Quijano, A. Valdez, vii.2009, (CNAN).

Grupo interno

Holotipos

***Mesomexovis occidentalis* (Hoffmann 1931): MEXICO: Guerrero:** Municipio de Acapulco: Acapulco, C. Hoffmann, 1931, 1 ♀ (AMNH).

Paratipos

***Mesomexovis oaxaca* (Santibáñez-López & Sissom, 2010): MÉXICO: Oaxaca:** Municipio de Santo Domingo Tehuantepec: 8 mi. al oeste de Tehuantepec 16° 13.2' -95° 13.2', J. & W. Ivie, 29.viii.1966, 2 ♀ (CAS).

***Mesomexovis occidentalis* (Hoffmann 1931): MÉXICO: Guerrero:** Municipio de Acapulco: Acapulco, C. Hoffmann, 1931, 2 ♀ (AMNH).

Otro material revisado

***Mesomexovis oaxaca* (Santibáñez-López & Sissom, 2010): MÉXICO: Oaxaca:** Municipio de Miahuatlán de Porfirio Díaz: 4 km al este de Miahuatlán 16°19.5040' -96°32.4600', 1638 m, O. Francke, G. Villegas, H. Montaña, 10.v.2006, (CNAN); Municipio San Pablo Villa de Mitla, 5 mi. Al NE de Mitla ca. 6800'–1200, M. R. Borgent, G. Sluder, N. Bucknall, 27.viii.1963, (CAFC-UNAM).

***Mesomexovis occidentalis* (Hoffmann 1931): MÉXICO: Jalisco:** Municipio de La Huerta; Estación de Biología Chamela 19°30'14.5" -105°2'16.5", G. Montiel, R. Paredes, D. Barrales, G. Contreras, 2.x.2010 (CNAN); J. López, E. González, 30.iii.2015 (CAFC-UNAM); **Colima:** Municipio de Coquimatlán: Parque Ecológico "El Palapo" 19°11'54.6" -103°54'50", 275 m, J. López, E. González, J. Valencia, 3.iv.2015 (CAFC-UNAM); **Michoacán:** Municipio de Aquila: Colola 18° 18.047' -103° 24.536, 42 m, O. Francke, J. Ponce, M. Villaseñor, A. Quijano A. Ballesteros, 19.v.2007 (CNAN); Faro de Bucerías, E. González, 13.iv.2002 (CNAN); **Guerrero:** Municipio de Zihuatanejo de Azueta: La Majahua 17° 47.831' -101° 44.652', 11 m, O. Francke, H. Montaña, A. Ballesteros, A. Valdez, 24.v.2006, (CNAN); Zihuatanejo, Col. Agua de Correa 17.64497° -101.51822°, 72 m, O. Francke, J. Ponce, H. Montaña, A. Quijano J. Baldazo, (CNAN); Municipio de Copala, Torre de microondas Fogos, 16.56754° -98.88754°, 139 m, O. Francke, H. Montaña, C. Santibáñez-López, A. Valdez, (CNAN); O. Francke, L. Escalante, H. Montaña, A. Ballesteros, 22.vii.2007, (CNAN/AMNH); O. Francke, H. Montaña, A. Ballesteros, 2.xi.2007, (CNAN); O. Francke, A. Quijano, C. Santibáñez-López, 29.vi.2008, (CNAN); Municipio de Acapulco:; Acapulco, Viveros El Huacan, La Poza, xii.1947, (CNAN); Mozumba, WLFC, 16.iii.1981, (CNAN); Municipio de Puerto Marqués: Cumbres de Llano Largo, WLFC, 14.ix.1981, (CNAN); 16°49.505' -99°49.999', 371 m, O. Francke, H. Montaña, A. Ballesteros, 19.vi.2007 (CAS); Municipio de La Unión, V. Quesada, 7.xii.2008, (CNAN); Municipio de Técpan de Galeana, Técpan, E. Mariña, 4.xii.1972 (CNAN); Municipio de Ometepepec, Ometepepec, SR, 6.x.1970 (CNAN); **Oaxaca:** Municipio de Santa María Colotepec: El Lagartero 15.73416° -96.67459°, 37 m, J. Mendoza, E. Hinojosa, S. Lonhorn y E. Goyair, 5.xii.2010, (CNAN); Municipio de Tepextla: Cahuitlan, D. Barrales, 4.ii.2011 (CNAN); Municipio de San Pedro Juchatengo: 3Km Oeste de San Pedro Juchatengo 16°21.824 -97°06.584, 845 m O. Francke, G. Villegas, H. Montaña, C. Santibáñez-López, A. Valdez, 27.vi.2006 (CNAN); Municipio de Asunción de Ixtaltepec: Nizanda 16.65840° -95.01086°, 100 m, R. Paredes, N. Burkett, 21.vii.2010 (CNAN); Municipio de Santiago

Pinotepa Nacional: 8Km al oeste de Mancuernas 16.37059° -98.18100°, 230 m, O. Francke, A. Quijano, C. Santibáñez-López, 30.v.2008 (CNAN); Municipio de Santo Domingo Tehuantepec: Presa Benito Juárez (Presa el Marquez), R. Paredes, 10.viii.2002 (CNAN); Santo Domingo Tehuantepec, Col. Emiliano Zapata 16.32036° -95.27899°, 80 m, A. Valdez, C. Santibáñez-López, R. Paredes, 16.ix.2009 (CNAN); T. M. Pérez, 17.v.1998 (CNAN); Municipio de Sta. María Huatulco: Parque Nacional Huatulco 15°46'19.7" -96°11'53.9", 29 m, E. González (CNAN); 19.x.1990 (CNAN); Municipio de San Pedro Mixtepec Distrito 22: Puerto Escondido Jardín Botánico de la UMAR, Km 244 carretera Puerto Escondido-Sola de Vega 15°54'54.96" -97°4'35.39", 120 m, E. González-Santillán, 7.iii.2015, (CAFC-UNAM); Puerto Escondido, J. Simate, 26.iv.1970, (CNAN); Municipio de Santiago Astata: Barra de la Cruz, F. Henry Carmona, vi.2005 (CNAN).

Anexo 2. Lista de Caracteres

Caracteres Cuantitativos. Del carácter 0 al 45 se hicieron conteos de macrosedas ubicadas sobre las carinas correspondientes. Del carácter 46 al 68 se tomaron medidas de longitud que incluyen largo, ancho o alto de las estructuras.

0. Metasoma, segmento I, carina dorsolateral.
1. Metasoma, segmento II, carina dorsolateral.
2. Metasoma, segmento III, carina dorsolateral.
3. Metasoma, segmento IV, carina dorsolateral.
4. Metasoma, segmento V, carina dorsolateral.
5. Metasoma, segmento I, carina ventrolateral.
6. Metasoma, segmento II, carina ventrolateral.
7. Metasoma, segmento III, carina ventrolateral.
8. Metasoma, segmento IV, carina ventrolateral.
9. Metasoma, segmento V, carina ventrolateral.
10. Metasoma, segmento I, carina ventrosubmedia.
11. Metasoma, segmento II, carina ventrosubmedia.
12. Metasoma, segmento III, carina ventrosubmedia.
13. Metasoma, segmento IV, carina ventrosubmedia.
14. Metasoma, segmento V, carina ventrosubmedia.
15. Metasoma, segmento V, carina lateromedia.
16. Metasoma, segmento II, superficie intercarinal ventral, conteo de macrosedas (accesorias).
17. Metasoma, segmento III, superficie intercarinal ventral, conteo de macrosedas (accesorias).
18. Metasoma, segmento IV, superficie intercarinal ventral, conteo de macrosedas (accesorias).
19. Telson, vesícula, carina ventrosubmedia.
20. Telson, vesícula, carina ventrolateral.

21. Telson, vesícula, carina lateroventral.
22. Telson, vesícula, carina laterodorsal.
23. Pedipalpo, quela, carinas dorsales prolateral, prolateral dorsal y dorsal prosubmedia.
24. Pedipalpo, quela, carinas dorsales media y dorsal retrosubmedia.
25. Pedipalpo, quela, carina dorsal retrosubmedia accesoria.
26. Pedipalpo, quela, carinas dorsales retrolateral y retrolateral dorsal.
27. Pedipalpo, quela, carinas retrolateral media y retrolateral ventrosubmedia.
28. Pedipalpo, quela, carina ventral media y ventral prosubmedia.
29. Pedipalpo, quela, carina ventral retrosubmedia y ventral retrolateral.
30. Pedipalpo, quela, carinas prolateral media y prolateral ventrosubmedia.
31. Pedipalpo, quela, carina ventral prolateral y prolateral ventral.
32. Pedipalpo, patela carina dorsal retrolateral.
33. Pedipalpo, patela, carina dorsal prolateral.
34. Pedipalpo, patela, carina prolateral media.
35. Pedipalpo, patela, carina prolateral ventral.
36. Pedipalpo, patela, carina ventral prolateral.
37. Pedipalpo, patela, carina ventral media.
38. Pedipalpo, patela, carina ventral retrolateral.
39. Pedipalpo, fémur, carina dorsal retrolateral.
40. Pedipalpo, fémur, carina dorsal prolateral.
41. Pedipalpo, fémur, carina prolateral ventrosubmedia.
42. Pedipalpo, fémur, carina prolateral ventral.
43. Pedipalpo, fémur, carina ventral prolateral.
44. Pedipalpo, fémur, carina ventral media.
45. Pedipalpo, fémur, carina retrolateral dorsosubmedia.
46. Caparazón, largo.
47. Caparazón, ancho anterior.

48. Caparazón, ancho posterior.
49. Pedipalpo, fémur, proporción ancho: largo.
50. Pedipalpo, patela, proporción ancho: largo.
51. Pedipalpo, quela (♀), proporción ancho: largo.
52. Pedipalpo, quela (♀), proporción ancho: alto.
53. Pedipalpo, quela (♂), proporción ancho: largo.
54. Pedipalpo, quela (♂), proporción ancho: alto.
55. Coxa II, largo.
56. Coxa IV, largo.
57. Esternón, largo.
58. Esternón, ancho anterior.
59. Esternón, ancho posterior.
60. Mesosoma, largo.
61. Metasoma, segmento I, proporción ancho: alto.
62. Metasoma, segmento I, proporción ancho: largo.
63. Metasoma, segmento II, proporción ancho: alto.
64. Metasoma, segmento II, proporción ancho: largo.
65. Metasoma, segmento III, proporción ancho: alto.
66. Metasoma, segmento III, proporción ancho: largo.
67. Metasoma, segmento IV, proporción ancho: alto.
68. Metasoma, segmento V, proporción ancho: largo.
69. Metasoma, segmento I, proporción ancho: alto.
70. Metasoma, segmento I, proporción ancho: largo.
71. Telson, vesícula, proporción ancho: alto.
72. Telson, vesícula, proporción ancho: largo.
73. Cuerpo, largo total.

Caracteres Cualitativos.

74. Color base del cuerpo: café (0); amarillo (1).

75. Quelíceros, margen anterior; pigmentación: no pigmentado (0); pigmentado (1).

76. Caparazón, área interocular, pigmentación: poco pigmentado (0); muy pigmentado (1).

77. Caparazón, superficie intercarinal superciliar, pigmentación: no pigmentado (0); pigmentado (1).

78. Pedipalpo, quela, pigmentación de los dedos: no pigmentados (0); pigmentados débilmente (1); fuertemente pigmentados (2).

79. Pedipalpo, quela, pigmentación de las carinas del manus: no pigmentadas (0); pigmentadas (1).

80. Pedipalpo, fémur, pigmentación de la superficie dorsal: solo en carinas (0); carinas y superficie intercarinal débilmente pigmentadas (1); carinas y superficie intercarinal fuertemente pigmentadas (2).

81. Pedipalpo, patela, pigmentación de la superficie dorsal: solo en carinas (0); carinas y superficie intercarinal débilmente pigmentadas (1); carinas y superficie intercarinal fuertemente pigmentadas (2).

82. Mesosoma, segmento VII, pigmentación de las carinas dorsolateral y lateromedia: convergen anteriormente (0); no convergen anteriormente (1).

83. Mesosoma, segmento VII, pigmentación de las carinas ventrolaterales: no pigmentado (0); pigmentado (1).

84. Mesosoma, segmento VII, pigmentación de la superficie intercarinal ventral: no pigmentado (0); pigmentado (1),

85. Metasoma, segmentos I–IV, pigmentación de las carinas ventrosubmedias y ventrolaterales: carinas y superficie intercarinal pigmentadas (0); finas líneas de pigmentación en carinas lisas o vestigiales y solo en los gránulos en carinas granuladas (1); líneas gruesas y fuertemente marcadas sobre todas las carinas (2).

86. Metasoma, segmento V, patrón de pigmentación ventral: pigmentación solo en gránulos y carinas (0); pigmentación en gránulos, carinas y espacios intercarinales (1).

87. Metasoma, segmento V, pigmentación de la carina latero media: fuertemente pigmentada (0); débilmente pigmentada (1).

88. Metasoma, segmento V, pigmentación alrededor de las macrosetas ventrales: no pigmentado (0); pigmentado (1).

89. Pedipalpo, quela (♂), forma: delgada (0); fusiforme (1); globosa (2).

90. Pedipalpo, quela (♀), forma: delgada (0); fusiforme (1); globosa (2).

91. Caparazón, área interocular, textura: lisa (0); mate (1); zapa crenulada (2); zapa granular (3).

92. Caparazón, textura del área interocular, distribución: superficie de los lóbulos posterior y anterior granular con áreas crenulares en medio de los lóbulos (0); granular irregular (1); superficie posterior de los lóbulos granular con áreas mate alrededor del tubérculo ocular (2); lóbulos y áreas alrededor del tubérculo ocular mate con áreas crenulares entre los lóbulos (3).

93. Caparazón, superficies: anterolateral, media lateral, posterolateral y posteromedial, textura: zapa crenular (0), zapa granulado (1).

94. Caparazón, textura de las superficies anterolateral, media lateral, posterolateral y posteromedial, distribución: gránulos dispersados distribuidos irregularmente (0); superficie densamente granulada irregularmente (1); lóbulos posteriores con gruesos gránulos y pequeños gránulos en las áreas laterales (2).

95. Pedipalpo, patela, tricobotria D, granulación asociada: ausente (0), uno o dos

gránulos asociados (1), gránulos dispuestos en una línea alrededor (2).

96. Pedipalpo, fémur, superficie dorsal, textura: mate (0); zapa densamente granulada (1); zapa con gránulos dispersos sobre superficie mate (2).

97. Metasoma, segmento I, textura del segmento, distribución: zapa con pequeños gránulos anteriormente y grandes gránulos en la parte posterior (0); mate al centro zapa lateralmente (1).

98. Metasoma, segmento II, textura del segmento, distribución: zapa con pequeños gránulos anteriormente y grandes gránulos en la parte posterior (0); mate al centro zapa lateralmente (1).

99. Metasoma, segmento III, textura del segmento, distribución: zapa con pequeños gránulos anteriormente y grandes gránulos en la parte posterior (0); mate al centro zapa lateralmente (1).

100. Metasoma, segmento IV, textura del segmento, distribución: zapa con pequeños gránulos anteriormente y grandes gránulos en la parte posterior (0); mate al centro zapa lateralmente (1).

101. Metasoma, segmento V, textura del segmento, distribución: zapa con pequeños gránulos anteriormente y grandes gránulos

en la parte posterior (0); mate al centro zapa lateralmente (1).

102. Metasoma, segmento VI, textura del segmento, distribución: zapa con pequeños gránulos anteriormente y grandes gránulos en la parte posterior (0); mate al centro zapa lateralmente (1).

103. Metasoma, segmento I, textura del segmento, distribución: superficie intercarinal densamente granulada de forma irregular (0); margen posterior con gruesos gránulos y superficie intercarinal finamente granulada (1).

104. Metasoma, segmento II, textura del segmento, distribución: superficie intercarinal densamente granulada de forma irregular (0); margen posterior con gruesos gránulos y superficie intercarinal finamente granulada (1).

105. Metasoma, segmento III, textura del segmento, distribución: superficie intercarinal densamente granulada de forma irregular (0); margen posterior con gruesos gránulos y superficie intercarinal finamente granulada (1).

106. Metasoma, segmento IV, textura del segmento, distribución: superficie intercarinal densamente granulada de forma irregular (0); margen posterior con gruesos gránulos y superficie intercarinal finamente granulada (1).

107. Metasoma, segmento V, textura del segmento, distribución: superficie intercarinal densamente granulada de forma irregular (0); margen posterior con gruesos gránulos y superficie intercarinal finamente granulada (1).

108. Metasoma, segmento VI, textura del segmento, distribución: superficie intercarinal densamente granulada de forma irregular (0); margen posterior con gruesos gránulos y superficie intercarinal finamente granulada (1).

109. Metasoma, segmento VII, superficie intercarinal, textura: mate (0); zapa con gránulos gruesos (1); zapa con finos gránulos (2); zapa crenulada (3).

110. Metasoma, segmento I, superficie intercarinal ventral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

111. Metasoma, segmento II, superficie intercarinal ventral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

112. Metasoma, segmento III, superficie intercarinal ventral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

113. Metasoma, segmento IV, superficie intercarinal ventral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

114. Metasoma, segmento V, superficie intercarinal ventral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

115. Metasoma, segmento I, superficie intercarinal lateral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

116. Metasoma, segmento II, superficie intercarinal lateral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

117. Metasoma, segmento III, superficie intercarinal lateral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

118. Metasoma, segmento IV, superficie intercarinal lateral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

119. Metasoma, segmento V, superficie intercarinal lateral, textura: liso (0); mate (1); zapa (2).

120. Telson, vesícula, superficie ventral, textura: lisa (0); crenular (1).

121. Pedipalpo, quela (♂), carinas: obsoletas (0); lisa costada (1); lisa elevada (2); granular (3).

122. Pedipalpo, quela (♀), carinas: obsoletas (0); lisa costada (1); lisa elevada (2); granular (3).

123. Pedipalpo, patela, carina dorsal retrolateral: lisa costada (1); lisa elevada (2); granular (3).

124. Mesosoma, segmento I, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

125. Mesosoma, segmento II, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

126. Mesosoma, segmento III, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

127. Mesosoma, segmento IV, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

128. Mesosoma, segmento V, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

129. Mesosoma, segmento VI, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

130. Mesosoma, segmento VII, carina dorsomedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

131. Mesosoma, segmento I, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

132. Mesosoma, segmento II, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

133. Mesosoma, segmento III, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

134. Mesosoma, segmento IV, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

135. Mesosoma, segmento V, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

136. Mesosoma, segmento VI, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

137. Mesosoma, segmento VII, carina dorsosubmedia: obsoleta (0); vestigial (1); lisa (2); granular (3).

138. Mesosoma, segmento VII, carinas lateromedia y dorsolateral: fusionadas en la parte anterior con gránulos dispuestos ordenadamente (0); fusionadas en la parte anterior con gránulos dispuestos irregularmente (1); no fusionadas en la parte anterior (2).

139. Mesosoma, segmento VII, carinas ventrolaterales: obsoletas (0); lisas (1); granuladas (2).

140. Metasoma, segmento I, carinas ventrosubmedias: obsoleta (0); lisa (1).

141. Metasoma, segmento II, carinas ventrosubmedias: obsoleta (0); lisa (1); lisa en la base granular distalmente (2).

142. Metasoma, segmento III, carinas ventrosubmedias: obsoleta (0); lisa (1); lisa en la base granular distalmente (2).

143. Metasoma, segmento IV, carinas ventrosubmedias: obsoleta (0); lisa (1); lisa en la base granular distalmente (2); granular (3).

144. Metasoma, segmento V, carina ventromedia: obsoleta (0); crenular (1); granular (2).

145. Metasoma, segmento I, carinas ventrolaterales: obsoletas (0); lisas (1); lisas a débilmente granulares (2); granulares (3).

146. Metasoma, segmento II, carinas ventrolaterales: obsoleta (0); lisa (1); lisa en la base granular distalmente (2); granular (3).

147. Metasoma, segmento III, carinas ventrolaterales: obsoleta (0); lisa (1); lisa en la base granular distalmente (2); granular (3).

148. Metasoma, segmento IV, carinas ventrolaterales: obsoleta (0); lisa (1); lisa en la base granular distalmente (2); granular (3).

149. Metasoma, segmento V, carinas ventrolaterales: obsoleta (0); crenular (1); granular (2).

150. Metasoma, segmento I, carinas ventrosuabmedias, relieve: obsoleto (0); ligeramente elevado (1); elevado (2).

151. Metasoma, segmento II, carinas ventrosuabmedias, relieve: obsoleto (0); ligeramente elevado (1); elevado (2).

152. Metasoma, segmento III, carinas ventrosuabmedias, relieve: obsoleto (0); ligeramente elevado (1); elevado (2).

153. Metasoma, segmento I, carinas ventrolaterales, relieve: obsoleto (0); ligeramente elevado (1); elevado (2).

154. Metasoma, segmento II, carinas ventrolaterales, relieve: obsoleto (0); ligeramente elevado (1); elevado (2).

155. Metasoma, segmento III, carinas ventrolaterales, relieve: obsoleto (0); ligeramente elevado (1); elevado (2).

156. Metasoma, segmento V, carina lateromedial: granular proximalmente tendiendo a vestigial hacia la parte distal (0); vestigial proximalmente tendiendo a obsoleta hacia la parte distal (1).

Anexo 3. Lista de Apomorfias

Lista de apomorfias para cada linaje obtenido del análisis de evidencia total con pesos implicados ($k=7$) y caracteres continuos sin modificar.

Mesomexovis punctatus:

Caracteres 4: 8.000-10.000 → 12.000; 8: 5.000 → 7.000; 9: 10.000 → 14.000; 11: 3.000 → 5.000; 12: 3.000 → 5.000; 13: 3.000-4.000 → 5.000; 16: 1.000 → 0.000; 23: 2.000-3.000 → 4.000; 25: 1.000 → 2.000; 26: 4.000 → 5.000; 29: 4.000 → 6.000; 33: 2.000 → 4.000; 39: 5.000 → 6.000; 45: 5.000 → 4.000; 51: 0.250 → 0.230; 54: 1.130-1.140 → 1.120; 73: 41.480-41.710 → 35.360-40.880; 89: 3 → 2; 91: 1 → 0; 150: 2 → 0; 154: 1 → 2; 155: 1 → 2

Mesomexovis variegatus:

Caracteres 10: 3.000 → 2.000; 16: 1.000 → 2.000; 17: 1.000 → 2.000; 24: 3.000 → 2.000; 34: 2.000 → 1.000; 49: 0.400-0.410 → 0.420; 57: 0.830-0.840 → 0.650-0.750; 74: 1 → 0; 94: 1 → 2; 99: 2 → 1

Mesomexovis spadix:

Caracteres 1: 2.000 → 1.000; 3: 3.000 → 2.000; 9: 10.000 → 7.000-8.000; 28: 2.000 → 3.000; 30: 3.000 → 2.000; 38: 2.000 → 1.000; 45: 5.000 → 6.000; 51: 0.300 → 0.310; 52: 1.190-1.210 → 1.350; 53: 0.340 → 0.420; 54: 1.140 → 1.350; 55: 1.990-2.000 → 2.060-2.150; 58: 1.150-1.170 → 1.180-1.340; 62: 1.380-1.390 → 1.410-1.590; 70: 0.520 → 0.530-0.550; 81: 1 → 0; 87: 1 → 0; 88: 1 → 0; 151: 1 → 2; 152: 1 → 2; 153: 1 → 2

Mesomexovis subcristatus:

Caracteres 14: 5.000-6.000 → 7.000-8.000; 16: 1.000 → 7.000-10.000; 17: 1.000 → 9.000-14.000; 18: 2.000 → 12.000-14.000; 19: 5.000-6.000 → 7.000-9.000; 22: 3.000-4.000 → 5.000-7.000; 38: 4.000 → 5.000; 58: 1.150-1.170 → 0.900-1.140; 69: 1.150-1.170 → 1.010-1.130; 81: 1 → 0; 89: 3 → 1; 111: 3 → 1; 112: 3 → 1; 122: 1 → 0

Mesomexovis oaxaca (Mitla):

Caracteres 55: 2.710-2.760 → 2.920-3.950; 56: 5.390-5.460 → 5.680-5.860; 58: 1.330-1.480 → 1.550-1.580; 68: 0.810-0.830 → 0.860-0.870; 72: 0.710-0.720 → 0.750-0.780

Mesomexovis oaxaca (Tehuantepec):

Caracteres 8: 5.000 → 4.000; 15: 6.000 → 5.000; 41: 3.000 → 4.000; 43: 2.000 → 3.000; 46: 6.490-6.740 → 5.800-6.400; 47: 3.770-3.950 → 3.470-3.730; 63: 1.180-1.210 → 1.170; 132: 0 → 1; 143: 1 → 0; 144: 1 → 0

Huatulco:

Caracteres 49: 0.370-0.380 → 0.360; 56: 5.390-5.500 → 5.540; 57: 1.170 → 1.180; 58: 1.420-1.430 → 1.510; 59: 1.540-1.550 → 1.680; 60: 13.940-14.360 → 16.520; 64: 1.150-1.190 → 1.300; 68: 0.780 → 0.770; 69: 1.170 → 1.210; 70: 0.550 → 0.560; 73: 50.580-51.230 → 53.130

Barra de la Cruz:

Caracteres 3: 4.000 → 5.000; 4: 12.000 → 15.000; 8: 6.000 → 7.000; 9: 11.000 → 14.000-15.000; 24: 4.000 → 5.000-6.000; 27: 3.000 → 4.000-5.000; 28: 3.000 → 4.000; 31: 3.000 → 4.000; 34: 4.000 → 5.000; 35: 4.000 → 5.000; 46: 6.650-6.740 → 6.890-7.580; 47: 3.830-3.950 → 4.100-4.250; 48: 6.200-6.500 → 6.670-7.090; 61: 1.250-1.260 → 1.290; 63: 1.230-1.240 → 1.280-1.290; 65: 1.180-1.210 → 1.230; 90: 1 → 0; 100: 0 → 3; 107: 0 → 3; 122: 1 → 0

Puerto Escondido:

Caracteres 48: 6.200-6.500 → 6.030; 50: 0.400 → 0.900; 51: 0.270 → 0.260; 52: 1.190 → 1.200; 55: 2.710-2.730 → 2.680; 56: 5.390-5.500 → 5.300; 61: 1.250-1.260 → 1.020; 62: 1.320-1.360 → 1.030; 63: 1.230-1.240 → 0.990; 64: 1.150-1.190 → 0.930; 65: 1.180-1.210 → 0.980; 66: 1.030 → 0.830; 67: 1.190 → 1.250; 70: 0.550 → 0.520; 71: 1.220-1.270 → 1.210; 80: 2 → 0; 85: 2 → 1; 90: 1 → 0; 98: 2 → 0; 114: 1 → 0; 122: 1 → 0; 134: 1 → 2; 135: 1 → 2; 136: 2 → 3; 142: 1 → 2; 143: 1 → 2; 144: 1 → 2; 146: 0 → 1

Coquimatlán:

Caracteres 76: 0 → 1; 80: 0 → 1; 85: 1 → 0; 86: 0 → 1; 87: 1 → 0; 114: 1 → 2

Zihuatanejo:

Caracteres 6: 4.000 → 3.000; 7: 4.000 → 3.000; 8: 5.000 → 3.000-4.000; 9: 10.000 → 7.000-9.000; 32: 4.000 → 5.000; 40: 4.000 → 5.000; 80: 0 → 2; 97: 0 → 1

Ometepec:

Caracteres 5: 3.000 → 2.000; 15: 5.000 → 4.000; 52: 0.910-1.120 → 0.240; 135: 1 → 3; 142: 2 → 1; 146: 1 → 2; 147: 1 → 2

Acapulco:

Carácter 131: 2 → 1

Copala:

Caracteres 25: 2.000 → 3.000; 90: 1 → 0; 145: 0 → 1

Colola:

Carácter 45: 5.000 → 4.000; 77: 1 → 0

Lagartero:

Carácter 115: 0 → 1

Presa el Marquez:

Caracteres 74: 0 → 1; 82: 0 → 1

Nizanda:

Carácter 57: 0.930-1.030 → 0.800

Chamela:

Caracteres 82: 1 → 0; 92: 1 → 2; 94: 1 → 0; 97: 0 → 1; 100: 0 → 1; 101: 1 → 3; 140: 1 → 2

Juchatengo:

Caracteres 1: 2.000-3.000 → 1.000; 2: 3.000 → 2.000; 16: 4.000 → 5.000; 18: 4.000 → 6.000-7.000; 24: 4.000 → 3.000; 38: 4.000 → 5.000; 45: 5.000 → 4.000; 80: 1 → 2; 86: 0 → 1; 108: 1 → 0; 122: 1 → 0

Anexo 4. Cladogramas Obtenidos en cada Análisis

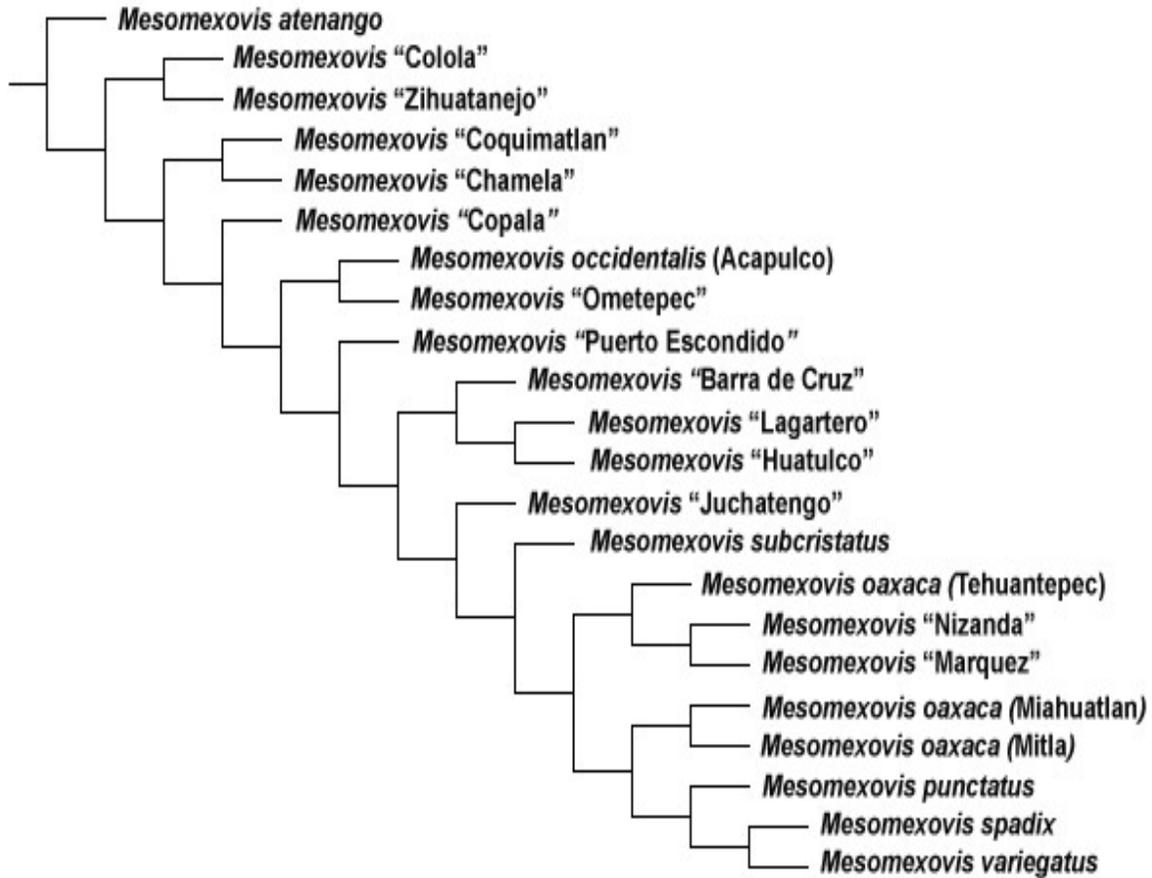


Figura A1. Árbol filogenético de consenso de mayoría del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida del análisis de 83 caracteres cualitativos, con pesos iguales y con pesos implicados con valores de $k=1-10$.



Figura A2. Hipótesis filogenética del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 74 caracteres cuantitativos sin modificaciones. (A) Topología única obtenida mediante el uso de pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de $k=1-10$.

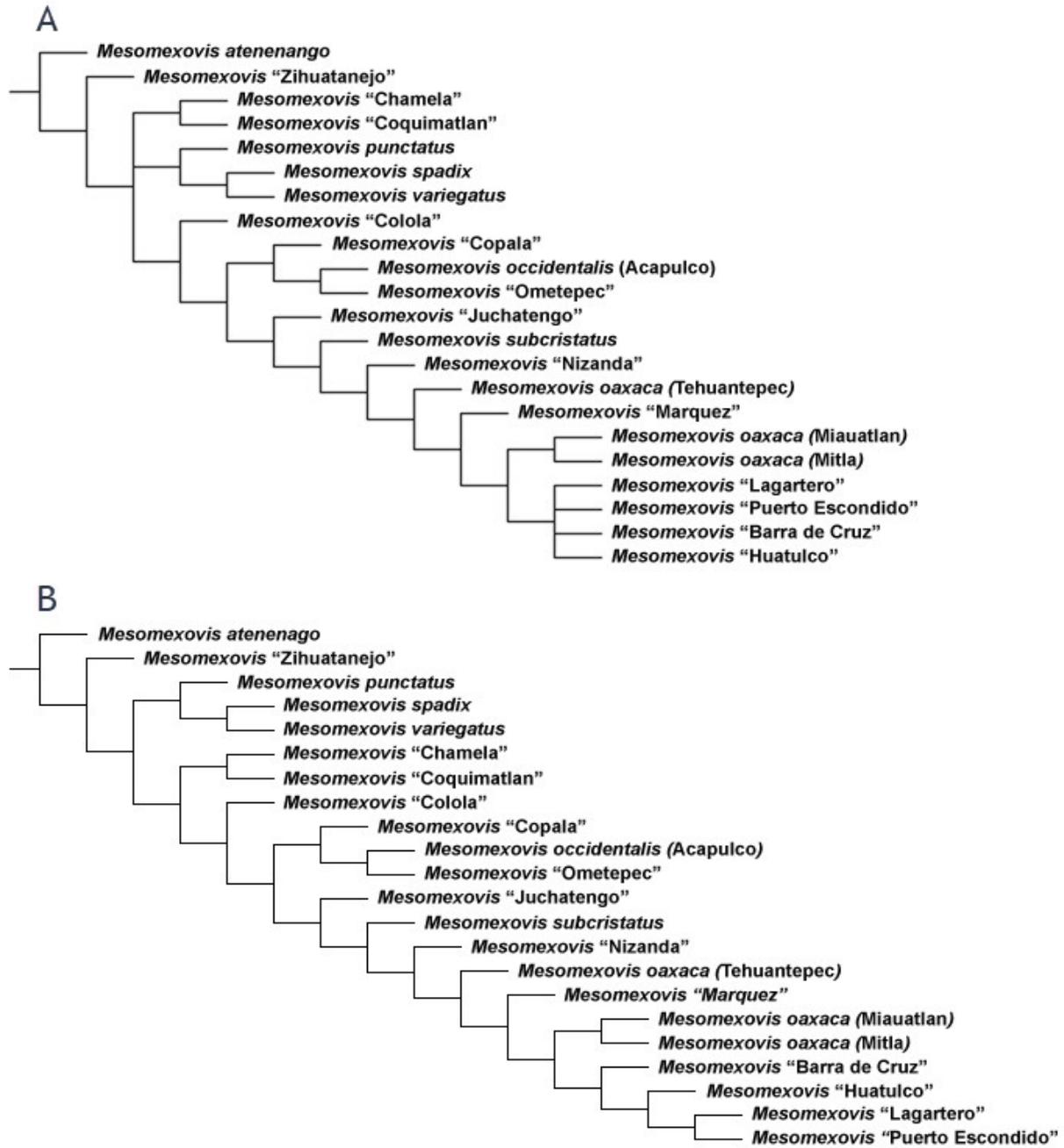


Figura A3. Hipótesis filogenética del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 74 caracteres cuantitativos discretizados. (A) Consenso estricto de 6 topologías obtenidas mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de 12 topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de $k=1-10$.

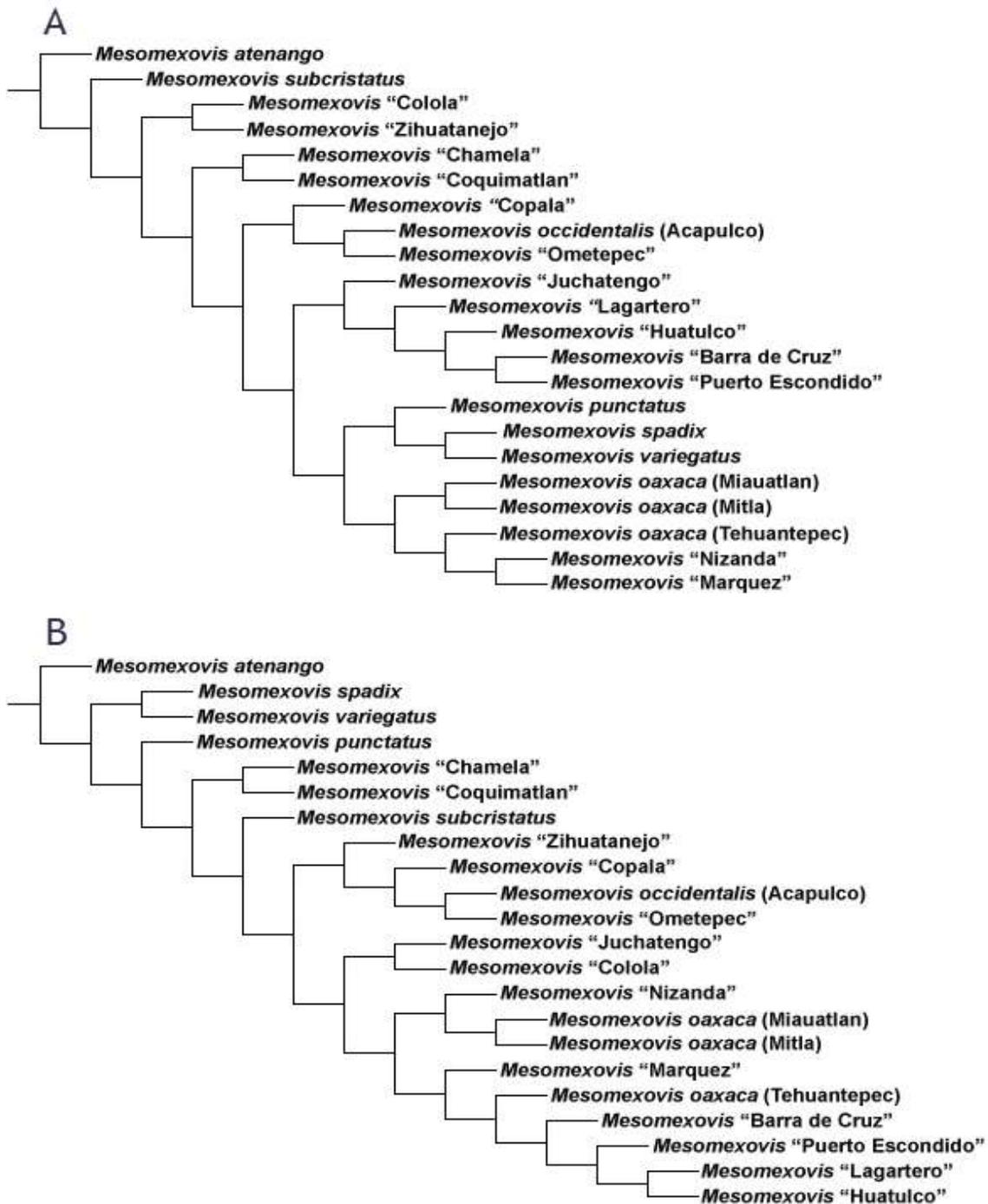


Figura A4. Hipótesis filogenética del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 74 caracteres cuantitativos estandarizados. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de $k=1-10$.



Figura A5. Hipótesis filogenética del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos sin modificaciones. (A) Consenso estricto de 2 topologías obtenidas mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de $k=1-10$.

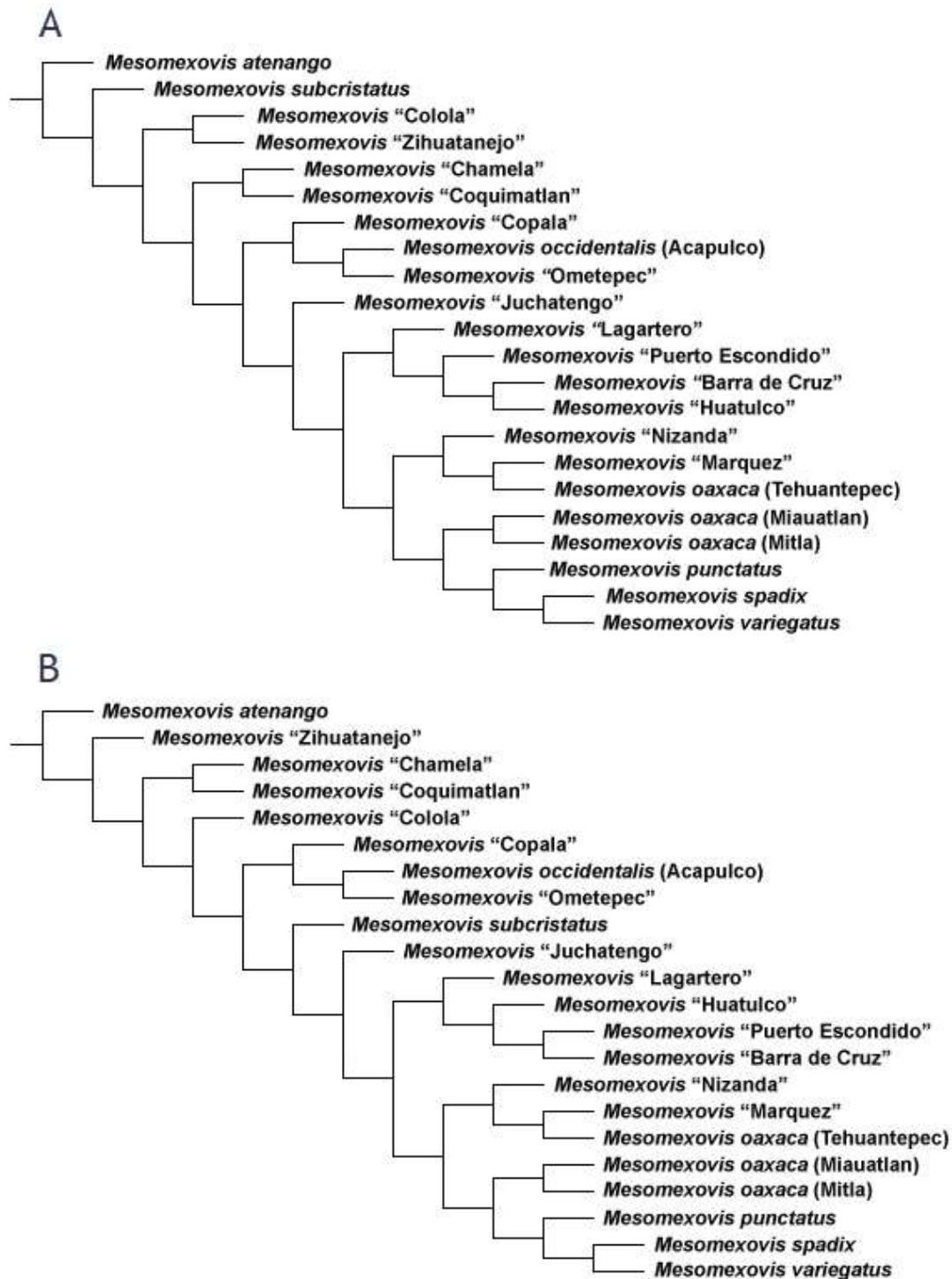


Figura A6. Hipótesis filogenética del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos discretizados. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de $k=1-10$.

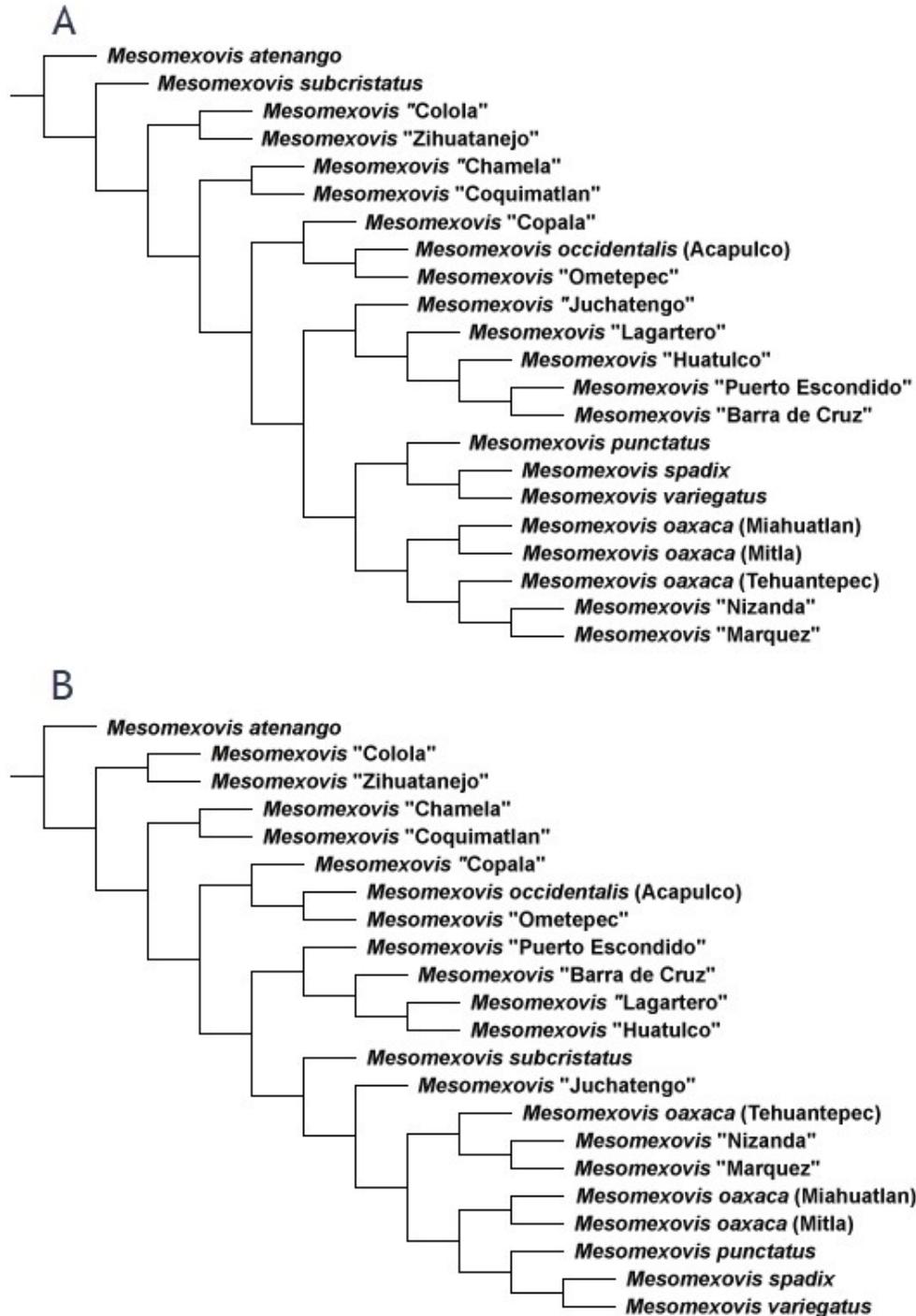


Figura A7. Hipótesis filogenética del complejo *occidentalis* del género *Mesomexovis* (González-Santillán & Prendini, 2013) obtenida a través del análisis de 83 caracteres cualitativos y 74 caracteres cuantitativos estandarizados. (A) Topología única obtenida mediante el uso pesos iguales. (B) Consenso de mayoría (50%) de diez topologías obtenidas mediante el uso de pesos implicados con valores de k=1-10.